

ERBLICHKEITSUNTERSUCHUNGEN  
AN NIGELLA DAMASCENA L.

Erblichkeitsuntersuchungen  
an  
Nigella Damascena L.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN  
GRAAD VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUUR-  
KUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE GRO-  
NINGEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNI-  
FICUS Dr. J. LINDEBOOM, HOOGLEERAAR IN DE  
FACULTEIT DER GODGELEERDHEID, TEGEN  
DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER  
WIS- EN NATUURKUNDE IN HET OPENBAARTE  
VERDEDIGEN OP VRIJDAG 10 FEBRUARI, DES  
NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

HENDRIK JANNES TOXOPÉUS  
GEBOREN TE GRONINGEN



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1928

ISBN 978-94-011-8376-5      ISBN 978-94-011-9064-0 (eBook)  
DOI 10.1007/ 978-94-011-9064-0

*AAN MIJN OUDERS*  
*AAN MIJN AANSTAANDE VROUW*

Van de gelegenheid, mij aan het einde van mijn studietijd geboden, U allen dank te zeggen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebt bijgedragen, maak ik dankbaar gebruik.

Allereerst een woord van hartelijken dank aan U, Hooggeleerde TAMMES, Hooggeachte Promotrix. Dat ik de eerste ben, die bij U promoveert, reken ik mij tot een voorrecht. Uw warme belangstelling, niet alleen in mijn werk, maar ook in mijn persoonlijke aangelegenheden, was mij vaak een groote steun. De ruime gelegenheid, die gij mij geboden hebt, met vooraanstaande genetici in aanraking te komen, heb ik zeer gewaardeerd.

Hooggeleerde SCHOUTE, gedurende bijna 5 jaren heb ik het voorrecht gehad, als assistent aan uw Laboratorium werkzaam te mogen zijn. Hierdoor hebt gij mij in de gelegenheid gesteld mijn studie rustig te voltooien. Uw heldere begripsformuleering en sterk kritische zin hebben uw colleges en colloquia voor mij tot een groot genot gemaakt.

De korte periode, dat ik U, Hooggeleerde ARISZ bij de voorbereiding van een elementair physiologisch praktikum behulpzaam mocht zijn, behoort wel tot de aangenaamste van mijn studietijd. De vele wetenschappelijke discussies, die ik met U mocht voeren, zullen mij steeds in aangename herinnering blijven.

Voor hetgeen ik de laatste twee maanden voor mijn promotie van U, Hooggeleerde WESTERDIJK heb mogen leeren, ben ik U zeer erkentelijk.

Gij, Hooggeleerde WEEVERS, VAN BEMMELEN, BONNEMA, BAKKER en JAEGER, weest ervan overtuigd, dat ik uw colleges met belangstelling heb gevolgd.

De bij U verworven kennis der bakteriologie, Zeergeleerde GERRETSEN EN SACK, zal mij zeker zeer te stade komen.

U, waarde Mej. v. D. BOUT bedank ik voor het vele en goede werk, door U aan het onderzoek naar de erfelijkheid van het bont bij *Nigella* verricht.

Voor al hetgeen ik op praktisch gebied van U heb mogen leeren

waarde WOLTHUIS, en voor al de metingen die ge samen met mij hebt verricht, zeg ik hartelijk dank. De prettige wijze, waarop ge me zoo vaak geholpen hebt, zal mij steeds in aangename herinnering blijven. U, waarde VEENHOFF en HOEKZEMA ben ik zeer erkentelijk voor de vervaardiging der in mijn proefschrift opgenomen foto's en teekeningen.

Ten slotte rest mij nog een woord van welgemeenden dank te brengen aan U, waarde Mej. F. BRANDSMA, voor de hulp bij de vertaling van mijn dissertatie verleend, en aan de redactie en uitgever van het tijdschrift „Genetica”, voor de snelle en keurige verzorging van deze publicatie.

---

ERBLICHKEITSUNTERSUCHUNGEN AN NIGELLA  
DAMASCENA L.

(Mit 25 Figuren und 1 Tafel)

von

H. J. TOXOPÉUS

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
EINLEITUNG . . . . .	343
§ 1. <i>Kurze Beschreibung der Nigella damascena L.</i> . . . . .	343
§ 2. <i>Blütenbiologie</i> . . . . .	345
§ 3. <i>Historisches</i> . . . . .	348
§ 4. <i>Material und Methoden</i> . . . . .	352
ERSTES KAPITEL. DIE HÖHENVERHÄLTNISSE . . . . .	355
§ 1. <i>Der normal-nana Unterschied</i> . . . . .	356
§ 2. <i>Weitere Höhenunterschiede</i> . . . . .	360
ZWEITES KAPITEL. DER HABITUS . . . . .	367
§ 1. <i>Anzahl und Lage der Rosettenblätter; totale Blätterzahl der     Hauptachse</i> . . . . .	367
§ 2. <i>Anzahl und Stellung der basalen Seitenäste</i> . . . . .	373
§ 3. <i>Die Krüppelrasse</i> . . . . .	376
DRITTES KAPITEL. LÄNGE UND BREITE DER KOTYLEDONEN UND IHR ZUSAMMENHANG MIT DEM SAMENGEWICHTE . . . . .	378
VIERTES KAPITEL. DIE CHLOROPHYLMERKMALE . . . . .	388
§ 1. <i>Die gelben Keimlinge</i> . . . . .	388
§ 2. <i>Die gelbbunten Pflanzen</i> . . . . .	390
FÜNFTES KAPITEL. DIE BLÜTENFÜLLUNG. . . . .	398
§ 1. <i>Der einfach-doppelt Unterschied.</i> . . . . .	398
§ 2. <i>Die Nektarienmetamorphosen</i> . . . . .	401

	Seite
SECHSTES KAPITEL. DIE BLÜTENFARBE . . . . .	405
Teil 1. Die Faktoren für Blütenfarbe . . . . .	406
Teil 2. Ein Fall somatischer Variation . . . . .	413
§ 1. <i>Verteilung der Farben an einer Pflanze und die Folgerungen, die daraus gezogen werden können</i> . . . . .	413
§ 2. <i>Das Wesen der somatischen Variation und die Faktoren die dabei eine Rolle spielen</i> . . . . .	419
ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	433
LITERATURVERZEICHNIS . . . . .	437
STAMMBÄUME. . . . .	439

---

## EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1923—1927 im Genetischen Institut zu Groningen ausgeführt. Über die Erbllichkeit der Merkmale von *Nigella damascena* L. war nichts bekannt. Meine erste Aufgabe war also: für Erbllichkeitsuntersuchungen geeignete Merkmale aufzufinden. Deshalb sind die Untersuchungen nach sehr verschiedenen Richtungen hin geführt worden. Mit diesem Ausgangsmaterial und in dieser für Erbllichkeitsuntersuchungen immer noch kurzen Zeit konnten natürlich nur wenige feststehende Resultate erzielt werden.

In den verschiedenen Kapiteln ist nur die für die Besprechung durchaus notwendige Literatur erwähnt. Ich hätte jedem Kapitel eine Übersicht der Literatur über das betreffende Merkmal bei anderen Pflanzen beifügen können. Weil ich mich jedoch mit so vielen und so verschiedenartigen Merkmalen beschäftigt habe, und überdies meine Kenntnis der Erbllichkeit vieler dieser Merkmale noch ziemlich gering ist, habe ich darauf verzichtet. In der Literaturangabe sind jedoch ausser den im Texte zitierten Schriften noch einige der wichtigsten von mir studierten Arbeiten genannt worden.

Weil hier zum ersten Male *Nigella damascena* in eine Erbllichkeitsuntersuchung bezogen ist, habe ich in § 1 dieser Einleitung eine kurze Beschreibung der Pflanze gegeben und in § 2 die Blütenbiologie behandelt. In § 3 konnte die Herkunft einiger Rassen weit zurück verfolgt werden und § 4 bezieht sich direkt auf die Erbllichkeitsuntersuchungen.

### § 1. Kurze Beschreibung der *Nigella damascena*

*Nigella damascena* gehört zu den *Ranunculaceen*, Tribus *Helleborinae*, hierzu gehören auch *Aquilegia*, *Delphinium*, *Helleborus* usw. Ausser der Art *damascena* umfasst das Geschlecht *Nigella* noch mehrere Spezies, von denen *hispanica*, *sativa*, *arvensis*, *orientalis* und *integrifolia* die wichtigsten sind. Ihre Heimat ist das mediterrane Gebiet.

Die Pflanze ist einjährig. Die Wurzeln sind safrangelb; diese Farbe ist charakteristisch für das ganze Geschlecht *Nigella*. Die Hauptachse steht aufrecht, ist mehr oder weniger gerippt und glatt. Die Seitenäste erster und zweiter Ordnung haben genau denselben Bau. Die Hauptachse und jeder Seitenast trägt am Ende eine Blüte. Die Pflanze hat also beschränktes Wachstum.

Die Blätter sind tief fiederteilig und stehen in  $\frac{2}{5}$  Stellung um die Hauptachse herum. An der Basis stehen sie in einer Rosette beisammen und sind dort gestielt; die Blätter höher am Stengel sind sitzend. Die letzten fünf Blätter der Haupt- und Seitenäste bilden ein Involukrum unter der Blüte (Fig. 17). Dieses Involukrum hat Anlaß gegeben zu manchem Vulgärname

wie: Gretli im Busch, Braut im Haar, Juffertje in 't groen, Devil in a bush usw.

Wie schon erwähnt wurde, stehen die Blüten immer am Ende eines Astes. Sie besitzen 5 farbige Blütenblätter, 8 Nektarien, viele in 8 Reihen angeordnete Staubblätter, die je durch ein Nektarium eingeleitet werden, und 5 Fruchtblätter (Fig. 1).

Die Blütenblätter sind umgekehrt herzförmig mit scharf ab-

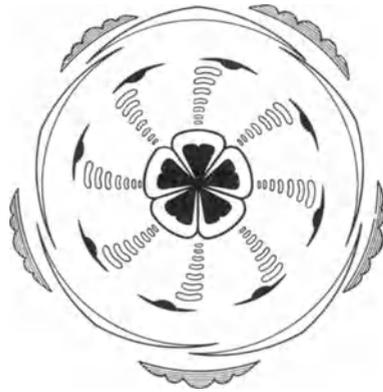


FIG. 1. Blütendiagramm.

gegrenztem Nagel. Ihre Zahl ist wie bei allen *Ranunculaceen* nicht scharf fixiert. Sie variiert zwischen 4 und 8. Die Nektarien sind kleine knieförmig gebogene Organe mit einer Ober- und Unterlippe (Fig. 2). Unter der Oberlippe befindet sich der Nektar. Die Staubblätter haben einen langen Staubfaden, der unbeweglich mit dem Konnektiv verbunden ist (Fig. 4). Die Thecae springen extrors auf. Die Fruchtblätter sind bis oben miteinander verwachsen. Die Griffel sind ziemlich lang und die Narbe erstreckt sich über die Griffel als Fortsetzung der Bauchnaht der Fruchtblätter (Fig. 4). Die Samenknospen sind anatrop und stehen in jedem Fruchtblatt in zwei Reihen die zentrale Verwachsungsnaht entlang.

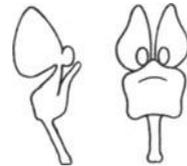


FIG. 2. Seiten- und Obenansicht eines Nektariums.

Nach der Befruchtung wächst die Fruchtwand sehr stark, so dass zwischen Samen und Wand ein luftgefüllter Raum entsteht. Die sämtlichen Samen eines Fruchtblattes sind von einem Häutchen umgeben, das der inneren Wand des Fruchtknotens entstammt. Das geringe Gewicht der Frucht wird vermutlich dem Samentransport durch den Wind dienlich sein. Die reife Frucht springt beim Griffelansatz mehr oder weniger weit auf (Fig. 3). Sie kann bis 150 Samen enthalten. Der Samen ist klein, spitz, eiförmig (ungefähr 2 mm lang), schwarz und hat eine runzlige Oberfläche. Ein sehr kleiner Keim liegt im eiweißhaltigen Endosperm eingebettet.



FIG. 3. Reife Frucht.

Chromosomenzahl. GUIGNARD (20) gibt an, dass die Anzahl der Chromosomen im befruchteten sekundären Embryosackkern mindestens 30 ist, also die haploide Zahl mindestens zehn. HOCQUETTE (22) hat bei *Nigella damascena* haploid 12 Chromosomen beobachtet und bei *Nigella damascena* var. *genuina* 6. In einigen geeigneten Stadien beobachtete ich in der Kernplatte 12 Gemini. Ich kann also die Resultate von HOCQUETTE bestätigen. Die Varietät *genuina* ist mir nicht bekannt. Keiner meiner Stadien eignete sich zum Zeichnen, auch HOCQUETTE gibt keine Abbildungen. Die Chromosomen sind sehr lang und sind deshalb meistens durcheinander geschlängelt. *Nigella* hat also eine für die Untersuchung der Anzahl der Koppelungsgruppen ziemlich hohe Chromosomenzahl.

## § 2. Blütenbiologie

Schon bei SPRENGEL findet man in seinem Buche Entdecktes Geheimnis der Natur usw. (38) neben einer lebhaften Beschreibung der Blütenbiologie von *Nigella arvensis* einige Bemerkungen über *N. damascena*. LINNE hatte schon die Krümmung der Griffel beobachtet und redet von einer mechanischen Befruchtung (spontane Selbstung). Auch SPRENGEL hält dies für wahrscheinlich, nimmt aber auch an, dass man vielleicht, wenn genaue Beobachtungen angestellt würden, Tatsachen auffinden würde, die auf Fremdbefruchtung durch Insekten hinwiesen. Später haben MÜLLER (32) und KNUTH (26) sich noch mit *Nigella da-*

*mascena* beschäftigt und gefunden, dass sowohl Selbstung wie auch Insektenbefruchtung stattfindet.

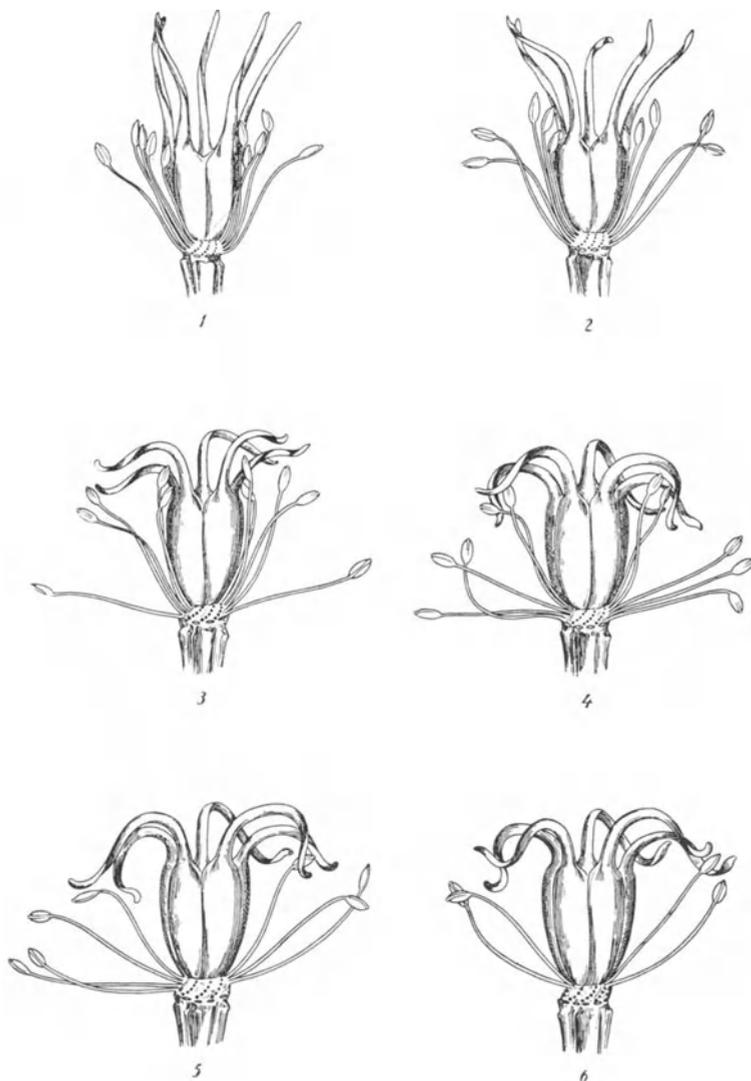


FIG. 4. Blütenbiologie der *Nigella damascena*.

Eine ausführliche Beschreibung der Blütenbiologie der *Nigella damascena* gibt es nicht. Weil die Kenntnis derselben für die Kreuzungs-

methoden von groszer Wichtigkeit ist, will ich kurz die verschiedenen Stadien der Blüte behandeln.

Im Sommer des Jahres 1925 habe ich an 13 Blumen eine Reihe von Beobachtungen angestellt. Am ersten Tage hat sich morgens die Blume z. B. eben geöffnet, die Griffel und Staubfäden stehen dann noch alle senkrecht. Im Laufe des Tages weichen die Griffel ein wenig auseinander, von 1 bis 2 Staubfädenkreisen beugen sich die Filamente, und die Staubbeutel springen auf. Die Blume befindet sich jetzt in ihrem proterandrischen Stadium (Fig. 4, Nr. 1 und 2).

Am nächsten Morgen haben sich die Staubfäden des 1. und 2. Kreises horizontal gestreckt und die Griffel sind weiter auseinander gerückt (Fig. 4, Nr. 3). Im Laufe des 2. Tages beugen sich mehr Staubfäden, und die Griffel krümmen sich. Da die Narbe sich in einer Spirallinie um den Griffel zieht, ist ein Teil derselben nach unten gekehrt. Die Blume ist nun in ihrem Zwitterstadium (Fig. 4, Nr. 4). Im Laufe des dritten Tages beugen sich die letzten Staubfädenkreise und streichen ihren Pollen an der inzwischen gereiften Narbe ab (Fig. 4, Nr. 5). Wenn die Befruchtung stattgefunden hat, beginnen sich die Griffel zu strecken (Fig. 4, Nr. 6). Dieses Strecken vollzieht sich im Laufe eines Tages. Bleibt die Befruchtung aus, so findet das Strecken nicht statt.

Die obigen Vorgänge fanden in diesem Tempo unter sehr günstigen Verhältnissen, d. h. warmem Sommerwetter, statt. Unter weniger günstigen Bedingungen dauert das Leben einer Blüte viel länger.

Auf diese Weise findet also in den späteren Stadien der Blüte spontane Selbstung statt. In den jüngeren Stadien wird der Pollen an den Rücken von Honig- und Pollen-sammelnden Bienen und Hummeln abgestrichen. In älteren Blumen gelangt dieser Blütenstaub natürlich auf die inzwischen teilweise nach unten gewandte reife Narbe. Der Bestäubungsmechanismus eignet sich also ebensogut für Insektenbestäubung als für spontane Selbstung. Andere *Nigella*-Arten sind mehr auf Insektenhilfe angewiesen. Alles geht hier genau so vor sich, die Griffel stehen aber zu hoch, als dass die sich beugenden Staubfäden ihren Pollen daran abstreichen könnten. Der Hummelrücken berührt die Narbe jedoch wohl.

Bei der einfachblütigen Form ist der Bienen- und Hummelbesuch ausserordentlich grosz, bei der doppelblütigen sehr spärlich, vermutlich weil hier der Honig fehlt. Wird Insektenbesuch nicht verhindert, so werden bei den einfachblütigen Formen spontane Selbstung und

Insektenbestäubung ungefähr gleich stark sein. Bei den doppelblütigen Pflanzen wird spontane Selbstung stark überwiegen.

Sowohl bei Selbstung als bei Kreuzung müssen die Blüten vorzugsweise in weit vorgeschrittenem Stadium der Knospe eingebeutelst werden. Die Blumen, mit denen man Kreuzungen vornehmen will, müssen sorgfältig kastriert werden.

Einige Versuche hinsichtlich der Wachstumsschnelligkeit des Pol-

lens ergaben, dass wenn der Griffel morgens um 9 Uhr bestäubt wird, die ersten Eizellen schon nach ungefähr 4 Stunden befruchtet sind. Die Befruchtung der Samenknochen findet von oben nach unten hin statt, wie Fig. 5 deutlich zeigt.

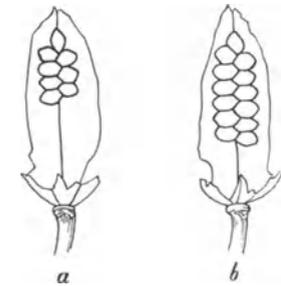


FIG. 5.

Diese Figur stellt den Samenansatz in zwei Abteilungen einer einzigen Frucht dar. Die beiden Narben wurden um 9 Uhr mit Pollen belegt, der Griffel der Abteilung a wurde um 14, derjenige der Abteilung b um 20 Uhr abgeschnitten.

### § 3. *Historisches*

Schon in den alten deutschen und holländischen Kräuterbüchern wird *Nigella damascena* erwähnt und abgebildet.

Aus BRUNSFELS' Herbarium vivae usw. 1532 (8) ist nicht mit Gewisshheit zu entnehmen, ob er die *Nigella damascena* gekannt hat.

Namentlich wird in den Kräuterbüchern *Nigella sativa* beschrieben, da diese Art officinell war. Ausser dem Namen *Nigella* wird vor TOURNEFORT (40) auch *Melanthion* viel gebraucht, nachher ist die Pflanze immer mit dem Namen *Nigella* angedeutet worden. In FUCHS' Buch De Historia stirpium 1549 (18) kommt eine Abbildung vor einer *Nigella* mit einem Involukrum unter der Blüte. Dies musz eine *Nigella damascena* gewesen sein, denn die andren *Nigella*-Arten haben kein Involukrum. Der Name *damascena* kommt in diesem Buche noch nicht vor. Das erste Kräuterbuch, in dem man den Namen *damascena* findet, ist das von HIERONYMUS BOCK, Kreuterbuch darinn Onderscheidt, Namen und Wirkung usw. 1556 (7). Es heiszt dort: „das dritt und schönst *Nigella* heiszt *Nigella damascena*, ist gröszer an der substanz, geringer am geruch, lieblicher an der gestalt, würt von schwarzen samem, der

ungeruch ist, in die lustgärten gepflanzt. Das gewechs hat mir JÖRG OELLINGER von Nürnberg zugeschickt." Die Abbildung ist ungefähr das Spiegelbild von derjenigen aus FUCHS' Buche. Die Zeichnung der Früchte geht jedoch mehr in Einzelheiten.

Im Jahre 1554, zwei Jahre früher also, sagt DODONAEUS (16) in seinem Herbarius oft Cruydtboeck „Het derdegheslacht van Nardus-saedt, dat Damasck als synen toenaam heeft . . .". Hier findet man also auch eine Andeutung des Namens *damascena*. Die Abbildung ist originell (Fig. 6). Mir ist nur die Abbildung aus einer Ausgabe aus dem Jahre 1583 bekannt. Dort sind alle Blütendetails im Gegensatz zu den Holzschnitten von BOCK und FUCHS, sehr gut



FIG. 6. Abbildung einer *Nigella damascena* aus DODONAEUS: Cruydtboeck, 1583.

gezeichnet. Die Pflanze ist ausserordentlich gedrunken und erinnert an eine nana-Pflanze. Das ist sie aber ganz bestimmt nicht. Die Übereinstimmung mit einer Zwergpflanze ist folgendermassen zu erklären: die Abbildungen wurden auf Kosten der normalen Proportionen der

Pflanze in einen bestimmten Rahmen gedrängt, damit das ganze Buch einheitlich aussähe.

Auf die Bücher von DODONÆUS und BOCK folgt im Jahre 1581 das



FIG. 7. Abbildung einer *Nigella damascena* aus CLUSIUS:  
Rariorum Plantarum Historia, 1691.

von MATTHIAS DE L'OBEL (33). Er erwähnt den Namen *Nigella damascena* nicht und gibt die Abbildung von DODONÆUS. Es sind jedoch An-

deutungen vorhanden, dasz er die wilde Art gekannt hat, denn er schreibt: „De wilde *Nigella* die in den Lande van Languedoc overal in de Corenvelden groeyet en verschilt niet van de tamme, dan datse cleynder bladers heeft ende min goeden reukce ende scherpheyte. Maar de bollekens ende bloemen syn een weynich meerder, groeyende op hun naturlicken gront.“ Dies musz *Nigella damascena* gewesen sein, da diese Art in Languedoc (Süd-Frankreich) einheimisch ist. Ferner beschreibt er eine wilde Art aus Normandien, diese ist vielleicht die *Nigella arvensis* gewesen.

CLUSIUS (11) gibt in seinem Buche: *Rariorum Plantarum Historia* 1691 die Abbildung einer doppelblumigen *Nigella* (Fig. 7) und schreibt, er habe die Samen aus Frankfurt bekommen, wo diese Rasse schon seit dem Jahre 1591 gezüchtet werde.

Das erste und zugleich das schönste mir bekannte farbige Bild einer *Nigella damascena* mit doppelten dunkelblauen Blumen findet man in MILLERS Buch (28): *Figures of the most Beautiful, Usefull and Uncommon Plants, described in the gardeners Dictionary* 1758. In MILLERS (29) *Dictionnaire des Jardiniers et des cultivateurs* wird in 1788 zum ersten Male die weiszblumige Rasse erwähnt. Von einer nana-Rasse ist hier noch nicht die Rede. Erst im 19. Jahrhundert wird diese Rasse in der gärtnerischen Literatur erwähnt. Vielleicht ist TOURNEFORTS *Nigella coarctata* (= *Nigella dam. humilis* GART. mag. 1804 = *N. pygmaea* PERS.) wie A. P. DE CANDOLLE (9) behauptet eine *Nigella damascena* und zwar eine nana-Rasse, worauf schon Namen als *coarctata*, *humilis* und *pygmaea* hinweisen.

Der älteren Literatur ist also zu entnehmen, dasz *Nigella damascena* schon sehr früh in Mittel-Europa kultiviert wurde, jedenfalls schon im Anfang des 16. Jahrhunderts. Vermutlich wurde die Pflanze schon im Altertum und das ganze Mittelalter hindurch als Heilkraut gezüchtet, anstatt der *Nigella sativa*, mit der sie vermutlich öfters verwechselt worden ist. Letztere ist der bekannte Schwarzkümmel. Seine Samen wurden schon von den alten Ägyptern als Gewürz und Arznei benutzt. Im *Capitulaire de Villis Karls des Groszen* wurde er schon erwähnt unter dem Namen Gith.

Was die Gartenvarietäten betrifft: die doppelblumige Rasse war schon sehr früh, spätestens am Ende des 16. Jahrhunderts bekannt. Die nana-Rasse wird zum ersten Male im Anfang des 18., die weiszblumige um die Mitte des 19. Jahrhunderts erwähnt.

§ 4. *Material und Methoden*

*Material.* Das Material für diese Untersuchungen entstammt der Hauptsache nach dem Handel. Es wurden in 1922 von Prof. TAMMES drei Varietäten der Firma C. G. VAN TUBERGEN JR. in Haarlem gesät. Im Katalog dieser Firma sind sie angegeben als:

Nr. 639. *Nigella damascena* fl. pl. Miss Jekyll.

Nr. 640. „ „ „ „ Munstead White.

Nr. 641. „ „ nana. fl. pl.

Von 7 Pflanzen dieser Kultur wurden mir im Frühjahr von 1923 Samen zur Verfügung gestellt; angedeutet als 76 und 79 aus Nr. 639, 74 aus Nr. 640 und 68, 70, 71, 72 aus Nr. 641. Die Kulturen die hieraus in 1923 wuchsen sind mit 1—7 angedeutet worden, die der Reihenfolge nach den Samenproben 70, 76, 74, 72, 71, 79, 68 entstammen.

Von sechs dieser Kulturen wurde je eine Pflanze als Stamm-pflanze gewählt, aus der Kultur Nr. 6 zwei. An diesen Stamm-pflanzen und ihren Nachkommen wurden viele Selbstungen und Kreuzungen gemacht. Die Kulturen die durch Selbstung aus je einer Pflanze von 1923 im Laufe der Jahre 1924—1927 entstanden sind, habe ich am Ende der Arbeit zu Stammbäumen vereint. Stammbaum VI besteht aus zwei Abteilungen, nämlich aus der Nachkommenschaft der Pflanze 6. 1. 6, 1923 und der Pflanze 6. 2. 1, 1923. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese beiden Pflanzen Geschwister sind. In 1924 ist ausserdem eine grosse Anzahl von Samenproben aus verschiedenen botanischent Gärten ausgesät worden. Aus diesem Material ist Stamm VIII <sup>1)</sup> entstanden, nebst mehreren vereinzelt, öfters nicht weiter verfolgten Selbstungen.

Nur von den Stämmen II, III und VI d. h. der Varietäten „Miss Jekyll“ und „Munstead White“ ist mir Näheres über ihre Vorgeschichte bekannt. Auf Nachfrage antwortete mir Herr TUBERGEN, dass er beide Varietäten von der Firma SUTTON Sons zu Reading bekommen habe. Diese Firma teilte mir mit, sie habe die „Miss Jekyll“ Rasse in 1901 von Miss GERTRUDE JEKYLL, einer bekannten Blumenzüchterin zu Godalming in der Nähe von London, bekommen. Die „Munstead White“ Rasse sei in 1903 spontan bei ihr aus der „Miss Jekyll“ Rasse entstanden. Auf Nachfrage über die Entstehung der „Miss Jekyll“ Rasse antwortete Miss JEKYLL folgendes: „. . . I have not the exact data, but it must have been near the year 1876, that I saw a plant in a cottage

<sup>1)</sup> S. Fussnote Stammbaumtafel.

garden that appeared to me to have a slightly better colour than some I had grown from bought seed. I obtained the seed of this plant and, sowing it every year, went on selecting the best for the next year's sowing. I was gradually rewarded by finding year by year, a greater number of the flowers approaching what I had in mind as the best form, size and colouring which the plant was capable. When at last I could fairly consider that the strain was fixed I sold it to the trade. . . ."

Wie aus dieser Mitteilung hervorgeht, ist also die „Miss Jekyll“ und auch die „Munstead White“ Rasse durch langjährige sorgfältige Selektion entstanden. Weil beide Rassen doppelblütig sind werden die meisten Samen immer durch spontane Selbstung entstanden sein. Die Pflanzen beider Stämme sind also vermutlich schon hochgradig homozygotisch.

Stamm II und III sind vermutlich die reinen Varietäten „Miss Jekyll“ und „Munstead White“. Beide Varietäten haben doppelte Blumen. Die Stammpflanze des Stammes VI musz einfache Blüten gehabt haben. Vermutlich ist sie durch zufällige Kreuzung oder durch Mischung der Samen in die „Miss Jekyll“ Rasse gekommen.

*Methoden.* Die Samen wurden im April immer in sterilisierte Gartenerde gesät. Die Erde wurde in den Aussaattöpfen in einem groszen Dampftopf sterilisiert. Die feuchte Sterilisation hat gegenüber der trocknen den Vorteil, dasz die Erde feucht bleibt. Zuerst ist dieselbe noch ein wenig nasz aber nach ungefähr zwei Stunden ist sie ausserordentlich gut zum Saën geeignet. Die Töpfe mit den Samen wurden in das Warmhaus oder in das Mistbeet gestellt. Nach ungefähr 7—14 Tagen erscheinen die Keimlinge. Soviel wie möglich wurde alltäglich pikiert. Die Pikierschüsseln standen unter Glas. Als die meisten Keimlinge in einer Pikierschüssel 3 bis 4 Blätter ausgebildet hatten, wurden alle in den Versuchsgarten in Haren bei Groningen gepflanzt.

Wie im ersten Kapitel erörtert werden soll, konnten schon die nana-Pflanzen als Keimlinge von den normalen unterschieden werden. Deshalb konnten diese beiden Gruppen in den Versuchsgarten immer gesondert gepflanzt werden.

Der Versuchsgarten ist seiner Querrichtung nach in Beete von 1 m Breite und 30 m Länge eingeteilt. Der Längsrichtung nach läuft durch den ganzen Garten ein Mittelpfad. Auf die Beete sind die normalhohen Pflanzen in Querreihen von 5-, die nana-Pflanzen in Querreihen von 7 Individuen gepflanzt worden. Die Entfernung zwischen je zwei Querreihen war 20 bis 25 cm. Ungefähr Mitte Juli fangen die Kul-

turen an zu blühen. Im September reifen die Samen. Die meisten Pflanzen brauchen nicht gestützt zu werden. Die Kulturen erhielten jedes Jahr laufende Nummern. Jede Pflanze wurde angedeutet mit der Nummer der Kultur wozu sie gehörte, mit einer Nummer die sich bezieht auf die Stelle der Pflanze in dem Versuchsbeete und mit dem Jahre worin sie wuchs z. B. Pflanze 150.7, 1925. Die Kulturen sind immer so numeriert worden, dass zuerst die Selbstungen aus den verschiedenen Stämmen kommen, dann die  $F_1$ -Generationen von Kreuzungen und darauf die  $F_2$ ,  $F_3$  . . .  $F_n$ -Generationen. In dieser Weise gibt die Numerierung zugleich eine genealogische Übersicht.

Wie schon bei der Blütenbiologie erwähnt wurde, müssen die Blüten, die zur Selbstung oder Kreuzung benutzt werden, in vorgeschrittenem Stadium der Knospe eingebeutel und bei Kreuzung sorgfältig kastriert werden. Zum Einbeuteln habe ich Tüll benutzt. Ein geringer Prozentsatz spontaner Kreuzung ist dann bei starkem Winde noch nicht ganz ausgeschlossen. Bei eingebeutelten, kastrierten Blüten entwickelten sich unter diesen Umständen vereinzelt Samen.

Die Selbstung geht in den eingebeutelten Blumen spontan und mit grossem Erfolge vor sich. Die Kreuzungen wurden folgendermassen gemacht. Ich entnahm einer eingebeutelten Blüte der Vaterpflanze mit einer sterilisierten Pinzette ein Staubblatt und strich den Pollen an der reifen Narbe einer eingebeutelten und kastrierten Blüte der Mutterpflanze ab. Wenn nötig, was man an der Streckung der Griffel sehen kann, wurden dieselben Narben am nächsten Tage zum zweiten Male mit Pollen belegt. Am besten gelangen die Kreuzungen, die am Morgen eines warmen Tages vorgenommen wurden. Eine Kreuzung ergab öfters 100 und mehr Samen. *Nigella* ist also in dieser Hinsicht ein äusserst günstiges Objekt für Koppelungsuntersuchungen mittelst Rückkreuzungen. Wenn von einer Kultur sehr viele Selbstungen gemacht werden mussten, so wurde öfters ein Drahtnetzkasten um ungefähr 25 Pflanzen gestellt. Die Samen wurden meistens in September oder Oktober geerntet. Die Samen der Selbstungen erhielten die Nummern ihrer Elternpflanzen, die der Kreuzungen eine Kreuzungsnummer. Die Kulturen, welche im nächsten Jahre aus diesen Samen wuchsen, wurden sofort bei der Aussaat mit neuen Nummern (s. oben) versehen. Reziproke Kreuzungen wurden mit a und b einer Nummer angedeutet z. B. 60a und 60b. Wenn sie zusammengeschlagen sind, habe ich sie in den Tabellen mit 60ab angedeutet. Die Berechnungen sind immer nach JOHANNSEN (24) gemacht worden.

---

## ERSTES KAPITEL

### DIE HÖHENVERHÄLTNISSE

Die *Nigella*-Pflanzen sind der Höhe nach in zwei scharf abgegrenzte Gruppen einzuteilen, nämlich in normale und nana-Individuen. Inner-



FIG. 8. Fotografie einer nana- und normalen Pflanze.

halb beider Gruppen finden sich noch weitere Unterschiede. In § 1 wird der normal-nana Unterschied behandelt werden, in § 2 die weiteren Höhenverhältnisse.

§ 1. *Der normal-nana Unterschied*

Die nana-Sippe war schon von Anfang an in meinem Besitze. Wie oben erwähnt (S. 351) kannte schon TOURNEFORT (40) dieselbe. In Fig. 8 sind eine nana- und eine normale Pflanze nebeneinander abgebildet worden.

Fig. 9 zeigt eine nana-Kultur im Vordergrund und links dahinter,



FIG. 9. Eine nana- und eine normale Kultur im Versuchsgarten zu Haren bei Groningen.

rechts von derselben eine normale Kultur (Stamm III „Munstead White“) im Versuchsgarten des Genetischen Institutes in Haren bei Groningen.

In den nana-Pflanzen ist die Länge der Hauptachse, der Kottyledonen, der Blätter und der Früchte

mehr oder weniger stark reduziert. Die Breite der Blätter und Früchte ist so ziemlich gleich geblieben. Dadurch entsteht der gedrungene Habitus, und demzufolge ist eine große nana-Pflanze immer sehr leicht von einer kleinen normalen zu unterscheiden. In Tab. 1 sind die Mittelwerte der Länge und Dicke bzw. Breite der Hauptachse, der Kottyledonen und der Früchte von den nana- und von den normalen Pflanzen einer Spaltung eingetragen (s. auch für den Einfluss des nana-Faktors auf die Kottylengröße S. 379 und auf die Pflanzenhöhe S. 366). Die Höhe der Hauptachse ist von der Blattrosette bis zur Hauptblüte gemessen worden. Die Dickenmessungen wurden gleich oberhalb der Blattrosette vorgenommen.

TAB. 1. MITTELWERTE DER LÄNGE UND DICKE BEZW. BREITE DER HAUPTACHSE, DER KOTYLEDONEN UND DER FRÜCHTE DER NANA- UND DER NORMALEN PFLANZEN ZWEIER SPALTUNGEN.

Nr.	Organ	Dicke bzw. Breite			Länge			
		nana	normal	$\frac{\text{nana}}{\text{normal}}$	nana	normal	$\frac{\text{nana}}{\text{normal}}$	
132, 1925	Hauptachse	0.33	0.38	0.87	10.73	45.04	0.24	cm
„	Kotyledonen	5.60	5.85	1.04	26.90	29.77	0.90	mm
„	Früchte . . .	21.77	21.93	0.99	20.88	26.40	0.79	mm
171, 1926	Hauptachse				16.04	57.00	0.28	cm
„	Kotyledonen	6.32	6.06	0.96	22.55	25.53	0.88	mm
„	Früchte . . .	21.50	22.24	0.96	22.19	28.72	0.77	mm

Die Dicke der Hauptachse ist bei den nana-Pflanzen beträchtlich geringer als bei den normalen. Diese Dickenreduktion ist nicht näher untersucht worden.

Die starke Längenreduktion beruht der Hauptsache nach auf einer Längenreduktion der Internodien, denn deren Anzahl ist bei nana- und normalen Individuen ungefähr gleich.

Wenn die nana- und normalen Keimlinge eins bis zwei Blätter ausgebildet haben, unterscheiden sie sich schon so stark von einander, dass man in Spaltungen die Anzahl beider bestimmen kann. Deshalb konnten die beiden Gruppen einer Spaltung auch immer gesondert in den Versuchsgarten gepflanzt werden. In

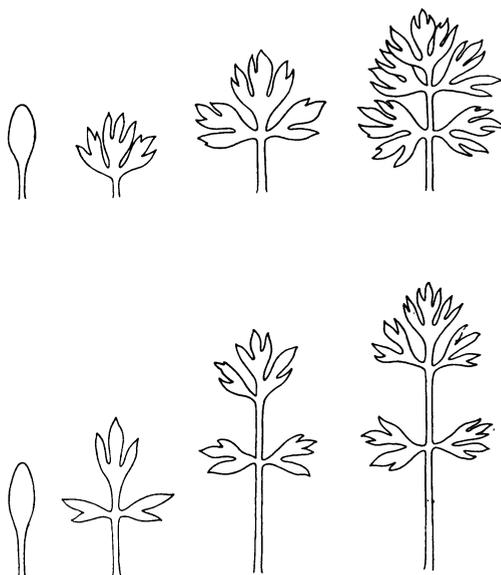


FIG. 10. Kotyledonen und erste Blätter einer nana-(oben) und einer normalen (unten) Keimpflanze

Fig. 10 sind die Kotyledonen und die drei ersten Blätter einer nana- und einer normalen Pflanze abgebildet worden.

In 1914 masz SIERP (36) die Oberfläche von Epidermiszellen der Hauptachse von nana- und von normalen Pflanzen. Er fand, dasz die der Zellen der nana-Pflanzen am grözten war. Einige orientierenden Messungen lehrten mich, dasz wie auch SIERP konstatierte, in den verschiedenen Internodien und auch an verschiedener Stelle in einem Internodium die Zellgröße ziemlich stark wechselte. Ich masz nicht wie SIERP die Zelloberfläche, sondern deren mittlere Länge und Breite. Die Länge variierte auszerordentlich, weil manchmal eine Zelle anscheinend in 3-4 kleinere aufgeteilt ist. Die Breite der Zellen war ziemlich konstant. Zehn normalen und 10 nana-Pflanzen einer Selbstung entnahm ich in der Mitte des vierten Internodiums ein Stückchen Epidermis. Die Messungen ergaben, dasz die Breite und die Länge der nana-Zellen am grözten waren. Dies bestätigt also das Resultat von SIERP. Einige Messungen an der Epidermis des Hypokotyls der Keimpflanzen ergaben jedoch keinen Unterschied und auch die an Zellen in den Wurzelspitzen nicht.

Was die Erblichkeitsverhältnisse anbetrifft, ergab sich das Folgende. Die Selbstung eines nana-Individuums liefert nur nana-Pflanzen. Die Selbstung einer normalen Pflanze ergibt entweder eine konstante normale Nachkommenschaft, oder eine Spaltung in normale und nana-Individuen, ungefähr im Verhältnis 3 : 1. Die  $F_1$  von konstant normal  $\times$  nana ist völlig normal. Obenstehendes lässt schon ein monofaktorielles Verhalten ahnen, was die Spaltungszahlen in Tab. 2 und 3 bestätigen.

TAB. 2. IN NANA UND NORMAL SPALTENDE SELBSTUNGEN UND  $F_2$ -GENERATIONEN.

Jahr	Nr.	Stamm der normalen Elternpflanze	normal	nana
1924	5*	IV	20	13
1925	9*	„	44	17
„	10*	„	132	32
„	130	II	79	21
„	132	VI	159	42

Jahr	Nr.	Stamm der normalen Elternpflanze	normal	nana
1925	133	II	101	28
"	135—136	II	60	23
"	137	VI	11	5
"	138—141	II	89	42
1926	23*	IV	14	5
"	24*	"	37	15
"	96	III	40	14
1927	7*	IV	30	7
"	8*	"	3	4
"	9*	"	60	36
"	83	VI	52	3
"	101	"	93	25
Summe			1024	332
berechnet für 4 Ind.			3.02	0.98
			m = 0.05	D/m = 0.6

TAB. 3. RÜCKKREUZUNGEN NANA × (NANA × NORMAL).

Jahr	Nr.	normal	nana
1926	B <sup>1)</sup> 83	21	24
"	" 84	21	23
"	" 85	45	36
1927	" 33	22	14
"	" 34	26	20
"	" 35	19	13
"	" 36	46	58
Summe		200	188
berechnet für 2 Ind.		1.03	0.97
		m = 0.07	D/m = 1

Die mit \* markierten Kulturen entstammen durch Selbstung Hete-

<sup>1)</sup> Diese Nummern beziehen sich auf die Kulturen von Fr. J. v. D. Bour (s.S. 390).

rozygoten aus 1923. Die andern sind  $F_2$ -Generationen von Kreuzungen nana  $\times$  normal.

Die Zahlen in beiden Tabellen ergeben eine überaus schöne Annäherung an die erwarteten Verhältnisse. Die Zahlen der einzelnen Spaltungen liegen meistens ebenfalls innerhalb der Fehlergrenzen dieser Verhältnisse. Die D/m-Werte sind jedoch bei einigen Kulturen bedenklich groß. Diese großen Abweichungen gibt es aber nach beiden Richtungen (Kult. 9, 1927, D/m = 2.9; Kult. 83, 1927, D/m = 3.1).

Es ist möglich, dass in Kultur 83, 1927 eine dihybride Spaltung 15 : 1 vorliegt. Deshalb sind 32 normale Pflanzen dieser Kultur geselbstet und die Samen im Herbst 1927 ausgesät worden. Die Keimung ist zur Zeit noch nicht so weit vorgeschritten, dass ich mit Sicherheit über die Genotypen dieser Pflanzen etwas aussagen kann. Was die Herkunft der normalen Elternpflanze dieser  $F_2$ -Generation anbetrifft, ist eine 15 : 1 Spaltung nicht unmöglich.

Der Unterschied normal-nana wird also in meinen Kulturen durch einen Faktor A bedingt. AA und Aa sind normal, aa ist nana. Es gibt jedoch Andeutungen, dass es noch einen zweiten Faktor geben kann. Wie auf S. 396 erörtert werden soll, besteht eine Koppelung zwischen A und E (Faktor für gelbbunte Pflanzen).

## § 2. Weitere Höhenunterschiede

Ausser dem nana-normal Unterschied finden sich zwischen den verschiedenen nana- und normalen Selbstungen noch große Differenzen.

Die Messungen der Pflanzen aus den Jahren 1925 und 1926 wurden im Winter an trockenem Material vorgenommen. In 1927 masz ich die Pflanzen als sie noch im Versuchsgarten standen. Die Länge der Hauptachse habe ich in cm gemessen von der Blattrosette bis zur Hauptblüte. Bei den Berechnungen habe ich die AA- und Aa-Pflanzen in Klassen von 4 cm zusammengeschlagen, die aa-Pflanzen in Klassen von 2 cm.

Zwischen den AA- und Aa-Pflanzen treten infolge des verschiedenen Datums des Pflanzens Unterschiede von ungefähr 20% der grössten auf. Die Höhe derjenigen Pflanzen, die ans Ende der Versuchsbeete gepflanzt sind, ist meistens stark herabgesetzt. Weitere Unterschiede infolge Bodenungleichmässigkeiten im Versuchsgarten sind sehr gering. Höchstens gibt es einen Unterschied von 2 cm zwischen den M-

Werten zweier benachbarten Gruppen von 30—40 Pflanzen einer Selbstung. Die Höhe der aa-Pflanzen wird durch oben erwähnte Umstände viel stärker modifiziert. So unterscheiden sich die M-Werte zweier Teile einer Selbstung, die an verschiedene Stellen gepflanzt sind, bisweilen bis zu 30—40% des höchsten Wertes.

Um einen Eindruck zu gewinnen von der Variabilität unter Einfluß grösserer Bodenunterschiede als im Versuchsgarten vorkommen, sind in 1925 und 1927 Sandkulturen gemacht worden.

Es wurde ein Versuchsbeet ungefähr 30 cm tief ausgegraben, dessen Boden mit Pappe belegt und wieder aufgefüllt mit einem Gemisch von diluvialen Sand und Gartenerde. In 1925 war die Zusammensetzung 3 Teile Sand auf 1 Teil Gartenerde, 1927 war das Verhältnis Sand : Gartenerde 5 : 1. Es wurde jedesmal die eine Hälfte einer Selbstung auf Gartenerde die andere auf das Sandbeet gepflanzt. In Tab. 4 ist die Vergleichung angegeben.

TAB. 4. DIE VERGLEICHUNG DER KULTUREN AUF GARTENERDE MIT DEN SANDKULTUREN.

Jahr.	Nr.	Sand: Garten- erde	Sandbeet			Gartenerde		
			M.	m.	n.	M.	m.	n.
1925	17	3 : 1	38.78	0.65	117	39.43	0.67	128
„	150	„	39.28	0.81	82	41.92	0.60	67
1927	5	5 : 1	16.84	0.72	33	50.80	1.20	38
„	9	„	28.64	1.16	18	64.66	1.20	36
„	67	„	22.84	1.72	17	69.16	1.04	28

Es zeigt sich also, dass erst wenn das Verhältnis Sand : Gartenerde grösser als 3 : 1 ist, die Höhe der AA- und Aa-Pflanzen stark herabgesetzt wird. Die Ausbildung der Seitenäste ist jedoch in beiden Fällen stark gehemmt.

In Tab. 5 sind einige AA-Selbstungen aus 1925, 1926 und 1927 angegeben. In der dritten Spalte steht in runder Zahl der ungefähre Mittelwert aus 1925. Dahinter stehen jemals durch Klammern vereint, ihre Tochterkulturen aus 1926. In 1927 gab es nur vereinzelte unter gleichen Umständen wachsende Tochterkulturen. Sie sind hinter ihrer Elternkultur angegeben worden.

TAB. 5. HÖHE DER AA-SELBSTUNGEN AUS 1925, 1926 UND 1927.

Stamm	1925			1926				1927			
	Nr.	M ( $\pm$ )	n $\pm$	Nr.	M	m	n	Nr.	M	m	n
II	4	58.00	100	7	59.90	1.13	21	2	54.80	0.68	19
				9	63.05	0.72	19				
				10	59.26	0.54	58				
				11	64.50	1.30	15				
III	5	55.50	280	12	58.10	1.09	21	5	50.80	1.08	38
				14	54.36	1.20	16				
				15	55.50	1.11	20				
				16	57.80	1.37	18				
IV	11	47.00 <sup>1)</sup>	15	25	54.73	1.50	22				
				26	61.20	2.00	10				
				27	80.83	1.00	42				
VIII	27	42.00	20	48	40.00	1.07	26	43	34.08	0.40	83
				49	26.64	1.29	22				
				50	30.60	0.84	28				

Die Stämme II und III sind in sich ziemlich einheitlich. Innerhalb der Stämme IV und VIII finden sich aber große Unterschiede. Stamm VIII zeigt einen scharf ausgeprägten erblichen Unterschied mit den drei andern. Die Stämme II und III, deren Stammpflanzen schon in hohem Grade homozygotisch sind (s. S. 353), zeigen alle drei Jahre hindurch einen gleichen Unterschied von ungefähr 3—4 cm. Allem Anschein nach wird diese geringe Differenz also erblich bedingt sein. Von Stamm VI sind aus 1926 und 1927 drei große Serien von Geschwisterkulturen vorhanden. Die Serien wuchsen nicht unter gleichen Umständen, sind also nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar, wohl jedoch die Kulturen einer einzigen Serie. In Tab. 6 sind deren Mittelzahlen in Klassen von 4 cm zusammengeschlagen.

<sup>1)</sup> Diese Kultur ist im Vergleich mit den andern zu niedrig, denn sie stand am Ende eines Versuchsbeetes. Man kann ihre Höhe am besten auf ungefähr 60 cm. einschätzen.

TAB. 6. DIE MITTELWERTE DREIER GRUPPEN VON GESCHWISTERKULTUREN AUS STAMM VI.

Jahr	Anzahl Selbstungen	M. Werte						totale Anzahl Pflanzen
		— 34	— 38	— 42	— 46	— 50	— 54	
1926	25			1	5	12	7	635
1927	14	1	2	6	2	3		388
„	16		2	7	5	2		474

Offensichtlich gibt es auch innerhalb Stamm VI noch erbliche Unterschiede. Wie oben erörtert wurde, gibt es höchstens einen Unterschied von 2 cm zwischen den Mittelwerten von je zwei benachbarten Gruppen von 30—40 Pflanzen einer Selbstung. Wenn also zwei benachbarte Kulturen sich statistisch sicher mehr als 2 cm voneinander unterscheiden, so kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit auf erbliche Differenzen zwischen den beiden schliessen. In Tab. 7 sind eine Anzahl von derartigen Kulturen eingetragen. D-2/mD soll hier grösser als drei sein.

TAB. 7. BENACHBARTE KULTUREN DEREN D-2/mD-WERT GRÖSSER ALS 3 IST.

Jahr	Nr.	D	D-2/mD
1926	158—160	8.00	3.2
1927	130—131	6.42	3.4
„	131—132	6.64	3.5
„	137—138	7.04	4.7

Aus den AA-Selbstungen geht hervor, dass es in der Höhe sowohl grosse wie kleine erbliche Differenzen gibt. Die Mittelwerte reichen von 30 bis 80 cm.

Weil die Höhe der nana-Pflanzen so stark modifizierbar ist, können wir Höhenunterschiede zwischen den verschiedenen nana-Selbstungen nicht ohne besondere Vergleichskultur feststellen. Es wurden deshalb in 1926 4 nana-Linien in Parallelkultur gezogen, 4 verschiedene Reihen von 7 Pflanzen nebeneinander in sechsmaliger Wiederholung. Die

gewonnenen Werte sind in Tab. 8 zusammengestellt und in Tab. 9 die D/mD-Werte von je zwei Kulturen.

TAB. 8. HÖHE DER IN PARALLELKULTUR GEZOGENEN NANA-SELBSTUNGEN.

Stamm	Nr.	M	m	n
I	5	22.57	0.63	35
IV	19	18.15	0.56	39
V	33	14.42	0.38	40
VII	36	15.29	0.54	31

TAB. 9. DIE D/mD WERTE VON JE ZWEI NANA-KULTUREN AUS TAB. 8.

Nr.	5	19	33	36
5		5.2	11.2	8.8
19			5.5	3.7
33				0.8

Die meisten Unterschiede sind statistisch sichergestellt. In diese Unterschiede ist ausser etwaigen erblichen Differenzen auch der Versuchsfehler mit einbegriffen. Um diesen Versuchsfehler einigermaßen kennen zu lernen, können wir am besten die M-Werte der sechs Reihen einer Kultur vergleichen. Der Unterschied zwischen den M-Werten zweier aufeinander folgenden Reihen, welche 1 m. voneinander entfernt sind, ist nie grösser als 2.5 cm. Der grösste Unterschied zwischen den M-Werten zweier willkürlichen Reihen einer Kultur ist 4 cm. Der Versuchsfehler wird also höchstens 4 cm, aber vermutlich viel geringer sein. Die Mehrzahl der Differenzen zwischen den Kulturen ist also erblich bedingt.

Die nana-Pflanzen sind zu einiger Zeit aus einer Aa-Pflanze herausgespalten. Wenn nun, wie oben erwähnt wurde, die AA-Pflanzen verschiedene Genotypen für Höhe haben, so sind auch die aa-Pflanzen genotypisch verschieden. Die Vergleichskultur macht es also sehr wahrscheinlich, dass diese differenten Genotypen sich als differente Phänotypen äuszern.

Ausser den Selbstungen sind in 1926 und 1927 noch einige  $F_1$ -Generationen gemessen worden, die in Tab. 10 mit den Selbstungen ihrer Eltern verglichen sind.

TAB. 10. HÖHE DER  $F_1$ -GENERATIONEN UND DER SELBSTUNGEN IHRER ELTERNPFLANZEN.

Jahr	Nr. der Kultur			M.			m $F_1$	n $F_1$
	Selbst. ♀	Selbst. ♂	$F_1$	Selbst. ♀	Selbst. ♂	$F_1$		
1926	48	51	74ab	40.00	33.85	44.32	1.14	36
„	51	50	75	33.85	30.60	41.88	1.46	17
„	25	16	86	54.73	57.80	74.54	1.00	22
„	26	141	87	61.20	47.00	67.73	1.30	19
„	16	15	88	57.80	55.50	58.90	1.36	18
1927	3	43	65ab	42.00 <sup>1)</sup>	34.08	50.38	1.03	20
„	5	54	60a	50.80	54.04	59.16	1.00	48
„	54	5	60b	54.04	50.80	66.40	1.04	10
„	5	9	67	50.80	64.66	69.16	1.04	28

Die meisten M-Werte der  $F_1$ -Generationen sind gleich oder überragen sogar die M-Werte der Selbstungen ihrer Elternpflanzen. In den  $F_1$ -Generationen 74 und 65 sind die reziproken Kreuzungen a und b gleich, die Zahlen sind deshalb summiert worden. In der  $F_1$ -Generationen 60 gibt es jedoch einen beträchtlichen Unterschied zwischen a und b (D/mD 5). Wenn auch Kultur 60b nur 10 Pflanzen hat, so glaube ich doch, dass dieser Unterschied genotypisch bedingt ist, denn nicht nur in der Höhe, sondern auch in der Keimung und in der Anzahl der Rosettenblätter (S. 387 und Tab. 14) wich Kultur 60b von Kultur 60a ab.

$F_2$ -Generationen von Kreuzungen zweier Elternpflanzen von sehr verschiedener Höhe besitze ich nicht. Nur stehen zu meiner Verfügung  $F_2$ -Generationen von Stamm II  $\times$  III und Stamm III  $\times$  IV. Sie geben kein grösseres  $v$  als die Selbstungen. In der  $F_2$ -Generation 87, 1927 konnte der Einfluss der Faktoren G, H und K untersucht werden (s. S. 400, 407 und 410).

<sup>1)</sup> Diese Kultur bestand nur aus sechs, am Ende eines Beetes stehenden Pflanzen; ihr M-Wert ist vermutlich zu niedrig.

Wie aus Tab. 11 ersichtlich ist, ist die Höhe ganz unabhängig von allen drei Faktoren.

TAB. 11. EINFLUSZ DER FAKTOREN G, H UND K AUF DIE HÖHE DER PFLANZE.

Faktoren	Phaentypen	Genotypen	M.	m.	n
H	farbig	HH + Hh	70.24	1.08	86
	weisz	hh	71.86	1.32	27
K	ganzfarb.	KK + Kk	70.52	1.08	67
	zonal	kk	70.00	1.80	20
G	einfach	GG + Gg	70.72	0.93	87
	doppelt	gg	69.20	1.02	27

Der Einfluss des Faktors A wird schön illustriert durch die Kurven der nana- und normalen Individuen einer  $F_2$ -Spaltung (Fig. 11).

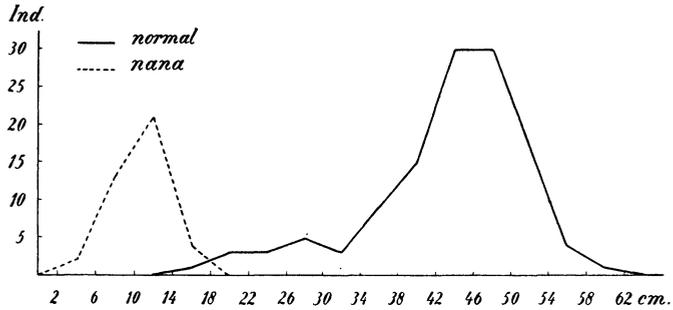


FIG. 11. Kurven der nana- und normalen Individuen einer  $F_2$ -Spaltung.

Nur die aller kleinsten, meistens krankhaften normalen Pflanzen reichen bis in das Variationsgebiet der nana-Individuen.

## ZWEITES KAPITEL

### DER HABITUS

Kurz nach dem Emporschießen der Hauptachse zeigen sich zwischen meinen verschiedenen Kulturen viele Unterschiede. Wie gewöhnlich bei dem Habitus der Fall ist, lassen sich die Unterschiede schwer in Worte fassen. In 1926 und 1927 habe ich versucht, über einige, den Habitus der jungen Pflanzen bestimmenden Elemente Näheres kennen zu lernen. Von den verschiedenen dafür in Betracht kommenden Kulturen wurden notiert:

1. die Anzahl der Blätter in der Blattrosette; 2. die Anzahl der basalen Seitenäste und 3. im Jahre 1927 von einigen wenigen Kulturen die Gesamtzahl der Blätter der Hauptachse bis zum Involukrum der Hauptblüte. Ausßerdem wurden in einigen Kulturen noch Beobachtungen über die Lage der Rosettenblätter und die Stellung der Seitenäste gemacht. Die Länge der Internodien spielt bei der Bestimmung des Habitus nur eine untergeordnete Rolle. Diese Beobachtungen sind ausschlieszlich bei AA- und Aa-Individuen gemacht worden. Im wesentlichen habe ich als Resultat den Eindruck von Vielförmigkeit bekommen.

#### § 1. *Anzahl und Lage der Rosettenblätter; totale Blätterzahl der Hauptachse.*

*Anzahl der Rosettenblätter.* Diese Anzahl wurde auf sehr einfache Weise bestimmt, indem ich die Blätter in der Richtung der Grundspirale von den Kotyledonen bis zum ersten Internodium abzählte. Weil dies bei schon ziemlich groszen Pflanzen geschehen musste, war öfters das erste Blatt verfault oder durch Erde bedeckt. Gewöhnlich gelang es mir aber die Überreste zu finden. In Fällen, wo nichts mehr übrig war, konnte das 2. oder 3. Blatt gewöhnlich an seiner Form erkannt werden. Die Anzahl steht stark unter dem Einfluss der Zeit des Pflanzens. Es zeigte sich, dass spät (am 8. Juni) gepflanzte Kulturen ungefähr 2—3 Rosettenblätter weniger hatten als zu normaler Zeit (Mitte Mai) ge-

pflanzte. Die Bodenunterschiede im Versuchsgarten hatten wenig Einfluss; zwei an verschiedene Stellen gepflanzte Teile derselben Kultur wiesen keinen Unterschied auf. Gleichfalls besteht nur ein sehr geringer Unterschied zwischen den Anzahlen in den Jahren 1926 und 1927, wie eine Vergleichung der Elternkulturen 1926 mit ihrer Nachkommenschaft 1927 lehrt (s. Tab. 13).

In Tab. 12 ist das Ergebnis der Zählungen der Selbstungen aus den Jahre 1926 verzeichnet.

TAB. 12. ANZAHL DER ROSETTENBLÄTTER DER SELBSTUNGEN AUS 1926.

Stamm	Nr.	Zahl der Rosettenblätter.																	M	n
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
II	7				1	5	14	6	4	2	1								10.50	33
	8					3	6	2											9.90	15
	9					2	1	12	2	1									10.95	18
	11					4	2	3	5	4									11.16	18
III	12												3	5	5	3			15.50	16
	13									1	0	1	4	1	2				15.10	9
	14										1	7	7	1					14.50	16
	15									2	5	7	6						13.85	20
	16											7	9	0	1				14.70	17
IV	25				1	0	4	4	4										10.76	13
	26		1	0	1	3	1	2	1										9.45	9
	27	1	0	0	1	15	21	17	6	1									10.16	62
VI	141				3	0	10	4	2										10.10	19
VIII	42	1	3	6	8														6.84	18
	43	1	2	3	7	4													6.65	17
	44			5	3	2													7.70	10
	45			5	4	1													7.60	10
	46			4	8	5													8.06	17
	48		1	3	9	6													7.95	19
	50		1	11	11	4	1												7.75	28
	51	3	9	2															5.95	14
	52				1	2	4	6	2										10.40	15
	53			1	2	12	6	7											9.57	28
	59					1	1	3	6	1									11.42	12
	62										1	0	0	1	5	3	2		17.83	12

Die zwischen zwei horizontalen Linien angegebenen Kulturen gehören zu einem Stamme ausser den letzten fünf, die nicht miteinander verwandt sind. Die Kulturen aus einem Stamme zeigen grosse Ähnlichkeit. Zwischen den einzelnen Stämmen bestehen grosse Unterschiede. Die M-Werte variieren zwischen 5.95 und 17.83.

In Tab. 13 ist der Mittel-Wert der Kulturen aus 1927 verglichen mit dem durchschnittlichen M-Werte der zu denselben Stämmen gehörigen Kulturen aus 1926.

TAB. 13. VERGLEICHUNG DER M-WERTE AUS 1926 UND 1927

Stamm.	1927		1926 durchschn. M-Wert
	Nr.	M	
II	3	10.16	10.50
III	5	14.30	14.50
IV	9	11.76	10.50
VI	54	10.10	10.00
VIII	43	8.63	7.50

Beide Werte zeigen grosse Übereinstimmung.

Die  $F_1$ -Zahlen sind mit denen der Selbstungen ihrer Elternpflanzen in Tab. 14 niedergelegt.

TAB. 14. ANZAHL DER ROSETTENBLÄTTER DER  $F_1$ -GENERATIONEN

Jahr.	Nr.			M			$n$ $F_1$
	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	$F_1$	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	$F_1$	
1926	48	50	72a	7.95	7.75	8.70	16
"	50	48	72b	7.75	7.95	8.12	17
"	51	48	74a	5.95	7.95	6.88	17
"	48	51	74b	7.95	5.95	7.00	18
"	51	50	75	5.95	7.75	7.35	17
"	53	51	81	9.57	5.95	8.45	21
"	11	12	82a	11.16	15.50	14.08	12
"	12	11	82b	15.50	11.16	14.70	33

Jahr.	Nr.			M.			n F <sub>1</sub>
	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	F <sub>1</sub>	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	F <sub>1</sub>	
1926	25	12—17	86	10.76	14.50	12.80	20
„	26	141	87	9.45	10.10	10.91	12
1927	5	54	60a <sub>1</sub>	14.30	10.03	13.12	25
„	5	54	60a <sub>2</sub>	14.30	10.03	13.20	25
„	54	5	60b	10.03	14.30	14.12	8
„	3	43	65a	10.16	8.63	10.86	15
„	43	3	65b	8.63	10.16	10.48	23
„	9	5	67	11.76	14.30	13.38	26

M ist in einigen Fällen intermediär, doch meistens gleich oder fast gleich dem höchsten M-Werte der Eltern. Von einigen Kreuzungen wurden Beobachtungen an den F<sub>2</sub>-Generationen gemacht. Da namentlich die Variabilität bei den F<sub>2</sub>-Generationen wichtig ist, sind hier alle Varianten eingetragen.

TAB. 15. ANZAHL DER ROSETTENBLÄTTER ZWEIER F<sub>2</sub>-GENERATIONEN  
F<sub>2</sub> von Stamm II × III

Gene- ration	Nr.	Jahr	Anzahl Rosettenblätter																n	M	v
			8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
P <sub>1</sub>	7—12	1926	1	14	23	21	11	7	1									78	10.66	13.8	
P <sub>2</sub>	12—17	„					3	7	25	31	7	6						79	14.62	7.8	
F <sub>1</sub>	82ab	„					6	8	8	8	11	4						45	14.48	13.1	
F <sub>2</sub>	90	„			4	7	6	8	4	5	4	3	1	2				44	13.52	17.6	

F<sub>2</sub> von Stamm III × IV

Gene- ration	Nr.	Jahr	Anzahl Rosettenblätter																n	M	v
			8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19							
P <sub>1</sub>	12—17	1926					3	7	25	31	7	6						79	14.62	7.8	
P <sub>2</sub>	25—27	„	3	18	26	23	11	1										82	10.29	10.6	
F <sub>1</sub>	86	„			1	2	2	11	3	1								20	12.80	8.6	
F <sub>2</sub>	87	1927	3	8	21	24	23	13	8	3	4	0	0	1	108			11.62	16.4		

In der Kreuzung II  $\times$  III sind für P<sub>1</sub> und P<sub>2</sub> die Gesamtzahlen aus den beiden Stämmen vom Jahre 1926 eingetragen, also die zweite Nachkommengeneration durch Selbstung der ursprünglich gekreuzten Elternpflanzen. Kultur 82 ist nicht die ursprüngliche F<sub>1</sub>, sondern eine aus einer Kreuzung zwischen Tochterpflanzen der ursprünglich gekreuzten Individuen. All diese Kulturen wuchsen im Jahre 1926. Da in den Stämmen schon eine so grosse Konstanz erreicht ist, dürfen wir diese Kulturen als Eltern, F<sub>1</sub>- und F<sub>2</sub>-Generationen miteinander vergleichen. Auf dieselbe Weise sind P und F<sub>1</sub> in der Kreuzung III  $\times$  IV angegeben, nur wuchs hier die F<sub>2</sub>-Generation in einem anderen Jahre als die F<sub>1</sub>- und die P-Formen. Wie man aus Tab. 13 ersieht, entsprechen die Zahlen aus dem Jahre 1927 ungefähr denjenigen von 1926.

Sehr auffällig ist der bedeutend grössere Variabilitätskoeffizient der F<sub>2</sub>. Bei beiden ist der M-Wert der F<sub>2</sub> kleiner als derjenige der F<sub>1</sub>, wie das bei Dominanz gefordert wird. Bei keiner der beiden findet sich eine Andeutung von mehr als einem Maximum. Auf Grund aller obigen Daten können wir schliessen, dass in meinen Kulturen grosse erbliche Unterschiede vorkommen, denen viele Faktoren zu Grunde liegen, mit meist dominantem Effekt.

*Lage der Rosettenblätter.* Im Stamme III sind die Blätter liegend (Taf. I, Nr. 2). In den übrigen Stämmen stehen die Blätter mehr oder weniger schräg. In einer Kreuzung: schräg  $\times$  liegend näherte sich die F<sub>1</sub> ziemlich stark der liegenden Elternpflanze. In den F<sub>2</sub>-Generationen fanden sich viele Übergänge, sodass eine unbedingt richtige Klassifikation nicht vorzunehmen war. Die extremen Typen kamen jedoch ziemlich oft vor. Auf 120 Pflanzen fand ich 14 ausgeprägt liegende und 10 stark schräge Rosetten. Man darf diesen Zahlen keinen weiteren Wert beimessen, als dass sie zeigen, dass beide Elterntypen in der F<sub>2</sub>-Generation in erheblichem Masse wieder herauspalten. In dieser F<sub>2</sub> wurde ferner untersucht, ob vielleicht auch die liegenden Rosetten durchschnittlich mehr Blätter hätten als die schräg stehenden. Die liegende Elternform hatte ungefähr 14, die schräge ungefähr 11 Rosettenblätter. Aus Tab. 16 ist zu ersehen, dass obige Vermutung richtig war.

TAB. 16. ZUSAMMENHANG ZWISCHEN ZAHL UND LAGE DER ROSETTENBLÄTTER

Lage der Blätter	Anzahl Rosettenblätter													M	m	
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
schräg. . . .	3	5	15	18	16	7	2								10.91	0.18
liegend . . .			5	4	6	6	6	3	3	0	0	1			12.94	0.40
													D	2.03	mD 0.44	
														D/mD	4.6	

Hierin sind alle Pflanzen der  $F_2$  so gut wie möglich als mehr liegend oder mehr schräg eingetragen. Etwaiger Unterschied musz sich in dieser Weise zeigen. Die Notizen über die Lage der Blätter wurden ganz unabhängig von den später angestellten Zählungen der Blätterzahl gemacht.

*Gesamtzahl der Blätter der Hauptachse bis zum Involukrum der Hauptblüte.* Im Anschluss an die Untersuchung der Anzahl der Rosettenblätter habe ich in 1927 einige Beobachtungen über die Gesamtzahl der Blätter gemacht. In Tab. 17 sind die Ergebnisse der Zählungen der Selbstungen angegeben.

TAB. 17. TOTALE BLÄTTERZAHL DER HAUPTACHSE UND DAS QUOTIENT  $M_r : M_t$ .

Stamm	Nr.	M	Min.—Max.	n	$M_r : M_t$ .
II	3	19.00	18—20	6	0.53
III	5	25.00	22—29	30	0.58
IV	9	22.94	18—27	34	0.51
VI	54	19.72	17—22	32	0.52
VIII	43	17.93	15—21	27	0.48

In der letzten Spalte ist das Quotient Rosettenblätterzahl  $M_r$ : Gesamtzahl  $M_t$  berechnet. Es ergab sich, dasz dieses Quotient ziemlich konstant ist. Aus diesem ziemlich konstanten Quotient lässt sich aber noch nicht schlieszen, dasz keine andren vorkommen können, da erst sehr wenige Beobachtungen angestellt wurden. Auch die Korrelations-

tabellen für die vermutlich schon weitgehend homozygoten Selbstungen zeigen einen sehr starken Zusammenhang zwischen der totalen Blätterzahl und der Anzahl der Rosettenblätter.

TAB. 18. KORRELATION ZWISCHEN DER TOTALEN BLÄTTERZAHL UND DER ZAHL DER ROSETTENBLÄTTER IN DER SELBSTUNG 9, 1927

		Totale Blätterzahl									
		18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Anzahl Rosettenblätter	8	1		1							
	9	1		1							
	10			1	1		1				
	11				2	2	1	1			
	12						8	2	1		
	13						2	1	4	1	
	14									1	1
	15										1

Drei  $F_1$ -Generationen erwiesen sich als nahezu intermediär, näherten sich vielleicht ein wenig dem grössten Elter.

### § 2. Zahl und Stellung der basalen Seitenäste

*Zahl der basalen Seitenäste.* Der Habitus der jungen Pflanze wird sehr stark bestimmt durch die Zahl der basalen Seitenäste. Die ersten Blätter der Blattrosette haben keine Achselknospe. Auf diese Blätter folgen eins oder zwei, die in ihrer Achsel sehr kleine Seitenäste tragen, dann kommen ohne Übergang die kräftigen Seitenäste. Nur diese wurden gezählt. Diese Anzahl steht ebensowie die Anzahl der Rosettenblätter stark unter dem Einfluss der Zeit des Pflanzens. Bei frühem Pflanzen entstehen mehr Äste als bei spätem. Bodenunterschiede im Garten haben einen geringen Einfluss. Zwischen den Mittelwerten für die Stämme in den Jahren 1926 und 1927 besteht ein ziemlich groszer Unterschied.

In Tab. 19 sind die M-Werte für die Selbstungen 1926 angegeben (Spalte M-Rosettenblätter s. unten).

TAB. 19. ANZAHL DER BASALEN SEITENÄSTE DER SELBSTUNGEN AUS 1926

Stamm	Nr.	M	
		basale Seitenäste	Rosettenbl.
II	7—12	4.56	10.62
III	12—17	8.15	14.70
IV	25	4.67	10.76
„	26	4.73	9.45
„	27	6.76	10.16
VI	141	3.70	10.10
VIII	42, 43	4.23	7.35
„	46	3.66	7.60
„	48, 50	4.40	7.90
	51	2.45	5.95
	53	5.77	9.57
	59	10.32	11.42
	62	10.80	17.83

In den Stämmen sind meistens die Schwesterkulturen, wenn dieselben sehr gleichförmig waren, zusammengeschlagen worden. In Stamm IV treten zwischen den einzelnen Schwesterkulturen ziemlich grozse Unterschiede auf. Die einzelnen Stämme und Selbstungen unterscheiden sich stark voneinander. Einige F<sub>1</sub>-Generationen zeigen eine mehr oder weniger deutliche Dominanz. Die Anzahl der basalen Seitenäste hängt insofern mit der Anzahl der Rosettenblätter zusammen, als nicht mehr Äste als Rosettenblätter gebildet werden können. Wollen wir nach weiterem Zusammenhang suchen, so können wir die beiden M-Werte der verschiedenen Kulturen miteinander vergleichen. Zu diesem Zwecke sind in Tab. 19 auch die M-Werte für die Anzahl der Rosettenblätter angegeben. Wir ersehen, dass sehr verschiedene Kombinationen vorkommen. (z. B. 59 und 7—12). Das beweist, dass beide Merkmale jedenfalls teilweise unabhängig voneinander bestimmt werden.

TAB. 20. KORRELATION ZWISCHEN DER ANZAHL DER BASALEN SEITEN-  
ÄSTE UND DER ANZAHL DER ROSETTENBLÄTTER

		Anzahl der Kosettenblätter.							Anzahl der Rosettenblätter.					
		8	9	10	11	12	13	14						
Anzahl der bas. Seitenäste	2	2	1											
	3	1	10	7	1									
	4		3	9	4									
	5			6	15	2	1							
	6				3	7	4							
	7				1	1	1							
	8						1							
	9						1	1						
									8	9	10	11	12	13
Anzahl der bas. Seitenäste	4			2										
	5			3										
	6	1	5	10	3									
	7		3	10	6	1								
	8				7	2	1							
	9					3								

Kulturen 7—12, 1926 (Stamm II).

Kultur 27, 1926 (Stamm IV).

In den Korrelationstabellen eines homogenen Stammes oder einer homogenen Selbstung nehmen wir einen deutlichen Zusammenhang war, derart dasz durchschnittlich mit jeder Zunahme von einem Rosettenblatt, die Zahl der Seitenäste um eins zunimmt. Diese Korrelation wird im wesentlichen physiologischer Natur sein, weil sie in Kulturen mit verschiedenen Kombinationen (Nr. 12—17 und Nr. 27) der beiden M-Werte auf dieselbe Weise zutage tritt (Tab. 20).

*Die Stellung der basalen Seitenäste.* Diese ist sehr verschieden. Sie reicht von fast vertikal (Taf. I, Nr. 3 und 5) bis zu fast horizontal (Taf. I, Nr. 6).

Aus den Verhältnissen in Stamm VIII ist einiges über die Erblichkeit dieses Merkmals zu folgern. Es gibt dort zwei verschiedene Stellungen, die in meinen Notizen mit vertikal und horizontal angedeutet sind (Winkel mit dem Horizontalen bezw. 75 gr. und 30 gr.). In 1925 wurden aus einer konstant vertikalen Kultur vier Pflanzen geselbstet, die 1926 sämtlich 65 vertikale Pflanzen ergaben. In einer spalten- den Kultur wurden drei Selbstungen gemacht. Zwei derselben von Pflanzen mit vertikalen Seitenästen waren konstant, die Selbstung der Pflanze mit horizontalen Seitenästen spaltete in 19 horizontal und 6 vertikal. Eine Kreuzung letzterer Pflanze mit vertikal ergab 20 horizontal gegen 14 vertikal; eine Kreuzung mit konstant horizontal nur horizontal.

Es liegt diesem Unterschiede also vermutlich ein Faktor zu Grunde, den ich B nenne.

## § 3. Die Krüppelrasse

Die Krüppelpflanzen (Taf. I, Nr. 4) unterscheiden sich von den normalen dadurch, dass sie ein sehr unregelmäßiges, öfters stark gehemmttes Wachstum haben. Meistens bilden sich spät in der Vegetationsperiode noch mehrere Seitenäste aus. Es gibt jedoch auch Übergänge zwischen normalen und krüppeln Individuen, die eine Klassifikation öfters sehr erschweren. Die Rasse entstammt einer Samenprobe aus Madrid, die in 1924 in den Versuchsgarten gesät wurde. Es wurden von dieser Kultur erst Notizen gemacht, als die Pflanzen schon zu blühen anfangen. Eine einzige Pflanze unterschied sich von den andern durch die stark zerschlitzten Blütenblätter der einfachen Blume. Deshalb wurde sie geselbstet und zugleich wurde eine Kreuzung mit einer einfachblütigen Pflanze (Stamm VI) mit ganzrandigen Blütenblättern gemacht.

Die Selbstung ergab in 1925 fünf Pflanzen, eine mit stark zerschlitzten Blütenblättern, Nr. 50. 1, 1925 und vier mit ganzrandigen. Von ersterer Pflanze wurde notiert, dass es bei ihr Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Hauptachse und der Seitenäste gab. Vermutlich ist also diese Pflanze krüppelig gewesen. Die  $F_1$ -Generation ergab in 1925 nur normal gebaute Pflanzen mit ganzrandigen Blütenblättern. Die Selbstung der krüppeln Pflanze ergab in 1926 50 Krüppelpflanzen von denen zwei auf Taf. I abgebildet sind. Alle Pflanzen hatten mehr oder weniger stark zerschlitzte Blütenblätter. Die  $F_1$ -Generation von der Kreuzung der Pflanze 50.1, 1925 mit einer normalen ergab 40 normal gebaute Pflanzen mit ganzrandigen Blütenblättern.

In den  $F_2$ - und  $F_3$ -Generationen spalteten die Krüppelpflanzen und die Pflanzen mit zerschlitzten Blütenblättern wieder heraus wie aus Tab. 21 ersichtlich ist.

TAB. 21.  $F_2$ - UND  $F_3$ -SPALTUNGEN

Jahr.	Nr.	Generation	Habitus		Blütenblätter	
			normal	krüppel	ganzrandig	zerschlitzt
1926	102	$F_2$	34	13	36	11
1927	82	„	22	13	26	9
„	99	$F_3$	37	17	38	18
Summe			93	45	100	38
berechnet für 4 Ind.			2.7 m 0.15	1.3 D/m 2	2.9 m 0.15	1.1 D/m 0.6

Beide Verhältnisse liegen innerhalb der Fehlergrenzen des 3 : 1 Verhältnisses. Zwischen den zerschlitzen Blütenblättern und dem Krüppelhabitus besteht ein gewisser Zusammenhang, was aus Tab. 22 hervorgeht.

TAB. 22. ZUSAMMENHANG ZWISCHEN ZERSCHLITZTEN  
BLÜTENBLÄTTERN UND DEM KRÜPPELHABITUS

Jahr	Nr.	normal ganz- randig	normal zer- schlitzt	krüppel ganz- randig	krüppel zer- schlitzt
1926	102	31	5	3	8
1927	82	19	3	4	8
„	99	34	3	2	15
Summe		84	11	9	31

Dieses Verhalten deutet vielleicht hin auf eine dihybride Spaltung mit Koppelung. In alle obigen Klassifikationen sind nur ausgeprägt krüpple Pflanzen und Pflanzen mit stark zerschlitzen Blütenblättern als krüppel und zerschlitzt eingetragen. Pflanzen bei denen ich zweifelte ob sie krüppel oder normal waren, sind als normal bezeichnet worden. Pflanzen deren Blütenblätter nur einige wenige kleine Zacken zeigen, sind als ganzrandig in der Tabelle angegeben. Es ist also möglich, dasz die normalen Pflanzen mit zerschlitzen Blütenblättern eigentlich einen Krüppelhabitus haben, oder dasz die Krüppelpflanzen mit ganzrandigen Blütenblättern unrichtig als ganzrandig notiert sind. Es ist also auch noch möglich, dasz diesen beiden Eigenschaften nur ein einziger Faktor zu Grunde liegt. Weitere  $F_3$ -Züchtungen müssen hierüber Auskunft geben.

## DRITTES KAPITEL

### LÄNGE UND BREITE DER KOTYLEDONEN UND IHR ZUSAMMENHANG MIT DEM SAMENGEWICHTE

Im Frühjahr 1924 erregten die Differenzen in der Länge und Breite der Kotyledonen meine Aufmerksamkeit und ich entschloß mich dazu die Erbllichkeit dieser Unterschiede in meinen Kulturen zu verfolgen. Es wurden jedoch nie absichtlich Versuche zum genetischen Studium der Kotylengröße angestellt. Nur wurde aus dem Material, das zu anderen Zwecken gezogen wurde, soviel wie möglich für die Vererbung der Kotylengröße gefolgert. In bezug auf das Verhalten der  $F_1$ -Generationen der Kreuzungen habe ich zugleich den Zusammenhang mit dem Samengewichte untersucht.

In 1924, 1925, 1926 und teilweise im Jahre 1927 wurden die Kotyledonen den jungen Pflanzen im 3—4 blättrigen Stadium, als sie in den Versuchsgarten gepflanzt wurden, entnommen. Dieselben haben dann ihre endgültige Größe erreicht. Sie wurden zwischen Fliespapier getrocknet und im Winter gemessen. Ich maß die grösste Breite (B),

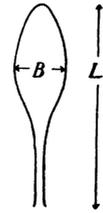


FIG. 12.

und die Länge (L) von der Ansatzstelle am Hypokotyl aus (Fig. 12). Die erhaltenen Werte sind im Folgenden immer in mm angegeben worden.

Stark modifizierend auf die Ausbildung der Kotyledonen wirkt das früh oder spät Pikieren der Keimlinge und die Stelle der Keimtöpfe im Mistbeet, Warmhaus oder im Freien. Im Untenstehenden sind denn auch nur zu gleicher Zeit und Stelle gesäte und regelmässig pikierte Kulturen miteinander verglichen worden. Ursachen fluktuierender Variabilität finden sich auch in Bodenungleichmässigkeiten und in der Stelle der Pflanze in der Pikierschüssel. Der Boden war gesiebte Gartenerde, also äusserst gleichmässig. Der Einfluss der Stelle im Schüssel ist insoweit ausgeschaltet, als die Randpflanzen meistens die zuletzt pikierten sind. Beim Pflanzen in den Versuchsgarten haben sie

meistens das 3—4 Blätterstadium noch nicht erreicht. Diesen Keimpflanzen wurden also keine Kotyledonen entnommen.

Aus praktischen Gründen sind die beiden Kotyledonen der einzelnen Pflanzen nicht zusammen gehalten. In diesem Material sind also individuelle und partielle Variabilität vermischt. Es wäre vielleicht besser für jede Pflanze den Mittelwert ihrer beiden Kotyledonen anzugeben und diese Zahlen statistisch zu verwerten.

Von einigen Kulturen, wo dies möglich war, sind M und m in dieser Weise berechnet worden. Es zeigte sich, dass M meistens etwas höher war und  $\sigma$  ungefähr gleich blieb. Durch Halbierung von n muss dann m  $\sqrt{2}$  mal so groß werden. Bei der Bestimmung der m zweier Kulturen habe ich denn auch immer die m-Werte zuerst mit  $\sqrt{2}$  multipliziert.

Bei der Vererbung der Länge spielt der nana-Faktor eine Rolle. Aus Tab. 23 geht hervor, dass die AA- und Aa-Pflanzen längere Keimblätter haben als die aa-Individuen. Ob auch die Breite verschieden ist, ist noch fraglich.

TAB. 23. EINFLUSS DES NANA-FAKTORS AUF DIE KOTYLENGRÖSZE

Jahr	Nr.	Länge		Breite		aa:(AA+Aa)		n	
		AA+Aa	aa	AA+aa	aa	Länge	Breite	AA+Aa	aa
1924	5	22.62	18.72	4.62	4.65	0.83	1.00	37	23
1925	9	30.08	25.27	5.79	5.82	0.84	1.00	82	32
„	10a	27.07	24.66	5.88	6.30	0.91	1.06	66	23
„	10b	28.42	24.34	6.21	6.64	0.86	1.07	80	28
„	130	27.82	25.02	6.01	6.30	0.90	1.05	69	23
„	132	29.88	26.90	5.85	5.60	0.90	1.06	144	49
1926	23	25.62	23.83	4.89	5.12	0.93	1.05	26	12
„	24	23.32	20.63	4.86	5.22	0.88	1.06	28	11
„	171	25.53	22.55	6.06	6.32	0.88	1.04	246	88
Herbst 1926	6.2 <sup>1)</sup>	29.50	24.34	6.32	6.42	0.83	1.02	24	6
„	2.28	31.56	25.75	6.09	6.12	0.82	1.00	16	4
„	19.89	28.86	24.39	6.09	6.25	0.85	1.03	25	14
„	19.90	25.90	22.75	5.91	6.04	0.88	1.02	25	12
„	19.91	28.38	24.83	6.32	6.09	0.87	0.96	35	6
„	35.18	25.16	20.84	5.12	5.09	0.83	1.00	11	6
1927	9	22.27	19.17	5.53	5.96	0.86	1.08	134	48

<sup>1)</sup> Die Herbstsaat 1926 trägt die Nummern der Pflanze 1926, woraus sie stammt.

Auszer diesem nana-normal Unterschiede gibt es zwischen den verschiedenen nana- und normal Kulturen noch erhebliche erbliche Differenzen. Am besten kann dies demonstriert werden an den Mittelzahlen der Selbstungen aus 1926. Gleichwie in Tab. 5 sind die Geschwisterkulturen durch eine Klammer angedeutet worden.

TAB. 24. KOTYLENGRÖSZE DER SELBSTUNGEN AUS 1926

normal-Selbstungen						nana-Selbstungen							
Stamm	Nr.	Länge		Breite		n	Stamm	Nr.	Länge		Breite		n
		M	m	M	m				M	m			
II	7	19.66	0.15	4.74	0.13	51	I	1	25.57	0.18	7.47	0.10	66
	9	22.06	0.40	4.66	0.14	36		2	22.40	0.32	5.65	0.13	47
	11	21.80	0.50	4.87	0.18	28		3	24.78	0.20	7.62	0.09	74
III	12	24.04	0.41	5.11	0.20	35		4	24.67	0.20	7.02	0.09	78
	14	25.87	0.36	4.62	0.12	27		5	23.92	0.19	7.48	0.10	96
	15	27.88	0.25	4.01	0.08	42		6	22.53	0.48	7.25	0.20	29
	16	25.13	0.54	3.82	0.12	30	IV	17	20.98	0.15	5.46	0.07	70
IV	23	25.62	0.41	4.89	0.16	26		18	22.55	0.14	6.79	0.10	57
	24	23.32	0.28	4.88	0.10	28		19	21.75	0.17	6.78	0.08	108
	25	26.77	0.45	7.18	0.11	34	V	31	24.74	0.25	7.30	0.11	51
26	26.75	0.80	5.06	0.22	16	33		22.56	0.21	7.87	0.08	98	
27	27.40	0.22	6.77	0.09	78	34		24.08	0.13	7.65	0.16	34	
VII	36	16.69	0.27	3.30	0.08	33	VII	36	16.69	0.27	3.30	0.08	33
	37	18.08	0.31	4.67	0.11	36		37	18.08	0.31	4.67	0.11	36
	181	18.68	0.39	4.50	0.13	45		181	18.68	0.39	4.50	0.13	45
	182	22.43	0.35	4.97	0.08	34		182	22.43	0.35	4.97	0.08	34
	183	19.73	0.25	4.12	0.08	38		183	19.73	0.25	4.12	0.08	38

Eine mit der Verwandtschaft übereinstimmende Größengruppierung ist nicht zu verkennen (vergl. z.B. Stamm I und VII oder Stamm II und IV normal). Auch innerhalb der Stämme gibt es vermutlich noch erbliche Unterschiede. (z. B. Kult. 36—182, Stamm VII; D/mD für L ist 9.2, für B 10.5, oder Kult. 25—26, Stamm IV normal; D/mD für B ist 6.2).

In Fig. 13 sind zwei nana-Kulturen mit sehr verschiedener Kötylengröße abgebildet worden. Links Nr. 36, rechts Nr. 5b beide aus Tab. 24.

Von den beiden Gruppen 110—125 und 125—170 sind die Mittel-

werte in Tab. 25 und 26 klassifiziert worden. Die Ascendenz beider Gruppen ist aus Stammbaum VI ersichtlich.

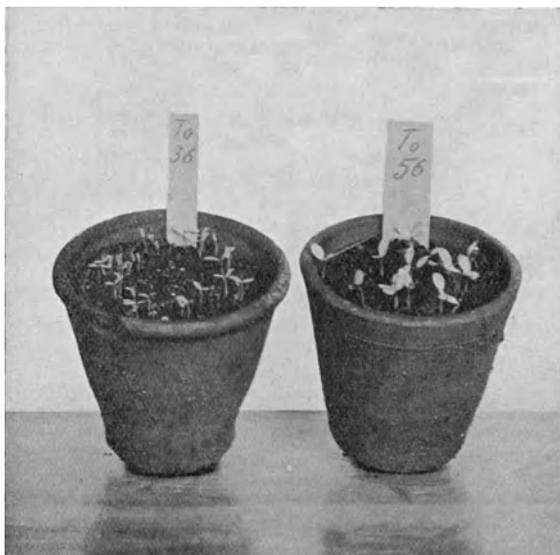


Fig. 13. Zwei nana-Selbstungen mit verschiedener Kotylengröße.

TAB. 25. VERTEILUNG DER MITTELWERTE FÜR LÄNGE

Eltern- kult. 1925	Nr.	M-Werte für Länge											M der M-Werte
		18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
18	110—125	1	0	2	0	2	1	0	5	0	0	1	22.66
150	125—170		3	6	4	3	9	5	3				21.59

TAB. 26. VERTEILUNG DER MITTELWERTE FÜR BREITE

Eltern- kult. 1925	Nr.	M-Werte für Breite									M der M-Werte
		4	4.25	4.5	4.75	5	5.25	5.5	5.75	6	
18	110—125		1	2	3	4	1	0	0	1	4.77
150	125—170	3	9	6	5	2	3	3	1		4.79

Die beiden Gruppen zeigen in ihren Mittelwerten für Länge und Breite keine bedeutenden Unterschiede. Wohl aber, zumal für die

Länge, ist die Streuung der Mittelzahlen von Nr. 110—125 grösser als die der Gruppe Nr. 125—170. Dieses weist darauf hin, dass Kult. 18, 1925 mehr heterozygotisch war als Kult. 150, 1925. Innerhalb der Gruppen finden sich vermutlich noch erbliche Differenzen.

Es sind absichtlich in Tab. 24 die Zahlen der Ascendenz nicht angegeben worden, denn die Elterngeneration wuchs unter ganz anderen Umständen und wurde mit unregelmässigen Intervallen pikiert. Die Differenzen zweier Gruppen von Geschwisterkulturen müssen nur dann mit denen der Groszelternkulturen übereinstimmen, wenn diese letzteren genügend homozygotisch sind.

Nur für Stamm II und III darf ich schon in 1924 eine hochgradige Homozygotie annehmen (S. 353). Es zeigt sich, dass in 1924 gleichwie in 1926 die „Munstead White“ Rasse (Stamm III) die längsten Kotyledonen hatte (Länge 1924, Stamm III ist 22,59 mm; Stamm II ist 21,00 m).

In Tab. 27 sind 9  $F_1$ -Generationen samt den Selbstungen ihrer Eltern angegeben worden. In 1927 wurden sie in Parallelkultur in Holzkästchen gezogen, damit durch äussere Umstände verursachte Unterschiede, soviel als möglich ausgeschaltet würden.

Hinter dem  $F_1$ -Werte ist immer dessen Abweichung von dem mittleren Werte der Eltern eingetragen (Spalte A). Weiter ist grösser als der grösste Elter mit +, kleiner als der kleinste mit — angedeutet worden (Spalte B).

TAB. 27.  $F_1$ -GENERATIONEN UND SELBSTUNGEN IHRER ELTERN  
Breite

Jahr	Nr.			M			$n_{F_1}$	A	B
	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	$F_1$	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	$F_1$			
1926	110	36	80	4.77	3.30	4.26	53	+0.25	
„	11	12	82b	4.87	5.11	3.90	77	—1.09	—
„	25	12—17	86	7.18	4.25	6.03	33		
„	26	141	87	5.06	3.90	6.22	28	+1.74	+
„	15	16	88	4.01	3.82	5.14	25	+1.22	+
„	64	58	77, 78	8.24	6.44	7.40	56	+0.06	
1927	3	43	65ab <sup>1)</sup>	1.82	4.65	4.88	43	+1.65	
„	5	54	60a	3.39	4.22	3.82	35	0.00	
„	9	5	67	5.53	3.52	4.28	38	—0.25	

<sup>1)</sup> Die Zahlen der beiden reziproken Kreuzungen sind hier zusammengeschlagen worden.

TAB. 27. F<sub>1</sub>-GENERATIONEN UND SELBSTUNGEN IHRER ELTERN

Länge									
Jahr	Nr.			M			n F <sub>1</sub>	A	B
	Selbst. der ♀	Selbst der ♂	F <sub>1</sub>	Selbst. der ♀	Selbst. der ♂	F <sub>1</sub>			
1926	110	36	80	24.69	16.69	24.09	53	+4.09	
„	11	12	82b	21.80	24.04	22.03	77	—0.89	
„	25	12—17	86	26.77	25.50	30.47	33	+4.00	+
„	26	141	87	26.75	20.20	26.50	28	+3.02	
„	15	16	88	27.88	25.13	28.20	25	+1.70	
„	64	58	77,78	26.61	27.69	27.90	56	+0.75	
1927	3	43	65ab	12.05	24.53	24.50	43	+6.21	
„	5	54	60a	19.03	18.98	20.02	35	+1.01	+
„	9	5	67	22.27	19.84	19.65	38	—1.40	

Die F<sub>1</sub>-Generationen zeigen sehr verschiedenes Verhalten. Sie sind intermediär, gleich dem grössten Elter oder grösser, gleich dem kleinsten oder kleiner.

Ausser den intermediären Fällen sind die meisten F<sub>1</sub>-Generationen matroclin. Nr. 67 ist patroclin. Nr. 65 wird auf S. 386 besprochen werden. Dieses unregelmässige Verhalten weist darauf hin, dass es sich hier nicht nur um polymere Faktoren handelt, denn dann gibt es meistens keine Dominanz nach beiden Seiten hin. Die Erwägung, dass die Kotyledonen zuerst auf Kosten des Endosperms wachsen, legt die Vermutung nahe, dass dieses Verhalten vielleicht durch einen Zusammenhang zwischen der Masse der Keimblätter und dem Samengewichte erklärt werden könnte. Wenn wir Unterschiede in der Dicke und im spez. Gewichte der Kotyledonen vernachlässigen, so können wir  $L \times B$  der Kotyledonenmasse annähernd proportionell stellen. Das Samengewicht derjenigen Kulturen aus Tab. 27, von denen noch genügend Samen vorhanden waren, ist in Tab. 28 angegeben worden. Es wurden die Samen meistens zu 30 zusammen gewogen und durch Teilung das Einzelsamengewicht bestimmt.

TAB. 28. ZUSAMMENHANG KOTYLENGRÖSZE-SAMENGEWICHT  
IN DEN KULTUREN AUS TAB. 27

Jahr	Gene- ration	Nr.	B	L	Samen- gewicht	L × B
1926	♀	64	8.24	26.61	5.2	291
„	F <sub>1</sub>	77+78	7.40	27.90	4.5	206
„	♂	58	6.44	27.69	3.5	179
1927	♀	5	3.39	19.03	2.0	65
„	F <sub>1</sub>	60a	3.32	20.02	1.9	77
„	♂	54	4.22	18.98	2.2	80
„	♀	9	5.53	22.27	3.2	123
„	F <sub>1</sub>	67	4.28	19.65	2.1	80
„	♂	5	3.52	19.84	2.0	80

Schon in dieser Tabelle ist ein gewisser Zusammenhang nicht zu leugnen. Viel deutlicher zeigt sich der Einfluss des Samengewichtes in Tab. 29. Dort sind eine Anzahl von reziproken Kreuzungen (a und b) aus 1925 zusammengestellt.

Die Embryonen zweier reziproken Kreuzungen im ganzen betrachtet, sind gleich veranlagt, sie wachsen jedoch zuerst auf Kosten eines verschieden veranlagten Endosperms. Leider sind diese F<sub>1</sub>-Generationen infolge verschiedener äusserer Umstände während der Kultur nicht mit ihren Eltern vergleichbar.

TAB. 29. ZUSAMMENHANG KOTYLENGRÖSZE-SAMENGEWICHT  
IN REZIPROKEN KREUZUNGEN AUS 1925

Nr.	B	L	Samen- gew.	L × B
60a	6.54	28.93	4.1	196
b	6.56	26.69	3.5	175
65a	5.55	24.28	4.0	135
b	5.43	23.46	2.7	128
66a	6.87	30.89	4.5	212
b	5.64	25.39	3.1	144
68a <sub>1</sub>	5.34	25.88	3.8	139
a <sub>2</sub>	5.46	25.84	3.9	141
b	4.58	24.06	2.8	111

Nr.	B	L	Samengew.	L × B
73a	4.67	23.10	2.5	108
b	5.34	24.92	3.2	133
76a	4.75	23.40	2.6	111
b	4.84	24.02	2.5	117
80a	5.27	27.13	3.3	146
b	5.96	27.87	3.9	166
82a	5.79	28.30	4.1	164
b	4.48	24.63	2.8	111

Wenn das Samengewicht die häufige Matroklinie des  $L \times B$  Wertes erklären soll, dann muß es selbst eine matroklone Vererbung aufweisen. Von vornherein ist dies zu erwarten, denn das Gewicht des *Nigella*-samens wird fast ganz von demjenigen des Endosperms bedingt. Das Endosperm hat zwei Chromosomensätze der Mutter und nur einen des Vaters. Diese Erwartung wird durch Tab. 30 bestätigt.

TAB. 30. VERERBUNG DES SAMENGEWICHTES

Selbst. ♀	Selbst. ♂	Kreuzung	Selbst. ♀	Selbst. ♂	Kreuzung		
4.5			3.5				
		3.3		4.0		3.4	3.5
		3.5		4.5		4.2	3.1
		3.4		4.3		3.3	3.3
		3.2		4.6		3.7	3.3
		?		4.0		3.2	3.0
		?		4.6		?	3.3
3.5			2.8				
		3.4		3.5		3.4	2.4
		3.1		3.7		3.5	2.5
		3.5		3.8		3.1	2.5
		3.5		3.9		3.7	2.8
		2.8		3.9		3.2	2.7
				3.5	2.7		

Die  $F_1$  Nr. 67 (Tab. 27) macht eine Ausnahme. Dort ist das Samengewicht patroklin ebensowie die Kotylengröße.

Aus Obenstehendem ist zu entnehmen, dass die Kotylengröße teilweise vom Samengewichte bedingt wird. Es gibt jedoch auch Unterschiedenen Differenzen im Genotypus des Embryos zu Grunde liegen. Einerseits ist der Keimling vermutlich imstande durch assimilatorische Tätigkeit Material für das Wachstum der Kotyledonen zu liefern; andererseits können sich L und B innerhalb eines konstanten  $L \times B$  Wertes verändern.

Einen derartigen Unterschied gibt es zwischen nana und normal; denn zwischen dem Samengewichte der normalen und dem der nana-Pflanzen, die aus einer Selbstung stammen, gabes keinen Unterschied. Auch die anderen Differenzen werden teilweise vom Genotypus des Embryos bedingt sein. Es lassen sich unschwer aus den Selbstungen 110—125 und 125—170 Kulturen mit gleichem Samengewicht und statistisch sicher gestellten Unterschieden in L und B auffinden (Tab. 31).

TAB. 31. UNTERSCHIEDE IN L UND B ZWISCHEN KULTUREN MIT GLEICHEM SAMENGEWICHT

Nr.	Kotylengröße		D/m <sub>D</sub>		Samengewicht.
	B	L	B	L	
{ 130	4.18	18.17	}	3.8	2.4
{ 123	4.60	21.40			
{ 127	4.76	22.71	} 4.6		2.5
{ 126	5.62	22.84			
{ 128	4.04	21.52	} 3.9	5	2.8
{ 159	5.79	24.80			

Die Vererbung dieser Unterschiede musz an  $F_1$ - und  $F_2$ -Generationen mit gleichem Samengewicht studiert werden. Dies auszuführen ist wohl eine sehr langwierige Sache.

$F_2$ -Generationen habe ich nur sehr wenige. Ihr  $v$ -Wert unterscheidet sich nicht wesentlich von dem vieler Selbstungen. Dies wird vermutlich wieder seine Ursache im Einfluss des Samengewichtes haben.

Eine stark abweichende Kotylengröße ist die der Kultur 3, 1927 (s. Tab. 27). Ihre Länge ist 12.05 mm, ihre Breite 1.82 mm. Ihr Samen-

gewicht war 2.9 mgr, also ganz normal. Ihre Kreuzungssamen gaben dem Samengewicht entsprechende Kotyledonen. Hier gibt es also einen starken Einfluss des Vaters.

Die  $F_1$  60b, 1927 (die reziproke  $F_1$ , s. Tab. 28, 60a) gab neben einigen normalwachsenden Kotyledonen, Keimlinge deren Kotyledonen nicht länger als 1—2 mm wurden. Leider gingen dieselben ein. Die Keimung von allen anderen Kreuzungs- und Selbstungssamen der Mutterpflanze war ganz normal, sowie die der Selbstungssamen von 18 Schwesternpflanzen.

Auch in der Höhe der Pflanze und in der Anzahl der Rosettenblätter wich 60b von 60a ab.

Vielleicht liegen diesen beiden abnormen Kötylengrößen physiologische Unstimmigkeiten zwischen Endosperm und Keimling zu Grunde.

---

## VIERTES KAPITEL

### DIE CHLOROPHYLMERKMALE

Es sind in diesem Kapitel eine Rasse mit gelben Keimlingen und eine Rasse mit gelbbunten Pflanzen behandelt worden. Überdies trat in *Nigella* noch weiszbunt auf. Dieses Merkmal ist aber nicht verfolgt worden.

#### § 1. Die gelben Keimlinge

In 1925 entdeckte ich in der Aussaat 19 eine Anzahl von Keimlingen mit völlig reingelben Kotyledonen. Diese Pflanzen gingen schon vor der Bildung des ersten Blattes ein.

Aus derselben Kultur wurden 5 Pflanzen eingebeutelt und 1926 nachgezüchtet. Drei Kulturen ergaben wieder gelbe Keimlinge, zwei waren konstant grün. Aus einer dieser spaltenden Kulturen wurden alle Pflanzen auf ihre Nachkommenschaft geprüft. Dieser Versuch wurde im Herbst des Jahres 1926 angestellt, da hierzu nur Keimpflanzen erforderlich waren.

Alle spaltenden Kulturen sind in Tab. 32 eingetragen worden. Das Verhältnis der Zahlen stimmt mit einer monofaktoriellen Spaltung überein.

TAB. 32. SPALTUNGEN GRÜNE-GELBE KEIMLINGE

Jahr	Nr.	Keimlinge		Jahr	Nr.	Keimlinge	
		grün	gelb			grün	gelb
1925	19	58	16	Herbst 1926	21	13	2
1926	37	36	15	„	22	8	1
„	182	28	8	„	24	6	1
„	183	24	13	„	25	12	2
Herbst 1926	3	25	1	„	26	13	2
„	4	12	2	„	27	17	6
„	9	11	7	„	30	69	20
„	10	16	2	„	31	12	2
„	11	11	6	„	34	12	3
„	15	14	6	„	36	12	3
	18	7	2				
				Summe		407	120
				berechnet für 4		3.10	0.90
				Ind.		m 0.075	D/m 1.33

Für den betreffenden Faktor führe ich das Symbol E ein; ee is gelb, Ee und EE sind grün und nicht voneinander zu unterscheiden. Diesem Schema gemäsz muss eine Selbstung von Ee für  $\frac{2}{3}$  aus Ee- und für  $\frac{1}{3}$  aus EE-Pflanzen bestehen.

Insgesamt wurden von einer derartigen Selbstung 36 Pflanzen untersucht. Es zeigte sich, dass 20 dieser Pflanzen in ihrer Nachkommenschaft gelbe Keimlinge abspalteten und 16 nicht. Von diesen 16 Kulturen hatten 6 weniger als 10 Pflanzen. Hiervon darf ich wenigstens die Hälfte zur Gruppe Ee rechnen. Aus diesen Kulturversuchen ergibt sich, dass von diesen 36 Pflanzen 23 Ee und 13 ee sind, dem 2:1 Verhältnis gemäsz.

Über die Herkunft der Ee-Pflanzen kann ich nichts mit Sicherheit sagen. Wie Stammbaum VII zeigt, stammt Kultur 10, 1924 aus Pflanze 7.5.2, 1923. Von dieser Pflanze wurden 25 Samen ausgesät, welche 22 grüne Keimpflanzen ergaben.

Von 19 dieser Pflanzen wurden späterhin Samen gesammelt. Da die ganze Kultur 10, 1924 doppelblütig war, wird der grösste Teil dieser Samen durch spontane Selbstung entstanden sein. Es zeigte sich, dass 13 dieser Samenproben gelbe Keimlinge abspalteten und 6 nicht. Unter diesen 19 Pflanzen gab es also 13 Ee- und 6 EE-Individuen. Hieraus lässt sich folgern, dass die Pflanze 7.5.2. schon Ee war. Meine Wahrnehmungen reichen nicht weiter zurück.

In F<sub>1</sub>-Generationen von Kreuzungen einer Ee-Pflanze mit konstant grünen Formen aus andern Stämmen ist nie ein gelber Keimling entstanden. Diese F<sub>1</sub>-Generationen bestehen vermutlich zur Hälfte aus EE- und zur Hälfte aus Ee-Pflanzen. Es sind nur drei F<sub>2</sub>-Generationen hieraus gezüchtet worden. Nur eine ergab gelbe Keimlinge.

Hier liegt also ein Fall vor, wo grün völlig über gelb dominiert. Die Samen mit ee-Keimen haben eine ziemlich normale Keimkraft und ergeben normal gebildete Keimpflanzen, die aber vor der Bildung der weiteren Blätter eingehen. In der Literatur finden sich nur wenige ganz analoge Fälle, nämlich die von CORRENS (13, 14) untersuchten xantha-Sippen von *Mirabilis Jalappa* und *Mercurialis annua*. Auch bei *Antirrhinum* kommen gelbe Keimlinge vor, BAUR (1). Bei letzterer Pflanze ist grün aber nicht dominant, denn die Heterozygote ist eine sogenannte *aurea*-Pflanze. Solche Pflanzen kommen auch bei *Nicotiana tabacum* vor. Bei diesen beiden Pflanzen stirbt die homozygote, nicht grüne Form gleich nach oder auch schon vor der Keimung ab, sodass sich keine gelben Keimpflanzen bilden.

## § 2. Die gelbbunten Pflanzen

Gelbbunte Pflanzen sind seit 1923 in meinem Besitz. Die damalige Kultur 5 bestand aus 44 stark bunten und 3 grünen Pflanzen. Die Selbstungen von bunt miszlangen. Eine der grünen Pflanzen lieferte gute Samen, aus denen wieder eine Anzahl gelbbunter Pflanzen wuchsen. So ist eine grüne Pflanze die Stamm-pflanze von Stamm V geworden; innerhalb desselben wurden hauptsächlich die Untersuchungen über bunt vorgenommen. In 1926 ist dieser Teil der *Nigella*-Untersuchung von Fr. J. v. D. BOUT übernommen worden. Im Laufe dieses Jahres sind wir zu der Überzeugung gelangt, dass der Buntheitsgrad sehr stark variieren kann, von einigen wenigen gelben Fleckchen auf einer übrigens ganz grünen Pflanze bis zu einem fast völlig gelben Individuum. Deshalb wurden auch die andern Stämme einer genauen Beobachtung unterworfen. Das Ergebnis war, dass das Gelbbunt in den Involukra von Stamm I, IV, VII und VIII vorkam. In Sippe II, III und VI fand sich aber nirgends etwas.

Da die Untersuchung des Buntheitsgrades von Fr. v. D. BOUT weitergeführt wird, will ich darauf in meiner Dissertation nicht tief eingehen. Namentlich werde ich einige Mitteilungen machen über die Erbllichkeit des bunt-grün Unterschiedes und über einen Fall von Koppelung zwischen bunt-grün einerseits und normal-nana andererseits, ferner über einige Resultate der Selektion auf mehr oder weniger bunt.

Wie der Titel dieses Paragraphen schon andeutet, ist dieses Bunt einer jener Fälle, wo gelbe Flecken auf den übrigens grünen Blättern vorkommen. Diese Flecken sind ziemlich scharf vom Grün abgegrenzt. Die Chloroplasten in den gelben Teilen sind etwas mehr gelbgrün, kleiner im Durchschnitt und pro Zelle weniger zahlreich.

Die Größe der gelben Teile ist in den verschiedenen Blättern von einer Pflanze sehr verschieden und die Verteilung der mehr oder weniger bunten Blätter über eine Pflanze bei den verschiedenen Individuen gleichfalls.

Fig. 15, S. 395 zeigt eine schematische Darstellung dieser Verteilung. Jede horizontale Spalte bezeichnet eine Pflanze und jedes Viereck darin ein Blatt. Die Nummern der Blätter sind oben angegeben. Mit der Schraffierung habe ich den Buntheitsgrad des Blattes andeuten wollen. Das Involukrum, das meistens aus 5 Blättern besteht, ist mit einem kleinen Viereck angedeutet, das vom letzten Blatte durch einen

schmalen weissen Streifen getrennt ist. Die Vierecke der Blätter, die ich nicht beobachtet habe, sind frei geblieben.

In den Kotyledonen der gelbbunten Pflanzen kommen fast nie, und in den ersten Blättern sehr selten gelbe Flecken vor. Je stärker bunt eine Kultur ist, um so mehr treten schon in den ersten Blättern gelbe Flecken auf.

Auch in den Seitenästen sind die Involukralblätter am buntesten. Im allgemeinen habe ich den Eindruck, dass Seitenäste, die in den Achseln eines starkbunten Blattes stehen, nicht mehr gelb enthalten als die in den Achseln eines schwachbunten.

In den Früchten wurde gleichwie in den Internodien nie gelb wahrgenommen. Da das Blatt so ausserordentlich zerschlitzt ist, macht das Bunt hier einen ganz andren Eindruck als in Pflanzen mit ganz-

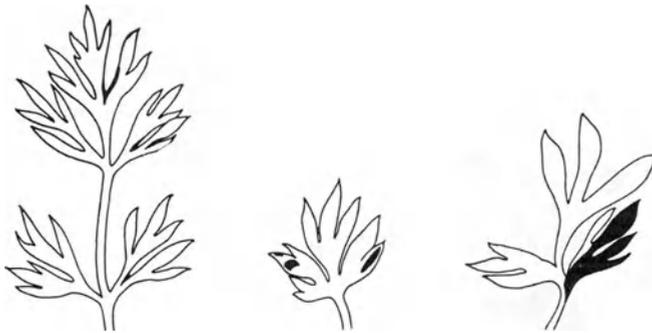


FIG. 14. Drei gelbbunte Rosettenblätter; schwarzdeutet gelban.

randigen Blättern. In den schwachbunten Blättern findet man nur ein paar gelbe Punkte oder einen schmalen gelben Streifen am Blattrande. In den stärker bunten Blättern sind öfters die Zipfel, oder wenn sie noch stärker bunt sind, halbe Blätter gelb. Im Involukrum ist oft das ganze Blatt gelb. In Fig. 14 sind drei mehr oder weniger bunte Blätter abgebildet worden, schwarz deutet gelb an.

Wenn wir annehmen, dass im Blattprimordium schon einige Zellen irreversibel zu prospektiv gelb differenziert werden, so wachsen aus diesen Zellen gelbe Areale auf dem Blatte. Aus der sehr beschränkten Ausbildung der Blattoberfläche resultiert dann obige Verteilung. Wenn das Blatt stark auswüchse, würde ohne Zweifel eine Verteilung entstehen, die derjenigen der variegata-Rassen mit ganzrandigen Blättern ähnlich ist.

Die Erbllichkeit des bunt-grün Unterschiedes wurde untersucht in einigen Kreuzungen der grünen Stämme II, III und VI mit dem stark-bunten Stamme V. Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle grün.

TAB. 33.  $F_2$ -GENERATIONEN VON GRÜN  $\times$  BUNT UND REZIPROK

Jahr	Nr.	grün	bunt
1925	133	106	22
„	138—141	103	30
1926	97	27	7
„	100	46	48
1927	B <sup>1)</sup> 42	14	9
„	„ 44	4	5
Summe		300	121
berechnet für 4 Ind.		2.85 m 0.085	1.15 D/m 1.8

TAB. 34. RÜCKKREUZUNGEN (GRÜN  $\times$  BUNT)  $\times$  BUNT

Jahr.	Nr.	grün	bunt
1926	83—85	87	90
1927	B 33	19	17
„	„ 34	19	27
„	„ 35	16	16
„	„ 36	41	63
Summe		182	213
berechnet für 2 Ind.		0.92 m 0.05	1.08 D/m 1.6

Die  $F_2$ -Generationen (Tab. 33) spalteten deutlich in grün : bunt = 3 : 1, ausserdem sind die  $F_1$ -Generationen mit der bunten Elternform gekreuzt worden. In diesen Rückkreuzungen ist ein 1 : 1 Verhältnis unverkennbar (Tab. 34).

Auf Grund dieser Resultate schliesze ich, dasz an dem Unterschied

<sup>1)</sup> Diese Nummern beziehen sich auf die Kulturen von Fr. J. v. d. Bout (s. S. 390).

grün-bunt nur ein Faktor beteiligt ist. Diesen Faktor nenne ich F; ff ist bunt, FF und Ff sind grün.

Hier liegt also ein Fall von mendelndem Bunt vor. Über das Wesen des Faktors F kann ein analoger Fall bei *Mirabilis jalappa* einigen Aufschluß erteilen. Hiervon hat CORRENS (12—15) eine *typica*-, eine *chlorina* und eine *variegata*-Rasse. Auf *chlorina*-Grund gibt es in der *variegata*-Rasse *typica*-Flecken, die bisweilen so groß sind, daß ganze Seitenäste grün werden. Die Selbstungen von Blumen auf bunten Ästen ergeben neben einer Mehrzahl von *variegata*- immer einige *typica*-Pflanzen. Selbstungen von grünen Ästen ergeben entweder eine ganz grüne oder eine in grün und *variegata* spaltende Nachkommenschaft. Miteinander gekreuzt geben die drei Rassen in  $F_2$  gewöhnlich eine 3 : 1 Spaltung. In einigen Kreuzungen *typica*  $\times$  *chlorina* entstanden in  $F_2$  auf 16 Individuen: 12 *typica*, 3 *variegata* und 1 *chlorina*. *Typica* dominiert über die beiden andern, *variegata* über *chlorina*.

Um obige Tatsachen zu erklären, nehme ich einen Faktor C für den *chlorina-typica* Unterschied an und einen Faktor V, der den Übergang  $c \rightarrow C$  während der Entwicklung der Pflanze ermöglicht.

konstant *typica* ist dann: VVCC oder vvCC,

„ *variegata* ist dann: VVcc,

„ *chlorina* ist dann: vvcc.

Die mono- und dihybriden Kreuzungen führen zu obenerwähnten Ergebnissen.

Diese Erklärung weicht einigermaßen von derjenigen von CORRENS ab, eine Spaltung 15 : 1 oder 63 : 1, wie CORRENS sie 1909 für möglich hielt, jedoch nicht fand, ist hierbei ausgeschlossen. In *variegata* sind dann die *chlorina*-Teile VVcc und die grünen Teile VVcC oder VVCC, dies erklärt, daß in der Nachzucht der *variegata*-Pflanzen immer einige *typica*-Pflanzen entstehen. *Chlorina* kann hierin nicht auftreten, weil V homozygot anwesend ist. Ein völlig grüner Ast ist dieser Ansicht gemäß VVcC oder VVCC bzw. spaltend *typica-variegata* oder konstant *typica*.

Wenn ich eine ähnliche Erklärungsmöglichkeit für das Bunt in *Nigella* suchen will, so muß ich den Faktor E für gelbe Keimlinge und den Faktor F miteinander in Zusammenhang bringen. Die gelben Teile müssen dann ee und die grünen EE oder Ee sein. Faktor F muß dann, in doppelrezessiver Form anwesend, den Übergang  $EE \rightarrow Ee \rightarrow ee$  er-

möglichen. Diese Wirkung von *f* beschränkt sich auf die Blätter, da in den Staubfäden und Fruchtknoten nie gelbe Flecken auftreten. Hier haben die Zellen also die Konstitution *EEff* sodasz, wie sich auch erwiesen hat, die Nachkommenschaft durch Selbstung der gelbbunten Pflanzen nie gelbe Keimlinge geben kann. Nach dieser Auffassung ist grün *EEFF* oder *EeFF*; bunt *EEff* oder *Eeff*. Die Pflanzen *eeFF* kenne ich nur als Keimpflanze; *eef* habe ich in meinen Kulturen noch nicht erhalten. Ob diese Hypothese zutrifft, ist leider schwer zu beweisen, weil der Pollen und die Eizellen *E* sind.

Der Unterschied zwischen *F* bei *Nigella* und *V* bei *Mirabilis* liegt darin, dasz *V* sich offenbar während der ganzen Entwicklung der Pflanze äuszern kann und *f* in seiner Wirkung mehr lokalisiert ist. Ferner dasz *V* dominant und *F* rezessiv wirkt, und dasz *V* eine Mutation von rezessiv nach dominant, *F* eine Mutation von dominant nach rezessiv verursacht. Die Weise, wie *ff* wirkt erklärt zum Teil die Tatsache, dasz die später entwickelten Teile der Pflanze mehr gelb zeigen als diejenigen, die sich schon früher ausgebildet haben. Zuerst findet der Übergang *EE*→*Ee* statt, die keine gelben Flecken ergibt und erst nachher der Übergang *Ee*→*ee*. In den später entwickelten Teilen ist deshalb vermutlich ziemlich viel *Ee*-Gewebe vorhanden, dort sind auch die Übergänge *Ee*→*ee* zahlreicher. Diese Mutationen äuszern sich wohl.

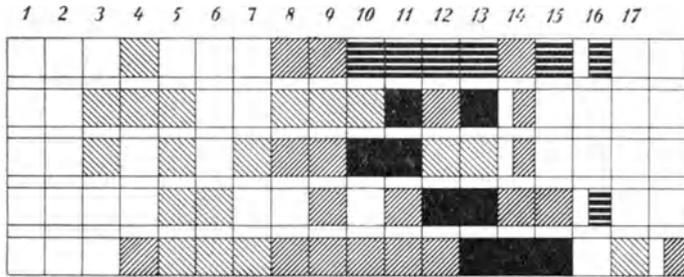
Im Buntheitsgrade und in der Verteilung der mehr oder weniger bunten Blätter an einer einzigen Pflanze bestehen grosze Unterschiede. Es erhebt sich die Frage, inwiefern diese Merkmale erblich bedingt sind. Die ersten Versuche mittels Selektion hiervon einen Eindruck zu erhalten, haben bereits stattgefunden. Die vorläufigen Resultate deuten sehr stark darauf hin, dasz Selektion Erfolg hat; d. h. dasz diese Unterschiede zu einem bedeutenden Teile genotypisch bestimmt werden. So sind z. B. im Jahre 1925 aus der bunten Kultur 15 drei Selbstungen gemacht worden, woraus im Jahre 1926 die Kulturen 31, 33 und 34 wuchsen. Von jeder dieser drei Kulturen sind einige representative Pflanzen in Fig. 15 schematisch dargestellt.

Die Elternpflanzen sind nicht so eingehend auf Buntheit untersucht worden wie ihre Nachkommen. Dasjenige, was mir hierüber bekannt ist, lasse ich folgen:

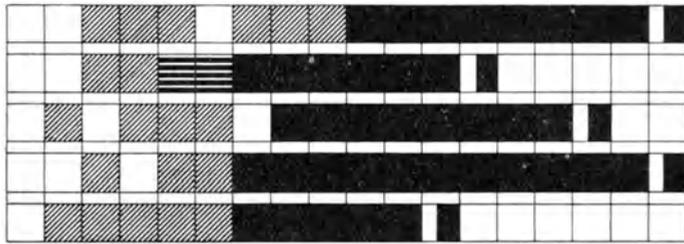
Elternpflanze der Kultur 31: bis zum Blatte 11 grün, weiter bunt.

Elternpflanze der Kultur 33: die Blätter 1, 2, 5, 6, 9 und höhere bunt.

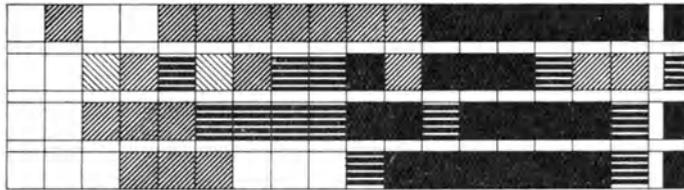
Elternpflanze der Kultur 34: die Blätter 8, 10 und höhere bunt.



*Kultur 31*



*Kultur 33*



*Kultur 34*

*fast ganz gelb*
 *wenig bunt*  
 *bunt*
 *grün*

FIG. 15. Verteilung der mehr oder weniger bunten Blätter in den einzelnen Pflanzen der Kulturen 31, 33 und 34, 1926. Erklärung s.S. 390.

Die Elternpflanze der Kultur 33 war also am stärksten, die von Kultur 31 am schwächsten bunt. Dieselbe Reihenfolge im Buntheits-

grade findet man in ihren Nachkommengenerationen sehr markant wieder (Fig. 15).

Ein sehr merkwürdiger Fall von Bunt kam in Stamm VII vor. In 1925 trat nämlich in Kultur 19 eine ziemlich stark gelbbunte Pflanze auf, Nr. 19,4. In ihrer Nachkommenschaft von 35 Pflanzen (Kultur 37, 1926) fand sich auch nach genauer Kontrolle kein einziges gelbes Fleckchen. Für die Untersuchung der gelben Keimlinge wurden 30 dieser Pflanzen im Herbst des Jahres 1926 ausgesät. Von 28 dieser Kulturen überwinterten einige Pflanzen unter Glas und wurden im März 1927 in den Versuchsgarten ausgepflanzt. Unter ungefähr 300 Pflanzen fand ich sieben, welche ein oder mehr kleine gelbe Fleckchen auf den Blättern zeigten. Eine Kultur aus Stamm V, die genau auf dieselbe Weise gezüchtet wurde, wies ein sehr starkes Bunt auf. Die Tatsache, dass das Gelb fast fehlt, kann also nicht durch äusere Umstände verursacht sein.

In einer  $F_2$  einer Kreuzung der Elternpflanze von Kultur 19, 1925 mit Stamm III trat gleichfalls eine ziemlich stark bunte Pflanze auf. Im Gegensatz zu der vorigen Pflanze ergab diese bei Selbstung eine stark bunte Nachkommenschaft. Auch eine Kreuzung mit einer stark bunten Pflanze ergab sehr stark bunte  $F_1$ -Pflanzen.

Phänotypisch gleichen die beiden Pflanzen einander und den bunten in Stamm V völlig. Sie sind aber genotypisch sehr verschieden. Vorläufig habe ich über die Entstehung dieser Pflanzen nur sehr unbestimmte Vermutungen. Eine nähere Untersuchung des Buntheitsgrades wird vermutlich wohl Auskunft bieten.

*Koppelung der Faktoren A und F.* Meine bunten Pflanzen waren bis 1926 alle nana-Individuen. Die ersten  $F_2$ -Generationen entstammten der Kreuzung normal, grün  $\times$  nana, bunt. Diese  $F_2$ -Generationen zeigten sehr bald, dass es viel mehr normal-grüne und nana-bunte Pflanzen gab, als nach dem theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 zu erwarten war. Glücklicherweise hatte ich damals noch einige AaFf-Pflanzen, so dass im Sommer des Jahres 1925 noch die Kreuzung AaFf  $\times$  aaff vorgenommen werden konnte. In 1926 hat Frl. J. v. D. BOUT diese Untersuchung übernommen und durch neue Kreuzungen weitergeführt. Die mir zur Verfügung stehenden Zahlen sind in Tab. 35 und 36 angegeben.

TAB 35. F<sub>2</sub>-GENERATIONEN DER KREUZUNG AaFf × aaff

Jahr	Nr.	normal grün	normal bunt	nana grün	nana bunt
1925	133	94	6	12	16
„	138—141	84	7	19	23
1926	B 97	25	2	2	5
„	„ 15	8	3	0	4
„	„ 16	16	2	3	3
„	„ 17	5	0	0	2
„	„ 21	7	2	4	4
1927	„ 42	14	4	0	5
„	„ 44	4	3	0	2
Summe		257	29	40	64
berechnet für 16 Ind.		10.5	1.2	1.6	1.7

TAB. 36. RÜCKKREUZUNGEN AaFf × aaff

Jahr	Nr.	normal grün	normal bunt	nana grün	nana bunt
1926	83—85	73	20	14	70
1927	B. 33	18	4	1	13
	„ 34	15	11	5	15
	„ 35	15	4	1	12
	„ 36	31	15	12	46
Summe		152	54	33	156
berechnet für 4 Ind.		1.55	0.55	0.30	1.60

Eine ziemlich starke Koppelung ist also nicht zu verkennen. Die F<sub>2</sub>-Zahlen ergeben einen Austauschwert von 20%, die Zahlen der Rückkreuzungen ergeben 24%. Diese Austauschwerte stimmen also gut miteinander überein.

## FÜNFTES KAPITEL

### DIE BLÜTENFÜLLUNG

Dieses Kapitel zerfällt in zwei Paragraphen. In § 1 soll der einfach-doppelt Unterschied behandelt werden, in § 2 bespreche ich die Metamorphosen der Nektarien in blütenblattähnlichen Organen.

#### § 1. *Der einfach-doppelt Unterschied*

Schon sehr früh wurde die doppelblütige Rasse gezüchtet, denn schon CLUSIUS (11) gibt in 1691 eine Abbildung (Fig. 6) und erwähnt,



FIG. 16. Doppelte Blume.



FIG. 17. Einfache Blume.

dass sie schon ab 1591 gezüchtet wurde. Von der Entstehung dieser Rasse ist somit nichts bekannt. In den doppelten Blüten sind die Nektarien und ungefähr zwei Staubblattkreise in Blütenblätter umgebildet (Fig. 16). Eine doppelte Blume ist immer von einer einfachen (Fig. 17) zu unterscheiden, auch wenn sie kümmerlich ausgebildet ist, denn doppelte Blumen haben nie Nektarien.

Zwischen den doppelblütigen Rassen gibt es erhebliche Unterschiede in der mehr oder weniger zerschlitzten Form der Blütenblätter. In Fig. 18 sind die oberen Blütenblätter von zwei Rassen abgebildet worden. Dieser Unterschied zwischen den beiden Rassen ist erblich bedingt, denn

ich habe vier Jahre hintereinander seine Konstanz konstatieren können.

Meistens sind noch viele nicht umgebildete Staubfäden vorhanden, die Fruchtbarkeit ist also nicht herabgesetzt. Dann und wann beobachtete ich jedoch Pflanzen in deren Blüten alle Staubfäden und sogar die Fruchtblätter blütenblattartig ausgebildet waren.

Was die Erbllichkeit des einfach-doppelt Unterschiedes anbetrifft, ergab sich das Folgende.

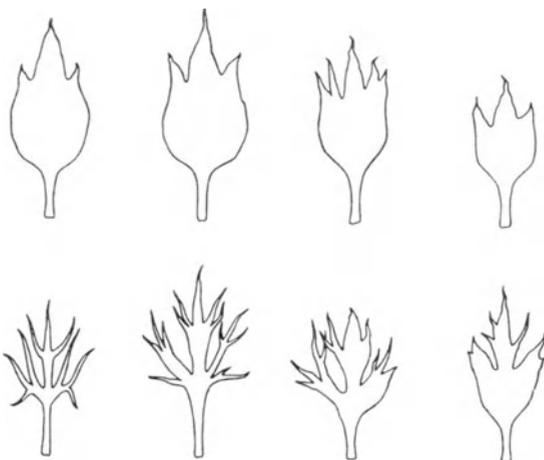


FIG. 18. Obere Blütenblätter aus den doppelten Blüten zweier Rassen.

TAB. 37. EINFACH-DOPPELT SPALTUNGEN

Jahr	Nr.	einfach	doppelt	Jahr	Nr.	einfach	doppelt
1924	5*	28	4	1926	93	33	12
1925	6*	151	48	„	99	73	24
„	9*	41	15	1927	2*	16	5
„	10*	102	34	„	6*	54	19
„	11*	13	6	„	7*	29	6
„	132	157	36	„	87	91	28
1926	10*	57	20	„	88	68	23
„	17*	36	10	„	90	17	3
„	21*	58	17	„	92	16	1
„	22*	21	5	„	95	21	8
„	23*	27	7	„	97	35	4
„	25*	23	2	„	98	43	16
„	26*	16	3	„	155	15	2
„	27*	52	16	Summte		1352	385
„	28*	55	11	berechnet für		3.11	0.89
				4 Ind.		m 0.04	D/m 2.75

TAB. 38. RÜCKKREUZUNGEN

Jahr	Nr.	einfach	doppelt
1925	65ab	11	7
"	68ab	14	12
"	74ab	3	1
"	75ab	4	0
"	78ab	2	2
"	85	6	6
"	88	9	2
"	92	6	5
"	93	9	7
"	94	3	13
"	96	5	4
1926	79	34	35
"	86	12	10
1927	62	11	14
Summe		129	118
berechnet für		1.04	0.96
2 Ind.		m 0.06	D/m 0.66

Die Selbstungen einer doppelblütigen Pflanze gaben nur doppelt, die Selbstungen der einfachblütigen Pflanzen lieferten entweder nur einfach oder sie spalteten in einfach und doppelt.

Die  $F_1$ -Generation der Kreuzung konstant einfach  $\times$  doppelt ergab nur einfachblütige Pflanzen. Die  $F_2$ -Generationen spalteten meistens deutlich in einfach : doppelt = 3 : 1. In Tab. 37 sind die  $F_2$ -Generationen von Kreuzungen und die Spaltungen aus den Stammbäumen (mit \* angedeutet) verzeichnet; in Tab. 38 sind einige Rückkreuzungen doppelt  $\times$  (einfach  $\times$  doppelt) angegeben. Die Summen liegen innerhalb der Fehlergrenzen des 3 : 1 bzw. 1 : 1 Verhältnisses.

Den diesem Unterschied zu Grunde liegenden Faktor nenne ich G. Unter den einzelnen Spaltungen gibt es mehrere, die zu wenig doppelblütige Pflanzen aufweisen. Die Mutterpflanzen dieser Kulturen stammen alle aus schönen 3 : 1 Spaltungen, es kann hier also kein 15 : 1 Verhältnis vorliegen. Der Keimprozent dieser Kulturen war öfters ziemlich niedrig (50—60%), vielleicht das Samen mit gg-Embryonen schlecht keimten.

Es kann jedoch diesem Defizit auch noch eine andere Ursache zu Grunde liegen. In den verschiedenen Selbstungen der doppelblütigen Pflanzen gab es ganz vereinzelt ein einfachblütiges Individuum. Weil spontane Kreuzung nicht ganz ausgeschlossen ist, würde ich diesen einfachblütigen Pflanzen keinen weiteren Wert beimessen, wenn nicht alle andern Merkmale dieser Pflanzen, zumal die rezessiven, ganz gleich denjenigen ihrer Schweslerpflanzen waren. So war z.B. eine einfachblütige Pflanze in Kult. 14, 1925, Stamm V wie ihre Geschwister stark bunt. Bis damals hatte ich keine einfachblütigen stark bunten Pflan-

zen. Ihre Selbstung ergab 55 einfachblütige und 11 doppelblütige bunte Pflanzen. All diese Pflanzen hatten eine Hauptachse die in ihrer Entwicklung weit hinter den Seitenästen zurückblieb, ebenso wie das bei der Elternpflanze der Fall war. Auch die Blütenfarbe dieser Kultur war konstant.

In Kultur 4, 1925, Stamm II trat ebenfalls zwischen allen doppelblütigen Pflanzen eine einfachblütige mit dunkelblauen Nektarien auf. Diese Pflanze hatte ebenso wie ihre Geschwister dunkelblaue Blüten und den für Stamm II charakteristischen Habitus. Die Selbstung ergab 57 einfach und 20 doppelt. Alle Pflanzen hatten dunkelblaue Blumen mit dunkelblauen Nektarien und den Habitus des Stammes II. Neun Selbstungen aus dieser Kultur, also die 2. Nachkommengeneration der ursprünglichen einfachblütigen Pflanze, ergaben nur dunkelblaue Blüten, dunkelblauwe Nektarien und nur obengenannten Habitus. Wenn diese beide einfachblütigen Pflanzen spontane Kreuzungen gewesen wären, so hätte man doch in den Nachkommengenerationen irgendwelche Spaltungen in Blütenfarbe, Nektarienfärbung, Habitus, oder Blattfarbe beobachten müssen. Ich bin denn auch zu der Überzeugung gelangt, dass es sehr gut möglich sei, dass diese Pflanzen nicht durch spontane Kreuzung, sondern durch die Mutation Gegenständen seien. Es ist möglich, dass die Frequenz einer derartigen Mutation in Gg-Individuen größer ist als in den gg-Pflanzen. Hierdurch kann ein Defizit an gg-Pflanzen in  $F_2$  erklärt werden.

HOFFMANN (23) erhielt aus nicht geselbsteten Samen von doppelblütigen Pflanzen vereinzelte einfachblütige Individuen. Einfachblütige Pflanzen standen in seinem Versuchsgarten in ziemlich großer Entfernung vom großen Beete mit doppelblütigen Pflanzen. Vielleicht dass diese Pflanzen ebenfalls durch Mutation entstanden sind.

## § 2. Die Nektarienmetamorphosen

Die Kulturen worin diese Nektarienmetamorphosen vorkommen, stammen aus zwei Pflanzen. Die eine Stammpflanze fand ich in 1924 in einer Kultur, die aus Samen vom botanischen Garten in Löwen hervorging, die andere in 1925 in der Selbstung einer Pflanze, die aus einer Samenprobe vom botanischen Garten in Modena wuchs.

Die Pflanze aus Löwen ergab in 1925 nur ein Tochterindividuum mit metamorphosierten Nektarien. Diese Pflanze wurde geselbstet und

zugleich eine Kreuzung mit einer Pflanze mit normal ausgebildeten Nektarien vorgenommen. In 1926 hatte ich also drei Kulturen: zwei Selbstungen, bezw. aus Löwen und aus Modena, und eine  $F_1$ -Generation. 1927 wurden drei Selbstungen aus der Löwenschen Kultur und zwei  $F_2$ -Generationen ihrer Kreuzung mit normal gezüchtet.

Die Metamorphosen waren sehr verschieden. Sie variierten zwischen ganz winzigen weissen oder hellblauen Fleckchen auf den übrigens ganz normalen Nektarien und völlig normal ausgebildeten Blütenblättern. In meinen Notizen habe ich die verschiedenen Umbildungsgrade

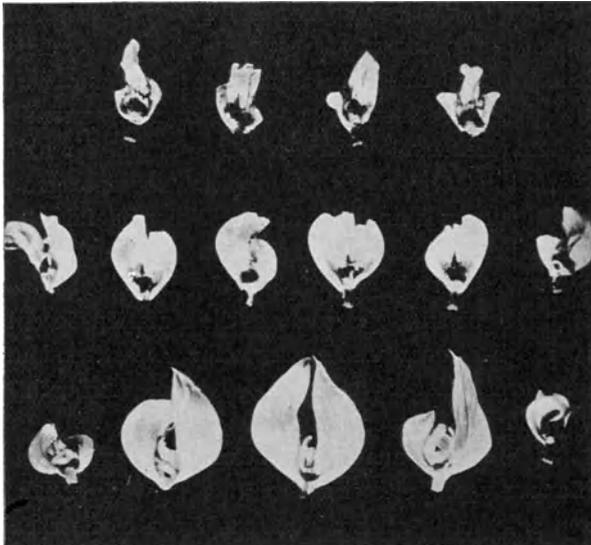


FIG. 19. Grade der Nektarienmetamorphosen. Obere Reihe 2, mittlere Reihe 3, untere Reihe 4.

mit Ziffern angedeutet; 0 ist ganz normal; 1 hat winzige Fleckchen; 5 ist in normale Blätter umgebildet. Die 5 Pflanzen haben also ungefähr 13 Blütenblätter. Die zwischenliegenden Umbildungsgrade 2, 3 und 4 sind in Fig. 19 abgebildet worden.

In einer einzigen Pflanze sind die Nektarien der Hauptblüte immer schwächer umgebildet als die Nektarien der terminalen Blüten der ersten Seitenäste. Die Nektarien in den Blüten 1. Ordnung an den höheren Seitenästen sind am stärksten umgebildet. Die Nektarien aus Fig. 19 sind von oben nach unten bezw. aus den terminalen Blüten der

Hauptachse, der ersten Seitenäste und der höheren Seitenäste. Der Unterschied zwischen Haupt- und Seitenblüten ist verschieden stark. Ist die Hauptblüte 5, dann gibt es keinen Unterschied.

In den nachfolgenden Tabellen deuten die Ziffern immer den Umformungsgrad in der Hauptblüte an.

Die Daten über die Vererbung haben bis jetzt nur orientierenden Wert, deuten jedoch auf bestimmte Verhältnisse hin.

In Tab. 39 sind die Selbstungen aus 1926 und die  $F_1$ - und  $F_2$ -Generationen der Kreuzung mit normal angegeben. In Tab. 40 sind drei Selbstungen aus 1927 eingetragen, die der Löwenschen Kultur entstammen. Es ist dort untersucht worden, ob vielleicht die Haupt- und Seitenblüten genotypisch verschieden seien.

TAB. 39. SELBSTUNGEN,  $F_1$ - UND  $F_2$ -GENERATIONEN

Nr.	Herkunft	Grad der Metamorphose der Nekt.	Grad der Metamorphose					
			0	1	2	3	4	5
53, 1926	Löwen	2		9	12			8
56, 1926	Modena	$\pm 3$	2	6	6	7		
81, 1926	53 $\times$ norm.	2		4	12			5
84, 1927	81, 1926	2		7	19	24	14	23
85, 1927	81, 1926	5						23

TAB. 40. SELBSTUNGEN AUS 1927

Nr.	Selbstung der	Grad der Metamorphose der Nekt.	Grad der Metamorphose					
			0	1	2	3	4	5
47, a	Hauptblüte	2		6	13	4	0	3
„ b	Seitenblüte	3		9	6	4	0	10
48, a	Hauptblüte	0—1		29	1			
„ b	Seitenblüte	1		24	3			
49, a	Hauptblüte	5						30
„ b	Seitenblüte	5						30

Die wichtigsten Tatsachen welche aus diesen Tabellen hervorgehen sind, dasz:

1. zwischen Haupt- und Seitenblüten einer einzigen Pflanze keine erblichen Unterschiede bestehen (Tab. 40).
2. beide 5-Pflanzen konstant 5 sind (Tab. 39, Nr. 85; Tab. 40, Nr. 49).
3. in den Spaltungen die 5-Pflanzen und nicht 5-Pflanzen im Verhältnis 1 : 3 vorkommen (ingesamt 48 5-Pflanzen und 140 nicht 5-Pflanzen).
4. alle 2- oder 3-Mutterpflanzen spalten (Tab. 39, Nr. 53, 56, 84, Tab. 40, Nr. 47).
5. metamorphosiert über normal dominiert und normal in den  $F_2$ -Generationen nicht auftritt.

Der Unterschied 5- nicht 5 könnte also monofaktoriell bedingt sein. Dem Unterschiede normal-metamorphosiert liegen, wenn derselbe nach mendelschen Regeln vererbt, in den Löwenschen Kulturen mindestens 3 Faktoren zu Grunde. Vielleicht, dasz in der Kultur 56 aus Modena dieser Unterschied von wenigeren Faktoren bedingt ist, denn hier spalten zwei normale Individuen heraus.

---

## SECHSTES KAPITEL

### DIE BLÜTENFARBE

Unter Blütenfarbe verstehe ich nur die Farbe der Oberseite der Blumenblätter. Sie ist violett, blau oder weisz, und wird durch die anthocyanhaltigen Zellen der Epidermis verursacht.

Die blaue Farbe kommt in sehr verschiedenen Abstufungen vor, von tief himmelblau bis nahezu weisz. Von violett ist mir nur eine einzige Intensität bekannt. Blüten von dieser Farbe sind erst seit 1926 in meinem Besitze. Die weissen Blüten sind entweder elfenbeinweisz oder reinweisz. Dieselben kann man leicht voneinander unterscheiden. Bei etwaigem Zweifel ist die elfenbeinweisse Form immer daran zu erkennen, dasz auch im Stengel, in der Frucht und in der Unterepidermis der Blumenblätter kein Anthocyan vorkommt, was bei der reinweissen wohl der Fall ist.

Die Farbe kommt nicht nur gleichmässig über das ganze Blatt verbreitet vor, sondern auch noch in bestimmten Verteilungen. Von diesen Zeichnungen ist die sogen. zonale näher untersucht worden. Hier ist die apicale Hälfte des Blättchens intensiver gefärbt als die basale.

Der Ausdruck zonal ist ursprünglich für eine doppelblütige Rasse benutzt worden. Späterhin sind auch einfachblütige Pflanzen mit dem Genotypus für zonal entstanden. Der zonale Typus ist hier aber viel weniger ausgeprägt als in den doppelten Blumen. Der dunkle Teil breitet sich hier nämlich viel weiter nach der Basis hin aus. In älteren Blumen wird überdies die Intensität des Blau viel schwächer, wodurch dann eine zonale Zeichnung nicht mehr zu erkennen ist.

Die eben geöffnete Blume hat gewöhnlich noch eine helle Farbe. Die Ausfärbung der Blumenblättchen findet im Laufe eines Tages von der Spitze nach der Basis hin statt. Hierdurch machen junge Blumen dunkler ganzfarbiger Sippen einen zonalen Eindruck. Dies kann aber nicht zu Verwechslungen Anlass geben, weil die Blütenfarbe an ungefähr zwei Tage alten Blumen beurteilt wird.

Weiter kommen noch mehr oder weniger gestreifte Verteilungen vor, die noch nicht näher untersucht worden sind.

Im 1. Teile dieses Kapitels, wird die Erbllichkeit von blau, violett, elfenbeinweisz, reinweisz und zonal behandelt werden. Diesem Teile ist am Ende noch einiges über den Einfluss der Faktoren für Blütenfarbe auf die Farbe der Nektarien beigefügt. Im 2. Teile wird ein Fall somatischer Variation erörtert werden.

### Teil I. Die Faktoren für Blütenfarbe

*Material.* Die in untenstehenden Kreuzungen gebrauchten Elternpflanzen entstammen:

- Stamm II konstant dunkelblau seit 1923.  
 „ VI „ dunkelblau seit 1923.  
 „ III „ elfenbeinweisz seit 1923.  
 „ VII „ zonalblau seit 1923.  
 „ IV spaltend ganz- und zonalblau seit 1925.  
 „ VIII konstant reinweisz seit 1926.

*Elfenbeinweisz.* Die  $F_1$  von konstant elfenbeinweisz mit allen anderen Formen ist blau und ganzfarbig. Die  $F_2$  besitze ich nur von Kreuzungen mit dunkelblau (II und VI), mit zonalblau und mit noch für verschiedene Abstufungen des Blau heterozygoten Sippen. In all diesen  $F_2$ -Generationen manifestiert sich deutlich das Verhältnis farbig zu elfenbeinweisz 3 : 1. Offenbar also eine Vererbung nach monohybridem Schema.

TAB. 41.  $F_2$ -SPALTUNGEN FARBIG-ELFENBEINWEISZ

Jahr	Nr.	Farbe nicht-elfenbeinweisz	farbig	elfenbein- weisz
1926	90	dunkelblau (II)	44	12
„	92	spaltend	35	11
„	93	„	35	12
„	95	dunkelblau (VI)	94	23
„	96	zonalblau (VII)	39	15
„	86	dunkelblau (II)	143	44
„	87	zonalblau IV	88	32
Summe			478	149
berechnet für 4 Ind.			3.04 m 0.07	0.96 D/m 0.58

Ich werde nun farbig mit der Formel HH oder Hh und elfenbeinweis mit hh bezeichnen. H ist als Grundfaktor für Farbe zu deuten. Wie unten erörtert werden soll, haben auch reinweis und violett die HH-Konstitution.

*Violett.* Die violettblühenden Pflanzen sind im dunkelblauen Stamme VI in Kultur 151 spontan zu der Zahl von 8 entstanden. Ihre Ascendenztafel is in Fig. 20 dargestellt.

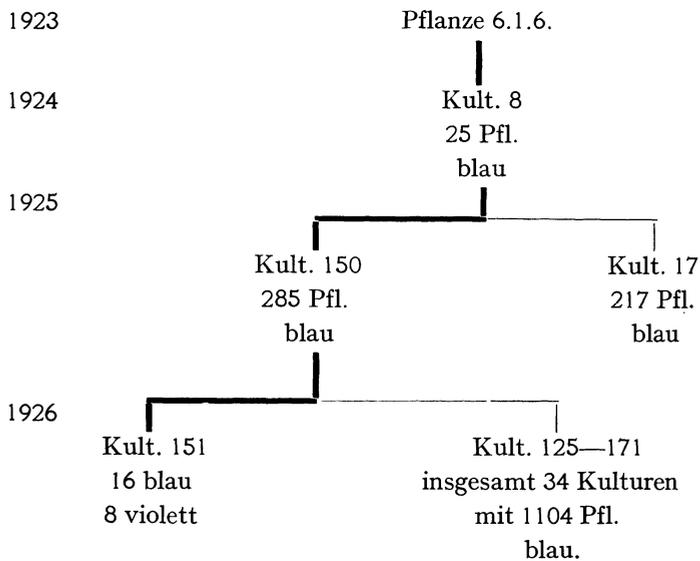


FIG. 20.

Von Kultur 151 sind in 1927 15 blaue und 4 violette Pflanzen nachgezüchtet worden. Von den 15 blauen Eltern waren 5 konstant und 10 spalteten wieder in violett und blau. Die 4 violetten Pflanzen waren konstant violett. Die sämtlichen spaltenden Pflanzen gaben 218 blaue und 81 violette Nachkommen (Tab. 42).

TAB. 42. SPALTUNGEN BLAU-VIOLETT

Jahr.	Nr.	blau	violett
1926	151	16	8
1927	131	7	2
„	133	22	7
„	134	22	6
„	136	13	6
„	138	22	10
„	140	24	9
„	143	11	11
„	145	31	7
„	146	26	10
„	147	19	5
Summe		213	81
berechnet für 4 Ind.		2.9 m 0.1	1.1 D/m 1

Diese Zahlen liegen innerhalb der Fehlergrenzen des 3 : 1 Verhältnisses. Ich kann somit dem Unterschiede blau-violett einen einzigen Erbfaktor zu Grunde legen. Diesen Faktor nenne ich I. Unter den 15 blauen Pflanzen der Kultur 151, 1926 finden sich 10 Ii und 5 II Individuen, genau dem erwarteten 2 : 1 Verhältnis entsprechend.

In 1926 sind mit einer ii Pflanze einige Kreuzungen gemacht worden, von denen mir erst F<sub>1</sub>-Generationen zur Verfügung stehen. Die Resultate habe ich in Tab. 43 eingetragen.

TAB. 43. F<sub>1</sub>-GENERATIONEN VON VIOLETT × NICHT VIOLETT

gekreuzt mit	Farbe der F <sub>1</sub>
dunkelblau (II)	dunkelblau
elfenbeinweisz	„
reinweisz	„

Die blaue Stammform mit denselben Formen gekreuzt gibt genau

dieselben Resultate. Hieraus dürfen wir folgern, dass die bei diesen Kreuzungen beteiligten Faktoren beider Formen wesentlich dieselben sind.

Das Auftreten der violetten Pflanzen kann auf zweierlei Weise erklärt werden:

1. indem man annimmt, wie BAUR (15) für *Antirrhinum* tat, dass hier eine Faktormutation  $I \rightarrow i$  stattgefunden hat, die sich in der zweiten Generation als eine 3 : 1 Spaltung äusert.

2. indem man, wie HERIBERT NILSSON (21) das tut, zwei homomere stark gekoppelte Faktoren  $I_1$  und  $I_2$  annimmt, derart dass nur  $i_1 i_2$  violett ist. Die Elternpflanze muss dann  $\frac{I_1 i_2}{i_1 I_2}$  gewesen sein. Dieser Genotypus züchtet konstant blau. Ein sehr seltener Austausch gibt eine  $i_1 i_2$  Gamete, die zusammen mit einer  $I_1 i_2$  Gamete eine  $\frac{I_1 i_2}{i_1 i_2}$  Pflanze ergibt. Die Nachkommenschaft dieser Pflanze zeigt die erwünschte 3 : 1 Spaltung.

BAUR findet in *Antirrhinum* viele ähnliche Fälle. In einem Referat (3) der Arbeit von HERIBERT NILSSON gesteht er, dass diese Theorie alle Tatsachen erklärt, bemerkt aber „dass sie kaum durch entscheidende Versuche als zutreffend zu beweisen ist.“ Die Richtigkeit dieser Theorie kann meines Erachtens nicht bewiesen werden, nur ist es möglich, dass sich Tatsachen darbieten, die beweisen dass sie unrichtig ist.

Diese Tatsachen sind:

1. dass eine konstant blaue Pflanze aus einer Spaltung in ihrer zweiten Nachkommengeneration wieder violette Pflanzen ergibt. Nach HE-

RIBERT NILSSON hat diese blaue Pflanze die Konstitution  $\frac{I_1 i_2}{i_1 i_2}$  (s. oben).

Durch crossing-over kann hieraus keine  $i_1 i_2$  Gamete und also keine violettfarbene Pflanze entstehen. Diese Möglichkeit bietet die Annahme einer Mutation wohl.  $I$  kann immer wieder nach  $i$  mutieren.

2. dass bewiesen wird, dass der Vorgang, der die Entstehung der neuen Form verursacht, vor der Reduktionsteilung stattfindet. Crossing-over ist dann ausgeschlossen. Die Mutation kann zu jeder Zeit in der Entwicklung der Pflanze vor sich gehen.

In BAURS Arbeiten habe ich keine Andeutungen dieser Beweismöglichkeit gefunden. In 1918 behandelt er unabhängig von dieser Frage

den Zeitpunkt in der Entwicklung, worauf seine Mutationen stattfinden, und schlieszt meiner Ansicht nach mit Recht, dasz auch in diesen Fällen der Zeitpunkt vermutlich vor der Reduktionsteilung fällt. Letzterer Umstand macht die Mutationsmöglichkeit viel wahrscheinlicher als HERIBERT NILLSON<sup>s</sup> Erklärung. Ausgeschlossen ist letztere Möglichkeit genau genommen nicht. Ein sub 1. genannter Fall ist dafür unbedingt notwendig. Den strikten Beweis sub 2. zu erbringen ist wohl sehr schwierig, denn dafür müssen wir die Genotypen der 4 aus einer Pollenmutterzelle entstehenden Gameten kennen.

*Zonal.* Diese Verteilung ist mir nur in blauen Blumen bekannt. Kreuzung mit elfenbeinweisz und dunkelblau (II und VI) gibt einen ganzfarbigen Typus. Die F<sub>2</sub>- und F<sub>3</sub>-Generationen dieser Kreuzungen stehen in Tab. 44.

TAB. 44. F<sub>2</sub>- UND F<sub>3</sub>-GENERATIONEN VON ZONAL × NICHT ZONAL

Jahr	Nr.	Stamm der ganzfarbigen Elternpflanze	Stamm der zonalen Elternpflanze	ganzfarbig	zonal
1925	132	VI	VII	86	31
1926	96	III	VII	20	8
„	99	II	IV	54	18
1927	7	II	IV	31	4
„	83	VI	VII	39	15
„	87	III	IV	68	20
	95	II	IV	22	7
	97	II	IV	34	3
Summe				354	106
berechnet für 4 Ind.				3.08	0.92
				m 0.1	D/m 0.8

Auch hier kommt das Verhältnis 3 : 1 vor. Den Faktor nenne ich vorläufig K. Die Untersuchung der somatischen Variation wird ergeben, dasz die Erbllichkeit der zonalen Zeichnung vermutlich etwas verwickelter ist.

*Reinweisz.* Mit dieser Form habe ich erst seit 1926 Kreuzungen ange-

stellt. Diese Kreuzungen sind nur in ihren  $F_1$ -Generationen bekannt. Tab. 45 zeigt die Resultate.

TAB. 45.  $F_1$ -GENERATIONEN VON REINWEISZ  $\times$  NICHT REINWEISZ

gekreuzt mit	Farbe der $F_1$
dunkelblau	blau
violett	„
elfenbeinweisz	„

Die Intensität des Blau war in allen  $F_1$ -Generationen ziemlich gleich und schwächer als die der Stämme II und VI.

Auf Grund obenstehender Tatsachen lassen sich nachfolgende Formeln zusammenstellen.

Stamm II, IV und VI konstant	blau . . . . .	HIIKKXX
„ III	„ elfenbeinweisz .	hhIkkXX
„ VI	„ violett . . . . .	HHiiKXX
„ VII und IV	„ zonal . . . . .	HIIkkXX
„ VIII	„ reinweisz . . . . .	HHii?xx

Hierin ist X ein noch nicht näher analysierter Faktorenkomplex und K musz nach Seite 429 wahrscheinlich durch zwei Faktoren L und m und k durch die Faktoren l und m ersetzt werden.

*Dihybride Kreuzungen.* Diese besitze ich für die Farbfaktoren H und K, weiter für H und K mit dem Blütenfüllungsfaktor G (Tab. 46, I, II und III).

TAB. 46.  $F_2$ -GENERATIONEN VON DIHYBRIDEN KREUZUNGEN

## I. Faktoren H und K

Nr.	ganzfarbig blau	zonalblau	elfenbeinweisz
87, 1927	68	20	32
berechnet für 16 Ind.	9.07	2.86	4.27
Erwartung	9	3	4

## II. Faktoren G und K

Nr.	einfach ganzfarbig	einfach zonal	doppelt ganzfarbig	doppelt zonal
99, 1926	34	15	17	2
87, 1927	50	16	17	5
95, „	16	4	5	3
Summe	90	35	39	10
berechnet für 16 Ind.	8.26	3.21	3.58	0.95
Erwartung	9	3	3	1

## III. Faktoren G und H

Nr.	einfach farbig	einfach elfenbeinweisz	doppelt farbig	doppelt elfenbeinweisz
93, 1926	19	8	7	3
87, 1927	66	25	23	6
Summe	85	33	30	9
berechnet für 16 Ind.	8.67	3.37	3.06	0.90
Erwartung	9	3	3	1

Alle drei  $F_2$ -Generationen entsprechen den theoretischen Verhältnissen sehr gut. Dies heizt, dasz zwischen diesen drei Faktoren keine nennenswerte Koppelung besteht. Keine Koppelung bedeutet entweder Lokalisation in verschiedenen Chromosomen oder ungefähr 50% cross-over. Es ist also möglich, dasz z.B. H und K in demselben Chromosom liegen. Dasz G dann auch noch hierin lokalisiert sein sollte, ist sehr unwahrscheinlich.

*Einfluss der Faktoren H, I und K auf die Farbe der Nektarien.*

Die mir bis jetzt bekannten HHIIKK-Pflanzen haben alle dunkelblaugrüne bis fast schwarze Nektarien, alle hh-Pflanzen hellgelbgrüne und alle ii-Pflanzen ganz dunkel violettfarbene. Die Nektarien der kk-Individuen haben eine dunkle Ober- und eine hellgrüne Unterlippe. Da hier gleichartige Organe auf dieselbe Weise beeinflusst werden, ist es wohl sehr wahrscheinlich, dasz es sich hier um pleiotrope Effekte der Faktoren H, I und K handelt.

## Teil 2. Ein Fall somatischer Variation

Im Jahre 1924 fand ich in zwei  $F_1$ -Generationen von Kreuzungen zum ersten Male Pflanzen, die verschieden gefärbte Blumen, nämlich dunkel- und hellblaue, zeigten. Auch kamen bisweilen beide Farben in einer einzigen Blüte vor und zwar immer in zwei grossen Sektoren (Fig. 21). Eine entsprechende sektorale Aufteilung in anderen anthocyanhaltigen Teilen der Pflanzen (Staubfäden und basaler Teil der Hauptachse) habe ich niemals beobachtet, wohl aber wurde einen Zusammenhang mit der Nektarienfarbe gefunden.



FIG. 21. Somatische Variation in der Hauptblüte einer nana-Pflanze.

Im Jahre 1925 traten Pflanzen mit somatischer Variation in mehreren Kulturen in grosser Zahl auf. In den Jahren 1926 und 1927 wurden mit den Züchtungen Resultate erzielt, die es mir jetzt ermöglichen eine ziemlich befriedigende Vorstellung von dem Wesen dieser somatischen Variation zu machen. Die somatisch variierenden Individuen sind im Texte öfters mit  $\ominus$ -Pflanzen angedeutet. In § 1 wird die Verteilung der Farben an einer Pflanze, und die daraus hervorgehenden Konsequenzen in Bezug auf das Auftreten der Veränderung behandelt werden; in § 2 wird auf Grund der Resultate der Züchtungen, und der Verbreitung der  $\ominus$ -Pflanzen in den verschiedenen Kulturen, eine Arbeitshypothese aufgestellt werden über das Wesen der somatischen Variation, und über die Faktoren, die dabei eine Rolle spielen.

§ 1. *Verteilung der Farben an einer Pflanze und die Folgerungen, die daraus gezogen werden können*

Wie unten näher erörtert werden soll, sind die hellen und dunklen Teile einer  $\ominus$ -Pflanze genotypisch verschieden. Es musz also in ihrer Entwicklung eine Zelle mit verändertem Genotypus entstanden sein, aus der sich der abweichende Teil gebildet hat. Um einen Eindruck von dem Zeitpunkt in der Entwicklung, von der Stelle und von der Häufigkeit dieser Erscheinung zu erhalten, habe ich die Verteilung der bei-

den Farben an einer beträchtlichen Zahl von doppelblütigen Pflanzen studiert.

Im Jahre 1925 wurden an einer grossen Anzahl von  $\ominus$ -Pflanzen die hellen und die dunklen Blumen markiert. Dies hat es mir ermöglicht, die Verteilung in Diagrammen (Fig. 22, S. 416) festzulegen. In diesen Diagrammen ist der Zentralkreis die Hauptblüte. Die weiteren, in einer Spirallinie angeordneten Kreise stellen die Endblüten der Seitenäste 1. Ordnung dar. Die kleinen Kreise, die stellenweise den grösseren beigefügt sind, sind die Endblüten der Seitenäste 2. Ordnung. Schwarz ist dunkel; weisz ist hell. Die punktierten Kreise stellen Blumen dar, die der Beobachtung entgangen sind. Die Stellung der Seitenäste um die Hauptachse herum, ist die der Primordien der Blätter, in deren Achseln sie stehen. Diese ist nicht genau  $\frac{2}{5}$ , sondern derartig, dass Nr. 6 einen Winkel von  $25^\circ$  mit Nr 1 bildet, und zwar in entgegengesetzter Richtung als die Grundspirale. Dieser Winkel ist an ungefähr 20 Vegetationspunkten festgestellt worden. Auf diese Weise gezeichnet, stellen die Diagramme also ebenfalls die Verteilung der Areale mit heller und mit dunkler Veranlagung auf dem Vegetationskegel dar. Weil die Blütenfarbe völlig in der Epidermis lokalisiert ist, ist die Verteilung nur die des Dermatogens. Die inneren Schichten sind, wie anatomische Untersuchungen und die Periklinalchimären bei *Solanum* u. a. gezeigt haben, in ihrer Bildung unabhängig vom Dermatogen, werden also gegebenenfalls anders verteilt sein (s. S. 421).

Die Bildung der Areale, wie wir uns dieselbe theoretisch am Vegetationspunkt denken müssen, kann in Verbindung mit deren Grösze, worauf wir aus den Diagrammen schlieszen, über Stelle, Zeitpunkt und Häufigkeit der Veränderung in einer Pflanze Aufschluss geben.

Im Untenstehenden werde ich mich des Begriffes Zentralzelle bedienen. Hierunter verstehe ich diejenige Zelle im Vegetationspunkt, in der sich dessen Wachstumszentrum befindet. Weil der Vegetationspunkt immer seine schöne Kegelform beibehält, so musz die Zentralzelle in der Nähe des morphologischen Zentrums liegen. Diese Zentralzelle unterscheidet sich übrigens nicht von ihren Nachbarzellen, ist somit an ihrer Form oder sonstwie nicht zu erkennen.

Betrachten wir eine Zentralzelle 1 an einem Zeitpunkte  $t_1$ . Diese Zelle hat an einem darauf folgenden Zeitpunkte  $t_2$  eine Zellgruppe gebildet, die nahezu zentral liegt, obgleich nicht genau, denn auch das Wachstumszentrum liegt nicht genau in der Mitte der Zentralzelle.

Gesetzt von den beiden Tochterzellen der Zentralzelle hätte die eine die Veranlagung für dunkel und die andere für hell, so wäre die Zellgruppe auf  $t_2$  zur Hälfte dunkel und zur Hälfte hell veranlagt. Die Zentralzelle 2 ist dann aber entweder hell oder dunkel veranlagt, und hat z.B. an dem Zeitpunkte  $t_3$  eine hell veranlagte zentrale Zellgruppe gebildet, die von einem halb hell, halb dunkel veranlagten Zellringe umgeben ist. Beim weiteren Wachstum bekämen wir so einen Vegetationskegel, dessen Gipfel hell, und dessen übrige Oberfläche teils hell teils dunkel veranlagt ist. Je weiter die ursprüngliche veränderte Zelle von der Zentralzelle entfernt ist, um so kleiner wird der Sektor mit verändertem Genotypus an der Oberfläche des Vegetationskegels. In den mir bekannten Fällen ist dieser Sektor fast immer mindestens  $90^\circ$ , woraus man schliessen kann, dass die Veränderung fast immer in der unmittelbaren Nähe von, oder in der Zentralzelle selber, stattfindet. Über den Zeitpunkt in der Entwicklung der Pflanze, an dem die Veränderung vor sich geht, kann die Ausdehnung der Sektoren in der Längsrichtung der Pflanze Aufschluss geben. Wie unten erörtert werden soll, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Veränderung von dunkel nach hell hin stattfindet. Aus Diagramm 1, Fig. 22, schliessen wir dann, was den Ort der Veränderung betrifft, auf eine Nachbarzelle der Zentralzelle. Diese erste hell veranlagte Zelle bildet ein Areal auf dem Vegetationskegel, in dem sich die Primordien entwickeln von Ast 1, 4, 6 und 9, von einigen sterilen Blättern zwischen dem letzten Seitenast und der Hauptblüte und von einer Anzahl in drei Reihen übereinander angeordneter Blütenblätter. Leider tragen die ersten sechs Blätter der Pflanze in ihren Achseln keine Blüten, sodass wir den Genotypus ihrer Primordien für Blütenfarbe nicht beurteilen können. Ob sich dieses Areal noch weiter nach unten hin fortsetzt, entgeht also der Beobachtung. Die Grenze nach oben hin ist ebensowenig bekannt, denn auch die Staubfäden und der Fruchtknoten lehren nichts über den betreffenden Genotypus. Die beobachtete Ausdehnung ist eine Minimalgröße des Areals, das sich aus einer Nachbarzelle der Zentralzelle bildet. In Diagramm 2 müssen wir die Veränderung in der Zentralzelle annehmen, denn die Hauptblüte ist ganz hell veranlagt. Die an diese erste helle grenzende dunkle Zelle bildet ein Areal, dessen obere Grenze die Hauptblüte ist. Wenn wir annehmen, dass dieses Areal dieselbe Größe hat als dasjenige, das sich in Diagramm 1 aus der hell veranlagten Zelle entwickelt, dann muss dieses Areal nach unten

hin noch einige Blattprimordien umfassen. Wenn es vor dem ersten Seitenaste in dieser Pflanze noch 7 Blätter gibt, so liegen in diesem Areale noch die Primordien des 3. und 6. Blattes.

Aus beiden obigen Beispielen ergibt sich, dass die erste veränderte

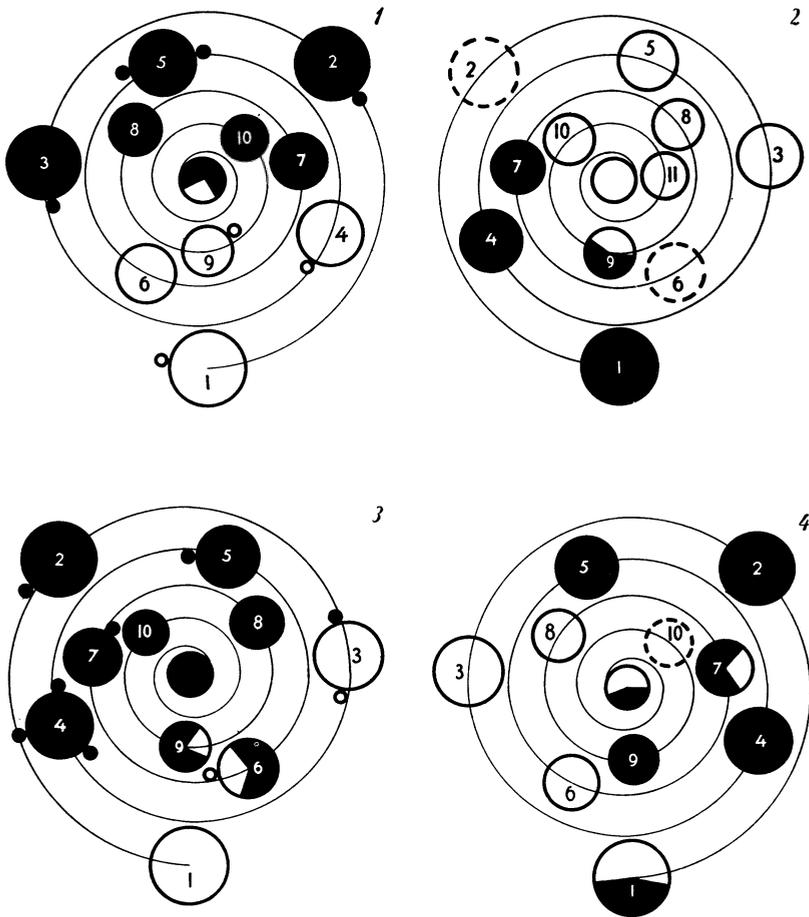


FIG. 22. Diagramme von der Verteilung der hell- und dunkelblauen Blütenfarbe.

Zelle schon früh in der Entwicklung der Pflanze auftreten kann, vermutlich schon vor der Ausbildung des dritten Blattprimordiums. Die Annahme, dass sie dann und wann sogar schon vor der Bildung des Vegetationspunktes stattfindet, ist nicht zu gewagt. In diesem Falle wäre es möglich, dass ein Vegetationspunkt von Anfang an im abwei-

chenden Teile läge. Eine Pflanze die z.B. ihrer Herkunft nach dunkel sein sollte, könnte dann ganz hell werden. Diese Möglichkeit kann die Tatsache erklären, dass in Kreuzungen von dunkelblauen oder elfenbeinweiszen mit hellblauen Sippen, neben einer Mehrzahl von dunkelblauen und  $\ominus$ -Pflanzen auch öfters einige ganz hellen Individuen auftreten.

Die Veränderung kann also im zentralen Teil des Vegetationspunktes und sehr früh in der Entwicklung der Pflanze auftreten. Ob sie auch weit von der Zentralzelle entfernt, und spät in der Entwicklung auftritt, darüber können einige anderen Tatsachen Aufschluss erteilen.

1. Der Anschluss der Sektoren der Seitenäste an die zwei grossen Areale der ganzen Pflanze. In den Diagrammen 3 und 4 sehen wir, dass die Sektoren der Seitenblüten sich gewöhnlich an die grossen Areale der Pflanze schön anschliessen (s. auch Fig. 24). Auch in einigen hier nicht gezeichneten Fällen ist der Anschluss gut. Wir können also mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Grenze zwischen hell und dunkel öfters über einen sekundären Vegetationskegel läuft. Diese Grenze ist nur eine einzige lange Linie. Wenn die Veränderungen auch weit vom Wachstumszentrum entfernt stattfinden, so würden mehrere kleinere Areale ausgebildet werden. Dann gäbe es viel mehr Trennungslinien.



FIG. 23.

Es müssten sich dann ebenfalls mehrere sektorial gebaute Seitenäste entwickeln, deren Sektoren sich dann jedoch nicht an die grösseren Areale anschliessen würden.

Im ganzen habe ich in den  $\ominus$ -Pflanzen 84 dunkle, 87 helle und 11  $\ominus$ -Seitenäste beobachtet. Von diesen 11 schlossen 10 mit ihren Sektoren an die grossen Areale an. Einer jedoch nicht (Fig. 22, Diagr. 4, Ast Nr. 7).

2. Die Verteilung der beiden Farben in den doppelten Blüten. Hier müsste sich eine weit vom Zentrum entfernte Veränderung zeigen als ein einzelnes abweichendes Blumenblättchen zwischen den anderen, oder wenn sie in noch weiterer Entfernung auftritt als ein Fleckchen, wie z.B. in Fig. 23 dargestellt ist.

In den zahllosen Haupt- und Seitenblüten, die ich beobachtete, habe ich nie solche Verteilungen gesehen. Die Sektoren einer Farbe sind meistens nicht kleiner als 90 gr. Wenn die Grenze über ein Blättchen

läuft, passiert sie immer den Nagel und die Sektoren umfassen immer alle übereinander angeordneten Reihen.

3. Die Sektoren der Hauptblüte und diejenigen, welche durch die Verteilung der verschieden gefärbten Seitenblüten 1. Ordnung angegeben werden. Wenn erst spät in der Entwicklung in der Nähe des Wachstumszentrums eine Veränderung auftritt, kann eine Pflanze gebildet werden, deren Seitenäste 1. Ordnung alle gleichfarbig sind, und nur deren Hauptblüte eine sektorale Verteilung aufweist. Eine solche Pflanze habe ich niemals beobachtet. Entweder zeigt die ganze Pflanze eine sektorale Aufteilung (Fig. 22, Diagr. 1 und 4) oder die Haupt-

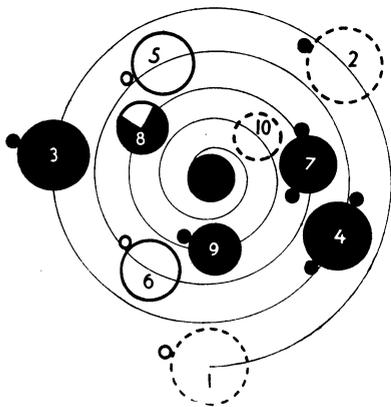


FIG. 24. Diagramm der Verteilung der hell- und dunkelblauen Blütenfarbe.

eine Verteilung in zwei Areale zu machen (Fig. 22, Diagr. 4 und Fig. 24). Hier hat die Veränderung vermutlich zweimal stattgefunden.

Die Schlussfolgerung obiger Betrachtungen ist, dass die Veränderung welche zur Bildung der  $\ominus$ -Pflanzen Anlass gibt, nur ein- höchstens zweimal im Dermatogen eines Individuums vorkommt, und zwar sehr früh in der Entwicklung und in der Nähe des Wachstumszentrums.

Die bloße Annahme, dass die Veränderung zufälligerweise in 1 auf n Zellen auftritt, genügt nicht. Diese Annahme gibt nämlich keine Erklärung der Tatsache, dass später in der Entwicklung, wenn es viel mehr Zellen gibt, nicht auch viel mehr Veränderungen stattfinden. Wir müssen annehmen, dass im sehr jungen Entwicklungsstadium die Frequenz ziemlich groß ist, aber dass nachher diese Frequenz sehr klein

blüte ist einfarbig und die Seitenblüten 1. Ordnung geben eine sektorale Verteilung an (Fig. 22, Diagr. 2 und 3). Die Hauptblüte ist dann entweder dunkel oder hell.

Aus dem unter 1, 2 und 3 Gesagten können wir schlieszen, dass weit von der Zentralzelle entfernt, und spät in der Entwicklung fast keine Veränderungen mehr auftreten.

Unter den 22 mir völlig bekannten Pflanzen gibt es nur zwei, bei denen es nicht gelingt

wird. Im jungen Stadium liegt somit die für die Veränderung empfindliche Periode.

Falls die Veränderung irreversibel ist, können wir aus Fig. 22, Diagramm 4, Ast 7 schlieszen, dasz ihre Richtung von dunkel nach hell hin ist. In diesem Falle kann nämlich nur eine zweite Veränderung im Teile mit der ursprünglichen Farbe auftreten. Auch die vereinzelt ganz hellen Pflanzen in den  $F_1$ -Generationen von dunkelblau und elfenbeinweisz  $\times$  hellblau weisen auf diese Richtung hin.

Wie oben mehrfach gesagt wurde, beziehen sich diese Betrachtungen nur auf das Dermatogen. Wie auf S. 421 erörtert werden soll, tritt die Veränderung auch in der äussersten Periblemschicht auf. Die Bildung der Areale geht vermutlich auf dieselbe Weise wie im Dermatogen vor sich.

## § 2. *Das Wesen der somatischen Variation und die Faktoren, die dabei eine Rolle spielen*

*Der Beweis, dasz die Veränderung genotypisch bedingt ist.* Dasz diese Veränderung eine des Genotypus ist, musz bewiesen werden, indem man darlegt, dasz zwei Teile einer einzelnen Pflanze eine verschiedene Nachkommenschaft haben. Die Gameten einer Pflanze werden in der äussersten Periblemschicht gebildet. Nur dann ist diese Untersuchung also möglich, wenn in dieser Schicht Veränderungen auftreten. Eine derartige Veränderung ist der Pflanze nicht anzusehen, denn nur die Zellen des Dermatogens sind anthocyanhaltig. Deshalb sind für diese Untersuchung  $\ominus$ -Pflanzen gewählt worden. In Pflanzen mit diesem Genotypus ist die Veränderung im Dermatogen also möglich. Hier habe ich wenigstens eine gewisse Garantie, dasz sie auch im Periblem stattfinden kann. Die Selbstungssamen aus den verschiedenen Früchten dieser Pflanzen wurden gesondert geerntet und gesät.

In diesen Kulturen gibt es in der Blütenfarbe verschiedene Abstufungen von blau. Um dieselben anzudeuten habe ich die Ziffern 1—5 verwendet: 1 ist fast weisz, 5 tiefhimmelblau, 2, 3 und 4 liegen zwischen diesen beiden Extremen. Öfters ist es nicht möglich, die Farbe mit einer dieser Ziffern genau anzugeben. Den Zahlen, die bei einer Intensität in den Tabellen angegeben sind, musz also nicht zu groszer Wert beigemessen werden. Wichtiger sind Tatsachen, wie z.B. das Fehlen der Intensität 5 und ähnliche. In Tab. 47 sind die Resultate oben erwähn-

ter Selbstungen eingetragen. Mit (5 + 3) habe ich angedeutet, dass diese beiden Abstufungen in einer einzigen Blüte vorkommen. In derselben Weise, aber ohne Klammern, sind späterhin die verschiedenen Abstufungen in einer ☉-Pflanze angedeutet worden. Die ☉-Pflanzen sind mit ihrer dunkelsten Farbe in der Klassifikation 1—5 angegeben. Ihre Anzahl steht in der mit ☉ bezeichneten Spalte. Die Elternpflanzen 23.10 und 38.5 stammen aus 1925, die beiden andern aus 1926. Ihre Selbstungen stammen bzw. aus 1926 und 1927.

TAB. 47. DIE NACHKOMMENSCHAFT VON VIER ☉-PFLANZEN

Nr. Elternpflanze	Nr. Selbstung	Farbe der geselbsteten Blüte	Blütenfarbe					☉	n
			1	2	3	4	5		
23.10	135	3	1	6	10	8	15	13	40
„	136	(5+3)		7	15	6	10	5	38
38.5	138	5		19	10		12	3	41
„	139	5		7	13	4	17	13	41
„	141	3		9	12	8	10	5	39
139.18	171.1	5		12	7	1	3	1	23
„	171.2	„		4	2		6	2	12
„	171.3	„	1	23	20		9	2	53
„	171.4	„	6	6	6	4	2	2	24
„	171.5	2		3	9	1	12	1	25
„	171.6	„			2		4	1	6
„	171.7	„		1	3		21	1	25
„	171.8	„		4	6	2	14		26
150.7	170.1	5		26	7	6	9	5	48
„	170.2	„	1	18	11	10	4	3	44
„	170.3	2—3		46	19				65
„	170.4	„	1	11	10				22
„	170.5	„		30	15	5			50
„	170.6	„		24	17	6			47
„	170.7	?		12	11	10	8		41

Zwischen den Selbstungen verschiedener Teile der Pflanzen 23.10 und 38.5 bestehen keine bedeutenden Unterschiede in der Verteilung

der Intensitäten, wohl aber in der Anzahl der  $\ominus$ -Pflanzen. Kult. 135 und 139 haben bedeutend mehr als die drei anderen. Wie später erörtert werden soll, weist dies hin auf eine grözere Anzahl von Heterozygoten in diesen beiden Kulturen.

Zwischen den Teilkulturen, die aus den Pflanzen 139.18, 1925 und 150.7, 1925 stammen, gibt es grözere Unterschiede. Die Selbstungen 171.3 und 171.7 aus 139.18 unterscheiden sich z.B. deutlich in der Verteilung der Intensitäten, gleichwie z.B. 170.3 und 170.2 aus Pflanze 150.7. Zwischen den Kulturen 171.1—8 gibt es keinen Unterschied in der Anzahl der  $\ominus$ -Pflanzen, zwischen den Kulturen 170.1—7 aber wohl.

Mit Hilfe obiger Daten können wir die Verteilung der Areale mit heller und mit dunkler Veranlagung in der äussersten Periblemschicht konstruieren. Wenn von einer einzelnen Pflanze die Selbstung der einen Blüte bedeutend mehr helle Pflanzen gibt als die einer anderen, so hat vermutlich erstere einen Genotypus für helle und letztere einen für dunkle Farbe. Blüten in deren Selbstung wieder  $\ominus$ -Pflanzen auftreten, muszten wenigstens teilweise den ursprünglichen Genotypus, vermutlich für dunkel, haben.

Dem Teile der Pflanze 139.18 mit dem Genotypus für dunkle Farbe entstammen die Kulturen 171.2, 5, 6, 7 und 8. In den Kulturen 171.1, 3 und 4 gibt es viele hellen Pflanzen, aber auch  $\ominus$ -Individuen. Vermutlich entstammen dieselben also sektorial gebauten Blüten. In derselben Weise entstammen in Kultur 170 die Teile 1, 2 und 7 dem dunklen, 3 und 4 dem hellen Areale. Die Kulturen 170.5 und 6 stammen vermutlich von sektorialen Blüten. In Fig. 25 ist von beiden Mutterpflanzen die Verteilung der Areale mit dem Genotypus für helle und für dunkle Farbe des Dermatogens und der äussersten Periblemschicht angegeben worden. In den Diagrammen des Periblems ist es also möglich, die sektorial gebauten Seitenblüten so einzuzeichnen, dasz die ganze Pflanze in zwei groszen Areale aufgeteilt wird.

In Pflanze 139.18 decken sich die Areale des Dermatogens und der äussersten Periblemschicht also gar nicht, in Pflanze 150.7 aber ziemlich gut.

Ich darf nun schlieszen, dasz auszer im Dermatogen, in derselben Pflanze die Veränderung auch in der äussersten Periblemschicht auftritt und dasz sie genotypisch bedingt ist. Die Verteilung der Areale mit verschiedenem Genotypus ist im Periblem ungefähr gleich wie im

Dermatogen. Vermutlich tritt die Veränderung auch hier nur im ganz jungen Entwicklungsstadium auf.

*Das Wesen der Veränderung im Genotypus.* Die Vorstellung über das

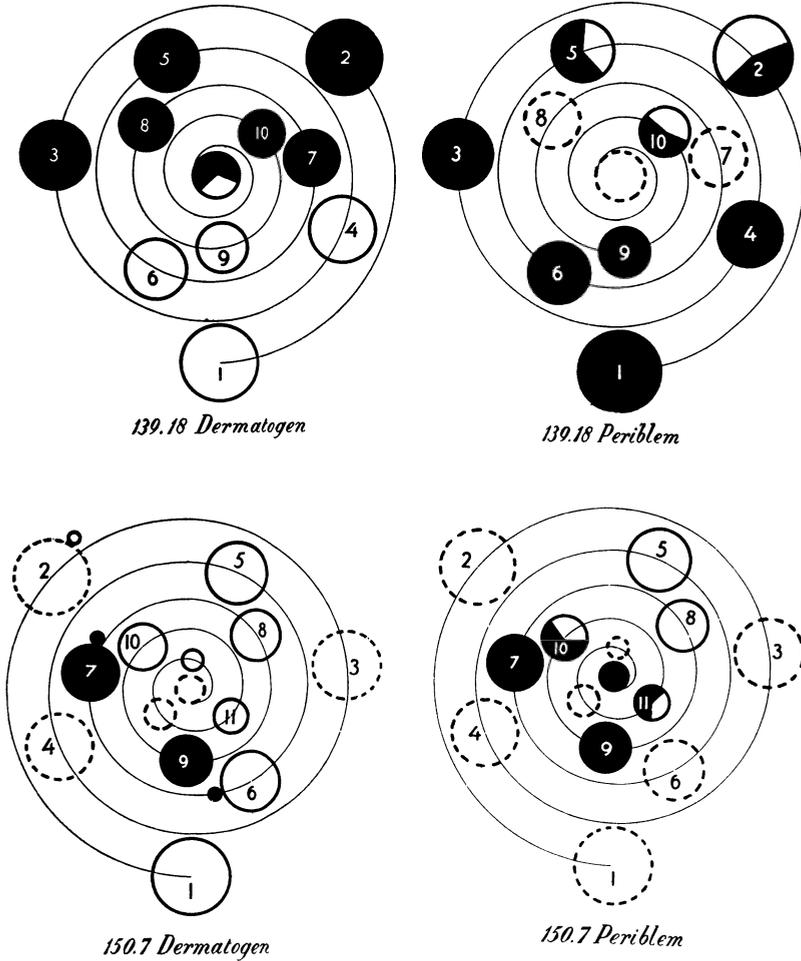


FIG. 25. Verteilung der hell- und dunkelblau veranlagten Areale im Dermatogen und im Periblem.

Wesen dieser Veränderung habe ich der Verbreitung der  $\ominus$ -Pflanzen in meinen verschiedenen Kulturen entnommen. Die  $\ominus$ -Pflanzen fand ich in den in verschiedenen Abstufungen von blau spaltenden Selbstungen und in den  $F_1$ - und  $F_2$ -Generationen von Kreuzungen ihrer Eltern-

pflanzen mit den elfenbeinweiszen und dunkelblauen Sippen. In Tab. 48 sind eine Anzahl von diesen eingehend auf das Vorkommen von  $\ominus$ -Pflanzen untersuchten Kulturen eingetragen. Sie sind während der Blütezeit 3 bis 4 mal kontrolliert worden, damit möglichst wenig Blüten der Wahrnehmung entgingen. Die ganz hellen Pflanzen in den  $F_1$ -Generationen sind in dieser Tabelle nicht als  $\ominus$ -Pflanzen verwertet, denn in den Selbstungen und  $F_2$ -Generationen sind sie nicht als solche zu erkennen.

TAB. 48. VERTEILUNG DER  $\ominus$ -PFLANZEN IN DEN VERSCHIEDENEN KULTUREN

F <sub>1</sub> -Generationen.					Selbstungen.					F <sub>2</sub> -Generationen.				
Jahr	Nr.	Anzahl $\ominus$ -Pflanzen	% $\ominus$ -Pflanzen	n	Jahr	Nr.	Anzahl $\ominus$ -Pflanzen	% $\ominus$ -Pflanzen	n	Jahr	Nr.	Anzahl $\ominus$ -Pflanzen	% $\ominus$ -Pflanzen	n
1924	23	11	69	16	1925	15	24	21	115	1925	135	13	28	47
1925	60	2	9	23	1926	1	4	14	28	„	136	5	12	43
„	65	4	19	21	„	2	8	29	27	„	137	1	6	16
„	67	4	24	17	„	4	7	17	42	„	138	3	7	44
„	68	2	8	28	„	5	23	23	101	„	139	13	30	44
„	69	5	42	12	„	6	2	13	16	„	141	5	11	44
„	81b	7	59	12										
„	83	4	50	8										
„	85	3	25	12										
„	92	1	9	11										
1926	79	17	32	54										

In den  $F_1$ -Generationen gibt es verhältnismäßig mehr  $\ominus$ -Pflanzen als in den spaltenden Selbstungen und  $F_2$ -Generationen, obwohl sie nicht so oft kontrolliert worden sind. Dieser Unterschied tritt noch deutlicher zutage, wenn wir verwandte Kulturen miteinander vergleichen, z.B. die Selbstung 15, 1925 (21%) mit zwei  $F_1$ -Generationen 69, und 81b, 1925 (bezw. 42% und 59%) und die Selbstungen 1—6, 1926 (durchschnittlich 20%) mit den  $F_1$ -Generationen 23, 1924 und 83, 1925 ihrer gemeinschaftlichen Aszendenten (bezw. 69% und 50%). Alle obenerwähnten Kulturen sind stark heterozygotisch. In 1925 trat auch

in der für dunkelblau konstanten Sippe VI eine  $\ominus$ -Pflanze auf, nämlich Nr. 150.7, 1925. In 1927 gab es in diesem Stamme noch eine  $\ominus$ -Pflanze, Nr. 116. 11, 1927.

Die Bildung genotypisch verschiedener Zellen im Soma einer Pflanze kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. In der genetisch-botanischen Literatur finden sich hauptsächlich zwei Möglichkeiten, nämlich:

1. somatische Bastardspaltung.
2. Faktormutation (Allelomorphmutation JOHANNSEN).

Der *Drosophila*-Literatur sind noch einige anderen Möglichkeiten zu entnehmen, wie z.B. „non-disjunction“, „deficiency“, „duplication“, Verdoppelung der Chromosomenzahl usw.

Diese letzten Erklärungsmöglichkeiten kann man nur bei sehr eingehender Kenntnis der Erblichkeitsverhältnisse und Chromosomenzahl beurteilen. Darüber verfüge ich nicht, ich werde dieselben also vorläufig ausser Betracht lassen müssen, zumal weil sich später ergeben wird, dass eine Deutung als somatische Mutation möglich ist.

Somatische Bastardspaltung kann man sich auf folgende Weise denken: von einem Chromosomenpaar enthält das eine den Faktor A, das andere dessen Allelomorphen a. Nach der Längsteilung weichen nicht zwei Aa, sondern AA und aa auseinander. Über den Mechanismus der Faktormutation, also der Veränderung von A in a, ist nichts bekannt.

Diese beiden Erklärungsmöglichkeiten unterscheiden sich in mancher Hinsicht voneinander.

1. Somatische Bastardspaltung gibt nur eine Veränderung in einer Heterozygote, denn AA bleibt AA. Eine Faktormutation ist effektiv sowohl in Homo- wie in Heterozygoten. Wenn Aa phaenotypisch völlig gleich AA ist, so zeigt sich in einer Pflanze die Mutation AA→Aa oder Aa→AA nicht, man bemerkt dieselbe erst in der ersten Nachkommen-generation.

2. Somatische Bastardspaltung äuszert sich in einer Anzahl von Eigenschaften, die von den im betreffenden Chromosom lokalisierten, also meistens gekoppelten Faktoren, bedingt werden. Somatische Mutation äuszert sich nur in denjenigen Eigenschaften, die durch einen einzigen Faktor pleiotrop beeinflusst werden.

3. Somatische Bastardspaltung ergibt immer drei verschiedene Genotypen, nämlich aa, AA und Aa. Durch somatische Mutation entstehen in einer Heterozygote meistens nur zwei Genotypen, wenigstens wenn praktisch genommen die Mutation nicht reversibel ist.

Das schönste Beispiel somatischer Bastardspaltung ist ein von FRUWIRTH (17) in 1912 untersuchter Fall bei *Triticum* und bezieht sich auf die Begrannung. In einer einzelnen  $F_1$ -Pflanze von einer Kreuzung  $AA \times aa$  traten deutlich die drei Genotypen  $AA$ ,  $Aa$  und  $aa$  auf. Der am besten untersuchte und zugleich der einfachste Fall somatischer Mutation ist der von BLAKESLEE (6) bei *Portulacca* gefundene. Es mutiert hier ein rezessiver nana-Faktor zu seinem dominanten Allelomorphen. In dem von mir untersuchten Falle ist nur sub. 1 für eine Entscheidung zu verwerten. Die  $\ominus$ -Pflanzen 150.7, 1925 und 116.11, 1927 gehören zum Stamme VI, der für die dunkelblaue Farbe völlig konstant ist. In diesem Stamme musz also ein epistatischer Faktor für Blütenfarbe in homozygotem, dominantem Zustande anwesend sein. Diesen Faktor nenne ich  $L$ . In beiden Pflanzen musz  $LL$  sich nach  $ll$  hin verändert haben. Diese Veränderung kann nur durch somatische Mutation stattfinden.

Wenn wir nun annehmen, dasz die meisten  $\ominus$ -Pflanzen entstehen, indem in einem ursprünglichen  $Ll$ -Individuum die Mutation  $Ll \rightarrow ll$  auftritt, so können wir vermutlich die Anzahl der  $\ominus$ -Pflanzen der Zahl dieser ursprünglichen  $Ll$ -Individuen proportionell stellen.

Auf S. 423 haben wir gesehen, dasz in den spaltenden Selbstungen weit weniger  $\ominus$ -Pflanzen auftreten, als in den  $F_1$ -Generationen von Kreuzungen ihrer Elternpflanzen mit den konstant dunkelblauen oder elfenbeinweiszen Sippen. Die Annahme, dasz die konstant dunkelblaue und elfenbeinweisze Rasse den Genotypus  $LL$  haben und dasz die Mutterpflanzen der Spaltungen  $Ll$  sind, gibt von dieser Tatsache eine ungezwungene Erklärung.

In einer  $Ll$ -Pflanze ist vermutlich öfters ein Teil der äussersten Periblemschicht zu  $ll$  mutiert. Weil der veränderte Teil meistens ziemlich grosz ist (mindestens ein groszer Sektor einer Blüte s. Fig. 25), so werden die Eizellen aus dem  $ll$ -Teile meistens durch  $l$ -Pollen befruchtet werden.

Die Selbstung einer Blüte einer  $Ll$ -Pflanze enthält, wenn die äusserste Periblemschicht:

- |                                 |                     |
|---------------------------------|---------------------|
| 1. ganz $Ll$ ist . . . . .      | 50% $Ll$ -Pflanzen. |
| 2. ganz $ll$ ist . . . . .      | 0% „                |
| 3. teilweise $ll$ ist . . . . . | 0—50% „             |

Die Kreuzung  $Ll \times LL$  ergibt in derselben Weise, wenn die Blüte:

- |                                 |                    |
|---------------------------------|--------------------|
| 1. ganz $Ll$ ist . . . . .      | 50% $Ll$ -Pflanzen |
| 2. ganz $ll$ ist . . . . .      | 100% „             |
| 3. teilweise $ll$ ist . . . . . | 50—100% „          |

Die reziproke Kreuzung gibt dieselben Resultate. Nur wenn die Ll-Blüte teilweise ll ist, gibt es einen kleinen Unterschied, aber auch dann ist das Endresultat 50—100% Ll-Pflanzen.

Die Staubfäden sind kleine Organe, sind also meistens entweder ganz Ll oder ganz ll. Es werden meistens für eine Kreuzung 2—3 Antheren gebraucht. Die Möglichkeit ist ziemlich groß, dass sie alle Ll oder ll sind. Es entstehen also ziemlich viel  $F_1$ -Generationen mit entweder 50 oder 100% Ll, während in der reziproken Kreuzung nur 50—100% Ll-Individuen vorkommen.

Die Selbstung eines Ll-Individuums ergibt also 0—50%, die Kreuzung mit einer ll-Pflanze 50—100% Ll-Nachkommen. Dies trifft aber nur zu, wenn die Frequenz der Mutation ll  $\rightarrow$  Ll in den ll-Pflanzen sehr gering ist (s. S. 427).

In den sämtlichen  $F_1$ -Generationen aus Tab. 48 kann man die Anzahl der Ll-individuen auf ungefähr 75% der Gesamtzahl ansetzen. Auf 160 Ll-Pflanzen sind von mir 60  $\ominus$ -Pflanzen beobachtet worden, also 37,5%. In derselben Weise kann ich in den Selbstungen und  $F_2$ -Generationen die Anzahl der Ll-Pflanzen auf 25% der Gesamtzahl einschätzen. Hier gibt es dann unter den Ll-Pflanzen 76%  $\ominus$ -Individuen. Der große Unterschied zwischen dem Prozentsatz der  $F_1$ -Generationen und der Selbstungen und  $F_2$ -Generationen wird wohl dadurch verursacht sein, dass ich die  $F_1$ -Generationen nicht so oft kontrolliert habe. Diejenigen  $F_1$ -Generationen, die die meisten  $\ominus$ -Pflanzen haben, ergeben denn auch einen Prozentsatz von ungefähr 70. Wenn wir nun in Betracht ziehen, dass die beobachtete Anzahl der  $\ominus$ -Pflanzen immer eine Mindestzahl ist, so können wir sogar vermuten, dass in einer Kultur alle Ll-Pflanzen mutiert sind.

Eine Mutation ll  $\rightarrow$  Ll in einer ll-Pflanze ist nicht sichtbar, in der Nachkommenschaft dieser Pflanze muss man dieselbe jedoch bemerken. Im konstant dunkelblauen Stamm VI habe ich insgesamt 50 Pflanzen geselbstet. Die Selbstungssamen einer einzelnen Pflanze stammen aus drei Früchten, also aus drei verschiedenen Teilen. Wenn also ein Teil dieser Pflanze Ll gewesen wäre, so müsste ich in ihrer ersten Nachkommengeneration hellblaue Pflanzen bemerkt haben. Alle 50 Selbstungen waren konstant blau, in keiner der 50 Mutterpflanzen hat also die Mutation ll  $\rightarrow$  Ll stattgefunden. Der Prozentsatz der Pflanzen, worin diese Mutation stattfindet, ist also höchstens zwei. Wie oben erwähnt finden sich jedoch im Stamme VI zwei  $\ominus$ -Pflanzen.

Wenn wir annehmen, dasz in diesen  $\ominus$ -Pflanzen zuerst die Mutation  $LL \rightarrow Ll$  und nachher die Mutation  $Ll \rightarrow ll$  stattfindet, so finden sich in den sämtlichen Pflanzen des Stammes VI zwei, in denen die Mutation  $LL \rightarrow Ll$  auftritt. Hieraus ergibt sich für den Prozentsatz dieser Pflanzen die Mindestzahl von ungefähr 0.1. Wenn wir überdies in Betracht ziehen, dasz in den  $LL$ -Pflanzen zweimal soviel  $L$ -Faktoren vorkommen als in den  $Ll$ -Individuen, so ist die Frequenz der Mutation des Faktors  $L$  zu seinem Allelomorphen  $l$  in den  $Ll$ -Pflanzen höchstens 2000 mal und mindestens 76 mal grösser als in den  $LL$ -Pflanzen.

Im Genotypus  $LL$  stehen zwei gleiche Faktoren einander gegenüber, im Genotypus  $Ll$  zwei ungleiche. Dasz ein System zweier gleichen Dinge stabiler ist als ein System zweier ungleichen ist sehr gut denkbar.

*Die Faktoren, die bei dieser somatischen Mutation eine Rolle spielen.* Meiner Ausführung über die Wirkung von  $L$  lasse ich die sämtlichen Tatsachen, die dadurch erklärt werden müssen, vorangehen.

1. Die Farben, die sich in einer einzelnen Pflanze zusammenfinden und die Kombination Blütenfarbe-Nektarienfarbe in den einfachblütigen Pflanzen. Meistens kommen in einer Pflanze zwei, bisweilen drei Abstufungen des Blau vor. Neben der Intensität 5 meistens 2—3 selten 4; neben der Abstufung 3 gewöhnlich 1 oder 1—2. Die Kombination  $4 + 2$  kommt auch oft in meinen Notizen vor. Wenn es drei Abstufungen gibt, so sind es z.B.  $5 + 3 + 1$  oder  $5 + 4 + 2$ .

Leider waren fast alle  $\ominus$ -Pflanzen doppelblütig und weil diese keine Nektarien besitzen, können sie nichts über den Zusammenhang zwischen der Veränderung der Blütenfarbe und der Nektarienfarbe lehren. Die wenigen Pflanzen mit einfachen Blüten benahmen sich verschieden. In zwei Fällen fanden sich im dunklen Teile der Blüte dunkelblaugrüne Nektarien, im hellen Teile Nektarien mit hellgrüner Unterlippe. In 15 anderen einfachblütigen  $\ominus$ -Pflanzen waren die Nektarien alle dunkelblaugrün. Obgleich die Pflanze 150.7, 1925 selbst keine hellgrünen Nektarien hatte, traten dieselben in ihrer zweiten und dritten Nachkommenschaft wohl auf. Der Stamm VI wozu 150.7 gehört, ist übrigens ganz konstant für die dunkelblaugrüne Nektarienfarbe.

2. Die erste und zweite Nachkommenschaft der Pflanze 150.7, 1925. Die erste Nachkommenschaft ist in Tab. 47, die zweite in Tab. 49 angegeben worden. Als Elternpflanzen habe ich hierzu in 1926 aus Kultur 170.1 und 170.3 je 9 Pflanzen gewählt. Ausser der Blütenfarbe ist in

dieser Tab. auch die Nektarienfarbe angegeben. Mit hell sind die hellgrünen Nektarien gemeint worden. Die Farbe der mit dunkel angegebenen Nektarien ist noch verschieden, nämlich dunkelgrün, dunkelblau, blaugrün usw. Man kann dieselbe aber immer scharf von der hellgrünen Farbe unterscheiden.

TAB. 49. ZWEITE NACHKOMMENGENERATION DER PFLANZE 150.7, 1925

Elternpflanzen			Nachkommengenerationen									
Nr.	Blütenfarbe	Nektarienfarbe	Nr.	Blütenfarbe					Nektarienfarbe		Anzahl Pflanz.	
				1	2	3	4	5	dunkel	hell		
170.1.20	2	dunkel	110		12					12		
„ .26	„	„	111	1	6	15				16	7	
„ .14	3—4	„	112		7	8	10	19		47		3
„ .29	3	„	113		4	13	4	1		23	4	
„ .58	„	„	114	7	2	10	4	3		26		
„ .19	4	„	115		8	3	1	10		24		2
„ .30	5	„	116					22		23		1
„ .37	„	„	117					29		29		
„ .38	„	„	118					7		7		
170.3.10	2	„	121		29					29		
„ .20	2—3	hell	122			31		1		2	28	
„ .45	„	dunkel	123	1	7	2				16	6	
„ .51	2	„	124		34					34		
„ .27	„	„	125		26					26		
„ .32	2—3	hell	126			28					30	
„ .71	2	dunkel	127		25					25		
„ .38	3—4	„	128		2	5	20	9		36		

Die Kultur 120 ist nicht in diese Tabelle eingetragen. Sie entstammt der Pflanze 170.3.5, deren Blütenfarbe mit 2 angedeutet wurde, und deren Nektarienfarbe hellgrün war. Die einzige Pflanze der Kultur 120 hatte elfenbeinweisse Haupt- und Seitenblüten 1. Ordnung und hellgelbgrüne Nektarien, sah also genau wie eine hh-Pflanze aus. Die späten Blüten (Oktober) waren aber sehr deutlich blau (ungefähr Abstufung 3). Von der Entstehung und dem Genotypus dieser Pflanze habe

ich mir bis jetzt noch keine Vorstellung machen können. Rein hh ist sie nicht, denn an hh-Pflanzen habe ich nie späte blaue Blumen beobachtet.

Die wichtigste Tatsache in dieser Tabelle ist, dasz hierin konstante (wenigstens keine monohybriden Spaltungen aufweisende) Kulturen für drei verschiedene Abstufungen vorkommen. Diese Tatsache und diejenige, dasz die Veränderungen in der Nektarien- und Blütenfarbe wohl oder nicht zusammen vorkommen, geben die wichtigsten Andeutungen über die Faktoren, die hier eine Rolle spielen.

Die Untersuchung der zonalblauen Farbe ergibt, dasz derselben ein Faktor K zu Grunde liegt, der sowohl die Blütenfarbe als die Nektarienfarbe beeinflusst. Ohne weiteres könnten wir den Fall des Zusammengehens der Veränderungen erklären, indem wir annähmen, dasz in einer Kk-Pflanze ein Teil zu kk mutiert sei. Die  $\ominus$ -Pflanze 150.7, 1925 kann nicht in dieser Weise erklärt werden, aber auch hier besteht ein Zusammenhang zwischen der Veränderung der Blütenfarbe und der Nektarienfarbe (s. oben). Um beide Fälle zu erklären, müssen wir statt K zwei Faktoren L und M annehmen. L ist der schon oben angedeutete labile Faktor für Blütenfarbe, und hat überdies einen Einfluss auf die Nektarienfarbe, derart dasz wenn L anwesend ist die Nektarien immer dunkel gefärbt sind. Der Faktor M hat denselben Einfluss auf die Nektarienfarbe. Nur eine llmm-Pflanze hat also hellgrüne Nektarien.  $\ominus$ -Pflanzen, deren Blüten- und Nektarienfarbe zusammen verändern, müssen den Genotypus Lmm haben. Der ursprüngliche Genotypus der Pflanze 150.7, 1925 musz LIMm gewesen sein. Der Faktor M macht hier das Auftreten von hellgrünen Nektarien unmöglich. Der Faktor L allein kann das Auftreten dreier für verschiedene Abstufungen konstanten Kulturen nicht erklären. Wir sind also genötigt noch einen zweiten Faktor für Blütenfarbe anzunehmen. Da dieser Faktor vermutlich auch etwas mit der Nektarienfarbe zu tun hat (die beiden für die Abstufung 3 konstanten Kulturen haben auch konstante hellgrüne Nektarien), so liegt es auf der Hand, dem Faktor M einen Einfluss auf die Blütenfarbe zuzusprechen. Die Wirkung der beiden Faktoren L und M auf die Blütenfarbe denke ich mir folgendermassen. LL ergibt immer eine Intensität 5, worauf M keinen Einfluss hat. Auf die Ausbildung der Blütenfarbe von ll- und Ll-Pflanzen haben die Konstitutionen Mm und mm einen intensivierenden Einfluss. Ausserdem haben die Ll-Individuen eine etwas hellere Blütenfarbe als die LL-Pflanzen.

In Tab. 50 habe ich die 9 möglichen Genotypen mit ihren Phaenotypen und ihren theoretischen Nachkommengenerationen durch Selbstung eingetragen.

TAB. 50. DIE 9 THEORETISCH MÖGLICHEN GENOTYPEN, DEREN PHAENOTYPEN UND DEREN NACHKOMMENSCHAFTEN DURCH SELBSTUNG

Elternpflanzen			Nachkommengenerationen						Nr. der zugehörigen Kulturen aus Tab. 49.	
Genoty- pen	Phaenotypus		Blütenfarbe					Nektarien- farbe		
	Blüten- farbe	Nekta- rien- farbe	1	2	3	4	5	d		h
LLMM	5	d						—		} 117, 118
LLMm	5	„						—		
LLmm	5	„						—		
LIMM	3	„						—		112, 114, 128
LIMm	4	„						15	1	113, 115
Llmm	4	„						3	1	
llMM	1	„						—		110, 121, 124, 127
llMm	2	„						3	1	111, 113
llmm	3	h						—		122, 126

Weil in den spaltenden Kulturen die Mutation  $Ll \rightarrow ll$  die theoretischen Spaltungszahlen trüben wird, und durch einigermaßen andere Effekten von L und M diese Zahlen sich gleichfalls ändern, ausserdem die Klassifikation in die 5 Intensitäten künstlich ist und vielleicht auch andere Faktoren hier noch eine trübende Rolle spielen können, sind nur die Variationsbreiten mit einer Linie angegeben werden.

Die zweite Nachkommengeneration von 150.7 (Tab. 49) lässt sich hier gut unterbringen (s. letzte Spalte in Tab. 50). Nur bei Nr. 122, die bei llmm genannt wird, stöszt man auf eine Schwierigkeit. In dieser Kultur gibt es nämlich zwei von den theoretischen Verhältnissen abweichende Pflanzen. Die eine Pflanze hat die Intensität 5, die andere 3, beide haben dunkle Nektarien. Die einzige Möglichkeit, die Entstehung dieser Pflanzen zu erklären, ohne der Hypothese Gewalt anzutun, ist anzunehmen, dass die beiden Individuen durch spontane Kreuzung entstanden seien. Ein Pollenkorn LM ergibt mit einer lm Eizelle eine LIMm-Pflanze, die nach Tab. 50 4d ist, also nahezu gleich der 5d-

Pflanze in Tab. 49. Die 3d-Pflanze aus Tab. 49 musz dann entstanden sein, indem ein lM-Pollenkorn die lM-Eizelle befruchtete. Die lMm-Pflanze ist ungefähr gleich der oben erwähnten 3d-Pflanze.

Die erste Nachkommengeneration von 150.7 wird anlässlich der möglichen Farbkombinationen in einer einzigen Pflanze besprochen werden.

Dieser Hypothese gemäsz dürfen in diesen Kulturen keine Pflanzen mit dunkelblauen oder fast weissen Blüten und hellgrünen Nektarien auftreten. Solche Pflanzen habe ich auch nicht beobachtet. Weiter musz diese Hypothese die Möglichkeit bieten zur Erklärung des Entstehens der Blütenfarbenabstufungen und der Nektarienfarben in einer einzigen Pflanze, wie dieselben in meinen Kulturen vorkommen. Diese Möglichkeiten sind, wenn Ll mutiert nach ll in einer Pflanze mit dem Genotypus:

LlMM 3 + 1 alle Nektarien dunkel.

LlMm 4 + 2 „ „ „

Llmm 4 + 3 Nektarien dunkel und hell.

Die Mutation von LL zu Ll und weiter zu ll ergibt in einer Pflanze drei Abstufungen und eine oder zwei Nektarienfarben, nämlich in Pflanzen mit dem Genotypus:

· LLMM 5 + 3 + 1 alle Nektarien dunkel.

LLMm 5 + 4 + 2 „ „ „

LLmm 5 + 4 + 3 Nektarien in Blüten mit der Intensität 5 und 4 dunkel, in Blüten mit der Intensität 3 hell.

Wenn nur die Mutation LL zu Ll stattfindet, so gibt es nur zwei Intensitäten (die dritte fällt weg) und eine Nektarienfarbe.

Insgesamt habe ich neun Pflanzen mit drei Intensitäten beobachtet. Sieben davon traten auf in F<sub>2</sub>-Generationen, eine in einer F<sub>1</sub>-Generation und eine in der für dunkelblau konstanten Kultur 116, 1927 (Tab. 49). Nur die letzte Pflanze war einfachblütig. Die dunkelsten Blüten dieser Pflanze hatten die Intensität 5 und dunkelblaue Nektarien, eine zweite Kategorie von Blüten derselben Pflanze hatte eine etwas hellere Farbe und dunkelgrüne Nektarien, und eine dritte Kategorie war bedeutend heller (Int. 2—3) und hatte hellgrüne Nektarien. Der ursprüngliche Genotypus dieser Pflanze ist also LLmm gewesen.

In diesen 9 Fällen mutiert LL über Ll zu ll und ergibt so drei Intensitäten. Wie ist es nun möglich, dasz in der Pflanze 150.7, 1925 deren Genotypus, wie auf S. 429 angenommen wurde, LLMm ist, nur zwei Abstu-

fungen beobachtet sind ? Hierfür gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. In erster Linie ist es möglich, dass die Mutation  $LL \rightarrow Ll \rightarrow ll$  sich in einer einzigen Zelle abspielte. In diesem Falle würde es aber in der ersten Nachkommengeneration keine Ll-Pflanzen geben. Diese Pflanzen treten darin jedoch ziemlich oft auf (s. Tab. 50). Eine zweite Möglichkeit ist, dass die Mutation sehr früh in der Entwicklung der Pflanze auftrat, so früh, dass sich aus der ersten Ll-Zelle nicht nur das Dermatogen, sondern auch die äußerste Periblemschicht des Vegetationskegels bildete. Zu dieser Annahme sind wir genötigt, weil die Selbstungen dieser Pflanze zeigen, dass auch die äußerste Periblemschicht mutiert ist. Die Annahme, dass die sehr seltene Mutation  $LL \rightarrow Ll$  unabhängig voneinander in beiden Zellschichten stattfand, ist wohl sehr unwahrscheinlich.

Der dunkle Teil muss dann den Genotypus  $LlMm$ , der helle Teil den Genotypus  $llMm$  haben. Die Kulturen, die aus den ganz dunklen Blüten stammen, müssen in der Nektarienfarbe eine Spaltung dunkel-hell  $15 : 1$ , die aus dem ganz hellen eine Spaltung  $3 : 1$  aufweisen. Die gefundenen Zahlen sind bezw.  $120 : 2$  und  $72 : 17$ . Sie liegen innerhalb der Fehlergrenzen der erwarteten Verhältnisse.

Der ersten Anforderung einer Arbeitshypothese, dass sie für die bekannten Tatsachen eine Erklärungsmöglichkeit biete, ist genügt. Die zweite Anforderung ist, dass sie Gelegenheit biete durch weiteres Experiment geprüft zu werden. Auch diese Möglichkeit bietet die Hypothese. So dürfen z.B. in einer  $F_1$ -Generation der Kreuzung  $aall \times aaLL$  nie  $\ominus$ -Pflanzen auftreten, und ebenfalls keine Pflanzen, deren Blütenfarbe dunkler als Intensität 3 ist, weiterhin muss es eine Spaltung  $3 : 1$  in der Nektarienfarbe geben. In einer  $F_1$ -Generation von Kreuzungen von  $aall$  oder  $aaLL$  mit einer konstant dunkelblauen Linie müssen Spaltungen in der Nektarienfarbe ( $3 : 1$  oder  $15 : 1$ ) und  $\ominus$ -Pflanzen auftreten.

---

## ZUSAMMENFASSUNG

Vorliegende Untersuchungen wurden ausgeführt in den Jahren 1923—1927. Bis 1923 gab es keine Erblchkeitsuntersuchungen über *Nigella damascena*. Deshalb wurde ausser einer Beschreibung des Materials und der Methoden, in der Einleitung eine kurze Beschreibung der Pflanze und deren Blütenbiologie, nebst einer historischen Übersicht über die Einführung der Pflanze in die Kultur gegeben.

Für die Chromosomenzahl wurde 12 gefunden. Die Einrichtung der Blüte ist sowohl zur spontanen Selbstung als zur spontanen Kreuzung geeignet.

Mit Hilfe der alten Kräuterbücher wurde nachgewiesen, dass *Nigella damascena* schon zu Anfang des 16. Jahrhunderts als Zierpflanze gezüchtet wurde.

Der Höhe nach sind die *Nigella*-Pflanzen zuerst in normale und nana-Individuen einzuteilen. Innerhalb dieser beiden Gruppen finden sich noch grosse erbliche Unterschiede. Dem normal-nana Unterschied liegt ein einziger Faktor, A, zu Grunde. AA- und Aa-Individuen sind normal, die aa-Pflanze ist nana. Die weiteren Höhenunterschiede werden von vielen dominanten polymeren Faktoren bedingt.

In den Jahren 1926 und 1927 wurden einige den Habitus bestimmenden Merkmale untersucht. In der Anzahl der Rosettenblätter, in der totalen Blätterzahl der Hauptachse, und in der Zahl der basalen Seitenäste gab es zwischen den verschiedenen Stämmen und Selbstungen grosse erbliche Unterschiede. Diesen Unterschieden liegen vermutlich viele polymeren dominanten Faktoren zu Grunde. Die verschiedenen Kulturen desselben Stammes aber waren einander meistens sehr ähnlich. Der Quotient: M-Rosettenblätter : M-totale Blätterzahl war sehr konstant, auch in einer Korrelationstabelle zeigte sich ein starker Zusammenhang. Zwischen dem M-Wert der Rosettenblätter und demjenigen der basalen Seitenäste besteht kein konstantes Verhältnis, in den einzelnen Kulturen zeigt sich jedoch in den Korrelationstabellen ein starker Zusammenhang.

Die Lage der Rosettenblätter ist liegend, oder mehr oder weniger schräg. Liegend dominiert über schräg. In einer  $F_2$ -Generation traten ausser einigen ausgeprägt liegenden und einigen schrägen Rosetten viele Übergänge auf. Zwischen Lage und Anzahl besteht ein Zusammenhang.

Die Stellung der basalen Seitenäste ist ebenfalls verschieden, mehr vertikal oder mehr horizontal. In Stamm VIII wird dieser Unterschied von einem einzigen Faktor, B, bedingt. BB- und Bb-Pflanzen haben horizontal, bb vertikal gestellte Äste.

Einen stark abweichenden Habitus hat die Krüppelform. Der Krüppelhabitus ist rezessiv gegenüber normal. Es zeigte sich ein Zusammenhang zwischen dem Krüppelhabitus und den zerschlitzen Blütenblättern. Welcher Art dieser Zusammenhang ist, konnte noch nicht festgestellt werden.

Seit 1924 wurden von den verschiedenen Kulturen die Breite und die Länge der Kotyledonen gemessen. Es zeigte sich, dass die AA- und Aa-Pflanzen längere Keimblätter hatten als die aa-Individuen. Innerhalb der beiden Gruppen wurden erhebliche erbliche Unterschiede nachgewiesen. Es wurde gezeigt, dass die Kotylengröße teilweise mit dem Samengewicht zusammenhängt, dass es jedoch auch Unterschiede gibt, die vom Genotypus des Keimes bedingt sind. In einigen Fällen entwickelten sich nur sehr winzige Kotyledonen, vielleicht dass dieser spärlichen Entwicklung eine Disharmonie zwischen Endosperm und Embryo zu Grunde liegt.

In Stamm VII traten in verschiedenen Kulturen ganz gelbe Keimlinge auf. Der Unterschied zwischen grünen und gelben Keimlingen wird von einem einzigen Faktor, E, bedingt. EE- und Ee-Keimlinge sind grün. Ein ee-Keimling hat normal ausgebildete gelbe Kotyledonen und geht nach 2—3 Tagen, vor der Ausbildung weiterer Blätter, ein.

In Stamm V fanden sich von Anfang an gelbbunte Pflanzen. Dieses Bunt vererbt nach Mendelschen Regeln. Der Unterschied grün-bunt wird von einem einzigen Faktor, F, bedingt. FF- und Ff-Individuen sind grün, die ff-Pflanze ist bunt. Die Wirkung von F denke ich mir derart, dass ff in einer EE-Pflanze in den einzelnen Zellen den Übergang  $EE \rightarrow Ee$  und  $Ee \rightarrow ee$  ermöglicht. Aus den ee-Zellen bilden sich die gelben Flecken. In den Staubblättern und im Fruchtknoten gibt es kein Gelb, also kein ee- und vermutlich auch kein Ee-Gewebe. Die Selbstung der FF-Pflanzen gibt denn auch nie gelbe Keimlinge. Im Buntheits-

grad gibt es noch erhebliche erbliche Unterschiede. Zwischen den Faktoren A und F besteht eine Koppelung, mit einem Austauschwert von 20—24%.

Es wurden zwei verschiedene Blütenfüllungen untersucht, erstens die doppelten Blüten, zweitens die Nektarienmetamorphosen. Der Unterschied einfach-doppelt wird von einem einzigen Faktor, G, bedingt. Die GG- und Gg-Pflanzen sind einfachblütig, das gg-Individuum ist doppelt. Es gibt Andeutungen, dass in den gg-Individuen ganz vereinzelt die Mutation  $g \rightarrow G$  auftritt. Von der Erbllichkeit der Nektarienmetamorphosen ist mir bis jetzt nur sehr wenig bekannt.

Die Blütenfarbe ist blau, violett, elfenbeinweisz oder reinweisz. Blau gibt es in mehreren Intensitäten und Zeichnungen. Untersucht wurde von den Zeichnungen nur die zonale.

Faktor H bedingt den Unterschied elfenbeinweisz (hh)-nicht elfenbeinweisz (HH oder Hh).

Faktor I bedingt den Unterschied violett (ii)-nicht violett (II oder Ii).

Faktor K bedingt den Unterschied zonal (kk) — nicht zonal (KK oder Kk).

X ist ein noch nicht näher analysierter Faktorenkomplex, xx-Pflanzen sind reinweisz, XX- und Xx-Individuen sind nicht reinweisz.

Ausser der Blütenfarbe beeinflussen H, I und K auch noch die Nektarienfarbe. Elfenbeinweisse Blüten haben immer hellgelbgrüne Nektarien, violette Blüten dunkelviolette, und dunkelblaue Blüten dunkelgrüne bis dunkelblaue. In den zonalen Blüten ist die Unterlippe der Nektarien hellgrün.

Die violetten (ii) Pflanzen sind spontan in 1926 in meinen Kulturen entstanden, vermutlich durch eine Mutation  $II \rightarrow Ii$ , welche sich in der 2. Generation als eine 3 : 1 Spaltung zeigte.

In den verschiedenen Jahren wurden sehr viele Fälle einer somatischen Variation in der Blütenfarbe entdeckt. Es kommen in einer einzigen Pflanze dann 2, bisweilen 3 Intensitäten von blau vor. Die meisten dieser Pflanzen waren doppelblütig, in den einfachblütigen war die Nektarienfarbe bald wohl, bald nicht verändert. Diese somatische Variation kommt durch eine Veränderung im Genotypus zustande. Aus der Verteilung der beiden Blütenfarben an einer Pflanze konnte bewiesen werden, dass diese Veränderung im Dermatogen nur ein-, höchstens zweimal, sehr früh in der Entwicklung der Pflanze und in der unmittelbaren Nähe des Wachstumszentrums des Vegetationskegels

stattfindet. Züchtungsversuche zeigten, dass ausser im Dermatogen die Veränderung vermutlich auf dieselbe Weise auch in der äussersten Periblemschicht auftritt. Die hell- und dunkel-veranlagten Teile beider Schichten decken sich aber nicht. Auf Grund der Verbreitung der Fälle in meinen verschiedenen Kulturen und der Resultate der Züchtungsversuche, konnte eine Hypothese aufgestellt werden über das Wesen der somatischen Variation und die Faktoren, die dabei eine Rolle spielen. Nach dieser Hypothese wird die somatische Variation verursacht durch eine Mutation des Faktors L zu l. Überdies musste zur Erklärung der Züchtungsdaten und der Tatsache, dass die Nektarien- und Blütenfarbe wohl oder nicht zusammen verändern, noch ein nicht mutabiler Faktor, M, angenommen werden. L und M sind für die Nektarienfarbe homomere Faktoren. Ihre Wirkung ist derart, dass llmm hellgrün ist und alle anderen Kombinationen dunkelgrün bis dunkelblau sind. Die Wirkung beider Faktoren auf die Blütenfarbe ist am besten aus Tab. 50 zu ersehen. Vielleicht sind die Faktoren L und K identisch. Es wurde gezeigt, dass die Frequenz der Mutation Ll→ll mindestens 76 mal und höchstens 1000 mal grösser ist als die Frequenz der Mutation LL→Ll. Vermutlich tritt die Mutation Ll→ll in allen Ll-Pflanzen auf.

Durch die genetische Analyse sind die nachfolgenden Formeln festgestellt worden für die Ausgangspflanzen von:

Stamm	I	aa	??	EE	??	gg	HH	II	??	Ll	??	??
„	II	AA	??	EE	FF	gg	HH	II	KK	LL	mm	XX
„	III	AA	??	EE	FF	gg	hh	II	KK	LL	mm	XX
„	IV	Aa	??	EE	??	Gg	HH	II	Kk	Ll	mm	??
„	V	aa	??	EE	Ff	gg	HH	II	??	Ll	??	??
„	VI (6.1.6)	AA	??	EE	FF	GG	HH	II	KK	LL	Mm	XX
„	VI (6.2.1)	AA	??	EE	FF	gg	HH	II	KK	??	??	??
„	VII	aa	??	Ee	??	gg	HH	II	kk	??	??	??
Violett		AA	??	EE	FF	GG	HH	li	KK	LL	??	XX
Kultur 27, 1925		AA	Bb	EE	??	GG	HH	II	??	??	??	xx

Stamm II ist die dunkelblaue, doppelblütige Gartenvarietät „Miss Jekyll“, Stamm III die elfenbeinweisse, doppelblütige Varietät „Munstead White“. Die Stämme I, V und VII sind aus der nana-Varietät hervorgegangen.

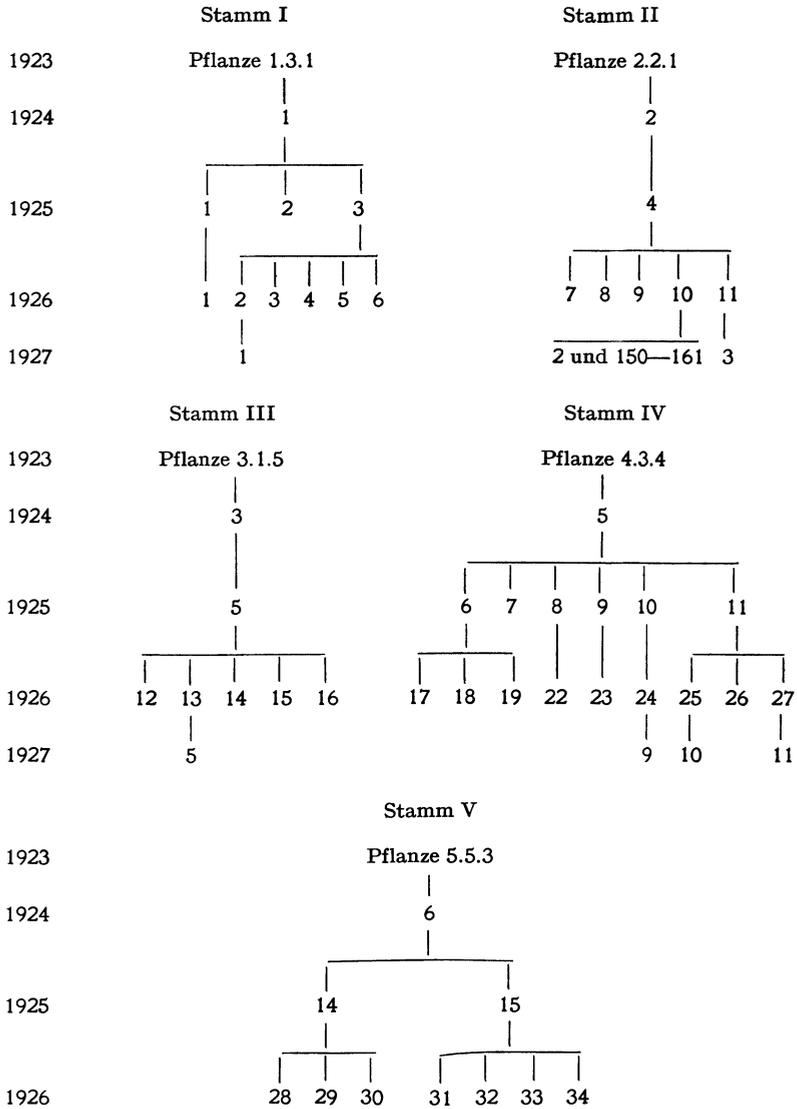
## LITERATURVERZEICHNIS

1. BAUR, E., Die Aurea-Sippen von *Antirrhinum majus*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb. I, 1909, S. 124.
2. BAUR, E., Mutationen von *Antirrhinum majus*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb. XIX, 1918, S. 177.
3. BAUR, E., Referat in Zschr. f. ind. Abst. und Vererb. XIX, 1918, S. 90 von N. HERIBERT—NILSSON, Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 34, 1916.
4. BAUR, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1922, S. 219.
5. BAUR, E., Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genet. IV, 1924.
6. BLAKESLEE, A. F., A dwarf mutation in *Portulacca* showing vegetative reversion. Genetics V, 1910, S. 419.
7. BOCK, H. H., Kreuterbuch darinn Onderscheidt, Namen und Würkung . . . Straszburg, 1556.
8. BRUNFELD, O., Herbarium vivae eicones. Straszburg. 1532.
9. CANDOLLE, A. P. DE, Regni vegetabilis systema natur. Vol. I, p. 48, 1818.
10. CHITTENDEN, R. J., Vegetative Segregation. Bibliogr. Genetica III, 1927, S. 355.
11. CLUSIUS, C., Rariorum plantarum historia. 1651.
12. CORRENS, C., Vererbungsversuche mit blasz-(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis*, *Urtica* und *Lunaria*. — Zeitsch. f. ind. Abst. und Vererb. I, 1909, S. 291.
13. CORRENS, C., Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 28, 1910, S. 418.
- 13\*. CORRENS, C., Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde. — Sitz. ber. der Kön. Preusz. Akad. Wiss. Bd. 11, 1918, S. 221.
14. CORRENS, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III — V. Sitz. ber. d. Preusz. Akad. d. Wiss. Bd. 6, 1920, S. 212.
15. CORRENS, C., Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VI—VII. Sitz. ber. d. Preusz. Akad. d. Wiss. Bd. 33, 1922, S. 460.
16. DODONAEUS, R., Herbarius oft Cruydtboeck, Antwerpen, 1583.
17. FRUWIRTH, C., Spontane vegetative Bastardspaltung. Arch. f. Rassen- und Gesellschafts-Biologie, 9, 1912, S. 1.

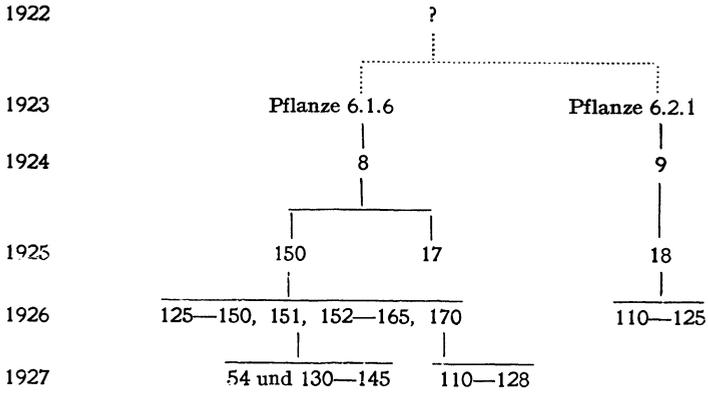
18. FUCHSIO, C. De Historia stirpium. Basel, 1542.
  19. GÄRTNER, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart, 1849.
  20. GUIGNARD, L., La double fécondation chez les *Ranunculacées*. Journ. de Bot. XV, 1901, S. 394.
  21. HERIBERT-NILSSON, N., Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 34, 1916, S. 870.
  22. HOCQUETTE, W., C. R., Soc. Biol. 87, 1922, S. 1301.
  23. HOFFMANN, H. Kulturversuche über Variation. Bot. Zeit. 41, 1883, S. 311.
  24. JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3 Aufl. Jena, 1926.
  25. JONES, D. F., Genetics in plant and animal improvement. New York, 1925.
  26. KNUTH, P. Handbuch der Blütenbiologie. II, 1, Leipzig, 1904.
  27. LODEWIJKS, J. A., Erblchkeitsversuche mit Tabak. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. V, 1911, S. 150.
  28. MILLER, PH., Figures of the most Beautiful, Useful, and Uncommon Plants . . . . 1758.
  29. MILLER, PH., Dictionnaire des Jardiniers et des cultivateurs. Trad. de l'Anglois sur la VIIIe Edition. Nouvelles Edit. 1788.
  30. MOHR, O. L. A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-Chromosome in *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb. XXXII, 1923, S. 108.
  31. MORGAN, TH. H. The Theory of the Gene. New Haven, 1926.
  32. MÜLLER, H., Weitere Beobachtungen über die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Verh. d. naturh. Ver. f. pr. Rheinl. und Westf. I, 1878; II, 1879; III, 1882.
  33. L'OBEL, M DE. Kruydboeck. Antwerpen, 1581.
  34. SCHUEPP, O., Meristeme. Handb. d. Pflanzenanatomie. LINSBAUER. 1. Abt. 2. Teil, Histologie, Bd. IV, 1926, S. 30.
  35. SCHÜRHOFF, P. N., Die Plastiden. Handb. d. Pflanzenanatomie. LINSBAUER. 1. Abt. 1. Teil, Histologie, Bd. I\*, S. 170.
  36. SIERP, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. w. Bot. 53, 1914, S. 55.
  37. SIRKS, M. J., Handboek der Algemeene Erfelijckheidsleer. 's-Gravenhage, 1922.
  38. SPRENGEL, C. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. OSTWALD's Klassiker der exakten Wiss., Leipzig 1894, II, S. 145.
  39. TISCHLER, G., Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tabulae Biologicae IV, S. 22, Berlin, 1927.
  40. TOURNEFORT, J. P., Institutiones rei herbariae. Paris, 1700—1719.
-

## STAMMBÄUME

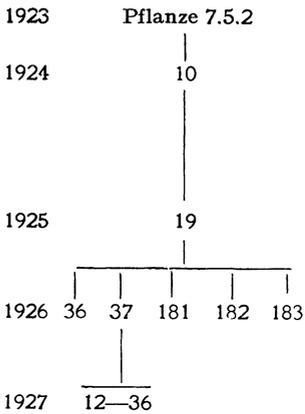
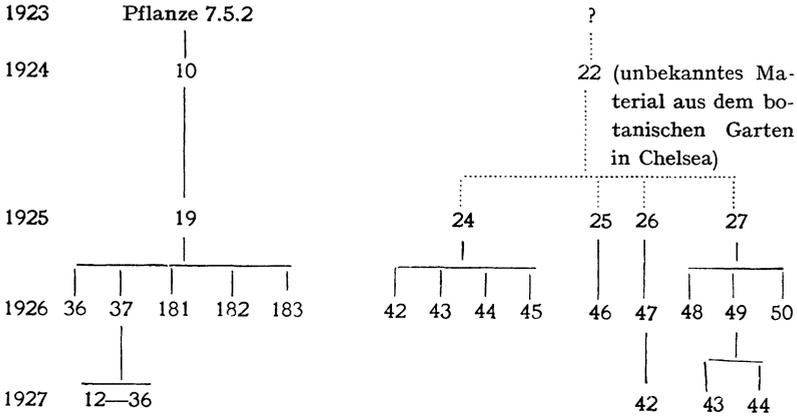
(Wo nicht näher angedeutet bezeichnen die Ziffern die Nummern der Kulturen)



## Stamm VI



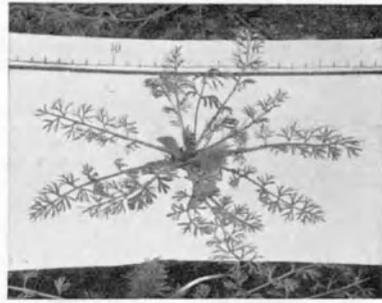
## Stamm VII

Stamm VIII <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Die Kultur 22, 1924 ist vermutlich keine Selbstung, die Kulturen 24—27 sind also vermutlich keine Geschwister. Deshalb sind ihre Verbindungslinien punktiert.



1



2



3



4



5



6