

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

# Nicht mendelnde Vererbung

---

Carl Correns

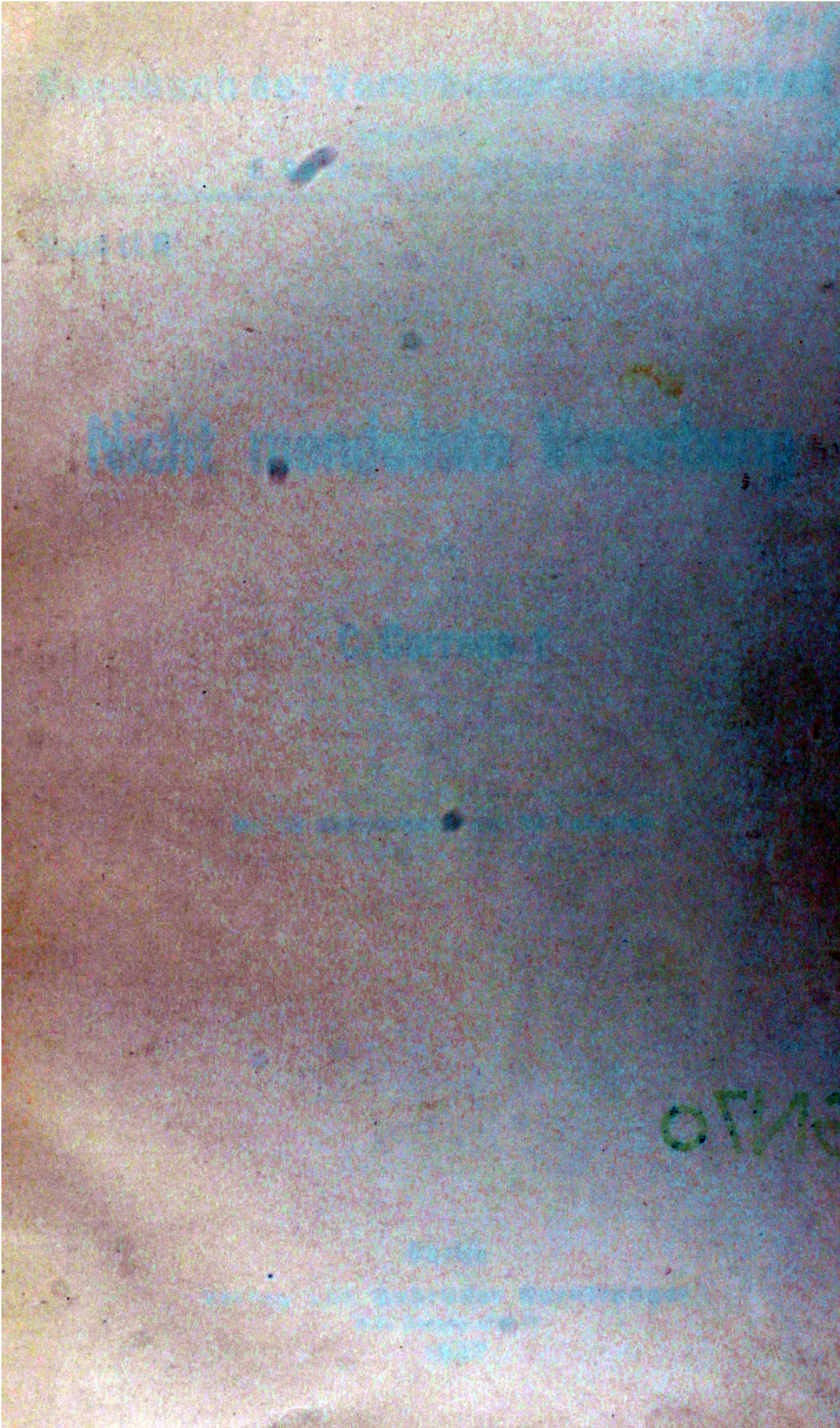
Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

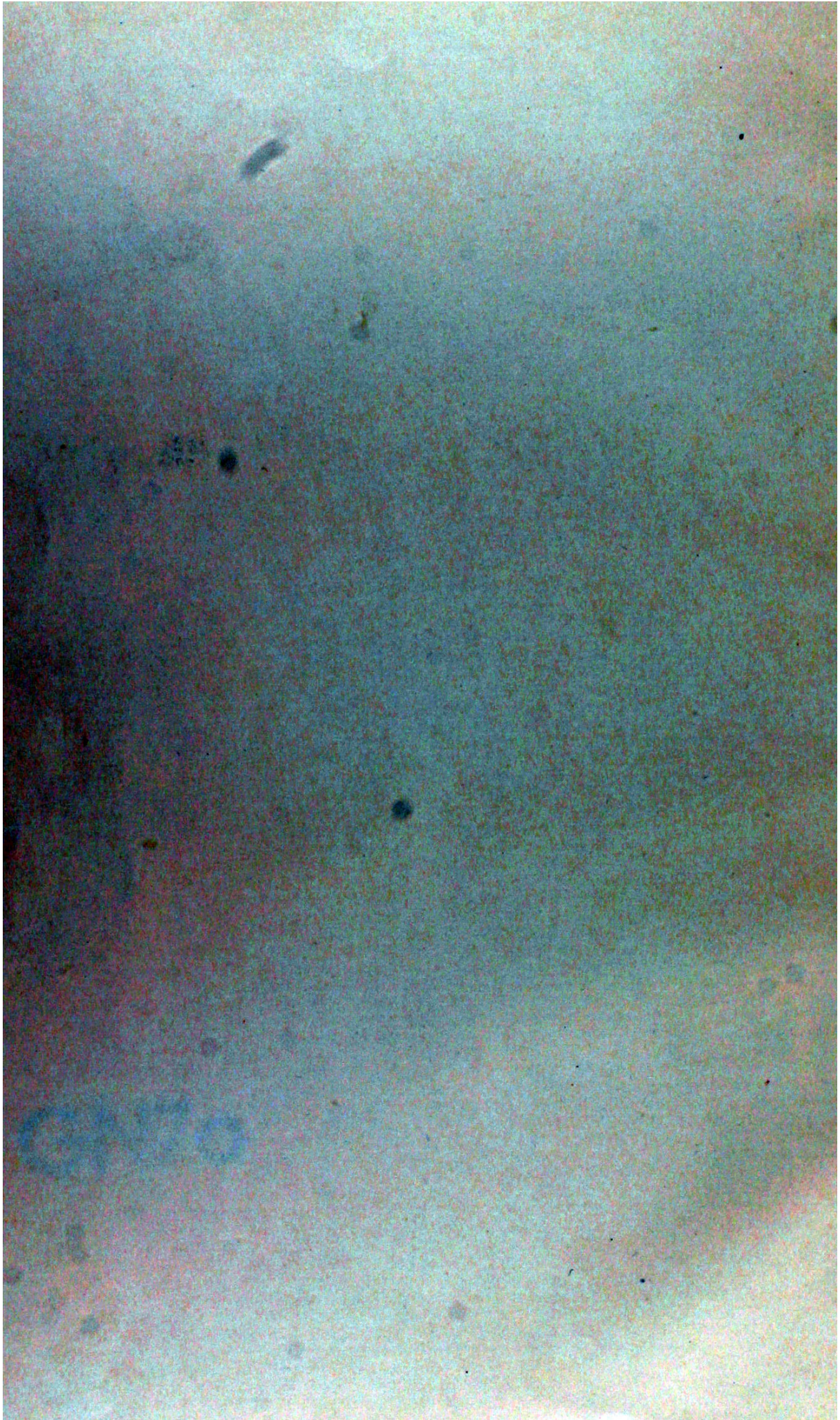
Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie ([ViFaBio](http://ViFaBio)) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg (Frankfurt am Main)) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

748737  
748737



**GN7o**





Bibliothek des  
Kaiser Wilhelm-Institut  
für Züchtungsforschung.

748/37

Gen. II g

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von  
E. Baur † und M. Hartmann

---

Band II H

## Nicht mendelnde Vererbung

von

C. Correns †

---

Mit 58 Abbildungen und 22 Tabellen

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Koester Ufer 17

1937

---

Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Copyright 1937 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

---

## Geleitwort

Als ich nach dem Tode meines Vaters die Fertigstellung der letzten Auflage seines Handbuches der systematischen Botanik übernahm, ahnte ich nicht, daß schon so bald eine ähnliche Aufgabe an mich herantreten würde. Als am 14. Februar 1933 CARL CORRENS von uns ging, hatte er mir kurze Zeit vorher das weit fortgeschrittene Manuskript dieses Beitrages übergeben mit der Bitte, es herauszugeben. Bis in die letzten Tage galt diesem Beitrag seine Sorge. Vom Krankenbette diktierte er seiner Frau, der unermüdlichen Helferin in seiner wissenschaftlichen Arbeit, Zusätze und Umarbeitungen. Die Fertigstellung hat er nicht mehr erleben dürfen.

Eine Durchsicht des Manuskriptes ergab, daß die einzelnen Abschnitte in der Verarbeitung des Materiales im wesentlichen fertig vorlagen, ihre Verbindung aber und die einheitliche Zusammenstellung fehlte, desgleichen Einzelbearbeitungen an mehreren Stellen. Dies wurde von mir besorgt und ich habe mir Mühe gegeben, nur das Nötige zu ergänzen, den allgemeinen Rahmen aber durchaus in der Auffassung des großen Toten zu gestalten. Als Richtlinie diente der Vortrag, den CORRENS in den Verhandlungen des internationalen Vererbungskongresses in Berlin veröffentlicht hatte. Die Ergänzungsarbeit schritt nur langsam vorwärts, die Überlastung mit anderen Verpflichtungen hemmte meine Arbeit mehr, als der gute Wille vermochte. Die Bearbeitung der Literatur war von CORRENS im wesentlichen bis 1930 durchgeführt worden. Das seither Wichtige, vor allem das, was die Auffassung mancher Fragen entscheidend beeinflussen kann, wurde von mir bis 1936 nachgetragen. Die größeren Eintragungen sind durch eckige [ ] Klammern umfaßt und jeweils am Schluß durch ein W. als von mir verantwortet gekennzeichnet. Größere Einfügungen waren nur an zwei Stellen, bei der Vererbung der Weißbuntheit und der Plasmonvererbung notwendig. Unterschiede der Auffassung, die gerade hier durch neuere Arbeiten sich anbahnen, habe ich in diesen Abschnitten deutlich abgesetzt, damit gerade die von CORRENS bei seinem Lebensende vertretene Auffassung ganz klar in Erscheinung tritt.

Die mir zu treuen Händen übergebene Aufgabe brachte schöne und auch trübe Stunden. Es waren frohe Stunden des Versenkens in die ganze weite Lebensarbeit meines großen, lieben Lehrers. Es waren Stunden tiefer Dankbarkeit, daß ich mit diesem kleinen Dienste für so Vieles danken durfte, das mir von meinem väterlichen Freunde in langen Jahren gegeben wurde. Es waren aber auch Stunden tiefer Trauer, daß manches doch noch unvollendet und ungesprochen blieb, daß man nicht fragen konnte, wie es früher so oft geschah. Und wenn ich dann in alten und neuen Aufzeichnungen Rat suchte, um Unverstandenes zu verstehen, um Mißverständnisse zu verhüten, dann blieben diese stumm und tot. Dann wurde es so ganz deutlich, daß ein ganz Großer Abschied für immer genommen, der noch so Vieles hätte sagen können. Möge dieser Beitrag noch einmal allen denen, die immer daran Freude hatten, CORRENS' Forschertum erleben lassen. Möge es aber auch manchem neuen Freunde das unermüdliche Suchen, das scharfe Sehen und das klare Denken vor Augen führen, das dem Begründer und Meister der Vererbungsforschung eigen war.

Fritz v. Wettstein.



## Inhaltsübersicht

	Seite
I. Einleitung . . . . .	1
II. Definition der mendelnden Vererbung . . . . .	1
III. Direkte Übertragung . . . . .	3
IV. Verhalten der Plastidenmerkmale bei Pflanzen . . . . .	8
1. Vom Kern abhängige Plastidenmerkmale . . . . .	8
2. Nicht mendelnde Vererbung von Plastidenmerkmalen . . . . .	11
V. Reziprok ungleiche Bastarde . . . . .	52
1. Die Ergebnisse reziproker Bastardierungen . . . . .	52
A. Biaimorphosen . . . . .	53
B. Arithmomorphosen . . . . .	60
C. Heterogametie, Anisogametie . . . . .	61
D. Nachwirkungserscheinungen des mütterlichen Genoms . . . . .	62
E. Patroklinie und Patromorphie; Metroklinie und Metromorphie . . . . .	69
Pseudogamie . . . . .	84
F. Plasmonwirkungen . . . . .	89
VI. Ausschaltungsversuche . . . . .	119
VII. Ein Versuch, das Zusammenwirken von Genom und Plasmon zu deuten . . . . .	126
VIII. Zusammenfassung . . . . .	131

---

## I. Einleitung

Der nachstehende Beitrag für das Handbuch ist aus einem Referat entstanden, das ich auf dem internationalen Kongreß für Vererbungslehre in Berlin 1927 halten sollte. Es wurde, obschon es nicht vorgetragen werden konnte, in die Verhandlungen des Kongresses aufgenommen. Es wurden damals manche Fragen gar nicht berührt oder nur gestreift, die diesmal richtig behandelt sind und vieles konnte nun mehr ins einzelne ausgeführt werden.

Es ließ sich nicht vermeiden, auf Gebiete einzugehen, die in anderen Teilen des Handbuches eine ausgezeichnete Darstellung erfahren haben. Das gilt vor allem von den reziproken Bastarden, die, soweit es sich um Artbastarde handelt, schon von RENNERT besprochen wurden, dann z. B. für die Befruchtungsprobleme, die BĚLAŘ behandelt hat, und noch manche andere Fragen. In allen diesen Fällen schien mir ein bloßer Hinweis meist nicht ausreichend, wenn ich mich dann auch möglicher Kürze befließigt habe. Das Manuskript wurde 1928 begonnen. Seitdem ist so viel einschlägige Literatur erschienen, daß überall und immer wieder nachgetragen werden mußte, wenn auch an den Grundzügen nichts geändert zu werden brauchte. Schließlich mußte das Ende des Jahres 1930 als Schlußtermin gesetzt werden. Soweit die bis dahin erschienene Literatur mir bekannt und zugänglich wurde, ist sie berücksichtigt.

---

## II. Definition der mendelnden Vererbung

### Allgemeines über die Rolle des Plasmas

Zunächst müssen wir uns darüber einigen, was wir unter mendelnder Vererbung verstehen wollen. Mir scheint, daß noch immer die Selbständigkeit der Merkmale und ihr Spalten die Hauptsache sind. Schon die Uniformität des Bastardmerkmals ist im Grunde nur eine Konsequenz davon, und wenn man außerdem noch ein Gesetz der Lokalisation der Gene in den Chromosomen, ein Gesetz der linearen Anordnung der Gene, und so weiter, aufgestellt hat (MORGAN 1919), so sind das, soweit sie wirklich gültig sind, nur Erweiterungen, freilich sehr wichtige.

Wohl mit Bestimmtheit dürfen wir jetzt behaupten, daß die mendelnden Eigenschaften von den Chromosomen abhängen. WEISMANN hatte ja bereits in sie den Sitz der erblichen Anlagen verlegt. Nach der Wiederentdeckung MENDEL'S schien es fast selbstverständlich, die mendelnden Gene hier zu suchen, so gut stimmte das cytologisch Festgestellte schon damals zu dem Mechanismus, den man sich für die Spaltungserscheinungen von vornherein konstruieren mußte. Schon in meiner ersten Mitteilung über mendelnde Bastarde (1900) hatte ich in aller Kürze darauf hingewiesen.

E. LEHMANN ist vor einiger Zeit (1920) dafür eingetreten, daß „mendeln“ in dem Sinne gebraucht wird, der sich allein aus MENDEL'S klassischer Veröffentlichung ergibt. Also nur da, wo die Gesetze der Uniformität, der Spaltung und der unabhängigen Kombination der Merkmale gleichzeitig gelten. Aber MENDEL selbst hat schon eine Erweiterung, die gleichsinnig wirkenden Faktoren, wenigstens konzipiert (für *Phaseolus*), wenn sie auch erst von NILSSON-EHLE wirklich bewiesen worden sind.

Ich glaube, daß dem bereits eingebürgerten Gebrauch des Wortes „mendeln“ gegenüber alle Einschränkungsversuche wirkungslos bleiben werden. Am besten wird es demnach sein, als mendelnde Vererbung all das zusammenzufassen, wofür die Chromosomengarnituren und ihr Verhalten bei der Reduktionsteilung verantwortlich sind. Auch J. CLAUSEN (1927) definiert in gleicher Weise „mendelnde Vererbung im weitesten Sinne“ als „alle jene Fälle, wo die Art, wie die Chromosomen verteilt werden, die Spaltung (segregation) bestimmt“.

Bei dieser weitesten Fassung bildet z. B. die Konstanz eines Bastardes, die auf der Nichtvereinigung der Chromosomen bei der Keimzellbildung beruht, keine Ausnahme von der mendelnden Vererbung, sondern nur einen Spezialfall.

Auch die Fälle rechne ich noch zur mendelnden Vererbung, wo von den zwei Merkmalen das eine (oder beide) durch ein veränderliches oder labiles Gen bedingt ist, etwa wenn wir die typisch grüne *Mirabilis Jalapa* mit der hell- und dunkelgrün gescheckten Sippe *variegata* gekreuzt haben, oder die typische *Capsella Bursa pastoris* mit der Sippe *albovariabilis*. Das Chromosom mit dem variablen Gen verhält sich nach allem, was wir wissen, genau so, wie das Chromosom mit dem normalen (konstanten) Gen. Naturgemäß kommen infolge der Veränderlichkeit des einen Gens allerlei Komplikationen zustande. Man hat deshalb in solchen Fällen von Nichtmendeln gesprochen, z. B. F. LILIENFELD (1928, 1929) bei ihren schönen, eingehenden Untersuchungen der *laciniata*-Sippen der *Malva parviflora*, — wie mir scheint, ohne genügenden Grund. Es ist dabei die Vererbungsweise der variablen Sippe als solcher, die natürlich nichts mit dem Mendeln zu tun hat, und das Verhalten bei der Bastardierung nicht genügend auseinandergehalten.

[Eine Übersicht über das ganze Gebiet der labilen Gene gibt STUBBE (1933); vgl. ferner TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1933), STUBBE (1935) und STERN (1935) und die in diesem Handbuch von STUBBE erscheinende Monographie über Genmutation. W.]

Ein neuer Organismus entsteht aber nicht bloß durch die Vereinigung zweier Kerne mit je einem „Genom“, wie wir mit WINKLER ihre Chromosomengarnituren nennen wollen. Zum mindesten der eine Kern liegt in einer oft ungeheuren Masse Plasma, das allerlei Einschlüsse führt und als Eizelle dem neuen Wesen mitgegeben wird, und auch der andere, der männliche Kern kann — oder könnte doch — von etwas Plasma und dessen Einschlüssen begleitet, in die Eizelle übertreten.

Nun ist ja von vornherein klar und wird allgemein zugegeben, selbst von den eifrigsten Verfechtern des Kernmonopols, daß das Plasma beim Zustandekommen jedes mendelnden Merkmals nötig ist. Die Frage, ob und wo die mendelnde Vererbung aufhört, fällt also mit der Frage zusammen, ob das Plasma außerhalb des Kernes beim Sichtbarwerden der elterlichen Eigenschaften eine Rolle spielt, die über die eines Substrates hinausgeht, das von den Genen für die Eigenschaften bewirkt wird, wie Ton von den Händen des Töpfers, also die Rolle eines Substrates hat, das höchstens den Phänotypus beeinflussen kann, etwa wie die Ernährung die Ausbildung des mendelnden Merkmalspaars: hoher Wuchs — Zwergwuchs.

Niemand wird sich zu der Annahme entschließen, das Plasma sei ein völlig indifferentes Material für die Tätigkeit der Gene im Kern, und es hätten etwa, wie WINKLER (1924) es ausdrückt, Amöbe und Mensch, Seeigel und Rose, Biene und Klee alle das gleiche Plasma. Man wird aber auch nicht umgekehrt schließen dürfen, jeder Genotypus, z. B. jedes „Jordanon“ (LOTSY 1916) oder jede Kulturrasse, hätte sein besonderes Plasma. Könnten wir eine Grenze ziehen, wo in der Stufenleiter systematischer Einheiten in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen das spezifische Plasma anfängt, so würde man gewiß keine Ebene auf

gleicher Höhe bekommen; die Grenze würde verschieden liegen. (Wäre es nicht so, so könnten wir eine Grenze zwischen Varietät und Art ziehen.)

Auf keinen Fall darf man aber die „spezifische“ Verschiedenheit des Plasmas ohne weiteres als Argument für seine selbständige Beteiligung an der Vererbung ansehen. Von vornherein kann die Verschiedenheit des Plasmas ebensogut im Plasma an sich, unabhängig von den Genen im Kern, gegeben sein, wie von den Genen im Kern erst hervorgerufen werden. Darauf hat R. GOLDSCHMIDT schon vor längerer Zeit (1920) hingewiesen. Die Frage sollte immer zuerst entschieden sein, so schwierig das auch in jedem Einzelfall sein mag.

### III. Direkte Übertragung

Die erste Gruppe von Tatsachen, die wir hier behandeln müssen, umfaßt alle jene Fälle, die ich noch jetzt lieber von der Vererbung abtrennen möchte, auch wenn man diese im weiteren Sinne auffaßt, und die man durch direkte Übertragung oder „Scheinvererbung“ (PLATE 1913) charakterisieren könnte.

Was man als „Vererbung“ definieren will, vielmehr, wie weit man den Begriff fassen will, ist, wie in vielen anderen Fällen, Sache des Geschmacks und der Übereinkunft. Im täglichen Leben bezeichnet man zweierlei ganz verschiedene Vorgänge damit. Man sagt: der Vater vererbt auf seinen Sohn ein Haus oder ein Vermögen; man sagt aber auch: er hat seine roten Haare auf seinen Sohn vererbt. Mir schien dazwischen stets ein fundamentaler Unterschied zu bestehen, sobald man von einem physiologischen Standpunkt (und nicht vom Sprachgebrauch) ausgeht. Das Haus oder das Vermögen wird als solches, direkt, weitergegeben, das rote Haar aber nicht, bloß die Anlage, solches Haar zu bilden. Deshalb habe ich auch stets zwischen „Übertragung“ und „Vererbung“ unterschieden; zur Vererbung gehört meiner Überzeugung nach die „Anlage“. Wo sie fehlt, kann von vornherein keine Rede von Mendeln sein.

Bei den einfachsten Beispielen fällt der Unterschied zwischen der Übertragung und der eigentlichen Vererbung in die Augen. Es genügt, auf einige sehr bekannte Fälle hinzuweisen.

Nach der Mitte des vorigen Jahrhunderts tauchten, aus England kommend, auf den Vogelausstellungen orange Kanarienvögel auf, für die eine Zeitlang hohe Preise gezahlt wurden, bis sie wieder aus der Mode kamen. Man erzielte sie durch Füttern mit (entschärftem) spanischem Pfeffer (Paprika, *Capsicum annuum*), der einen roten, in Öltröpfchen gelösten Farbstoff (Capsicumrot, früher Capsicin genannt) enthält. SAUERMAN (1889) macht genauere Angaben darüber. Nicht alle Rassen eignen sich dazu; „Harzer“ z. B. wenig, der „Rieskanarienvogel von Manchester“ gar nicht. Färbbar ist nur die unfertige Feder; nach der nächsten Mauser sind die Vögel wieder gelb, wenn nicht schon vor ihr spanischer Pfeffer verfüttert wurde; sie sind aber wieder färbbar. Auch mit weißen Hühnern machte SAUERMAN Versuche, die jedoch nicht immer gelangen. Dabei wurde eine hochrote Färbung des Eidotters beobachtet. Die Bemerkung, daß die volle Schönheit der Färbung der Kanarien erst „nach wiederholter Nachzucht“ erreicht werde, weist darauf hin, daß damals schon die Weitergabe durch das Ei bekannt war. — Der rote Farbstoff wird nur aufgenommen, wenn er in Öl gelöst (wie in der Frucht) geboten wird; entfettetes Paprikapulver färbt nicht, erhält aber durch Zusatz von Sonnenblumenöl seine Wirksamkeit wieder. Versuche, die SAUERMAN mit Anilinfarben anstellte, hatten keinen rechten Erfolg; es fehlten damals noch die fettlöslichen Farben. Füttert man, mit SITOWSKY (1905), die Raupen von Pelzmotten (*Tineola*

*biselliella*, *Tinea pellionella*, *Trichophaga tapetzella*) mit Wolle, die mit dem fettlöslichen Farbstoff Sudan III gefärbt ist, so werden sie intensiv rot, weil die Fetttropfen der Fettzellen den Farbstoff speichern, am auffallendsten die des Fettkörpers; die Muskeln und das Chitin (die Flügel) bleiben ungefärbt. Die Raupe erleidet dabei keinen Schaden. Auch die Puppe und der Leib des Schmetterlings ist noch gefärbt, überall da, wo sich Fett findet, also beim Weibchen im Eierstock, in den Nährzellen und den Eiern selbst. Infolgedessen sind es auch noch die Nachkommen solcher Weibchen etwas, auch wenn sie mit gewöhnlicher Wolle aufgezogen werden, jene eines gefärbten Männchens aber nicht. Die Menge Sudan, die das Spermatozoon überträgt, oder übertragen könnte, ist so klein, daß sie keine Rolle spielen kann; es sind nur die Eier, die soviel Farbstoff erhalten, daß sein Weitergeben auffällt. Er wird wieder in den vorzüglich fetthaltigen Geweben gespeichert, wo er offenbar völlig indifferent bleibt. Bei den weiteren (von SITOWSKY freilich nicht gezogenen) Generationen wird die Färbung ganz verschwinden. Der vorhandene Farbstoff wird immer mehr verdünnt, und neuer kommt ja nicht mehr dazu.

Nach einer späteren Mitteilung (1910) hat SITOWSKY bei anderen Mottenraupen, besonders bei den mehlfressenden von *Endrosis lacteella* sowie bei Käferlarven (*Tenebrio*, *Dermestes* u. a.), und mit anderen, fettlöslichen Farbstoffen, neutralen und basischen (Scharlach R, Chinolingelb, Brillantblau, Brillantgrün usw.) dieselben Ergebnisse erhalten.

Auch bei Wirbeltieren gelangt nach der Verfütterung von Sudan der Farbstoff in die Eier und von da natürlich in den Körper der folgenden Generation, so beim Huhn (GAGE 1908 und bei Huhn und Schildkröte RIDDLE 1910). Säugende Ratten übertragen ihn durch die Milch auf die Jungen (GAGE 1909).

Hier schließen sich die anderen Fälle an, in denen den Keimzellen einmal eine bestimmte Menge eines Stoffes mitgegeben wird. Schon in den siebziger Jahren hatte man sich seit einem Vortrag BOLLINGERS darüber gestritten, ob der Impfstoff von der Mutter auf das ungeborene Kind übergehe, dieses dann also erfolglos geimpft werde. Für die Schafpocken lag unter anderem eine sehr bestimmte, positive Angabe vor. RICKERT (zitiert bei BURCKHARDT 1879)<sup>1)</sup> impfte 700 trächtige Mutterschafe während der letzten 6 Wochen mit „Ovine“. Keines der Lämmer, die im Alter von 4 bis 6 Wochen geimpft wurden, reagierte, 36 gleichzeitig geimpfte Kontrolltiere dagegen sehr gut. Sehr bekannt wurde dann vor allem die Übertragung der Immunität, z. B. die gegen Tollwut und Rizin und Abrin, die EHRLICH (zuerst 1892) studiert hat. Sie wird nur durch die Mutter weitergegeben und die Stoffe bleiben nicht so lange im kindlichen Organismus wie das Sudanrot, werden vielmehr verhältnismäßig rasch, schon bei den direkten Nachkommen, unwirksam, sei es, daß sie mit dem Wachstum zu stark verdünnt werden, sei es, daß sie zerstört oder ausgeschieden werden. Bei der Maus sind die Jungen eines Abrin-immunen Vaters und einer nicht immunisierten Mutter nicht im geringsten immun; wenn EHRLICH sie im Gegenteil besonders empfänglich fand, so war das wohl ein Zufall. Die vor der Gravidität immunisierte Mutter überträgt dagegen diese „passive“ Immunität auf ihre Jungen gegen ein Vielfaches der tödlichen Dosis, auch wenn der Vater nicht immunisiert ist. Die Prüfung erfolgte etwa 4 Wochen nach der Geburt. Mit dem Ende des zweiten, sicher mit dem des dritten Monats ist dann die Immunität erloschen. Die Enkel (F<sub>2</sub>) sind nie immun. Säugt die immune Mutter ihre Jungen,

1) BURCKHARDT hat nicht selbst mit Schafen experimentiert, wie in der Literatur angegeben wird. Seine eigenen, sehr wenig umfangreichen Versuche waren Impfungen Schwangerer kurz vor der Entbindung mit Pockenlymphe, mit positivem Erfolg. Die Säuglinge sollen immun gewesen sein. Dem wurde gleich von GAST (1879) widersprochen.

so bleibt deren Immunität viel länger erhalten, während sie bei einem gewöhnlichen Weibchen als Amme rasch sehr stark herabsinkt. Sie wird eben auch durch die Milch übertragen, wie sich zeigt, wenn man die Jungen einer nicht immunen Maus durch eine immunisierte säugen läßt (EHRlich 1892, DIEUDONNÉ 1911, eine Menge neuerer Literatur ist bei KOZELKA 1929 sowie bei BRAUN und HOFMEIER 1929 genannt). Ähnlich verhält sich die Immunität gegen Bakteriengifte (Rauschbrand, Tetanus, Tollwut, Diphtherie) und die Anaphylaxie. Nach NATTAN-LARRIER, LÉPINE und RICHARD (1928) reagieren beim Meer-schweinchen die Jungen 70—80 Tage nach der Geburt noch auf die Serum-injektion mit dem anaphylaktischen Schock, wenn die Mutter 30 Tage vor der Konzeption sensibilisiert worden war (vgl. auch BELIN 1928).

[In neuester Zeit hat A. BLUHM (1930, 1932, 1933) solche Fragen an großem Material von weißen Mäusen bearbeitet. Zunächst wurde der Einfluß von Alkohol auf die Nachkommenschaft geprüft. Es ließen sich an den Nachkommen alkoholisiertes Männchen bis in die siebente Generation Schädigungen nachweisen, deren Ursache in irgendwelchen Abänderungen in den Geschlechtschromosomen gesucht werden kann. Eingehende Experimente mit dem Pflanzengift Ricin ergab folgendes: Die Immunisierung der Ausgangstiere hat in der Nachkommenschaft eine zweifache Wirkung. Zunächst wird eine humorale Immunität von den Weibchen auf die F<sub>1</sub>-Generation weitergegeben, die damit absolut giftfest sein kann, auch dann noch, wenn die letzte Immunisierung des Weibchens 10—11 Monate vor dem Konzeptionstermin liegt. Diese Immunität geht nicht auf die Enkelgeneration über. Andererseits entsteht durch die primäre Ricinbehandlung eine erbliche Giftüberempfindlichkeit, die irgendwie im Genom verankert ist. Die Überempfindlichkeit bleibt genotypisch dauernd erhalten, kann aber phänotypisch scheinbar abklingen, wenn eine steigende Immunität die Überempfindlichkeit überdeckt. Es erscheint wahrscheinlich, daß die durch Ricin genotypisch geschädigten Spermien bei der Befruchtung im Eiplasma die Bildung von Abwehrstoffen auslösen, welche die Immunität wieder steigern und damit die Überempfindlichkeit phänotypisch überdecken können. W.]

Nach O. HERRMANN (1929) Angaben sollen (bei Kaninchen und Meer-schweinchen) auch die Väter die Immunität gegen Tollwut „durch das Keim-plasma“ sogar noch 1½—7½ Monate nach Beendigung der Immunisation übertragen haben. Wenn beide Eltern immunisiert waren, scheine eine größere Anzahl (!) der Jungen immun zu sein, als wenn nur eines immunisiert war. Die Immunität könne auch auf die dritte Generation übertragen werden. Doch hält HERRMANN selbst eine weitere Bestätigung dieser Erfahrungen, die allem, was sonst angegeben wird, widersprechen, für nötig.

Einen besonders merkwürdigen Fall von Übertragung ausschließlich durch die Mutter aber anscheinend auf (fast?) unbegrenzte Generationen hat SSACHAROFF (zuletzt 1930) beschrieben. Entfernt man bei Mäusen die Milz (durch Splenektomie), so tritt eine gewöhnlich lange dauernde Abnahme der weißen Blutkörperchen „Leukopenie“ ein, die aber letzten Endes wieder verschwindet. Die F<sub>1</sub>-Nachkommen einer so operierten Mutter verhalten sich wie diese. Bei der folgenden (F<sub>2</sub>-)Generation und den weiteren (beobachtet bis F<sub>9</sub>!) stellt sich eine hochgradige und stabile Leukopenie ein, auch noch in der neunten Generation, die keine deutlich ausgeprägte Tendenz zur Rückkehr zu dem normalen Zustand zeigt. Das Männchen bleibt ohne Einfluß. Auf die Unterschiede im Zahlen-verhältnis grauer und weißer Nachkommen nach Paarung normaler und operierter weißer Weibchen (im ersten Fall 40%, im zweiten 60% grau) mit einem gelben Männchen braucht hier nicht eingegangen zu werden. SSACHAROFF ist geneigt,

zur Erklärung eine genotypische Änderung infolge der Splenektomie anzunehmen und dann auch das Verhalten der Leukopenie so zu deuten.

Anders sieht die Erscheinung aus, wenn das Ei-plasma statt der begrenzten Menge eines chemischen Stoffes einen symbiontischen Organismus überträgt, der sich vermehrt. Dann können die Eizellen von Generation zu Generation die Entwicklung immer wieder im gleichen Zustand, mit ungefähr der gleichen Individuenzahl des Symbionten beginnen.

Sehr bekannt ist die Infektion der Eizellen der grünen *Hydra*-Arten mit Zoochlorellen, die zu der Zeit, wenn sich in der äußeren farblosen Leibesschicht ein Ei bildet, aus der inneren Schicht durch die Stützlamelle hindurch einwandern (Abb. 1). „Schon die erste ektodermale Anlage des Ovariums, die auf Wucherungen und Wachstum der interstitiellen Zellen zurückzuführen ist, wird

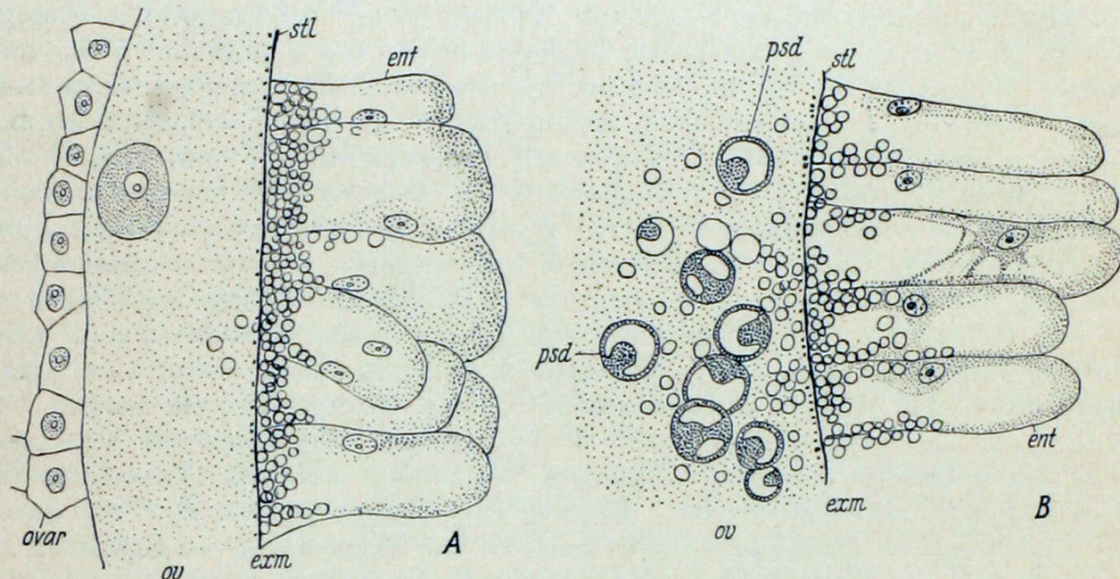


Abb. 1. *Hydra viridis*. Einwanderung der grünen Algen in das sich bildende Ei, *ov*, aus dem Entoderm, *ent*, durch die Stützlamelle, *stl*, 2 Stadien. *ovar* = Ovarium, *exm* = Exodermmuskeln, *psd* = „Pseudozellen“. Querschnitte. (Nach HAMANN 1882.)

von einer großen Ansammlung der Zoochlorellen in der entsprechenden Region des Entoderms begleitet, so daß die Stelle schon mit bloßem Auge an ihrer dunkleren Färbung zu erkennen ist. Hat das Ei, indem es sich auf Kosten seiner Nachbarzellen ernährt, eine gewisse Größe erreicht, so treten die ersten Zoochlorellen durch die Stützlamelle, die die beiden Epithelien scheidet, hindurch und wandern in das dahinterliegende, allmählich Dotter aufspeichernde Ei ein. Ein ständiger Zustrom vergrößert die Zahl, so daß sie das fertige Ei massenhaft überall im Plasma enthält“ (HAMANN 1882, nach P. BUCHNER 1921). Im Dunklen nehmen noch farblose Eier keine Algen auf, und Algen, die gelegentlich in die Ektodermzellen gelangen, gehen zugrunde (HADZI 1906). Daß der Grund der Einwanderung im einzelnen auch nach den Untersuchungen K. VON HAFFNERS (1925) noch so gut wie unbekannt ist, berührt uns hier nicht.

Über die Weise, wie in vielen anderen Fällen die Infektion mit dem Symbionten erfolgt — besonders bei den Insekten durch Hefe- und andere Pilze ist sie oft sehr merkwürdig —, muß P. BUCHNERS Monographie (1921, 1930) verglichen werden.

Daß nur die Eizelle zum Träger werden kann, ist schon wegen der relativ bedeutenden Größe der Symbionten, dem Spermatozoon gegenüber, nicht weiter verwunderlich, wenn auch noch andere Faktoren bei dieser Beschränkung beteiligt sein mögen, vor allem die Ernährung (genauer das gleichzeitig: Am-Leben-Erhalten) der beiden Komponenten.

Im Grunde ist es aber noch genau der gleiche Vorgang, wie bei der Übertragung des Farbstoffes bei der Pelzmotte, und auch nichts wesentlich anderes, als wenn der symbiontische Organismus nur äußerlich dem Ei oder dem Vermehrungsorgan angehängt wird, wie es bei den Pflanzen ausschließlich der Fall ist.

Ein sehr schönes Beispiel hierfür hat schon vor langen Jahren STAHL (1877) für einige Flechten beschrieben, bei denen die Sporen des Pilzes gleich die zur Symbiose nötigen Algenzellen in einer etwas modifizierten Form, als „Hymenialgonidien“, mitbekommen (Abb. 2). Weitere Beispiele sind *Azolla* und ihre *Anabaena* (Abb. 3) und

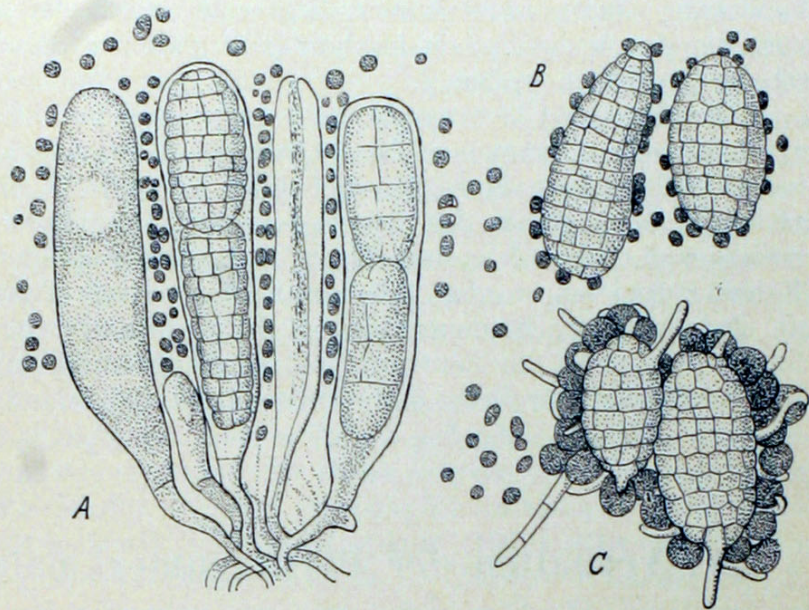


Abb. 2. *Endocarpum pusillum*. A = Fragment aus dem Hymenium; links ein Ascus mit noch ungeteiltem Inhalt, daneben ein solcher mit zwei reifen Sporen, weiter rechts ein entleerter Schlauch. Die Zwischenräume zwischen den Ascis sind mit kugeligen Hymenialgonidien erfüllt. B = zwei frisch ausgeschleuderte Sporen mit daranhaftenden Hymenialgonidien. C = die Hymenialgonidien haben infolge der Umspinnung seitens der aus den Sporen hervorgebrochenen Pilzfäden bedeutend an Größe zugenommen. Beginn der Flechtenbildung. Vergrößerung 320 $\times$ . (Nach STAHL 1877.)

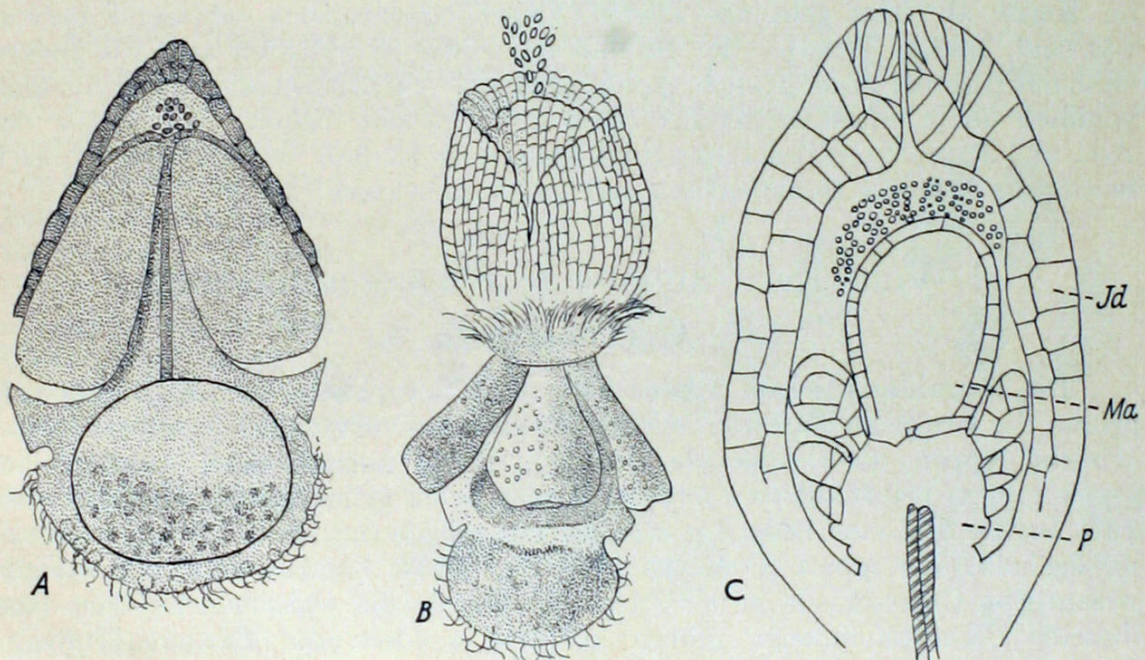


Abb. 3. *Azolla caroliniana*. A = Längsschnitt durch die Makrospore vor Entwicklung des Prothallium. 70 $\times$ . a = *Anabaena*-Zellen, in Schleim eingebettet. B = Makrospore und Embryo mit *Anabaena*-Zellen an der Spitze. 35 $\times$ . *Azolla filiculoides*. C = Längsschnitt durch einen Makrosporangium. Id = Indusium, Ma = Makrosporangium, P = Plazenta. Oberhalb des Makrosporangiums sind *Anabaena*-Zellfäden sichtbar. Vergrößert. (A, B nach BERGGREN 1879/80, C nach GÖBEL 1918.)



andere *Nostoc*-Symbiosen bei *Blasia* (Lebermoos), *Cycas* und *Gunnera*, ferner die Bakterien-Symbiosen: *Pavetta* (Rubiaceen), *Ardisia* (Myrsinaceen), Wurzelknöllchen. Meist, nicht immer, liegt eine „zyklische Symbiose“ (MIEHE 1916) vor, die durch die Samen hindurchgeht. Hier wird niemand noch von „Vererbung“ sprechen wollen.

Die direkte Übertragung wird nicht auf unschädliche oder vorteilhafte symbiontische Organismen beschränkt sein; es mögen direkt schädigende in individuellen Ausnahmefällen ebenfalls so weitergegeben werden, und dann vielleicht auch durch das Spermatozoon. Die Überlieferung der *Spirochaete pallida* auf diesem letzteren Wege ist freilich wohl definitiv in das Reich der Fabeln verwiesen worden. Bekannt ist aber seit PASTEUR (HARTMANN 1917) die Infektion der Seidenraupeneier durch *Nosema bombycis*. Die Schizonten finden sich meist im Zentrum, wo sie die Entwicklung am wenigsten stören, und wachsen später direkt in die embryonalen Zellen.

#### IV. Verhalten der Plastidenmerkmale bei Pflanzen

Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten symbiontischer Organismen — aber freilich nur eine gewisse — hat das der Plastiden, speziell der Chlorophyllkörper der grünen Pflanzen. Versuchte doch eine geistreiche Hypothese (A. F. W. SCHIMPER, MERESCHKOWSKY) sie als Algen hinzustellen, die, in das Plasma eingewandert, ihre Selbständigkeit aufgegeben hätten. Das Symbionten und Plastiden Verbindende ist die Vermehrung durch Teilung, nicht durch Neubildung. Der Unterschied liegt aber gerade auf dem Gebiete, das uns hier interessiert: in den meisten Fällen hängen die Eigenschaften der Chloroplasten, soweit unsere genetische Analyse reicht, durchaus von der Chromosomengarnitur im Kerne ab. Das geht aus allerlei Vererbungsversuchen schlagend hervor, während, meines Wissens, der Einfluß des einen Symbionten auf den andern stets nur phänotypisch, nicht genotypisch ist. Als Beispiel seien die Hymenialgonidien der Flechten angeführt (Abb. 2, S. 7), die, befreit vom Druck der Asci und Paraphysen des Pilzes (und unter dem Einfluß der Pilzhyphen) rasch wieder die typische Gonidienform und -größe annehmen.

##### 1. Vom Kern abhängige Plastidenmerkmale

###### A. Chloroplasten

Die charakteristischste Eigenschaft der Chloroplasten ist ihr Chlorophyllgehalt, der ihre grüne Färbung bedingt. Es gibt nun vielfach bei derselben Spezies erbliche Sippen, die sich gerade in diesem Punkt unterscheiden. Außer einer *typica* gibt es bei *Mirabilis Jalapa* z. B. eine heller grüne *semichlorina* mit etwa zwei Drittel und eine hellgrüne *chlorina* mit annähernd ein Drittel des Chlorophyllgehaltes der *typica* (CORRENS 1908/09). Dabei handelt es sich nicht um wesentliche Unterschiede in der Zahl und Größe der Chloroplasten (die dann dieselbe Chlorophyllmenge führen könnten, sondern die Farbstoffmenge ist, je nach der Sippe, in den verschiedenen Chloroplasten verschieden groß. Bei den reziproken Bastarden zwischen solchen Chlorophyllsippen richtet sich nun die Chlorophyllmenge, und damit die Farbe, nicht nur nach der Mutter, obwohl deren Eizellen die Vorstufen der Chloroplasten, die Leukoplasten, sicher übertragen. Die beiden reziproken Verbindungen sind vielmehr ununterscheidbar und

sehen etwas heller aus als das dunkler gefärbte Elter. Hat also beim Bastard *chlorina*  $\times$  *typica* z. B. die Mutter die hellgrünen Chloroplasten besessen, so muß von dem Chromosomensatz aus, der, von dem dunkelgrünen Vater stammend, in dem Bastard vorhanden ist, eine Wirkung ausgehen, die die ergrünenden Plastiden der Eizelle veranlaßt, ungefähr so viel Chlorophyll zu bilden, wie bei dem dunkelgrünen Vater vorhanden ist. Und das helle Grün der Mutter muß demnach auch unter der Kontrolle ihres Chromosomensatzes stehen. Hat die Mutter die dunkelgrünen Plastiden und der Vater die hellen, so bewirkt dessen Chromosomensatz ein merkliches Blasserwerden. Das einfache Mendeln der Bastarde beweist, daß es sich wirklich um Eigenschaften handelt, die irgendwo in den Chromosomen durch Gene repräsentiert sind, wenn diese auch vielleicht nicht direkt die gebildete Chlorophyllmenge bestimmen, sondern nur die Bedingungen für die Farbstoffbildung verändern.

Wie im Gehalt an Farbstoffen sind auch in anderen Merkmalen die Chloroplasten des Bastardes abhängig von beiden Eltern gefunden worden. MACFARLANE (1892, 251) behauptet das sowohl für *Geum intermedium* (*Geum urbanum*  $\times$  *rivale*) als auch für *Masdevallia Chelsoni* (*Masdevallia amabilis*  $\times$  *Veitschiana*) und gibt für *Drosera filiformis*  $\times$  *intermedia* später (1900) genauere Zahlen: In den Schließzellen der Spaltöffnungen fand er bei *Drosera filiformis* 20—22 Chloroplasten von  $3,2 \mu$  Durchmesser, bei *D. intermedia* 12—14 von  $1,8 \mu$  und beim Bastard 15—17 von  $2,5 \mu$ . Auch bei *Dianthus Grivei* (*D. alpinus*  $\times$  *barbatus*) sind in den Epidermiszellen die Leukoplasten von mittlerer Größe. Neuerdings hat F. VON WETTSTEIN (1924) die Chloroplasten des Bastardes zwischen *Physcomitrella patens* ♀ und *Funaria hygrometrica* ♂ beschrieben (Abb. bei RENNER dieses Handb. IIA, S. 15). Sie gleichen hinsichtlich der Stärkebildung ganz *Physcomitrella* und hinsichtlich einer feinen Punktierung sehr *Funaria*, also auch hier ein Einfluß des Vaters. Gestalt und Größe geben zu unsichere Merkmale.

## B. Stärkebildner

Dieselbe Abhängigkeit vom Chromosomensatz im Kern zeigen auch die Plastiden, die zur Stärkebildung bestimmt sind. Schon MACFARLANE (1892) konnte für die von ihm untersuchten *Hedychium*-Bastarde eine ausgesprochene intermediäre Ausbildung

der Stärkekörner in den Zellen der Rhizome feststellen, nach Form, Größe und Deutlichkeit der Schichtung (Abb. 4). GARD (1903) beschreibt für den Bastard *Vitis vinifera* („d'Aramon“)  $\times$  *V. riparia* aus den Markstrahlen Stärkekörner, die denen des Vaters ähnlicher sind als denen der Mutter. Nach FEY (1929) hat *Primula veris* (*officinalis*) im Rhizom kleine, einfache oder zwei- bis vierfache zusammengesetzte, kugelige Stärke-

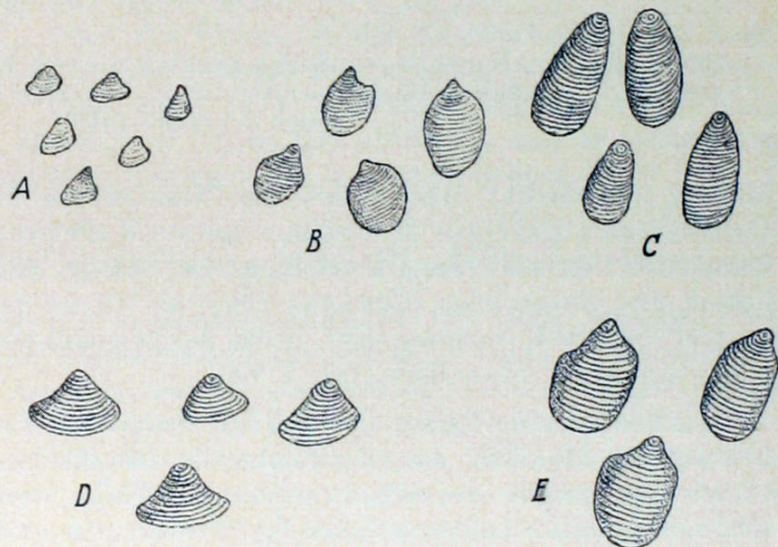


Abb. 4. Stärkekörner aus dem Rhizom von A = *Hedychium Gardnerianum*, B = *H. Gardnerianum*  $\times$  *H. coronarium* (= *H. Sadlerianum*), C = *H. coronarium*, D = *H. elatum*, E = *H. elatum*  $\times$  *H. coronarium*. 600  $\times$ . (Nach MACFARLANE 1892.)

körner mit zentralem Kern, *P. vulgaris (acaulis)* viel größere, mehr oder weniger breitkeilförmige mit exzentrischem Kern. Beim Bastard (*P. veris* ♀ × *P. vulgaris* ♂) entsprechen die Körner in Bau und Form der Mutter *P. veris*, sind aber doppelt so groß.

Nicht anders verhalten sich die Stärkekörner in den Kotyledonen der glatten und runzeligen (Kneifel- und Mark-)Erbsensippen, deren verschiedenes Verhalten schon GREGORY (1903) und DARBISHIRE (1908, 1911) bemerkt hatten, das aber erst von KAPPERT (1915, 1920) richtig aufgefaßt wurde. Die Kneifelerbsen haben längliche, intakte oder einfach gespaltene Körner, die sich ohne Bildung neuer Spalten in Fermenten lösen. Die Markerbsen zeigen rundliche Körner, mit zahlreichen radialen Spalten; sie zerbröckeln bei der Einwirkung der Diastase (Abb. 5). Die Körner der Bastardsamen,  $F_1$ , sind nach Gestalt und Neigung zur Spalten-

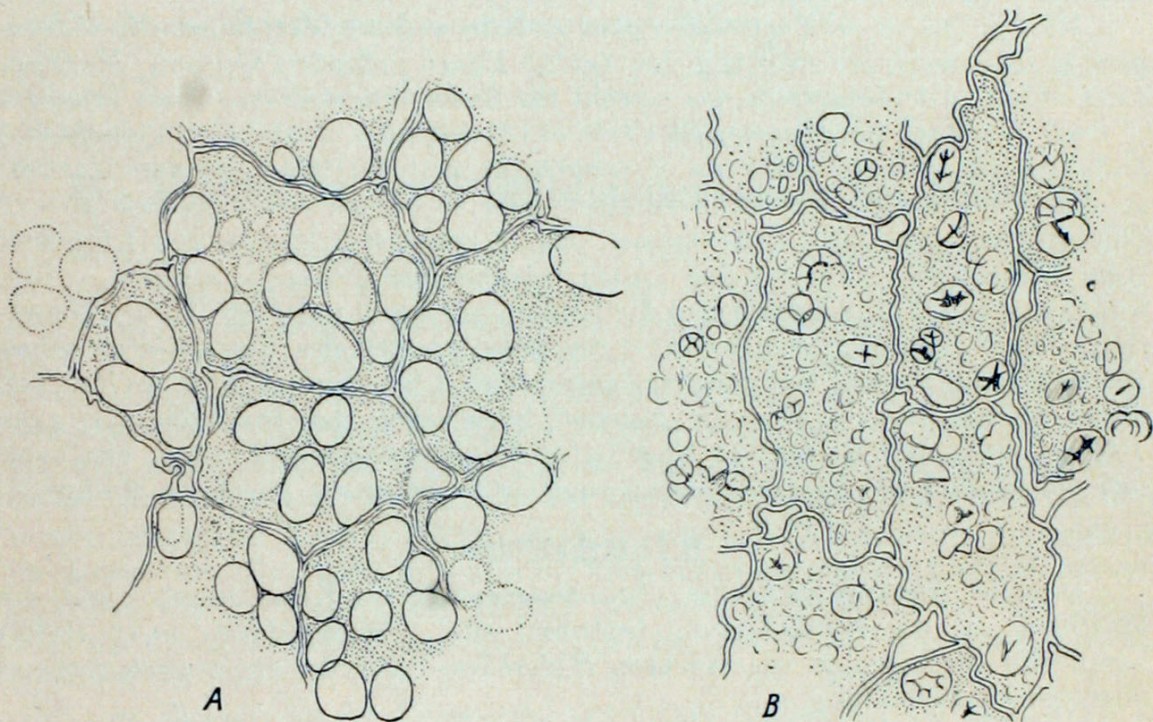


Abb. 5. Schnitte durch die trockenen Kotyledonen von Kneifelerbse (A) und Markerbse (B) in absolutem Alkohol, gefärbt mit alkoholischer Fuchsinlösung, etwa 230 $\times$ . (Nach KAPPERT 1915.)

bildung intermediär, aber denen der Kneifelerbse ähnlicher, die leichte, von DARBISHIRE angegebene Metroklinie konnte KAPPERT nicht bestätigen. Am auffallendsten ist wohl der Unterschied der Stärke im Endosperm von gewöhnlichem und Zuckermais (CORRENS 1901) und jener der normalen und *glutinosa*-Sippen von *Oryza*, *Sorghum* usw., wobei das gewöhnliche Verhalten ganz dominiert oder doch stark prävaliert (vgl. S. 64).

In den meisten Fällen, den sterilen *Hedychium*-Bastard z. B. ausgenommen, beweist das Mendeln der Merkmale die Lokalisation der Anlagen im Kern. Dabei sind gerade die zuletzt genannten Fälle noch besonders wertvoll, weil schon die haploide Generation der  $F_1$ -Pflanzen in ihren Pollenkörnern die Spaltung aufs deutlichste zeigt. Bei der Reifeteilung bekommen alle vier Zellen einer Pollentetrade die gleichen Stärkebildner (Leukoplasten) mit. Ob sich dann die Stärke, die in ihnen gebildet wird, mit Jod blau oder rotviolett färbt, wird ausschließlich vom Genom des Kernes bestimmt, der in der Zelle steckt, gleich-

gültig, ob die Mutterpflanze die eine oder die andere Sorte Stärke gebildet hatte. (Vgl. S. 64, dort ist auch erwähnt, was über das gleiche Verhalten der haploiden Generation mancher *Oenothera*-Bastarde bekannt ist.)

### C. Chromoplasten

Nicht anders als Chloroplasten und Leukoplasten verhalten sich die Karotine führenden Chromoplasten. Ein Beispiel liefert die Farbe des Fleisches gelber und weißer Wasserrüben (*Brassica Rapa*) und Kohlrüben (*Brassica Napus*) nach BIRGER KAJANUS (1913, weiß dominiert über gelb), ein anderes die Plastidenfarbe bei *Matthiola* (SAUNDERS, z. B. 1928). Die gelblich gefärbten sind hier ebenfalls gegenüber den farblosen (weiße Blüten bedingenden) rezessiv. (Auf die Verwicklungen, die durch die Koppelung mit dem Zustand der Blüten, gefüllt oder einfach, entstehen, braucht hier nicht eingegangen zu werden.)

Man sieht, die Plastiden haben in genetischer Hinsicht ihre Autonomie verloren — wenn sie sie überhaupt je besessen haben. Das unterscheidet sie scharf von symbiontischen Organismen, z. B. den Zoochlorellen der Hydren.

Neben den gleich zu besprechenden Tatsachen, die an grünescheckten Pflanzen ermittelt wurden, spricht nur eine für die Selbständigkeit der Plastiden gegenüber dem Kern. Sie stammt von VAN WISSELINGH (1920) und H. WINKLER (1924) hat nachdrücklich auf sie hingewiesen. Bei seiner *Spirogyra triformis* fand VAN WISSELINGH einmal einen Faden (Abb. 6), bei dem dieselben Zellen neben normalen Chlorophyllbändern auch ein Band besaßen, das nur die einzelnen kleinen Stärkekörner im Stroma enthielt, nicht auch die Pyrenoide mit ihren Hüllen aus Stärkekörnern, die gewöhnlich vorhanden sind und in den übrigen Chlorophyllbändern der Zellen auch nicht fehlten. Dieser Zustand war, da sich der ganze Faden gleich verhielt, bei der Teilung von Zelle zu Zelle weitergegeben worden und würde sich vielleicht auch „vererben“, wenn der Faden bei der Kopulation weiblich funktionieren würde (da ja die Chlorophyllbänder des männlichen Gameten in der Zygote zugrunde gehen). Vom Kern kann er, da ja nur eines der etwa 10 Bänder in jeder Zelle anormal ist, nicht gut abhängen und er spricht für eine Individualität der einzelnen Chloroplasten — für *Spirogyra*.

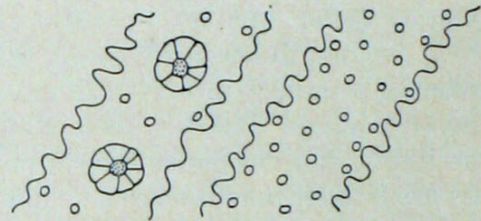


Abb. 6. *Spirogyra triformis* v. Wiss. Links normales Chlorophyllband mit Pyrenoidstärke und Stromastärke, rechts abnormes Chlorophyllband nur mit Stromastärke, aus derselben Zelle. Die Pyrenoide links punktiert. (Nach VAN WISSELINGH 1920.)

## 2. Nicht mendelnde Vererbung von Plastidenmerkmalen

Nun liefern gerade die Chloroplasten zahlreiche und sehr bekannte Beispiele für das Auftreten von Eigenschaften, die wir nicht durch Genomwirkung erklären können. Damit begeben wir uns aber auf ein Gebiet, wo der Menge sichergestellter Tatsachen noch keine in jeder Hinsicht sichergestellten Erklärungen gegenüberstehen. Hierher gehören zahlreiche Fälle jener bekannten Erscheinung der Verteilung ungleich chlorophyllhaltigen Gewebes, die wir mit dem Sammelnamen der Weißbuntheit bezeichnen wollen. Viele dieser Erscheinungen sind auf rein mendelistischer Grundlage zu deuten. Die bekanntesten aber, wie die *albomaculata*- oder *albotunicata*-Sippen u. a. gehören zu den bestbekanntesten Fällen nicht mendelnder Vererbung. Ehe wir diese im einzelnen besprechen, müssen aber zwei Vorfragen erörtert werden.

a) Werden mit dem männlichen generativen Kern bei der Befruchtung der höheren Pflanzen Plastiden und Plasma in die Eizelle übertragen?

Seit der Entdeckung L. und R. ZOJAS (1891) wissen wir, daß die Spermien von *Ascaris* außer dem Zellkern auch „Plastidulen“ in das Ei übertragen, und daß sich diese mit jenen des Eies vermengen. Hauptsächlich durch MEVES ist die Beteiligung solcher männlicher „Plastosomen“ (Mitochondrien) bei der Befruchtung nach und nach für die verschiedensten Tiere (Seeigel, Tunicaten, Nematoden und Muscheln) nachgewiesen worden. Sie spielen nach ihm eine wichtige Rolle — oder gar die Hauptrolle — bei der Vererbung (MEVES 1918). Es ist hier nicht der Ort, darauf und auf das Verhalten des Mittelstückes der Spermien anderer Tiere näher einzugehen, und es sei auf BĚLAŘ (dieses Handbuch IB 1928) hingewiesen. Was ihr Schicksal ist, ist wohl unsicher. BĚLAŘ hält schon die Annahme MEVES, daß sie sich (bei *Ascaris*), in kleinere Teilchen aufgelöst, im Eiplasma verteilen, für unbewiesen, und daß sie etwas mit der Vererbung zu tun haben, ist erst recht unwahrscheinlich. (Ja, das Verhalten des Mittelstückes der Spermien ist ein direkter Gegenbeweis, auch wenn nur die Zelle, die es bei der ersten Teilung des befruchteten Eies erhält, zum neuen Individuum wird. Bei der zweiten muß es wieder in eine Zelle gehen — man hat es bis zum Stadium von 32 Zellen verfolgt — und doch entsteht ein einheitlicher Organismus.)

Bei den höheren Pflanzen, die uns hier, wo es sich um Merkmale der Chloroplasten handelt, in erster Linie interessieren, liegen die Verhältnisse von vornherein anders. Bei den oben erwähnten Fällen aus dem Tierreich sieht man ohne weiteres, daß das ganze Spermium in das Ei eintritt; entweder als eine ganze Zelle (*Ascaris*) oder doch als Kern + einem Teil der übrigen Zelle. Bei den Blütenpflanzen kann es sich dagegen (wenn wir von *Cycas* und *Gingko* absehen) nur darum handeln, ob mit dem generativen Kern auch noch Plasma und Plastiden aus der generativen Zelle in die Eizelle übertreten; die ganze generative Zelle tritt auf keinen Fall ein. Nötig ist ein Übertritt von Plastiden nicht, denn die Eizelle enthält, soviel wir wissen, stets schon solche (in farblosem Zustand) als Leukoplasten.

Allmählich hat sich eine ganze Anzahl von Belegen dafür angesammelt, daß die Spermkerne im Pollenschlauch (*Butomus* nach HERRIG 1919, *Oenothera* nach JSHIKAWA 1918), in den Synergiden (*Parnassia palustris* nach L. PACE 1912, *Gagea* nach NEMEC 1912), ja, noch im Embryosack (*Saxifraga granulata* nach JUEL 1907, *Ulmus americana* nach SHATTUCK 1905) von einer eigenen dickeren oder dünneren Plasmascheide bedeckt sind, die oft auch erst nachträglich wieder gebildet werden soll. In anderen Fällen (ISHIKAWA bei *Oenothera*, 1918) hat man den Inhalt des Pollenschlauches mit Plastiden sich in die Eizelle ergießen sehen. Damit ist aber natürlich nur die Vorbedingung für einen Übertritt von Plastiden und Plasma in die Eizelle gegeben. Und andererseits wird mehrfach ausdrücklich angegeben, daß die Spermkerne kurz vor ihrer Entlassung aus dem Pollenschlauch oder gleich im Embryosack nackt aus ihren Hüllen schlüpfen (S. NAWASCHIN und W. FINN für *Juglans* 1913), JUEL (1907) für *Saxifraga*, TCHERNOYAROW (1915) für *Myosurus*, WELSFORD (1914) für *Lilium auratum*, MADGE (1929) für *Viola odorata*.

Die neueren Arbeiten von W. FINN und seiner Schule haben uns eine ganze Reihe weiterer Objekte kennen gelehrt, wo die generativen Kerne noch im Pollenschlauch in generativen Zellen liegen, im Embryosack sind sie aber immer nackt, Asclepiadaceen (*Asclepias*), Apocynaceen (*Vinca*), Scrophulariaceen und Orobanchaceen (FINN 1925, 1928, GOURGENOWA 1928, PERSIDSKY 1926, RUDENKO 1929, FINN und RUDENKO 1930, PODDUBNAJA-ARNOLDI 1933a und C. COOPER 1935). Nur ausnahmsweise sind die Spermkerne, vom Zeitpunkt ihrer Bildung

aus der generativen Zelle an, nackt (*Iris versicolor* nach SAWYER 1917, MADGE 1929) oder die generative Zelle löst sich schon vor der Teilung ihres Kernes auf (SHOEMAKER 1905 bei *Hamamelis* und *Corylopsis*) oder schon der generative Kern ist nackt (SCHÜRHOFF für *Sambucus* 1919). Bei *Vallisneria* endlich gibt WYLIE (1923) an, daß sich die Spermazellen an die Eioberfläche anpressen und ihre Individualität beibehalten. Eine Zusammenstellung des bis 1931 Bekannten findet sich bei SCHNARF 1931. Über die Frage des Übertritts der Plastiden durch die Spermien der Archegoniaten vgl. MÜHLDOFF 1930a u. b.

Am hübschesten wäre, wenn es gelänge, den Übertritt der Plastiden cytologisch zu beweisen. Seit SCHIMPER (1883) wissen wir, daß in der Eizelle wirklich solche vorhanden sind. Nach seiner bekannten Abbildung von *Hyacinthus non scriptus* oder der von GUIGNARD (1891) für *Lilium Martagon* ist ihre Zahl auch nicht übermäßig groß, und es ließe sich vielleicht hier oder in ähnlichen Fällen nach der Befruchtung eine Zunahme der Zahl nachweisen, die nicht auf Teilung beruhte, vielleicht zunächst auch noch Größenunterschiede. Die Teilung der Plastiden wird ja hier, wie gewöhnlich, der Zellteilung nachfolgen. RENNER (1924) hat auch schon versucht, den Übertritt von Pollenplastiden in die Eizelle bei *Oenothera*, wo ein solcher nach seinen genetischen Versuchen anzunehmen ist, direkt zu beobachten, leider ohne Erfolg. Die neuesten besonders sorgfältigen Untersuchungen von BRESLAVETZ (1930) haben für *Melandrium album*, auch nach Verwendung einer Spezialfixierung für Mitochondrien, ergeben, daß dem generativen Kerne im Embryosack selbst die dünnste Hülle mit Chondriosomen oder Mikrosomen fehlt und er ganz frei in die Eizelle eindringt. Hierzu ist nun freilich zu beachten, daß gerade hier bei *Melandrium* das genetische Verhalten verlangt, daß keine Plastiden mit dem Spermakern übertreten; die weißbunte Form ist eine echte *albomaculata*, bei der die Buntheit nur durch die Mutter übertragen wird (SHULL, 1913).

Dabei ist aber im Auge zu behalten, daß ein positives wie ein negatives Ergebnis bei einer Spezies keine zwingende Beweiskraft für alle Blütenpflanzen hätte, und für jeden einzelnen Fall, wo Plastidenübertragung angenommen wird, sie auch cytologisch nachgewiesen werden sollte. Jedenfalls liegen die Verhältnisse für den Spermakern einerseits und für die Plastiden und das Plasma andererseits verschieden. Die Spermakerne werden, wie schon NAWASCHIN annahm, aller Wahrscheinlichkeit nach Eigenbewegungen ausführen können. Dafür spricht vor allem die Befruchtung der beiden Polkerne im Embryosack, die der Spermakern doch irgendwie aufsuchen muß. Ein ähnliches Verhalten können wir für die Plastiden nicht annehmen; aktiv werden sie nicht in die Eizelle gelangen können. Und das gleiche gilt auch für das Plasma. In beiden Fällen könnte es sich nur um ein Mitnehmen durch den Spermakern handeln. Es ist ferner wohl ausgeschlossen, daß Plastiden ohne Plasma in die Eizelle gelangen können, eher besteht die Möglichkeit, daß mit dem Plasma auch einzelne Plastiden übertreten. Groß scheint sie mir von vornherein nicht zu sein; wahrscheinlicher dürfte sein, daß etwa anhängende Teilchen vom Spermakern beim Sichdurcharbeiten durch die Plasmahaut der Eizelle abgestreift werden. Für die Synergide und den Embryosack gelten ganz andere Bedingungen. Es handelt sich eben nicht, wie bei *Ascaris*, um ganze eindringende Zellen oder um fest in ein Spermium eingefügte Teile, wie bei den übrigen Fällen aus dem Tierreich, wo mehr als bloß der Kern ins Ei übertritt<sup>1)</sup>.

1) W. BROWN (1908) beobachtete bei *Peperomia Sintenisii* (nicht bei *P. Ottoniana*), daß der ♂ und ♀ Kern vor der Verschmelzung auf den einander zugewendeten Seiten konkav sein und etwas Plasma in den Kopulationskern einschließen können, das später verschwindet. Dafür, daß das Plasma von der Spermazelle stammt, liegt natürlich keine Spur eines Beweises vor.

Eine weitere Frage ist, ob die allenfalls übergetretenen Plastiden und das Plasma der Spermazelle in der Eizelle am Leben bleiben. Von vornherein kann sie nicht unbedingt bejaht werden. Allbekannt ist z. B., daß bei *Spirogyra* die Chlorophyllbänder der männlichen Zelle in der weiblichen zugrunde gehen (CHMIELEWSKY 1890).

Hier müssen wir auch noch der Untersuchungen von RUHLAND und WETZEL (1924) gedenken (Abb. 7). Einer leider nur hingeworfenen Bemerkung LIDFORSS' (1909) nachgehend, fanden sie bei *Lupinus luteus*, *Narcissus incomparabilis* und *Crocus vernus* in den generativen Zellen der Pollenkörner — und nur in ihnen — mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes Chlorophyll. Direkt (die Farbe)

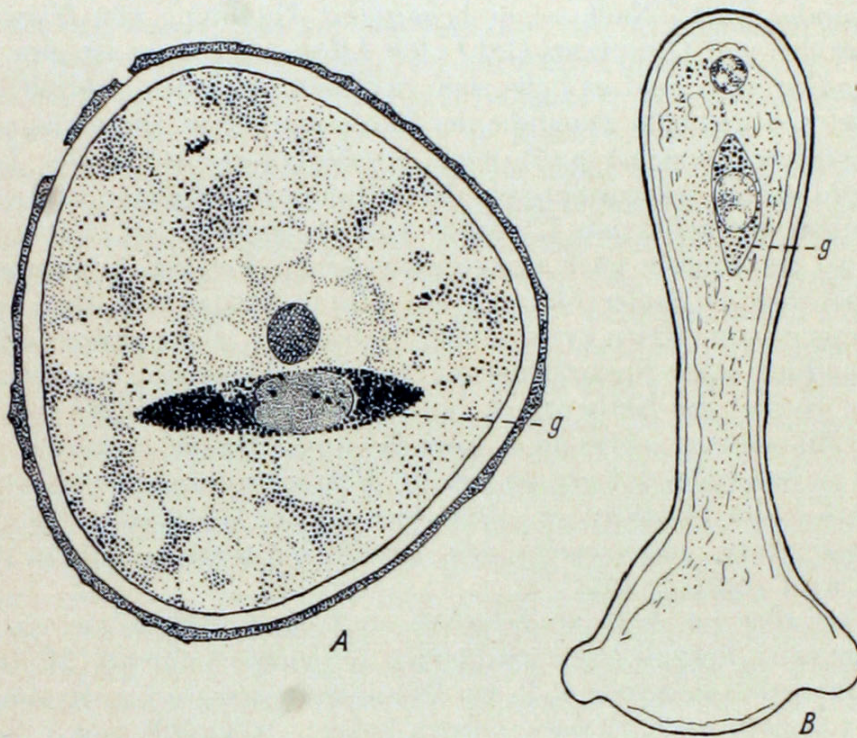


Abb. 7. *Lupinus luteus*. A = Pollenkorn, die Plastiden in der generativen Zelle g zeigend; Silberimprägnierung nach ACHÚCARRO. 3300 $\times$ . B = Auskeimendes Pollenkorn nach Silberimprägnierung aus 1proz. Silbernitratlösung. (Nach RUHLAND und WETZEL 1924.)

zu sehen war es nicht. Durch verschiedene histologische Methoden ließ sich dann zeigen, daß es an winzige Plastiden (von 0,2—0,3  $\mu$  Durchmesser) gebunden war, die sich in großer Menge vorfanden. Die Fluoreszenz trat erst kurz vor dem Aufspringen der Antheren auf und verlor sich in den Pollenschläuchen; sie blieb höchstens bis zum Stadium der Zweiteilung der generativen Zellen erhalten. Vielleicht werden sie dann unregelmäßig-stäbchenförmig. Bei anderen *Lupinus*-Arten sind zwar die gleichen Körnchen vorhanden, sie fluoreszieren aber nicht. Schon vorher war ja das Vorkommen von Plastiden überhaupt im Pollenkorn und Pollenschlauch sichergestellt — man denke nur an das sehr häufige Auftreten von Stärke —, und auch kein Grund vorhanden, daß sie sich nicht auch in der generativen Zelle fänden<sup>1)</sup>. Nun war aber gezeigt, daß sie nicht nur Stärke bilden, sondern auch ergrünen können — was man bei den Stärkebildnern in Pollenkörnern noch nie gesehen hatte —, folglich also ganz normal sein konnten. Damit ist eine weitere Vorbedingung für den Übertritt der Chloroplastenvorstufen gegeben.

1) Bei Koniferen sind funktionierende Stärkebildner in den generativen Zellen für *Taxodium distichum* (COKER), *Dacrydium* (YOUNG), *Araucaria Bidwillii* (LOPRIORE), *Cephalotaxus* und *Torreya* (LUXEMBURGOWA 1925) bekannt.

b) Kann das Chlorophyll-Mosaik durch inäquale Zellteilungen aus einer Eizelle mit gesunden (grünen) und kranken (blassen) Plastiden entstehen?

Nehmen wir an, die Schwierigkeiten, die für den Übertritt von Plastiden mit dem Spermakern in die Eizelle bestehen, und die wir eben kennengelernt haben, werden überwunden, und die befruchtete Eizelle erhält auf diesem Wege — oder auf einem anderen — zweierlei einer weiteren Entwicklung fähige Plastiden, gesunde und kranke. Wie kann daraus das weiß-grüne Mosaik entstehen?

Nach der zuerst von BAUR entwickelten und wohl fast allgemein angenommenen Vorstellung entstehen durch Teilungen, die hinsichtlich der Plastiden inäqual sind, früher oder später Zellen, die nur die eine oder andere Sorte Plastiden enthalten, und aus denen — je nach der Zahl der Teilungen, die sie noch eingehen — größere oder kleinere ganz grüne und ganz weiße Zellkomplexe, Gewebestücke, entstehen, während immer wieder neue solche einheitlichen Zellen aus den sich weiter teilenden mit gemischtem Inhalt hervorgehen.

So sehr diese Annahme auch zunächst anspricht, so stößt man auf Schwierigkeiten, wenn man versucht, sich, von einem bestimmten Fall ausgehend, den Vorgang auf dem Papier zu konstruieren, worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe. Wir vereinfachen die Annahmen möglichst.

Es seien im Eizellplasma 4 gesunde und ebensoviel kranke Plastiden vorhanden. Außerdem sollen durch jeden Teilungsschritt diese 8 Plastiden so verteilt werden, daß jede Tochterzelle 4 erhält. Dann soll die Zahl durch Teilung der einzelnen Plastiden wieder auf die ursprüngliche Höhe (8) gebracht werden. Dabei würden sich also alle Plastiden, kranke und gesunde, gleich oft teilen. Ebenso sollen sich alle Zellen gleich oft und gleich rasch vermehren, ohne Rücksicht darauf, ob sie nur gesunde oder nur kranke oder beiderlei Plastiden enthalten.

Prüfen wir zunächst diese einzelnen Voraussetzungen.

Die Zellteilung stellt im großen und ganzen eine Halbierung der Plasmamenge dar, in der die Plastiden annähernd gleichmäßig verteilt sind. Damit ist auch die ungefähre Halbierung der Plastidenzahl gegeben. Sammeln sich die Plastiden vor der Teilung um die Pole der Kernspindel oder die Tochterkerne an, so kommt das auf das gleiche heraus, so lange dann der Zufall bestimmt, ob eine Plastide zum einen oder anderen Pol wandert. Voraussetzung der Berechnung ist aber außerdem, daß die Plastiden nach ihrer Teilung, vor dem neuen Zellteilungsschritt, immer wieder verschieden im Plasma verteilt werden. Hierfür fehlen Belege. Es ist auch denkbar, ja, wahrscheinlich, daß die beiden Tochterplastiden für gewöhnlich in der Nähe voneinander bleiben, wodurch die Entmischung beschleunigt würde. Auf der anderen Seite steht ja im großen und ganzen die folgende Teilungsrichtung der Zelle senkrecht auf der vorhergehenden, wodurch für einen gewissen Ausgleich gesorgt ist.

Daß sich völlig weiße und ganz grüne Zellen annähernd im gleichen Rhythmus teilen, geht daraus hervor, daß auch bei relativ grobem Mosaik das Blatt völlig normalen Umriß behalten und eben bleiben kann, wie gerade bei *Mirabilis Jalapa albomaculata* gut zu sehen ist. Wenn ein sektorial halb grünes, halb weißes Blatt durch Zurückbleiben der weißen Hälfte asymmetrisch wird, wie das schon oft beobachtet und beschrieben wurde, können doch keine sehr großen Unterschiede im Rhythmus der Zellteilung vorliegen. Die sorgfältigen und umfangreichen Messungen und Zählungen FUNAOKAS (1924) ergaben für das weiße Gewebe (bei dem *Status albomaculatus* der *Stellaria media*, des *Senecio vulgaris* und des *Humulus japonicus*) mehr Palisadenzellen auf die Flächeneinheit (1,32, 1,48 und 1,26 mal mehr). Der Querschnitt der Palisaden ist dafür geringer und die Interzellularen sind viel weiter.



Daß sich endlich die kranken Plastiden ungefähr so oft teilen wie die gesunden, geht daraus hervor, daß auch im fertigen Zustand des Blattes weiße und grüne Zellen offenbar im wesentlichen gleichviel oder nicht auffallend ungleichviel Plastiden zeigen, auch wenn es sich um große weiße Flecken handelt, die durch viele Teilungen einer „weißen“ Zelle aufgebaut sein können. Hierüber fehlen, soviel ich weiß, genaue Zählungen. Im ausgewachsenen Blatt können die blässen oder farblosen Plastiden ganz degeneriert sein (z. B. ZIMMERMANN 1891). Daraus darf man natürlich nicht schließen, daß keine vorhanden waren. Bei gleicher Teilungsrate der grünen und weißen Zellen und auch nur wenig langsamerer der weißen Plastiden gegenüber den grünen müßte sehr bald ein auffälliger Unterschied zwischen den grünen und weißen Zellen in der Zahl der Plastiden zustandekommen, der nicht zu übersehen wäre; bei großen weißen Flecken wären die Zellen bald äußerst arm an Plastiden, ja, zum Teil plastidenleer.

Wenden wir uns nun zur Berechnung selbst, wobei wir die 4 gesunden, „grünen“ Plastiden mit g, die 4 kranken, „weißen“ mit w bezeichnen. Die Aufgabe entspricht wohl derjenigen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung, wo aus einer Urne mit 4 schwarzen und 4 weißen Kugeln je 4 auf einmal gezogen werden. Die 5 möglichen Hauptresultate: 4 g, 3 g 1 w, 2 g 2 w, 1 g 3 w und 4 w sind natürlich ungleich wahrscheinlich. Es sind 70 Fälle möglich. Davon gibt 1 4 g und 1 4 w, 16 geben 3 g 1 w und ebensoviele 1 g 3 w, endlich geben 36 2 g 2 w. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei der ersten Teilung gleich die eine Tochterzelle nur gesunde, die andere nur kranke Plastiden erhält, ist also  $\frac{2}{70}$  resp.  $\frac{1}{35}$ , die, daß beide Tochterzellen der Mutterzelle gleichen, ist  $\frac{18}{35}$ , und die, daß die Plastiden im Verhältnis 3 : 1 verteilt werden,  $\frac{8}{35}$ .

Man kann nun unter der Annahme, daß alle Zellen des Embryo sich gleich oft teilen, leicht seine wahrscheinliche Zusammensetzung nach dem 2., dem 3. usw. Teilungsschritt ausrechnen; in Tab. 1 ist das bis zum 5. Schritt (32 Zellen) geschehen, und zwar ist die Wahrscheinlichkeit, des leichteren Vergleiches halber, in Prozenten angegeben.

Tabelle 1

	1. Zell- generation	2. Zell- generation	3. Zell- generation	4. Zell- generation	5. Zell- generation	6. Zell- generation
4 g . . . . .		1,43	7,06	12,90	18,13	22,66
3 g 1 w . . . . .		22,86	24,82	22,47	19,53	16,81
2 g 2 w . . . . .	100,00	51,43	36,24	29,28	24,68	21,06
1 g 3 w . . . . .		22,86	24,82	22,47	19,53	16,81
4 w . . . . .		1,43	7,06	12,90	18,13	22,66

Sind von den 8 Plastiden 6 von der einen und nur 2 von der andern Art, also z. B. 6 gesund und 2 krank — wie das ja nach dem ersten Teilungsschritt vorkommen kann —, so geben (wenn jede Tochterzelle 4 Plastiden erhält) von den 70 Fällen 15 eine Tochterzelle mit nur gesunden Plastiden und 15 eine mit 2 gesunden und 2 kranken, und in 40 Fällen zeigen die beiden Tochterzellen

Tabelle 2

	1. Zell- generation	2. Zell- generation	3. Zell- generation	4. Zell- generation	5. Zell- generation
4 g . . . . .		21,43	33,98	42,36	48,40
3 g 1 w . . . . .	100,00	57,14	37,51	26,78	21,71
2 g 2 w . . . . .		21,43	23,27	21,06	18,31
1 g 3 w . . . . .			4,90	8,11	7,85
4 w . . . . .			0,31	1,69	3,73

wieder den Zustand der Mutterzelle, indem sie wieder 3 grüne und 1 weißes Plastid enthalten. Tab. 2 gibt die Wahrscheinlichkeiten bis nach dem 4. Teilungsschritt, wieder in Prozenten.

Mit der Zunahme der Zahl der Teilungsschritte steigt also die wahrscheinliche Zahl der ganz grünen und ganz weißen Zellen, und nimmt die der teilweise grünen, teilweise weißen ab. Die Zu- und Abnahme wird aber von Teilungsschritt zu Teilungsschritt (relativ) geringer und nähert sich nur asymptotisch den Werten 1 und 0.

Wir gingen von einer unwahrscheinlich geringen Zahl von Plastiden in den Eizellen aus. Wird sie größer angenommen, so sinkt die Wahrscheinlichkeit für das Zustandekommen ganz grüner und ganz weißer Zellen rasch. Bei je 6 gesunden und kranken Plastiden ist sie  $\frac{1}{462}$ , bei je 8  $\frac{1}{6435}$  und bei je 10  $\frac{1}{92378}$ . Es wird also bei 12 Plastiden (und gleicher Teilungsgeschwindigkeit aller Zellen) erst nach dem 9. Teilungsschritt je eine ganz grüne und eine ganz weiße Zelle zu erwarten sein, bei 16 Plastiden erst nach dem 12. bis 13. und bei 20 erst nach dem 16. bis 17. Schritte.

Ist die Zahl der beiderlei Plastiden ungleich, so steigt natürlich die Wahrscheinlichkeit für einheitliche Zellen mit der zunehmenden Differenz für die von vornherein begünstigte Sorte sehr stark.

Nun ist ja unsere Annahme, daß sich alle Zellen gleich oft teilen, nicht richtig: eine Pflanze mit 1048576 Zellen ist nicht durch 20 Teilungsschritte aufgebaut worden, sondern durch sehr viel mehr, wie das ja beim Wachstum mit Vegetationspunkten und der Bildung begrenzt wachsender Organe nicht anders sein kann. Für das Zahlenverhältnis der verschiedenartigen Zellen untereinander macht das aber nicht soviel aus, solange der Zufall entscheidet, wie bei der Teilung der Zelle, die dem Vegetationspunkt oder Meristem verbleibt, hinsichtlich der Plastiden ausfällt.

Es sind also nach unserer Rechnung sehr lange „bunte“ Zellen übrig, und sie müßten das auch, mindestens in den Vegetationspunkten, solange z. B. immer noch weißbunte Blätter angelegt werden. Neue rein weiße und rein grüne Zellkomplexe können ja nur aus bunten Mutterzellen entstehen.

Dann ist aber auch zu erwarten, daß im fertigen Organ, z. B. im ausgewachsenen Blatt, solche Zellen mit zweierlei Plastiden gefunden werden. Denn es wäre ganz unverständlich, wie mit der letzten inäqualen Zellteilung immer, oder auch nur gewöhnlich, die saubere Verteilung der gesunden Plastiden in die eine und der kranken in die andere Tochterzelle vollendet sein sollte. Solche „gemischte“ Zellen sind aber nur selten, bei vielen Objekten nie gefunden worden, wie wir noch sehen werden (S. 21). Es ist auch, wenn der Zufall die Plastiden verteilt, nicht einzusehen, warum „gemischte“ Zellen sich nur an bestimmten Stellen, etwa nur im Vegetationspunkt, und nicht überall, also auch im fertigen Blatt, finden sollten.

Verlegt man den Sitz der Krankheit in das Plasma und sucht von einer Eizelle aus, die teils gesundes, teils krankes enthält, durch (in dieser Hinsicht) inäquale Zellteilungen das definitive Mosaik zu erklären, so stößt man auf die gleichen Schwierigkeiten, zu denen noch eine neue kommt: Es ist wenig wahrscheinlich, daß der gesunde und der kranke Cytoplasmateil einer Zelle längere Zeit getrennt nebeneinander fortbestehen werden; zu erwarten wäre eine bald eintretende Mischung. Damit wäre aber die Möglichkeit einer sauberen Trennung, wie sie das definitive Mosaik verlangt, aufgehoben.

Zu diesen negativen Ergebnissen kommt schließlich noch ein positives. Wir kennen nämlich eine ganze Menge von Fällen, wo die Weißbuntheit überhaupt nicht darauf beruhen kann, daß in der befruchteten Eizelle schon die beider-

lei Plastiden vorhanden sind. Das sind die richtig erblichen *variegata*-, *albomarginata*-, *albomarmorata*-, *albopulverea*- und *albovariabilis*- und ähnlichen Sippen, bei denen die Buntheit durch mendelnde Gene bedingt wird<sup>1</sup>.) Das Aussehen ist dann freilich zum Teil etwas anders. Bei den (echten) *variegatae* ist die Scheckung — ein dunkles Grün und ein helles (*chlorina*), das aber noch eine normale Entwicklung ermöglicht — noch der eines status *albomaculatus* so ähnlich, daß die Abbildung der *variegata*-Sippe der *Mirabilis Jalapa* (Abb. 25) auch das Verhalten des weiß-grünen Mosaiks des status *albomaculatus* vorstellen kann.

Bei den *albomarginatae* ist nur der Blattrand stark bunt, bei den *albomarmoratae* und besonders den *albopulverae* ist das Mosaik oft feiner, als es bei dem status *albomaculatus* zu sein pflegt. Im wesentlichen ist der anatomische Bau aber der gleiche. Speziell läßt sich auch hier eine auffällige Scheidung in schwächer und stärker bunte oder ganz grüne Sektoren beobachten. Und trotzdem können hier die Eizellen kein Gemenge verschiedenartiger Plastiden enthalten. Solche von grünen und solche von weißen Mosaikflecken geben dieselbe, eine bunte Nachkommenschaft. Nur können bei derselben Spezies verschieden stark bunte Sippen vorkommen, z. B. bei *Lunaria biennis albomarginata* — hier neben einer sehr auffälligen Abhängigkeit von der Temperatur —, oder es hat die Selektion eine Wirkung bei *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* (CORRENS 1919). Oder das Mosaik wird ziemlich spät sichtbar; bis dahin ist die Pflanze dann grün oder fast grün. Bei der typischen *Capsella Bursa pastoris* sind die Kotyledonen der jungen Embryonen schön grün, im reifen Samen sind sie farblos und bei der Keimung werden sie wieder grün. Es gibt hier also zwei grüne Stadien, zwischen die sich ein farbloses einschleibt. Bei der erblich weißbunten Sippe *albovariabilis* sind die Kotyledonen auf dem ersten Stadium homogen grün; erst auf dem dritten tritt das oft außerordentlich starke weißbunte Mosaik auf. Bei *Ipomoea imperialis albomarmorata* sind die Kotyledonen bunt, oft sehr stark, das erste Laubblatt wenig, zuweilen fast gar nicht oder gar nicht, die folgenden Blätter wieder mehr und mehr. Es sind auch hier Einflüsse im Spiel, die, außerhalb des Organes liegend, den Grad der Buntheit bestimmen.

Endlich gibt es auch noch Arten, von denen wir nur eine weißrandige samenechte Sippe kennen, z. B. die als Zierpflanze bekannte *Euphorbia marginata* Pursh, überhaupt die wenigen Arten der Sektion *Platyloma* dieser Gattung oder *Richardia Elliotiana* mit ihren weißen Fensterflecken in den Blättern (FUNAOKA 1924).

Die „gemischte“ Zelle als Ausgangsstadium für das weiß-grüne Mosaik ist demnach — wenigstens in sehr vielen Fällen — durchaus entbehrlich und unwahrscheinlich, und ebenso ihre Zerlegung durch inäquale Teilung hinsichtlich der Plastiden. Trotzdem besteht ein Zusammenhang zwischen Buntheit und Zellteilung, aber in ganz anderer Weise, als man gewöhnlich annimmt.

Daß im fertigen Zustand größere oder kleinere Gruppen gleichartiger Zellen zusammengehören und auf je eine Mutterzelle zurückzuführen sind, sagt nichts darüber aus, wie diese Mutterzelle zu ihren Eigenschaften kommt. Wir gehen von der Vorstellung eines labilen Zustandes der Zellen aus, der in den stabilen — gesunden oder kranken — übergeht. Je jünger dann das Organ noch ist, je mehr Zellteilungen sich noch in ihm abspielen, ehe es ausgewachsen ist, ein um so größerer weißer oder grüner Fleck geht aus der stabilisierten Zelle

1) Einen sehr interessanten neuen Typus mendelnder Weißbuntheit hat HIORTH (1930) für *Collinsia bicolor* beschrieben. Die Blätter weisen zahlreiche weiße Flecken auf, ohne scharfe Abgrenzung der einzelnen gegen das Grün; das Merkmal dominiert, so daß die Sippe nicht gut zu dem Typus der *albomarmoratae* gerechnet werden kann.

hervor. Sie wird sich eben noch oft teilen. Je näher aber das Organ schon seiner definitiven Zellenzahl ist, desto kleiner müssen die weißen und grünen Flecke ausfallen und desto feiner das Mosaik, bis endlich die Zelle sich nach ihrer Stabilisierung überhaupt nicht mehr teilt.<sup>1)</sup>

c) Die Vererbung der nicht mendelnden Weißbuntheit.

Im vorhergehenden haben wir zwei Fragen behandelt, die für das Verständnis der Weißbuntheit, soweit sie den Mendelschen Gesetzen nicht folgt, von Wichtigkeit sind. Wir wenden uns nun dieser Weißbuntheit selber zu. Als Typus können wir den status *albomaculatus* betrachten, um ihn gruppieren sich die übrigen Fälle von Weißbuntheit, auch die weiß-grünen Periklinalchimären, der status *albotunicatus*. An Hand folgender Übersicht seien die einzelnen Typen behandelt:

- a) Status *albomaculatus*, Fälle mit rein mütterlicher Übertragung.
- β) Status *albomaculatus*, Fälle mit mütterlicher und väterlicher Vererbung.
- γ) Status *albotunicatus*, die Fälle weißbunter Periklinalchimären.
- δ) Buntheit infolge von Bastardierung.

[a) Der Status *albomaculatus*, Fälle mit rein mütterlicher Übertragung

Der erste genauer untersuchte Fall, der zum Vorbild eines ganzen Typus von Buntheit geworden ist, wurde (gleichzeitig mit den Periklinalchimären BAURS bei *Pelargonium zonale*) für den weiß- und grünbunten Zustand der *Mirabilis Jalapa* als status *albomaculatus* (CORRENS 1908/09, 1909) beschrieben. Der ganze über der Erde befindliche Teil der Pflanze stellt ein Mosaik grüner und weißer Flecken dar, das sehr fein bis ganz grob sein kann. In den Zellen der weißen Teile sind die Plastiden zwar vorhanden, aber jung fast, alt ganz farblos und dann degeneriert.

Die Blüten rein weißer Äste des Mosaiks geben, wie immer sie auch bestäubt werden mögen — mit dem Pollen von weißen, bunten oder grünen Ästen bunter oder mit dem Pollen ganz grüner Pflanzen —, ausschließlich nicht lebensfähige Nachkommen. Nur durch Pfropfen auf grüne Sämlinge lassen sie sich, ohne zu ergrünen, am Leben erhalten und geben dann günstigenfalls auch einige taugliche Früchtchen. Die Blüten rein grüner Äste bringen dementsprechend, gleichgültig woher der Pollen stammt, ausschließlich rein grüne Sämlinge hervor. Auch die folgenden Generationen bleiben ganz homogen grün. Bunte Äste dagegen geben außer völlig bleichen und ganz grünen Sämlingen auch noch bunte Mosaikpflanzen.

Es handelt sich also bei den ganz weißen und den ganz grünen Ästen um rein mütterliche Übertragung, und es liegt nahe, diese Versuchsergebnisse zur Erklärung des Verhaltens der bunten Äste anzuwenden, so, daß man annimmt, das Mosaik erstreckte sich auch auf die Eizellen, von denen es also grüne und weiße gäbe. Nur die bunten Sämlinge der bunten Äste bilden dann noch ein besonderes Problem.

1) Wenn KÜSTER versucht hat, auch die Scheckung durch Anthozyan, die so viele Blätter zeigen, durch inäquale Zellteilungen zu erklären, so liegt auch dieser Annahme die Tatsache zugrunde, daß rote oder grüne Flecken sich, wie weiße oder grüne, zum Teil leicht auf die Teilungen einer Zelle oder einer Zellgruppe zurückführen lassen. Wie diese Mutterzellen der Flecke entstehen, ist hier wie dort gleich fraglich. Jedenfalls können auch hier genetische Faktoren mitspielen. Die Individuen mit gefleckten und die mit ungefleckten Blättern des *Arum maculatum* gehören, wie mir Vererbungsversuche zeigen, verschiedenen Sippen an, wenn auch der Phänotypus der gefleckten weitgehend von Außenfaktoren abhängig ist.

Man könnte sich vorstellen, daß die bunten Sämlinge, die man bei Selbstbefruchtung bunter Äste erhält, durch die Vereinigung rein grüner und rein weißer Keimzellen entstanden seien, wenn sich das Mosaik auch über die einzelne Blüte erstreckt, was nicht bezweifelt werden kann. Der „grüne“ Pollen müßte dann normale (gesunde) Plastiden in die „weiße“ Eizelle abgeben, und der „weiße“ Pollen weiße (kranke) Plastiden in die „grüne“ Eizelle übertragen. Die schon besprochene Schwierigkeit, aus der „bunten“ Eizelle durch inäquale Zellteilung die Mosaikbildung herzuleiten, können wir hier beiseite lassen; man kann auf andere Weise zeigen, daß die Entstehung der bunten Sämlinge eine andere sein muß.

Bestäubt man die Blüten rein weißer Äste mit dem Pollen rein grüner Äste oder mit dem ganz grüner Pflanzen, so ist, wie wir oben sahen, die Nachkommenschaft stets rein weiß. Umgekehrt geben die Blüten rein grüner Äste oder ganz grüner Pflanzen mit dem Pollen der Blüten rein weißer Äste ausschließlich ganz grüne Nachkommen. Bunte Sämlinge treten weder im einen noch im anderen Fall auf. Bei *Mirabilis* (und in allen Fällen von echter Albomaculatio) kann also die Buntheit nicht durch den Übertritt von gesunden oder kranken Plastiden mit dem Spermakern in die Eizelle erklärt werden. Es treten überhaupt keine über. Die Buntheit muß von vornherein in der Eizelle gegeben sein.

Einen weiteren sehr anschaulichen Beweis liefert der status *albomaculatus* des *Taraxacum officinale* (CORRENS 1922). Bei dieser Pflanze bringt die unbefruchtete (diploide) Eizelle, wie allbekannt, apogam den Embryo hervor. Die Nachkommenschaft bunter Köpfechen besteht, genau wie bei *Mirabilis*, aus ganz grünen, am Leben bleibenden Keimlingen, aus verblassenden, rasch absterbenden, und aus wieder bunten, die je nach der Menge Grün, die sie enthalten,

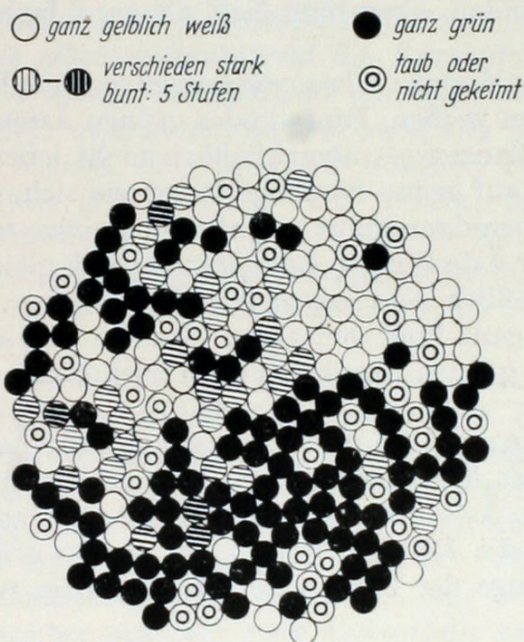


Abb. 8. *Taraxacum officinale* status *albomaculatus*. Karte der Verteilung der Fruchtkörner mit *expallescens*-, *albomaculatum*- und *typicum*-Embryonen über den Fruchtboden eines Kopfes. Die hellen Kreise = gelblich weiß, die schwarzen Kreise = ganz grün, die weniger bis stark gestreiften Kreise = bunt in 5 Abstufungen, zwei Kreise ineinander = taub oder nicht gekeimt. (Nach CORRENS 1922.)

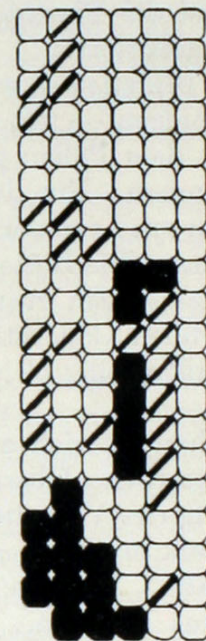


Abb. 9. *Zea Mays*. Kolben eines stat. *albostratus* (*albomaculatus*), die Oberfläche abgerollt flach gelegt; die weißen Körner gaben nicht lebensfähige, weißliche Keimlinge, die schwarzen homogen grüne, gesunde, die gestreiften wieder *albomaculata*-Keimlinge. (Nach einer Tabelle DEMEREC'S 1927 gezeichnet.)

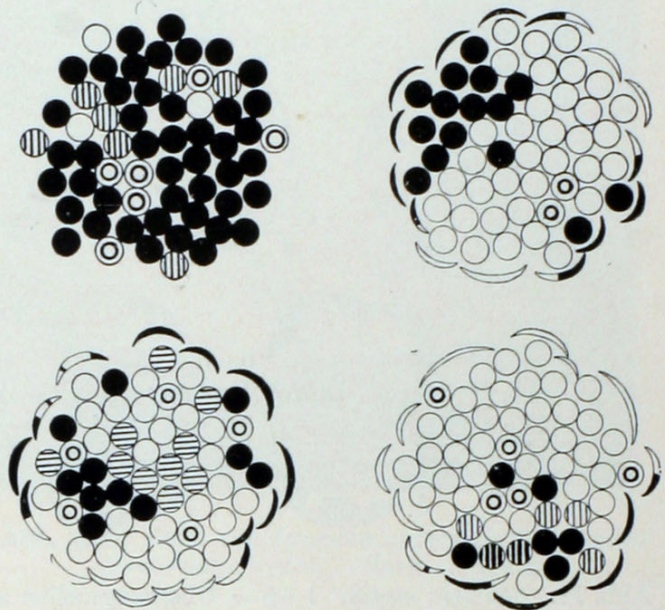
kräftiger oder schlechter wachsen. Ja, hier läßt sich, freilich nur mühsam, noch des Genaueren zeigen, wo in den bunten Köpfchen jene Früchtchen sitzen, die wieder bunte Nachkommen geben, nämlich vorwiegend an der Grenze der weißen und grünen Areale auf dem Fruchtboden (Abb. 8).

Eine ähnliche Aufnahme hat neuerdings DEMEREC (1927) für einen Kolben des status *albostriatus* von *Zea Mays* in Tabellenform veröffentlicht, nach der die Abb. 9 gezeichnet worden ist. Der Unterschied zwischen dem status *albostriatus* und dem status *albomaculatus* ist durch den Bau der Gräser, überhaupt der Monokotylen bedingt und für uns belanglos. Genetisch besteht kein Unterschied.

Umgekehrt darf man dann wohl überall da, wo das Mosaik der Fruchtknoten schon über das Verhalten der Sämlinge entscheidet, z. B. bei dem status *albomaculatus* des *Senecio vulgaris* (CORRENS 1922), dasselbe Verhalten wie bei *Mirabilis* und *Taraxacum* annehmen, also Übertragung der Buntheit ausschließlich durch die Mutter, auch wenn nur die aus Selbstbestäubung entstandene Nachkommenschaft bekannt ist (Abb. 10).

Wie haben wir uns die Eizellen, aus denen die bunten Nachkommen hervorgehen, vorzustellen? Wir könnten annehmen, die Eizellen wiesen schon vor der Befruchtung ein Gemenge „weißer“ und „grüner“ Plastiden auf. Für die entwicklungsmechanischen Fragen, die an das weiß-grüne Mosaik anknüpfen, ist es wohl gleichgültig, ob das Gemisch erst durch die Befruchtung entsteht, oder ob in der Eizelle schon von vornherein die zweierlei Plastiden vorhanden sind; die Schwierigkeiten, die wir bereits oben kennengelernt haben, bleiben die gleichen. Dagegen scheint mir das Zustandekommen der bunten Eizellen mit ihren beiderlei Plastiden schwieriger vorstellbar, wenn wir, wie bei *Mirabilis* usw., rein mütterliche Übertragung annehmen müssen. Einzelne Zellen müßten hier ihren gemischten Zustand von der Eizelle der einen Generation bis zu der Eizelle der anderen beibehalten. Es wären Reste der ursprünglichen in der Mutterzelle gegebenen und nicht aufgeteilten Mischung.

Man wird dann aber erwarten dürfen, solche gemischte Zellen nicht nur in der generativen Region zu finden, sondern sie auch nicht gar zu selten in den vegetativen Teilen an der Grenze grüner und weißer Mosaikflecke nachweisen



- ganz gelblich weiß
- ▨ bunt
- ganz grün
- ⊙ taub oder nicht gekeimt

Abb. 10. *Senecio vulgaris* status *albomaculatus*. „Karten“ über die Verteilung der Früchtchen mit *expallescens*-, *albomaculatus*- und *typicus*-Embryonen über den Fruchtböden von vier Köpfchen. Die hellen Kreise = gelblich-weiß, die weniger bis stärker gestreiften Kreise = bunt in verschiedenen Abstufungen, die schwarzen Kreise = ganz grün, zwei Kreise ineinander = taub oder nicht gekeimt. (Nach CORRENS 1922.)

zu können, um so mehr, wenn man bedenkt, auf wie viele vegetative Zellen erst eine Eizelle kommt.

In Wirklichkeit sind aber solche Zellen mit zweierlei Plastiden in den vegetativen Teilen des status *albomaculatus* nur relativ selten, bei wenigen Arten und dann meist nur einzeln, gefunden worden. Bei *Primula sinensis* sah sie GREGORY (1915) in ganz jungen Stadien der bunten Blätter, im ausgewachsenen Blatt nicht mehr. Ich selbst fand sie (1919) bei der (erblich bunten!) *Capsella Bursa pastoris albovariabilis*, aber nur sehr selten, neben Zellen mit blasseren Plastiden, FUNAOKA (1924) bei *Stellaria media* relativ häufig (Abb. 11), bei

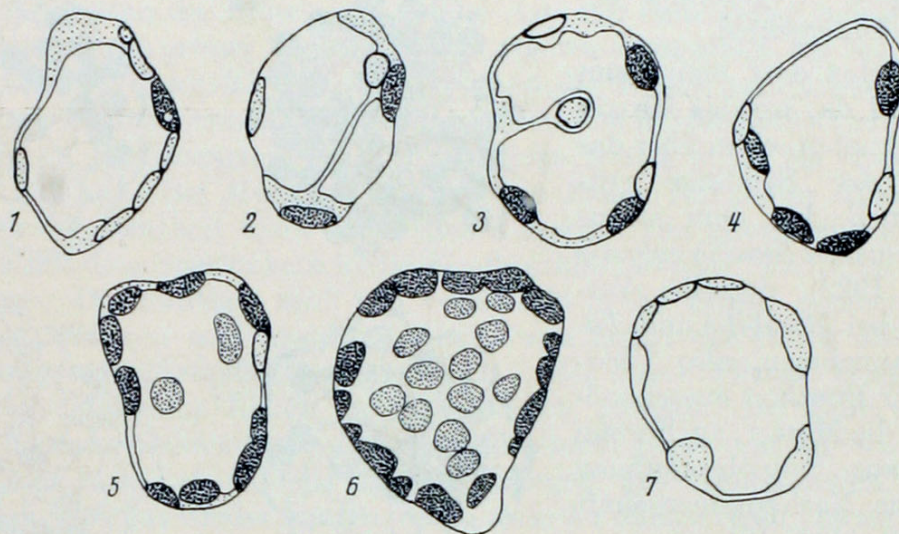


Abb. 11. *Stellaria media*. 1—5 = Übergangszellen aus einem stark und fein albomaculaten Blatt, 6 = normal grüne und 7 = ganz weiße Zelle. Obj. 3 mm, Okul. 4, auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert. (Nach FUNAOKA 1924.)

*Senecio vulgaris* nur selten, KRUMBHOLZ (1925) endlich bei *Oenothera*. Bei *Mirabilis Jalapa* habe ich sie seit 1909 wiederholt eifrig, aber stets vergeblich gesucht. Dagegen sind sie nach K. L. NOACK (1930) bei *Borrago officinalis* (S. 31) und *Hypericum acutum*  $\times$  *montanum* häufig, vor allem an der Grenze der weißen und grünen Bezirke.

CHITTENDEN (1927) weist wohl mit Recht darauf hin, daß solche Zellen mit zweierlei Plastiden auch dadurch entstanden sein könnten, daß ein Teil der normalen Plastiden aus irgendeinem Grund nicht ergrünten.

Die Seltenheit und das Fehlen „gemischter“ Zellen in der vegetativen Region — an den Eizellen läßt sich die „Mischung“ nicht nachweisen oder braucht es wenigstens nicht, wie wir schon sahen (S. 20) — läßt des weiteren daran zweifeln, ob bei *Mirabilis* und in ähnlichen Fällen überhaupt das tatsächlich beobachtete Mosaik durch die angenommenen, inäqualen Zellteilungen aus einer Eizelle mit gemischten, „weißen“ und „grünen“ Plastiden hervorgeht.

Damit sinkt in der Frage, ob das Mosaik des status *albomaculatus* primär (direkt) von den gesunden und kranken Plastiden gebildet wird, oder primär von gesundem und krankem Plasma, das erst sekundär die Plastiden gesund läßt oder krank macht, die Wagschale zugunsten des Plasmas. Ich habe früher keine bestimmte Antwort geben wollen (1909 u. f.), bin aber schließlich doch zu folgender Auffassung der Tatsachen gekommen (1927):

„Statt die primäre Ursache der Buntheit in die Chloroplasten zu verlegen und anzunehmen, die gesunden grünen und die kranken weißen Plastiden lägen

in einem dafür indifferenten Plasma, könnte man die Ursache im Plasma suchen, das in zwei Zuständen vorkäme, einem gesunden, in dem die Chloroplasten ergrünen, und einem ‚kranken‘, der sie nicht ergrünen läßt. Diese Annahme würde das Fehlen ‚gemischter‘ Zellen, vor allem im ausgewachsenen Gewebe, verstehen lehren, weil sich immer das Verhalten aller Plastiden nach dem Zellplasma richten würde. Daneben ließen sich einzelne, je nach dem spezifischen Plasma häufigere oder seltenere Ausnahmen wohl erklären.

Die Vorstellung müßte aber wohl darauf verzichten, das Mosaik des fertigen Zustandes auf ein Mosaik in einer Zelle zurückzuführen. Wenn wir auch zweierlei Plasmen in der Ausgangszelle annehmen könnten, eine inäquale Verteilung der-



Abb. 12a. Blatt von *Ipomoea imperialis* forma *albomarmorata*. Verkl. (Nach CORRENS.)



Abb. 12b. Blatt von *Ipomoea imperialis* forma *albomarmorata*. Nat. Größe. (Aus CORRENS 1920)



selben, entsprechend der der beiderlei Chloroplasten, ist zu unwahrscheinlich; es müßte zu bald eine Mischung eintreten.

Dagegen könnte das Plasma der embryonalen Zellen (bei solchen *albomaculata*-bunten Pflanzen) in einem labilen Zustand sein, fähig, den gesunden oder den kranken Zustand anzunehmen, wobei Ursachen, die wir als „Zufall“ bezeichnen, den Ausschlag geben dürften (1922). Das Genom würde nicht geändert; eine Zelle aber, die einmal in einem oder anderem Sinne differenziert wäre, behielte ihr charakteristisches Plasma bei (etwa wie ein *Hedera*-Blüten sproß oder ein *Araucaria*-Seitenast<sup>1)</sup> als Steckling sein Verhalten festhält). Sie kann und wird sich noch teilen; je nachdem die Entscheidung über sie früher oder später, hier oder dort, ferner oder näher vom definitiven Zustand des Organes, fällt, wird sie ein größeres oder kleineres Stück weißen oder grünen Gewebes geben, von ganzen Ästen bis herab zu einzelnen Zellen.

Die rein mütterliche Übertragung fände durch das Plasma statt, (das ja dauernd verändert ist) und gäbe ganz grüne und ganz weiße Sämlinge. Plastiden, die mit dem Spermakern übertreten sollten, würden sich nach dem Eiplasma richten und je nach diesem gesund oder krank werden. Es könnten also recht gut auch bei *Mirabilis* mit dem Spermakern Plastiden in die Eizelle übertreten, etwa in eine ‚weiße‘ ‚grüne‘; es ließe sich das nur nicht nachweisen, weil sie in dem ‚weißen‘ Eiplasma kein Chlorophyll bilden würden. Die bunten Sämlinge aber gingen aus Eizellen hervor, die noch im labilen Zustand wären (wozu ihre Stellung im Mosaik bei *Taraxacum* und *Senecio* stimmen würde); schon nach einer der ersten Teilungen des Embryo könnte dann eine Entscheidung und damit ein sauberes Mosaik zustandekommen.“

Wenn alle Nachkommen des status *albomaculatus* bunt sind, und weder rein weiße noch rein grüne auftreten, wie es bei *Humulus japonicus albomaculatus* nach WINGE (1917, 1919) der Fall ist, muß man annehmen, daß alle Eizellen den labilen Zustand behalten. Nach den Beobachtungen WINGES, die ich aus eigenen, zum Teil schon früher angestellten, unveröffentlichten bestätigen kann, gibt der status *albomaculatus* hier, bestäubt mit dem Pollen der f. *typica* nur *albomaculatus*-Sämlinge, die f. *typica* aber mit dem status *albomaculatus* nur *typica*, und zwar Generation auf Generation. Hier führt auch WINGE, der bei *Mirabilis* und ähnlichen Fällen die primäre Ursache für die Buntheit in den Plastiden sucht, sie auf das Plasma zurück, das rein mütterlich, ausschließlich durch das Ei, weitergegeben werde.

Es ist WINGE auch schon aufgefallen, daß die *albomaculatus*-Sämlinge des *Humulus japonicus* zuerst ganz grün sind, und die Pflanzen erst später bunt, und zwar deutlich verschieden stark, werden. Auch ich fand die Kotyledonen stets homogen grün. Wichtig scheint mir aber noch zu sein, wie später das Weiß auftritt: Die ersten bunten Blätter haben ganz überwiegend nur am Rand kleine weiße Bezirke, wie das Abb. 26 (S. 38) zeigt.

Von der Tomate beschreibt MAC ARTHUR (1928) einen Fall von *albomaculatio*. Daß die Früchte gestreift, statt fleckig sind, hängt natürlich mit der Entwicklungsgeschichte der Frucht zusammen. Mit der Reife verschwindet die Streifung; die Frucht wird gleichmäßig rot, sowohl die orangegelb werdende Haut als das rot werdende lycopinhaltige Fleisch. Danach wäre an den weißen Stellen wohl die Chlorophyllbildung aber nicht die an die Plastiden gebundene Lycopinbildung gehemmt. Solche bunten Früchte gaben nur entweder ganz weiße oder ganz grüne Sämlinge, keine neuen bunten.

1) Vgl. dazu VÖCHTING 1904.



Abb. 13a. Blattstück von *Tropaeolum majus* forma *albopulverea*. Vergrößerung 5 $\times$ .  
(Aus CORRENS 1920.)



Abb. 13b. Stark weißbunte Pflanze von *Tropaeolum majus* forma *albopulverea*. Verkleinerung.  
(Nach CORRENS.)

Zunächst schien die Übertragung des status *albomaculatus* durch die Eizelle die einzig mögliche Erklärungsweise der Tatsachen. Seit der blendenden Entwicklung der Faktorenanalyse mußte natürlich der Versuch gemacht werden, auch ihn als durch mendelnde Gene bedingt nachzuweisen. Zuerst hat STURTEVANT (1925) die Möglichkeit angedeutet, ihn in ähnlicher Weise zu erklären, wie gewisse Tatsachen bei *Oenothera* und *Matthiola*, nämlich durch letale Gene, welche entweder alle Eizellen oder alle Pollenkörner zerstören, und die mit den zu untersuchenden Genen gekoppelt sind. Da STURTEVANT das aber nicht näher ausführt, und diese Erklärung ihm selber nicht sehr plausibel vorkommt, wollen wir uns mit diesem Hinweis begnügen.

Neuerdings hat nun DEMEREC (1927) versucht, die an sich festliegenden Tatsachen nicht durch Übertragung, sondern durch Vererbung, durch ein men-

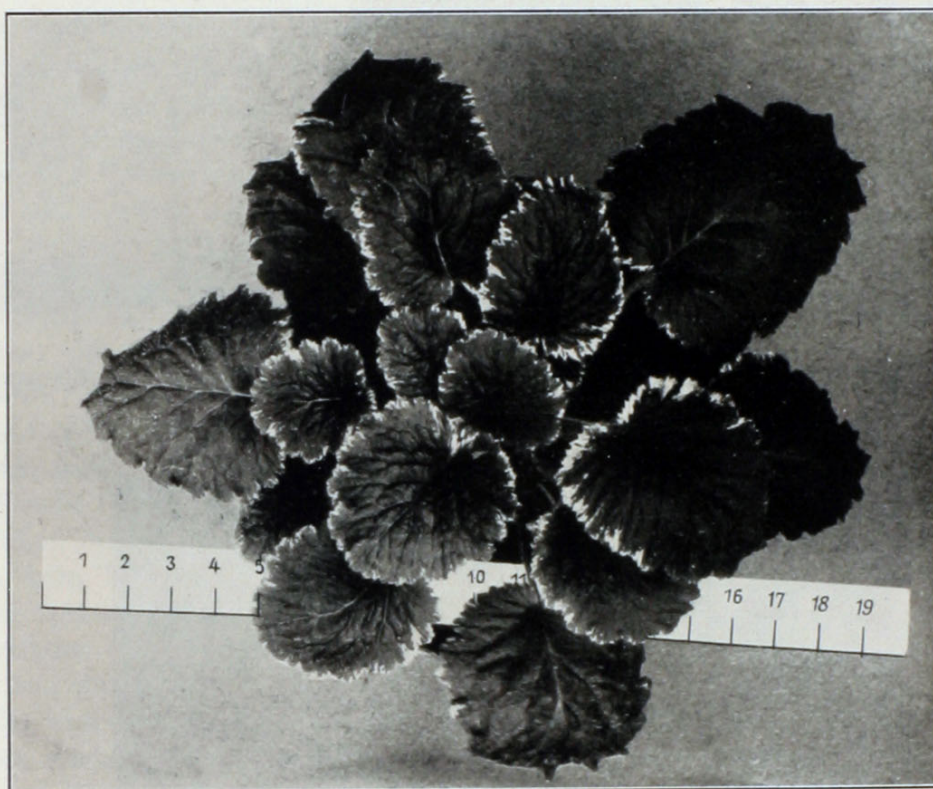


Abb. 14. Rosette von *Primula malacoides* forma *albomarginata*. Verkleinerung  $\frac{1}{2} \times$ .  
(Aus CORRENS 1931.)

delndes Gen, zu erklären. Dabei muß er freilich für dasselbe ebenfalls einen labilen, und zwar einen mutierenden Zustand annehmen. Das Gen ruft an sich den weißen Zustand hervor, mutiert aber mehr oder weniger oft in den grünen und verursacht dadurch den bunten Zustand. Von den Genen, die den *albomarginata*-, *albomarmorata*- und *albopulverea*-Sippen zugrunde liegen, unterscheidet es sich außerdem in zwei wichtigen Punkten: Erstens ist das Bunt nicht rezessiv, sondern dominant, dem normalen Grün gegenüber (weil bunt ♀ × grün ♂ bunt gibt). Und zweitens muß das Gen in fremdem Plasma sehr viel mutabler sein, als im eigenen, ja, im fremden stets vollständig in das als rezessiv angenommene Gen für Grün mutieren (weil bunt ♀ × grün ♂ zwar weiß, grün und bunt gibt, grün ♀ × bunt ♂ aber nur grün, das dann konstant ist). Im ersten Falle bleibt das Gen durch den Eikern im eigenen Plasma, im zweiten kommt es durch den Spermakern in fremdes zu liegen.

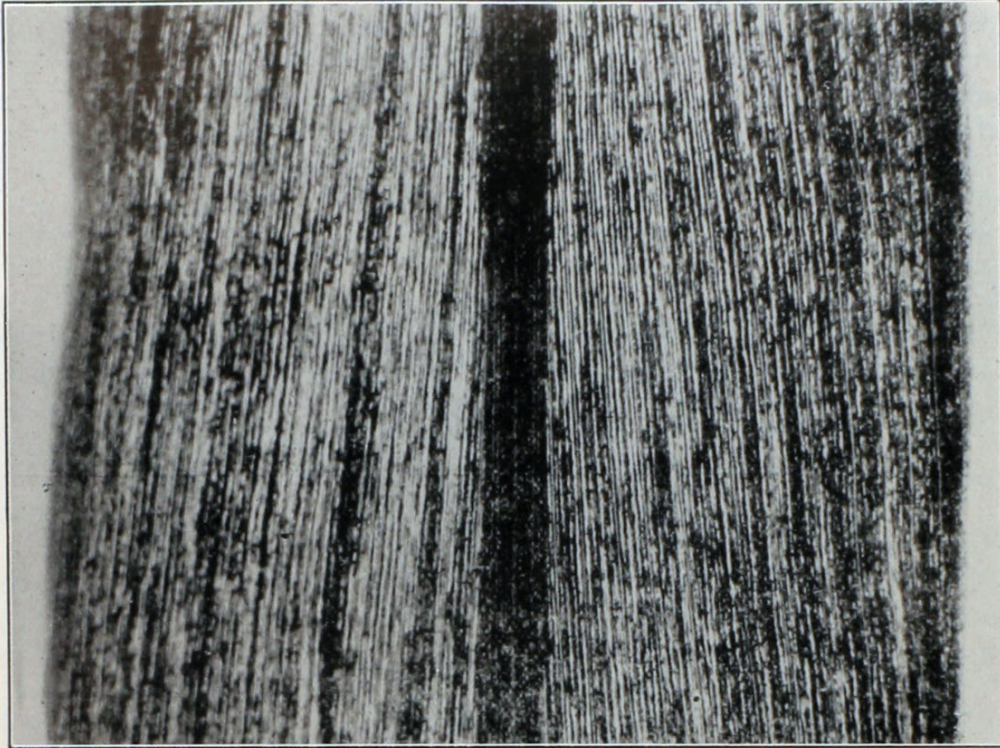


Abb. 15. *Zea Mays f. lineata*, Stück eines Blattes. (Nach G. N. COLLINS und J. H. KEMPTON 1920.)

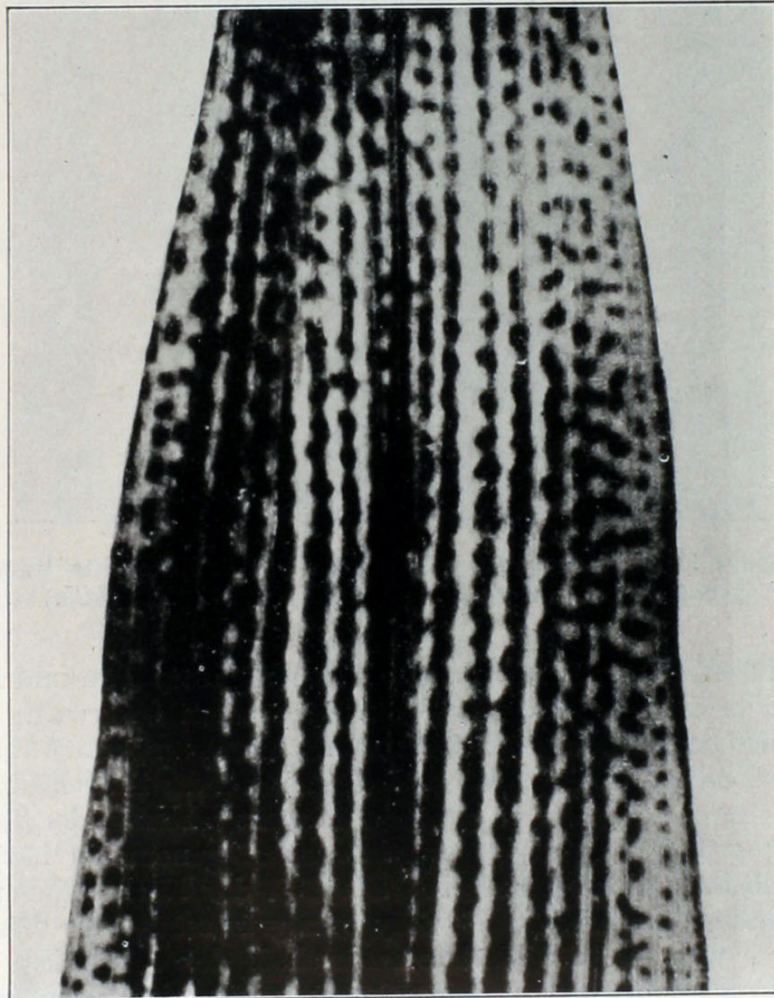


Abb. 16. *Zea Mays*. Stück eines Blattes der „Polkadot“-Sippe. Nat. Gr. (Nach EYSTER 1924.)

Von vornherein ist diese kompliziertere Erklärung kaum wahrscheinlicher als die ursprüngliche. Sie fordert auch weitere Zusätze. Rein weiß ♀ × grün ♂ gibt stets weiß. Das hat sich auch bei den neuen Versuchen mit *Stellaria media* für 106 Blüten mit 660 Nachkommen und 240 Blüten mit 1861 Nachkommen wieder bewahrheitet. In den weißen Bezirken hätte also das Gen die Fähigkeit, in grün zu mutieren, verloren. Das Experimentum crucis hat aber DEMEREC selbst vorgeschlagen, wenn auch nicht ausgeführt.

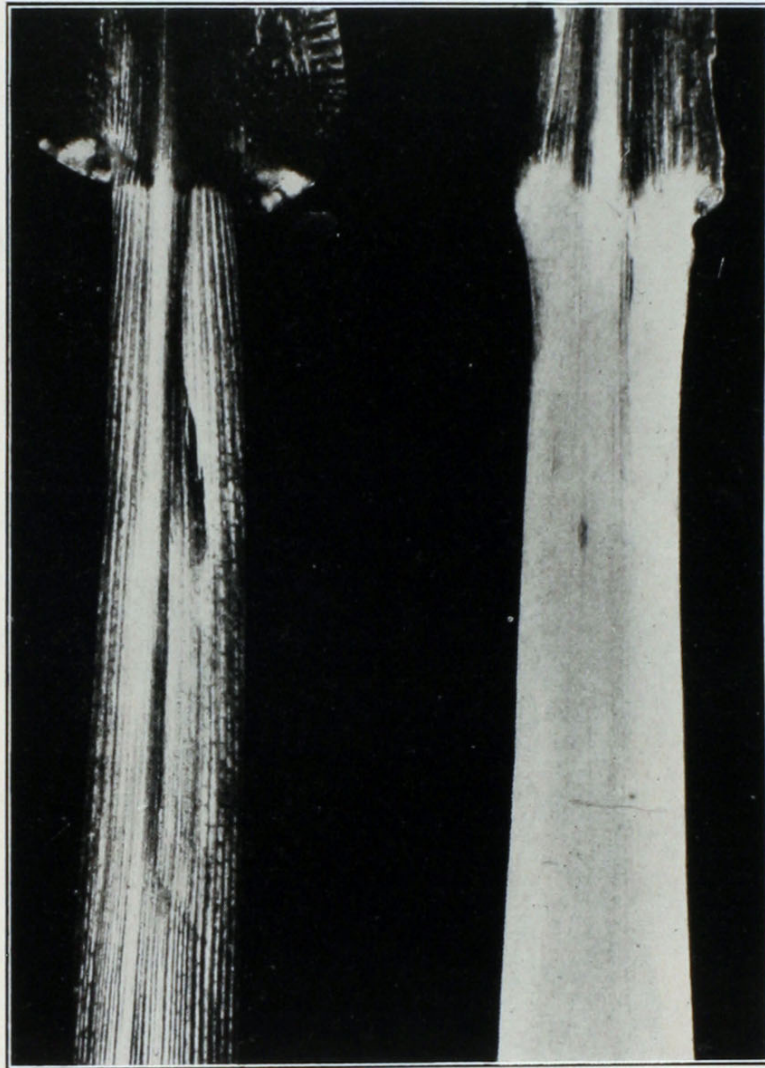


Abb. 17. *Zea Mays* forma „white sheaths“. Die Blattscheide rechts trägt eine normal grüne Spreite. Nat. Gr. (Nach J. H. KEMPTON 1921.)

Daß der Bastard grün ♀ × bunt ♂ oder weiß ♂ stets grün und konstant ist, läßt sich nach beiden Annahmen erklären (wenn man die zwangsweise Mutation des Genes für weiß in grün im fremden Plasma annimmt). Der reziproke Bastard, bunt ♀ oder weiß ♀ × grün ♂, soll dagegen die Entscheidung bringen, und zwar seine zweite Generation (wenn man nicht schon an der Tatsache, daß rein weiß ♀ × grün ♂ nur rein weiß gibt, Anstoß genommen hat). Diese  $F_2$  müßte bei Selbstbefruchtung spalten. Ein Teil der Nachkommen wird nach DEMEREC'S Annahme als rezessive Homozygoten grün sein. Über diese  $F_2$  fehlten noch Versuche, während die Nachkommenschaft der reziproken Verbindung schon 1909 für *Mirabilis Jalapa albomaculata* genügend untersucht war.

Für die neuen Versuche wählte ich den ganz typischen status *albomaculatus* der *Stellaria media* statt den der *Mirabilis Jalapa*, um Raum und Zeit zu sparen. Das Material stammte von den Pflanzen ab, die ich 1922 beschrieben hatte.

Zunächst mußte die  $F_1$  der Verbindung bunt ♀ × grün ♂ hergestellt werden. Die Kelche der bestäubten Blüten waren nach ihrer Buntheit in 11 Stufen gebracht worden, von  $\frac{10}{10}$  — ganz weiß über  $\frac{19}{20}$ ,  $\frac{9}{10}$ ,  $\frac{8}{10}$  usw. bis  $\frac{1}{10}$  — fast ganz grün. Der Inhalt einer Kapsel wurde getrennt ausgesät (Max. 14 Samen pro Kapsel). Die Sämlinge wurden in 7 Klassen von ganz blaß („expallescens“) und dann absterbend bis ganz grün verteilt. Das Ergebnis ließ sich so leicht in Tabellenform bringen. Es entsprach ganz der Erwartung. Je mehr Weiß an den Blüten (am Kelch) gewesen war, desto mehr und desto stärker bunte und ganz blasse, absterbende Sämlinge entstanden und desto weniger ganz grüne. Die bestäubten rein weißen Blüten, 107 an Zahl, gaben mit einer Ausnahme, die gewiß auf ein Versehen zurückzuführen ist, nur solche blassen, absterbenden Sämlinge, zusammen 660.

Zur Fortsetzung des Versuches konnten natürlich nur bunte  $F_1$ -Pflanzen benutzt werden. Sie wurden isoliert und Kapseln, die daran durch Selbstbefruchtung entstanden waren, einzeln geerntet. Ich ordnete sie wieder nach denselben 11 Stufen wie im vorhergehenden Versuch; jede wurde für sich ausgesät und die Sämlinge in dieselben 7 Klassen sortiert, die bei der  $F_1$ -Generation unterschieden worden waren. Die so gewonnene zweite Tabelle fiel gerade so aus wie die erste. Je mehr Weiß an den Blüten gewesen war, desto mehr und desto stärker bunte und ganz blasse Sämlinge entstanden und desto weniger ganz grüne. Die selbstbestäubten rein weißen Blüten, 256 an der Zahl, gaben bis auf 12 nur blasse, absterbende Sämlinge (insgesamt 1861). Die 12 Ausnahmen, die sicherlich nur durch einen Bestimmungs- oder Schreibfehler in diese Stufe gekommen sind, gaben eine Nachkommenschaft, die sich auf alle Klassen verteilte.

Von einem Wiederherausspalten der typisch grünen Pflanzen, die für die  $F_1$  den Pollen geliefert hatten, in der  $F_2$  konnte also keine Rede sein. Die Konsequenz der an und für sich weniger wahrscheinlichen Annahme DEMERECS, nämlich einer mendelnden Vererbung durch ein mutables Gen, trifft also nicht zu, und es muß (bis auf weiteres) bei der direkten Übertragung eines Zustandes bloß durch das Eiplasma bleiben.

Gewisse Sorten der *Dahlia variabilis* (die als Bastard zwischen einer Sippe, die elfenbein bis purpurne Blüten hat, und einer gelben bis scharlachroten aufgefaßt wird) zeigen in den Blütenköpfchen ein weißes (farbloses) Mosaik. Normale und weißgescheckte Köpfchen derselben Pflanze geben nach W. J. C. LAWRENCE eine verschiedene Nachkommenschaft: je weißer sie sind, desto mehr und desto stärker weißbunte Köpfchen geben die Sämlinge. Bei Kreuzung verschieden stark bunter Pflanzen fällt die Buntheit stärker aus, wenn das bestäubte Köpfchen ganz weiß ist. LAWRENCE (1930) sieht darin einen Fall von ganz oder teilweiser extranukleärer Vererbung.

Soweit die Untersuchungen reichen, ist die Übereinstimmung mit dem status *albomaculatus* vollkommen. Es wird sich um eine Veränderung des Plasmas handeln, die keinen Einfluß auf die Chloroplasten hat — das Blattgrün bleibt homogen — aber die Farbstoffbildung (jedenfalls nicht die in Chromatophoren) hindert.

Der status *albomaculatus* mit rein mütterlicher Übertragung ist der häufigste unter den verwandten Zuständen. Im vorigen sind aus dem einen oder andern Grunde die Fälle von *Mirabilis Jalapa*, *Primula sinensis*, *Zea mays* (status *albostriatus*), *Taraxacum officinale*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media* und *Humulus japonicus* (WINGE 1919) angeführt. Er kommt aber außerdem vor bei *Hieracium*

*Auricula* und *Mercurialis* (CORRENS 1920), *Mimulus* (BROŽEK 1923), *Melandrium* (SHULL 1913), *Antirrhinum majus* in mancherlei Ausbildung (BAUR 1910, 1911, 1930), *Viola tricolor arvensis* (CLAUSEN 1927, 1930), *Petunia* (TERAO u. U 1929), *Beta* (MUNERATI 1928) u. a. (vgl. die Tabelle auf S. 49).

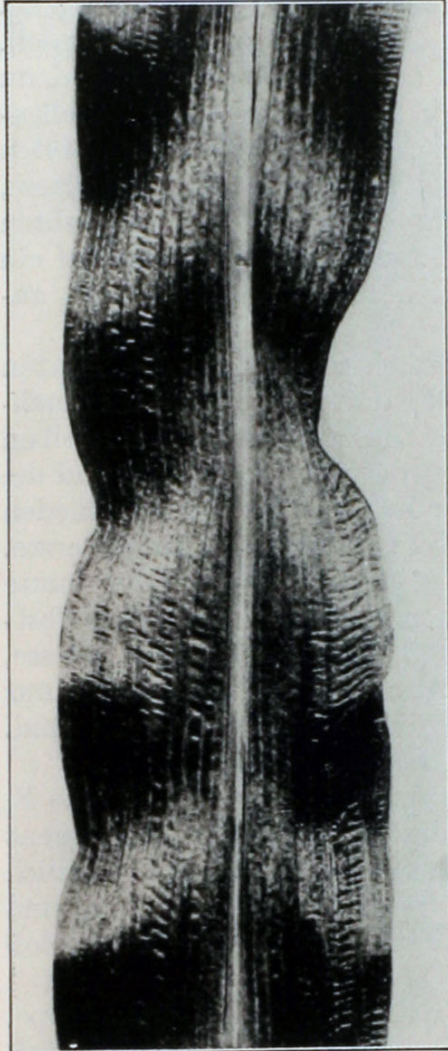


Abb. 18. *Zea Mays* forma *zebrina* „zebra striped leaf“. Zu der Wirkung der ungleichen Färbung kommt noch die einer starken Wellung.  
(Nach M. DEMEREC 1921.)

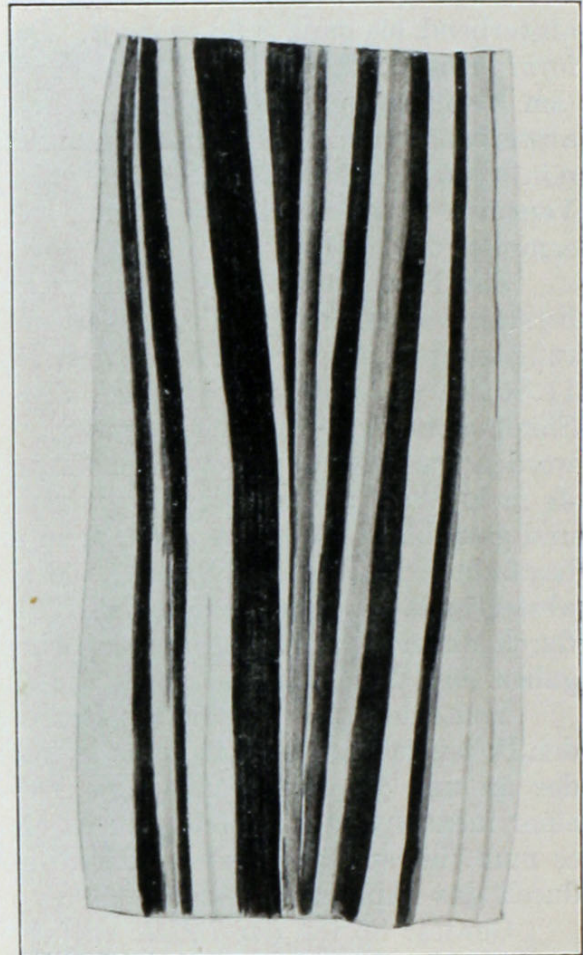


Abb. 19. *Zea Mays* forma *japonica*. (Nach LINDSTROM 1918.)

β) Der status *albomaculatus*, Fälle mit Übertragung durch die Mutter und den Vater (status *paralbomaculatus*)

Dieser status, der äußerlich ganz dem vorhergehenden, echten st. *albomaculatus* gleicht, ist bis jetzt viel seltener gefunden worden und wird wohl auch der seltenere bleiben (vgl. die Tabelle auf S. 49).

Eigene noch unveröffentlichte Untersuchungen über eine weißbunte Pflanze des *Hypericum perforatum* lehrten mich, daß auch hier die Übertragung der Buntheit durch beide Eltern, Eizelle und Pollenkorn erfolgen kann. Das weiße Gewebe stirbt unter Bräunung leicht ab, von ganz oder fast ganz weißen Blüten ist oft kein Samen zu erhalten. Ganz grün gewordene Teile bunter Pflanzen, die an älteren Pflanzen stets vorkommen, verhalten sich wie normale grüne Pflanzen. Eigenartig ist, daß *typica* grün ♀ × bunt ♂, bunt ♀ × *typ.* grün ♂ und

bunt selbstbestäubt keine wesentlich verschiedene Nachkommenschaft gibt. Ganz homogen grüne Pflanzen treten nur einzeln auf. Die Entstehung der bunten im Freien gefundenen Pflanzen ist unbekannt; mit Rücksicht auf die Beobachtungen FAHRENHOLTZS und NOACKS (S. 40) sei nur bemerkt, daß es sich um ganz typisches *H. perforatum*, keine Bastarde, handelte.

Neuerdings nimmt W. SCHERZ (1927) auch für eine weißbunte Mosaikform von *Erodium cicutarium* vom Aussehen eines status *albomaculatus* Übertragung von Plastiden mit dem generativen Kern an, doch sind seine Zahlen sehr klein. Eine rein weiße Blüte der bunten Pflanze gab mit dem Pollen einer grünen Blüte einen bunten (etwa zur Hälfte weißen) Sämling. Die reziproke Bestäubung gab zwei rein grüne Keimlinge. Eine Blüte mit schwach weißgescheckten Kelchblättern gab selbstbestäubt einen Sämling mit Kotyledonen, die ganz schwach gescheckt waren. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse DAHLGREN'S (1920, 1923 und 1925) mit *Geranium bohemicum* (S. 39) glaubt SCHERZ, daß die Mitnahme von Plastiden durch den Spermakern ins Ei eine Eigentümlichkeit der *Geraniaceen* sei.

In einer vorläufigen Mitteilung (1930) berichtet K. L. NOACK über einen status *albomaculatus* von *Borrago officinalis* mit allen Übergängen von fast rein grünen zu fast rein weißen Individuen, aber je Pflanze sich ungefähr gleichbleibend, ohne Rückschläge zu rein grün oder rein weiß. „Mischzellen“ mit beiderlei Plastiden finden sich in großer Zahl, vor allem an der Grenze weißer und grüner Bezirke. Die Panaschüre wird von beiden Eltern weiter gegeben, mendelt aber nicht; es treten grüne und bunte Sämlinge in wechselndem Zahlenverhältnis auf, keine rein weißen.

γ) Der status *albotunicatus* und *albonucleatus*<sup>1)</sup>

1909 wurde durch E. BAURS allbekannte Untersuchungen (gleichzeitig mit dem status *albomaculatus*) das anatomische und genetische Verhalten der Periklinalchimären aus weißem und grünem Gewebe bei *Pelargonium zonale* bekannt. Ich brauche nicht auseinanderzusetzen, wie wir hier entweder einen dickeren oder dünneren Mantel von grünem Gewebe über einem Kern von weißem finden, oder einen Mantel von weißem über einem Kern von grünem. Ebensowenig, wie die Verhältnisse am Vegetationspunkt einer solchen Periklinalchimäre liegen und wie der Mantel durchbrochen oder der Kern verdrängt werden kann, wobei dann rein weiße oder rein grüne Äste entstehen.

Bei einer solchen Periklinalchimäre ist zweierlei auseinander zu halten; ihr erstes Zustandekommen und wenn sie einmal gegeben ist, ihre weitere Erhaltung. Als Ausgang dient wohl stets ein status *albomaculatus*. Für *Pelargonium zonale* hat das BAUR (S. 34) direkt nachgewiesen, wie aus dem Flächenmosaik die geschichtete Anordnung hervorgeht. Ist sie einmal gegeben, so kann der Bau des Vegetationspunktes allein dafür sorgen, daß sie erhalten bleibt. Ob sie aber zustande kommt, hängt von mancherlei Bedingungen ab. Erstens ob die Pflanze durch Stecklinge erhalten werden kann, so daß die einmal entstandene Chimäre zu solchen benutzt werden kann. So sahen ich und andere wie Periklinalchimären, freilich nur als große Ausnahme, z. B. bei *Mirabilis Jalapa* oder *Capsella Bursa* auftraten, die nicht erhalten werden konnten. Zweitens spielt wahrscheinlich eine spezifische Veranlagung, Periklinalchimären zu bilden, eine Rolle. Das wird wenigstens durch das Verhalten der *Pelargonium zonale* nahegelegt, wo Periklinalchimären an bunten Sämlingen eigentlich immer, früher oder später, ent-

1) Die Periklinalchimären werden von BUDER in diesem Handbuch besonders behandelt werden. Es sei hier darauf nachdrücklichst hingewiesen.





Abb. 20a. Verschieden weißbunte Blätter von *Capsella Bursa pastoris* forma *albovariabilis*. Vergr. etwa 3×. (Nach CORRENS.)

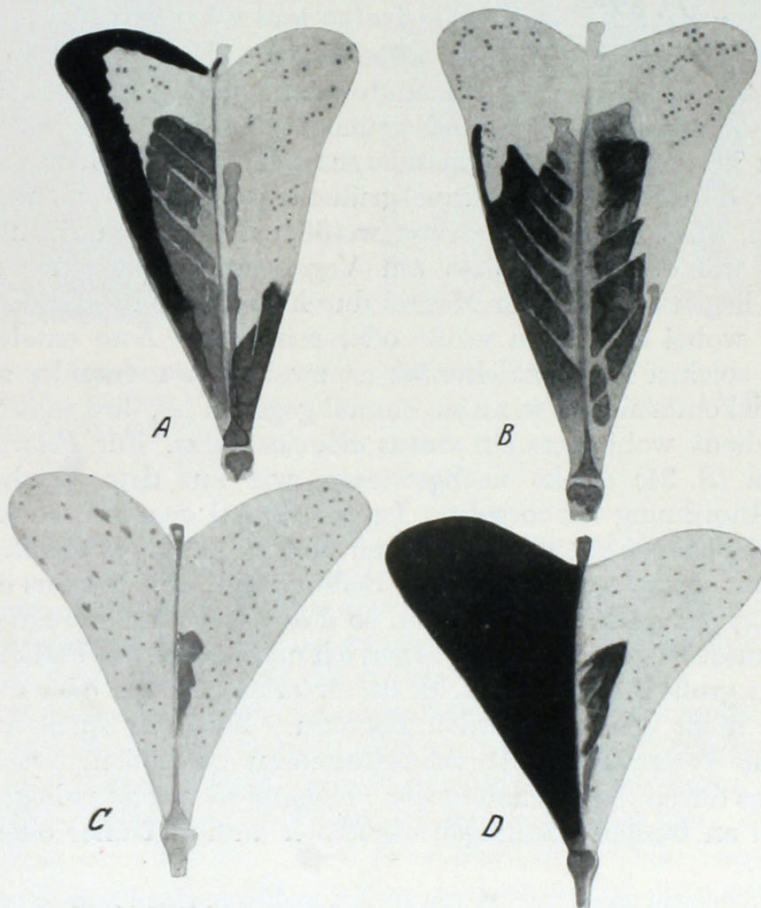


Abb. 20b. Schötchen von *Capsella Bursa pastoris* forma *albovariabilis*. Vergr. (Aus CORRENS 1919.)



Abb. 21. *Melandrium album* status *leucodermis*. (Nach BAUR 1910.)

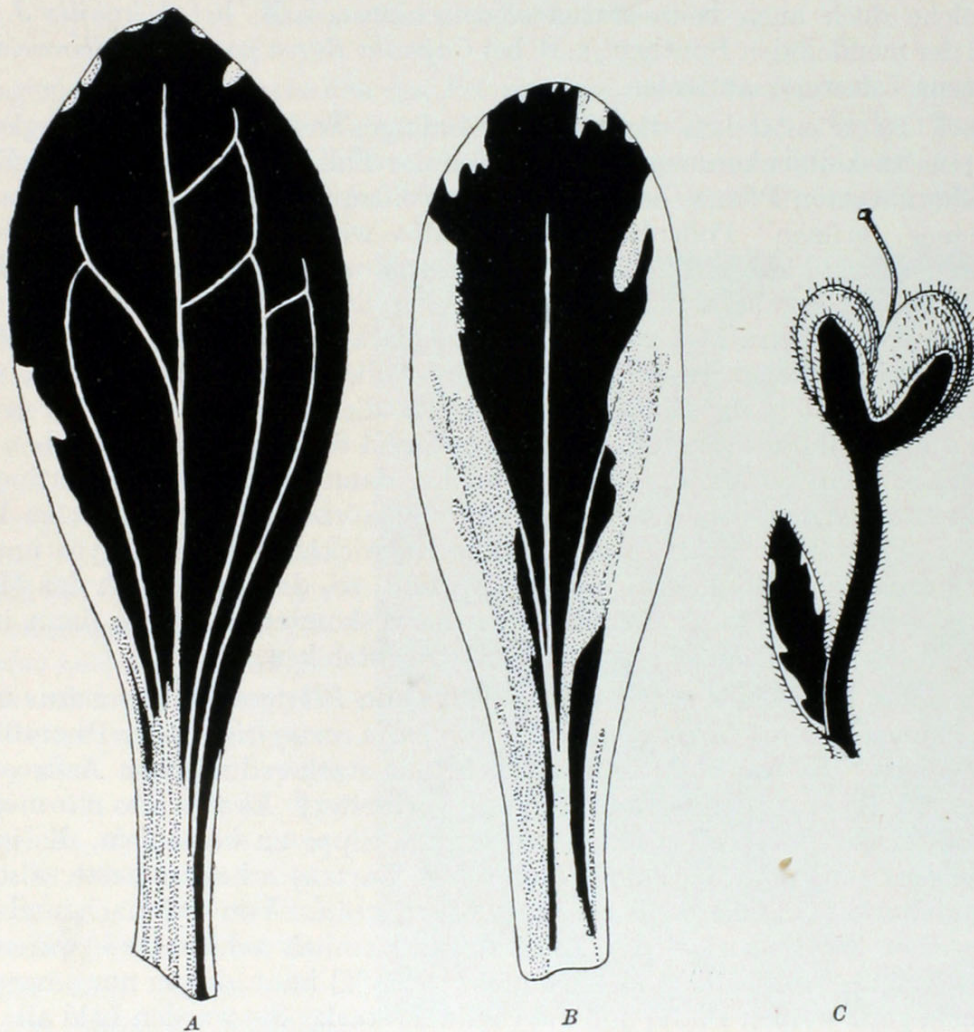


Abb. 22. *Veronica gentianoides* status *leucostephanus*. Zwei Rosettenblätter (A, B) und eine Braktee mit einer jungen Frucht (C). Vergr. 2× (A, B); Vergr. 2,5× (C). (Aus CORRENS 1920.)

stehen. Schuld daran mag schon eine bestimmte Form der *Albomaculatio* am Keimling sein.

Der auch jetzt noch oft benutzte Name *var. albomarginatae* für solche Zustände gibt nur den oberflächlichen Eindruck wieder und sollte für erbliche, wirklich auf den Blattrand beschränkte Buntheit beschränkt bleiben. Um einen wirklich bezeichnenden terminus technicus zu haben, schlug ich 1919 (Ges. Abh. S. 989) vor, status *tunicatus* zu verwenden und einen *st. albotunicatus* und einen *st. albonucleatus* zu unterscheiden.

Die einfarbigen, ganz grünen oder ganz weißen Äste an Pelargonien-Periklinalchimären geben bei Selbstbestäubung nur ihresgleichen, weil ausschließlich die subepidermale Gewebeschicht die Keimzellen bildet und entweder rein grün oder rein weiß ist.

Aus demselben Grunde richtet sich die Nachkommenschaft der bunten, albotunikaten oder albonukleaten Teile, wenn sie durch Selbstbefruchtung entstanden ist, nach dem Verhalten der subepidermalen Zellschicht. Ist die Schicht weiß, so sind es auch die Sämlinge, wie bei dem ganz weißen Ast; ist sie grün, so sind es auch, wie bei einem ganz grünen Ast, ihre Nachkommen. Neue Periklinalchimären gehen nur aus weiß- und grünbunten Sämlingen hervor. Auf ihr Zustandekommen kommt uns hier alles an; sind sie einmal gegeben, so bietet die Entstehung der Chimären keine besonderen Schwierigkeiten mehr. Sieht man solche doch auch beim status *albomaculatus*, z. B. bei *Mirabilis Jalapa*, und bei der mendelnden Buntheit, z. B. bei *Capsella Bursa pastoris* f. *albovariabilis*, wenigstens ästeweise auftreten.

Nach BAUR entstehen die bunten Sämlinge, wenn Keimzellen ungleichen Verhaltens zusammenkommen. Das ist also der Fall, wenn eine „weiße“ Eizelle einer albotunikaten Pflanze oder eines ganz weißen Astes durch den generativen Kern eines „grünen“ Pollenkornes befruchtet wird, das von einer normalen oder einer albonukleaten Pflanze oder einem ganz grünen Ast stammen kann. Dasselbe kommt heraus, wenn eine „grüne“ Eizelle durch den Spermakern eines „weißen“ Kornes befruchtet wird. BAUR hat daraus geschlossen, daß bei *Pelargonium* mit dem generativen Kern aus dem Pollenschlauch auch junge, weiße oder grüne Plastiden, ins Eiplasma übertreten, die sich bei ihrer weiteren Entwicklung dem Einfluß des Kopulationskernes und des Eiplasmas entziehen, also unverändert bleiben. In der Zygote werden dann nach der Befruchtung die Plastiden für „grüne“ und „weiße“ Chlorophyllkörner nebeneinander zu liegen kommen. Sie werden später während der Entwicklung des Embryos und der Pflanze durch die Zellteilungen ungleich verteilt, so, daß schließlich das Mosaik aus ganz weißen und ganz grünen Zellen herauskommt, aus dem dann in bekannter Weise wieder die Periklinalchimären entstehen.

Ich selbst habe einen status *albotunicatus* von *Pelargonium graveolens* untersuchen können, der als „*Pelargonium roseum foliis variegatis*, Lady Plymouth“ im Handel ist. Er war stets rein weiblich, mit stark reduziertem Androeceum (Gynodioezie ist ja bei den Geraniaceen weit verbreitet). Es war also nur möglich, seine Blüten mit dem Pollen einer rein grünen Sippe zu bestäuben, die ich als *P. graveolens* (aus dem Berliner Botanischen Garten) erhalten hatte, also nur die Kombination: Eizelle weiß  $\times$  Spermakern grün. Von 167 nach und nach aufgezogenen Sämlingen — der Ansatz war ziemlich schlecht — waren 163 homogen grün — von Anfang an — und 4 (= 2,4%) bunt, davon nur einer stark (mit einem ganz weißen Blatt) und zwei teilweis stark. Sie wurden bald alle auch rein grün, ohne daß sich wieder Periklinalchimären gebildet hätten, obwohl ich allerlei Eingriffe versuchte.

Wenn überhaupt dies Verhalten durch den Übertritt der Plastiden aus dem Pollenschlauch zu erklären ist, muß man also annehmen, daß sich für gewöhnlich nur die normalen Plastiden, die mit dem Spermakern übertreten, weiterhin vermehren können. Die schon in der Eizelle vorhandenen krankten müßten, ganz

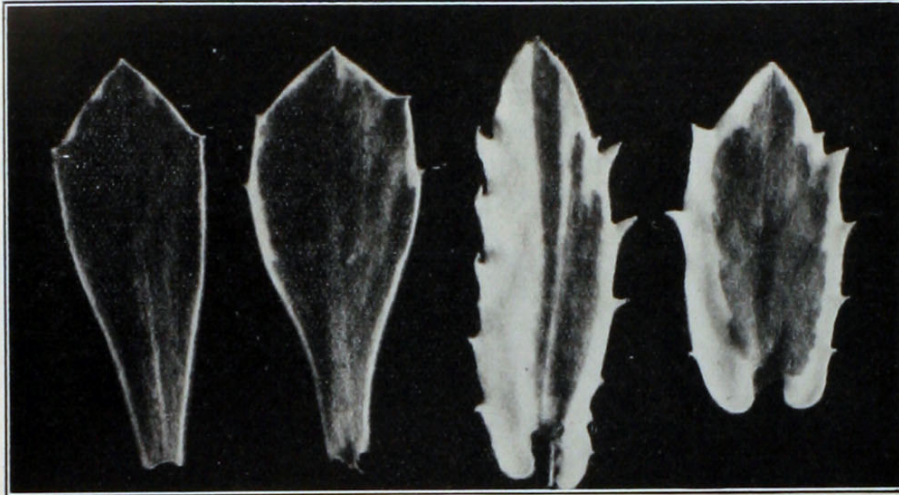


Abb. 23a. *Arabis albida* status *albotunicatus* (*leucodermis* CORRENS).  
Etwas vergrößert. (Nach CORRENS.)

im Gegensatz zu dem Verhalten des *Pelargonium zonale*, fast immer ausgeschaltet werden. Dabei könnte die Tatsache eine Rolle spielen, daß „Lady Plymouth“ zwar dem *Pelargonium graveolens*, wie es mir vorliegt, sehr ähnlich ist, aber doch einer anderen Sippe angehört. Einen besonderen Typus stellen die Fälle vor, die wir als status *albocinctus* und *viridocinctus* zusammenfassen können.

Am besten untersucht ist dieser Zustand bei den Liliengewächsen *Chlorophytum elatum* und *comosum* durch COLLINS (1922). (*Chl. Sternbergianum*.)

Bei dem status *albocinctus* sind die Schließzellen der Spaltöffnungen chlorophyllfrei (also auch die ganze Epidermis) und das Mesophyll der Blätter vom Rand aus mehr oder weniger weit hinein weiß; die Rinde der Stengel ist aber meist ganz grün. Er bringt bei Selbstbestäubung ausschließlich grüne Nachkommen hervor.

Bei dem status *viridocinctus* führen die Schließzellen der Spaltöffnungen in normaler Weise Chlorophyll

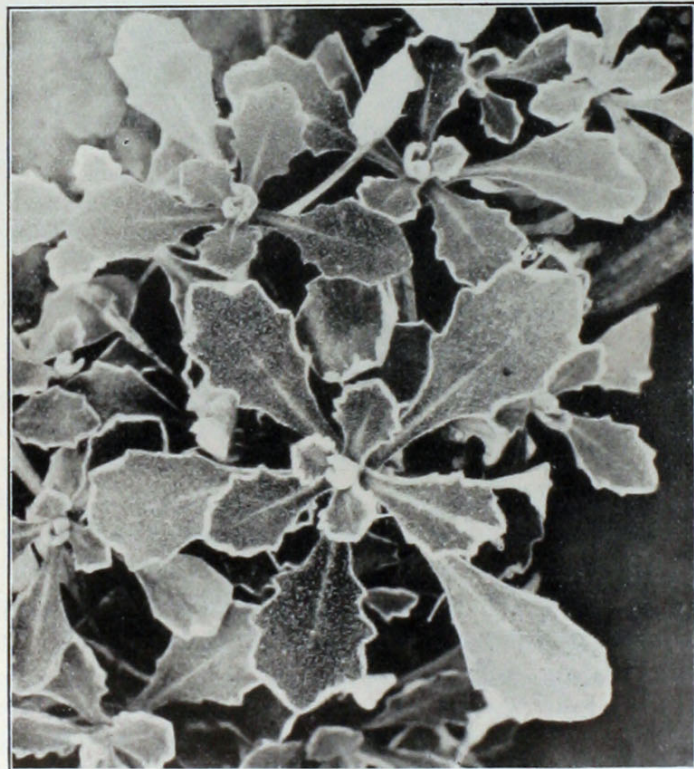


Abb. 23b. *Arabis albida* status *albotunicatus* (*leucodermis* CORRENS). (Nach CORRENS.)

(wie die typische Sippe), und das Mesophyll der Blätter ist vom Rand aus mehr oder weniger weit hinein grün, zu innerst ist es aber farblos.

Er ist also genau die Umkehr des status *albocinctus*, wie der status *albonucleatus* die des status *albotunicatus*.

Nach Selbstbestäubung entstehen ausschließlich farblose Keimlinge.

Die Nachkommenschaft richtet sich nach der subepidermalen Schicht des fertigen Zustandes im Blatt.

Die richtige Erklärung hat zuerst wohl CHODAT (1919) gegeben, der *Hosta*-Arten (*Liliaceen*, in den Gärten heißt die Gattung meist mit dem jüngeren Namen *Funkia*) anatomisch untersucht hat, die aber genau das gleiche Verhalten zeigen wie die obengenannten *Chlorophytum*arten. Er nimmt an, daß



Abb. 24. *Mirabilis Jalapa* status *albomaculatus*. Weißbunte Äste. Verkleinert. (Nach CORRENS.)

ein Teil des Mesophyll der Blattränder aus der Epidermis (durch periklinale und antiklinale Teilungen des Dermatogens) hervorgehe.

Die gleiche Ansicht hat auch, ohne CHODATS Arbeit zu kennen, CHITTENDEN 1927 für *Chlorophytum* ausgesprochen. Er konnte sich dabei auf eine inzwischen erschienene Untersuchung ROSLERS (1923) stützen, daß das ganze Gewebe der äußeren Hüllspelze (Klappe) der Weizenblüte aus dem Dermatogen entsteht.

Es ist das eine Frage, die durch Verfolg der Entwicklungsgeschichte des Blattes gelöst werden muß, doch stehen solche Untersuchungen für *Chlorophytum* und *Hosta* noch aus.

Schon vorher (1920) hatte ich den ersten status *albocinctus* für *Veronica gentianoides*<sup>1)</sup> beschrieben. Hier sind die Blätter und Kelchzipfel breiter oder

1) RENNER (1936 a u. b) faßt den Fall von *Veronica* st. *albocinctus* als eine Haplo-Chimäre mit genischer Verschiedenheit der Epidermis auf. Er wäre daher als status *leucostephanus* zu bezeichnen (vgl. S. 43). [W.]

schmäler weiß gesäumt. Da die Pflanze völlig selbststeril ist und alle (mir bekannten) Individuen einen Klon bilden, kann er nur durch Kreuzung mit der normalen Sippe genetisch untersucht werden. Beide Verbindungen fallen stets rein grün aus, genau wie bei dem entsprechenden status *albocinctus* des *Chlorophytum*, auch die  $F_2$  war homogen grün.

CHITTENDEN hat (1927) mit Recht diese beiden Pflanzen in Parallele gebracht. Die weißen Bezirke des Mesophylls müssen aus dem Dermatogen hervor-

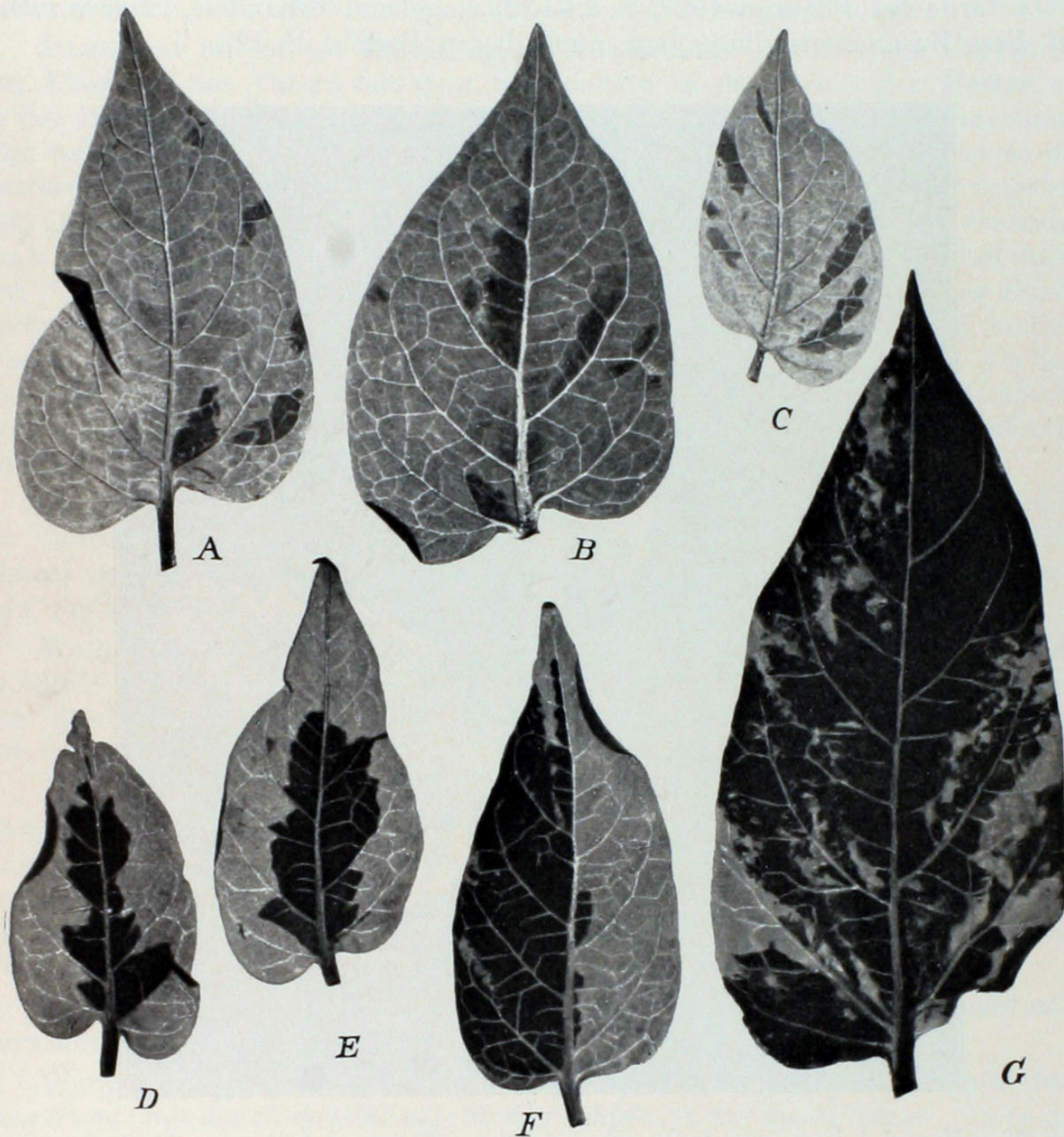


Abb. 25. *Mirabilis Jalapa*. A, B, C = forma *variegata*; D, E, F, G = status *albomaculatus*. Nat. Größe. (Aus CORRENS 1909.)

gehen; es ist dann erklärlich, daß die Blätter weißbrandig sind, die Stengel und Blütenstiele aber keine farblose subepidermale Schicht aufweisen<sup>1</sup>.) Eigenartig ist, daß Integumente und Nuzellus des status *albocinctus* farblos, nicht grün,

1) K. MASSEY (1928), die meine genetische Untersuchung nicht kannte, gibt freilich an, daß die Stengelblätter bloß von der Epidermis und von einer Zellgruppe, die unmittelbar unter der Epidermis liegen, gebildet würden. Ihre Angabe, daß die grundständigen Blätter ganz grün seien, oder nur wenige kleine weiße Flecken an der Seite und am Grunde zeigten, könnte zu der Annahme verführen, es hätte ihr ein anderer Klon vorgelegen als mir.

wie bei der typischen Pflanze, sind. Der Embryosack geht aber aus einer subepidermalen Zelle des Nuzellus hervor und liegt also mit seiner grünen Deszendenz in farblosem Gewebe.

δ) Buntheit infolge von Bastardierung

Über besonders zahlreiche Fälle von Weißbuntheit als Folge von Bastardierungen hat RENNER aus seinen Erfahrungen an *Oenothera* berichtet. Er hat sie selbst aus der genauen Kenntnis seiner Objekte in diesem Handbuch (Teil Artbastarde bei Pflanzen 1929, S. 28—32) eingehend behandelt. Ich verweise auf diese Zusammenstellung (vgl. auch diesen Bericht S. 42).



Abb. 26. *Humulus japonicus* status *albomaculatus*. Etwas verkleinert. (Nach CORRENS.)

Im Anschluß an die Untersuchungen RENNERS über Oenotheren müssen wir die DAHLGREN'S (1920, 1923, 1925) über den Bastard zwischen *Geranium bohemicum typicum* und dessen Unterart *deprehensum* Erik Alqu. besprechen. Diese Sippe ist völlig konstant und unterscheidet sich durch die Größe und Farbe der Samen, das Fehlen eines Einschnittes bei den Keimblättern, den Zuschnitt der Laubblätter und die kleineren Blüten mit roten statt gelbgrünen Narben. Die Bastarde zeigen die Merkmale des *G. deprehensum*, nur die Keimblätter haben die Form der typischen Sippe; sie sind völlig steril. Obwohl nun die Eltern (bei Selbstbefruchtung oder Inzucht) ausschließlich rein grüne Sämlinge gaben, waren

die Bastarde alle mehr oder weniger bunt und hatten das Aussehen eines status *albomaculatus*, also grüne und weiße Flecke, scharf getrennt, und grüne und weiße Zellschichten übereinandergreifend, dazu sektorial angeordnetes Grün und Weiß und ganz grüne und ganz weiße Sprosse. Die reziproken Verbindungen waren aber verschieden stark bunt. War *G. bohemicum* die Mutter, so war die Buntheit sehr stark; die Keimlinge waren zuweilen fast ganz weiß und gingen bald ein. War *G. bohemicum deprehensum* die Mutter, so war die Buntheit viel schwächer ausgebildet; manche Sämlinge schienen ganz grün und wurden es später wirklich. Sie entwickelten sich dann natürlich ganz normal.

DAHLGREN nimmt zur Erklärung, im Anschluß an RENNER, ein Übertreten von Plastiden des Vaters mit dem Spermakern in die Eizelle der Mutter an. In der Bastardpflanze können aber nur die Plastiden des einen Elters ergrünen, aber welches Elters? DAHLGREN nimmt, wie RENNER, an, daß das Plasma des Bastardes nicht rein mütterlich ist, sondern sich durch das Bastardgenom verändert hat, also ein Bastardplasma sei. In diesem Bastardplasma können die Plastiden des *G. bohemicum* nicht ergrünen. Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß durch den Spermakern weniger Plastiden eingeführt würden, als schon in der Eizelle vorhanden sind. Demnach müßte *G. bohemicum* ♀ × *deprehensum* ♂ weniger *deprehensum*-Plastiden führen als *G. deprehensum* ♀ × *bohemicum* ♂. Da nun die erste Verbindung viel stärker bunte bis fast weiße Sämlinge gibt als die zweite, müssen also die im ersten Fall viel zahlreicheren *bohemicum*-Plastiden im Bastardplasma nicht ergrünen können.

Da die eine Sorte Plastiden ganz normal, die andere ganz anormal ist, muß der Bastard durch eine Art Dominanz des *deprehensum*-Genom *deprehensum*-Plasma bekommen, und zwar bei der Verbindung *bohemicum* ♀ × *deprehensum* ♂ sehr rasch, fast ohne Nachwirkung des mütterlichen Plasma.

Wollte man an einem Plasma mit rein mütterlichen Eigenschaften festhalten, so würde das die Annahme nötig machen, daß sich das *bohemicum*-Plasma mit den *deprehensum*-Plastiden schlechter vertrüge als das *deprehensum*-Plasma mit den *bohemicum*-Plastiden.

Die Plastiden normal grüner Pflanzen ergrünen aber zuweilen nach einer Bastardierung überhaupt nicht, auch die der Mutter eigenen nicht. Letzten Endes kann daran nur der Bastard-Chromosomensatz schuld sein, entweder direkt oder auf dem Umweg über das Plasma<sup>1)</sup>. Das geht also noch über das Verhalten des *G. bohemicum*-Bastardes hinaus, wo nur die väterlichen Plastiden im Plasma der Eizelle nicht ergrünen können.

So bei dem Bastard zwischen *Campanula Medium* und der offenbar nicht nahe verwandten *C. mirabilis* ALBOFF<sup>2)</sup>, CORRENS (1927):

Wurde *C. Medium* als Mutter verwendet, so gelang die Verbindung ganz leicht; mit der *C. mirabilis* als Mutter erhielt ich nur wenig Samen. In beiden Fällen verhielten sich die Keimlinge aber annähernd gleich; viele Hunderte

1) Ich brauche kaum zu bemerken, daß dies Verhalten des Plasmas grundverschieden ist von dem, das wir zur Erklärung der Albomaculatio angenommen haben. Gemeinsam ist nur, daß das Ergrünen von Plastiden verhindert wird. Hier haben wir aber bei den beiden Eltern ein ganz normales, gesundes Plasma anzunehmen, in dem die eigenen Chlorophyllkörner auch normal sind, und das nur fremde Plastiden hemmt; sein Zustand wird vererbt. Dort ist das Plasma anormal, krank, und hemmt die eigenen (spezifischen) Plastiden; sein Zustand wird direkt übertragen.

2) Diese erst 1895 aufgestellte, sehr auffallende, kaukasische Spezies kann nicht mit der *Campanula „mirabilis“* identisch sein, die MENDEL (nach E. TSCHERMAK 1901, 55) mit *C. Medium* bastardierte hat, und die wahrscheinlich nur die *f. calycanthema* dieser Art gewesen ist.



waren blaßgrün und gingen rasch ein. Am Leben blieb nur ein unzweifelhafter Bastard (und eine reine *C. mirabilis*). Immerhin waren die Pflänzchen, bei denen der Bastard-Chromosomensatz im *Medium*-Plasma lag, etwas lebensfähiger als jene, wo er sich im *Mirabilis*-Plasma befand. Die verwendeten Exemplare von *C. Medium* gaben bei Selbstbefruchtung, die der selbststerilen *C. mirabilis* bei Inzucht ausschließlich rein grüne Keimlinge.

Ein Verwandtschaftskreis, in dem sich ebenfalls die Buntheit durch den Pollen übertragen läßt, ist die Gattung *Hypericum*. Zuerst fand FAHRENHOLTZ (1927), daß unter den Keimpflanzen der reziproken Verbindungen *H. acutum* × *H. quadrangulum* mit einer gewissen Regelmäßigkeit gescheckte, ja völlig chlorophyllose Individuen auftraten (die Kotyledonen waren aber stets normal grün!). Über das genetische Verhalten der bunten, soweit sie am Leben blieben, liegen noch keine Angaben vor.

Dann berichtet K. L. NOACK (1930) in einer vorläufigen Mitteilung ähnliches über Bastarde zwischen *Hypericum acutum* und *H. montanum*, zwei sich ziemlich fernstehende Arten, die im Freien, so viel ich weiß, noch nicht bastardiert gefunden wurden. Alle Keimlinge sind hier weißbunt; doch sind die reziproken Verbindungen verschieden. Ist *H. acutum* die Mutter, so werden die Keimlinge rein grün oder rein weiß, oder es entstehen Sektorial- oder Mantelchimären. Ist *H. montanum* die Mutter, so sind die Keimlinge so fein bunt, daß die Blätter äußerlich zonenweise gelbgrün bis weißlich grün erscheinen. Später sind die beiderlei Bastarde rein grün; erst bei der Blütenbildung tritt die Panachüre an Brakteen und Kelchblättern plötzlich wieder stark auf. Auch hier kommen „Mischzellen“ in sehr großer Zahl vor.

In beiden Fällen (FAHRENHOLTZ und NOACK) wird man zu einer Erklärung, wie sie RENNER zuerst gab, greifen. Rätselhaft bleibt dann nur, daß FAHRENHOLTZ die Kotyledonen stets homogen und normal grün fand, auch wenn die folgenden Laubblätter chlorophyllos waren (vgl. auch S. 44).

[Seit 1930<sup>1)</sup> ist gerade in den Fragen der Weißbuntheit viel gearbeitet worden. Neben zahlreichen Einzeluntersuchungen sind es vor allem die Arbeiten von RENNER und seinen Mitarbeitern an *Oenothera* und *Hypericum* einerseits, von K. L. NOACK an *Pelargonium* und *Hypericum* andererseits, die hier weitergeführt haben. Eine zusammenfassende Übersicht gibt DE HAAN 1933.

Wir berichten zunächst über die Arbeiten RENNERS. Er vertritt scharf den Standpunkt, daß die allermeisten Erscheinungen nicht mendelnder Weißbuntheit auf der Vererbung selbständiger Plastiden beruhen. Wir kommen danach zu folgender Übersicht der verschiedenen Typen der Weißbuntheit (*Variegatio*)<sup>2)</sup> nach ihrer Vererbungsweise:

1. Weißbuntheit, die durch ein stabiles „Zeichnungs“-Gen verursacht wird und nach normaler Spaltung vererbt wird. Hierher sind die verschiedenen Fälle der *albomarmoratio*, *albomarginatio*, *albopulveratio* zu stellen. Sie gehören der mendelnden Vererbung an, und es sei nur auf die Zusammenstellung am Ende dieses Abschnittes verwiesen (S. 47).

2. Weißbuntheit, die durch ein labiles Gen verursacht wird, das von normal zur *albinotica*<sup>3)</sup> -Wirkung (oder ähnlichen *aurea*, *chlorina* usw.) mutiert.

1) Nachtrag von F. v. WETTSTEIN.

2) Weißbuntheit im allgemeinen, ohne Rücksicht auf die genetischen Grundlagen, wird man zweckmäßig mit dem allgemeinen Ausdruck *variegatio* benennen.

3) Man muß in der Bezeichnungsweise Chlorophyllosigkeit infolge einer Genmutation als *albinotica* gegenüber einer solchen durch Plastidenveränderung als *albina* auseinhalten.

Diese Fälle gehören zu der Vererbung labiler Gene (vgl. den Artikel des Handbuches über Mutation und die Zusammenstellungen von DE HAAN 1933, STUBBE 1933 und die Übersicht am Ende dieses Abschnittes (S. 48).

3. Weißbuntheit als sektorialer oder periklinaler Chimärentypus von Gewebeschichten mit genischer Verschiedenheit (*albinotica*, *aurea*, *chlorina* usw. über *typica* und umgekehrt). Wir bezeichnen sie nach RENNER als status *leucograptus* und zweckmäßigerweise im einzelnen nach griechischer Wortbildung. Nach der Anordnung der Gewebe unterscheiden wir bei periklinaler Verteilung:

Haplochlamydisch: *leucostephanus* (Geweberand weiß)  
*leucocardius* (Gewebekern weiß)

Diplochlamydisch: *leucodermis* (Geweberand weiß (-*pseudoleucodermis* CORRENS)  
*leucopyrenus* (Gewebekern weiß).

Bei einer Verbindung mit chlorotischem Gewebe statt weißem erscheinen die entsprechenden Verbindungen: *chlorotidermis*, *chlorotipyrenus*, *chrysodermis* (*aureodermis*) usw. Die Vererbungsweise wird danach erfolgen, wie diejenigen Schichten genisch bestimmt sind, aus denen die Gonen hervorgehen. Im einzelnen vergleiche dazu den Teil des Handbuches, der die Chimären behandelt, die Zusammenstellung von DE HAAN 1933 und die Übersicht am Ende dieses Abschnittes (S. 48).

4. Weißbuntheit verursacht durch ein Nebeneinander von Zellen mit grünen und primär farblosen Plastiden bei gleicher genischer Beschaffenheit: status *albomaculatus*. Er geht früher oder später in eine sektoriale oder periklinale Verteilung über. Es entsteht der status *albotunicatus* oder *albocinctus*. Die Vererbungsweise erfolgt entweder nur durch die Eizelle, status *albomaculatus* im engeren Sinne, oder auch durch den Pollen, status *paralbomaculatus*. Im letzteren Fall erfolgt aber keine Mendelspaltung. Die Einzelheiten der Bezeichnungweise ergeben sich aus folgendem Schema:

	Vererbung durch die Eizelle		Vererbung durch Eizelle und Pollenkorn	
Fleckung bis sektoriale Verteilung	<i>albomaculatus</i>		<i>paralbomaculatus</i>	
Periklinale Verteilung	Geweberand weiß	Gewebekern weiß	Geweberand weiß	Gewebekern weiß
haplochlamyd .	<i>albocinctus</i>	<i>albobordatus</i>	<i>paralbocinctus</i>	<i>paralbobordatus</i>
diplochlamyd .	<i>albotunicatus</i>	<i>albonucleatus</i>	<i>paralbotunicatus</i> ( <i>leucodermis</i> nach CORRENS)	<i>paralbonucleatus</i> ( <i>leucopyrenus</i> nach CORRENS)

Sind die Plastiden nicht ganz farblos, sondern mehr oder weniger schwach gefärbt, erscheinen die Ausdrücke *evanidotunicatus* usw.

5. Weißbuntheit verursacht durch ein Nebeneinander von Zellen mit einem Plasma, in dem die Plastiden verschiedenartig ergrünen.

Uns interessieren hier eingehender die Fälle 4 und 5. RENNER (1934, 1936) vertritt auf Grund seiner Versuche an *Oenothera* wieder mit Nachdruck die Auffassung, daß in fast allen Fällen der nicht mendelnden Weißbuntheit der Typus 4 gegeben ist. Nach ihm gehen nicht mendelnde weißbunte Formen stets aus

Zellen mit gemischten Plastiden hervor. Die „gemischten“ Ausgangszellen entstehen entweder bei der Befruchtung durch Übertritt der Plastiden aus dem Pollenschlauch oder es sind von Anfang an Eizellen mit gemischten Plastiden vorhanden. Im Laufe der Entwicklung tritt Entmischung ein, die zu rein grünen, blassen oder wieder gemischten Zellen führen. Die Entmischung ergibt früher oder später einen Periklinalzustand. Ob dieser in Erscheinung tritt, hängt von der Schnelligkeit der Entmischung ab. Erfolgt sie so rasch, daß sie weitgehend durchgeführt ist, ehe das Individuum zur Blüte kommt, werden Periklinalchimären erscheinen, geschieht sie langsamer, werden die Pflanzen noch im Zustande der Albomaculatio fertig entwickelt sein. Im Gegensatz zu CORRENS sieht RENNER für die Vorstellung der Entmischung keine großen Schwierigkeiten, da nicht gesagt ist, daß die Plastiden immer wieder vor jeder Teilung durcheinander gemengt werden und nicht von Anfang an im Ei weitgehend getrennt bleiben.

RENNER kommt zu dieser Stellungnahme auf Grund seiner langjährigen Versuche an *Oenothera*. Hier läßt sich zeigen, daß die Plastiden genetische Selbständigkeit besitzen. Viele *Oenothera*-Arten haben physiologisch verschiedenartige Plastiden, die durch Eizelle und Pollenschlauch übertragen, bei der Befruchtung gemischt werden. In vielen Fällen sind die Plastiden mit dem Bastardgenom verschieden ergrünungsfähig. Daraus erfolgt Scheckung ganz nach dem Typus der Weißbuntheit. Werden aus solchen Heterozygoten mit einer Sorte nicht ergrünender Plastiden durch Weiterkreuzen diese wieder in ein Genomsystem gebracht, mit dem sie ergrünungsfähig sind, so zeigen sie ihre alte volle Funktionsfähigkeit. Andererseits gibt es genug Fälle, wo in einem Heterozygoten beide Plastidensorten ergrünen können, also keine Scheckung eintritt. Dann läßt sich aber auch hier wieder oft zeigen, daß zweierlei Plastiden vorhanden sind. Kreuzt man solche Heterozygoten mit dritten Formen, mit deren Genom wieder nur eine Plastidensorte ergrünungsfähig ist, dann erscheinen die zweierlei Plastidensorten wieder in Form von Weißbuntheit. Die Arbeiten RENNERS (1922, 1924, 1925, 1927, 1929, vor allem 1936) haben uns mit einem ganz großen Experimentalmaterial dieser Art bekannt gemacht, auf das hier im einzelnen verwiesen sei. Dadurch erscheint sichergestellt, daß die Plastiden charakteristische, spezifische Eigenschaften besitzen, die ihre Unabhängigkeit vom Kern bewahren und als genetisch selbständige Elemente weitergegeben, also vererbt werden. Nach RENNER ist dieses unabhängige genetische Element als Plastidom zu bezeichnen.

Weiter versucht RENNER 1936 zu zeigen, daß mit dieser Vorstellung auch die anderen Fälle nicht mendelnder Weißbuntheit sehr gut zu vereinbaren sind. Die Unterschiede liegen im einzelnen an der Art der Übertragung der Plastiden durch den Pollenschlauch. Es erscheinen alle Übergänge von Fällen mit reichlicher Übertragung bis zu solcher, wo keine Plastiden durch die Eizelle weitergegeben werden. Die Entmischung erfolgt verschieden schnell, wofür vielleicht verschiedene Plasmazustände verantwortlich sind. Die Art der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge an den Vegetationspunkten sind von großer Mannigfaltigkeit. Dabei scheinen diese Vorgänge durchaus nicht für Arten, Gattungen oder andere systematische Gruppen einheitlich zu sein. Es gibt hier Sippenverschiedenheiten mannigfacher Art.

Sind so die allermeisten Fälle nicht mendelnder Weißbuntheit in befriedigender Weise nach den Vorstellungen RENNERS von der Selbständigkeit des Plastidoms und der Entmischung verschiedener Plastidensorten erklärbar, bleiben doch einzelne Fälle übrig, bei denen eine Einordnung zu Typus 5, einer rein plasmatischen Vererbung wahrscheinlicher erscheint. Hierher gehört vor allem

der von CORRENS (S. 24) bereits erwähnte Fall von Weißbuntheit bei *Humulus japonicus* nach WINGE. Die dauernde Weitergabe von Buntheit ohne jegliche Entmischung in den Eizellen spricht mehr für einheitliche Verursachung durch ein genetisch besonders konstituiertes Plasma als für eine Entmischung selbständiger Plastiden. Auch Beobachtungen, die von K. L. NOACK an den reziproken Bastarden von *Hypericum montanum*  $\times$  *acutum* gemacht wurden, sprechen für eine Plasmawirkung. Die Angaben über *Geranium*-Bastarde (CHITTENDEN 1927), die auch hierher gehören könnten, müssen weiter geprüft werden.

Bei RENNER 1936 sind verschiedene weitere Fälle abweichenden Verhaltens der Weißbuntheit unter dem Gesichtspunkt besprochen, wieweit sie sich der Auffassung selbständiger Plastidenentmischung einordnen lassen. Die Streifenpanaschüre der Gräser erscheint verständlich und ist durch die Wachstumsweise der Monocotylenblätter und die Entwicklungsgeschichte der Vegetationspunkte vieler Gramineen bedingt. Die Weißbuntheit der Liliifloren, sowie den Fall von *Veronica gentianoides* hat schon CORRENS (S. 36) besprochen. Die Schwierigkeiten scheinen RENNER nicht unüberwindlich, wenn es sich um eine haplochlamyde Chimäre vom Typus eines status *leucostephanus* handelt. Schließlich sind die Verhältnisse einiger *Pelargonium*-Typen behandelt. So lassen sich ohne große Schwierigkeiten der Typus „Freak of nature“ als status *albocordatus* und der Typus „Madame Salleron“ als status (*viridi*)-*albotunicatus* in Form einer Mesochimäre mit genetisch grüner Epidermis und grünem Gewebekern und dazwischen einer farblosen hypodermalen Schicht, der Typus „Golden Brillantissima“ als status *aureo-albotunicatus* auffassen. Es erfolgten auch eingehendere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Vegetationspunkten und jungen Blättern dieser Formen (RENNER 1936 b). Die nach der Deutung geforderten tangentialen Teilungen bei *Veronica gentianoides leucostephanus* (= *albocincta* CORRENS) von mehreren *Pelargonium*-Rassen, darunter „Freak of nature“ und anderen Typen, wurden gefunden. Damit erscheinen die Vorstellungen RENNERS auch für diese Typen weitgehend gesichert.

RENNER tritt also scharf dafür ein, daß es sich bei allen diesen Erscheinungen nicht mendelnder Weißbuntheit mit Ausnahme des Falles *Humulus* und einiger ungeklärter Beobachtungen um Mischung und Entmischung genetisch selbständiger Plastiden handelt.

Auf einem anderen Standpunkt steht K. L. NOACK. Er betont die Möglichkeit eines labilen Zustandes des Plasmas und nähert sich damit der Ansicht von CORRENS, wie dieser sie ja auch in diesem Beitrag für viele Fälle von Weißbuntheit bis zuletzt vertreten hat. Er bleibt bei dieser Auffassung nach einer neueren Untersuchung von *Pelargonium* „Freak of nature“. Die Möglichkeit einer Periklinalchimäre wird abgelehnt, weil eine anatomische Untersuchung des Vegetationspunktes die geforderten Teilungen im Dermatogen nicht finden ließ. Doch hat inzwischen RENNER (1936 b) gerade solche bei dieser *Pelargonium*-Rasse gefunden.

Besonders eingehend hat sich NOACK (1931, 1932, 1934) mit Kreuzungen in der Gattung *Hypericum* beschäftigt. Die sehr genauen Beobachtungen ergeben im wesentlichen wieder Buntheit nach verschiedenen Artkreuzungen, so vor allem *H. acutum*  $\times$  *montanum*, dann *H. acutum*  $\times$  *quadrangulum*, *H. hirsutum*  $\times$  *pulchrum*. Die Buntheit ist auch in vielen Fällen reziprok verschieden und verhält sich in der Nachkommenschaft ähnlich wie *Oenothera* und andere Fälle von paralbomaculatio, vererbt durch beide Eltern. In der Besprechung der Ergebnisse findet NOACK, daß Vieles durchaus mit der Plastidenmischungshypothese erklärt werden kann, daß aber doch auch in anderen Fällen Schwierig-

keiten auftreten. So ist vor allem bei den Kreuzungen *H. acutum* × *montanum* die verschiedenartige Buntheit der reziproken Kreuzungen auffallend. Dazu kommt, daß die Buntheit hier mehrmals im Laufe der Entwicklung am gleichen Individuum auftritt und wieder verschwindet. RENNER, der mit seinem Schüler HERBST (1935) die gleichen Kreuzungen untersucht hat, ist der Meinung, daß sich hier zwei verschiedenartige Erscheinungen überlagern. Das eine ist eine typische Weißbuntheit nach Plastidenentmischung, während außerdem noch ein allgemeines Ausbleichen an verschiedenen Stellen (Blattspitzen, Blatt-rändern) eintritt, das starken phänotypischen Schwankungen unterworfen ist und auf eine allgemeine Störung des Plastidenapparates zurückgeführt werden kann. Danach scheinen RENNER auch diese Fälle mit einer Plastidenentmischung wohl erklärbar. Andererseits hat NOACK an diesen *Hypericum*-Kreuzungen auch mehrfach andere reziprok verschiedene morphologische Merkmale gefunden, die als plasmatisch bedingt angesehen werden. Es erscheint ihm daher auch verständlicher, daß eine Abänderung des Plasmas in einem labilen Zustand die Ursache dieser Weißbuntheiten ist und er lehnt die Plastidenentmischungsvorstellung zur Deutung dieser Weißbuntheiten ab.

Auch bietet ja das von NOACK 1931 untersuchte Verhalten von *Borrago officinalis* für die Deutung als Plastidenvererbung gewisse Schwierigkeiten. Jedenfalls bleibt die Mischung durch die ganze Pflanze bis zur Blüte gleichmäßig erhalten. Selbst äußerlich rein grüne Nachkommen geben wieder stark bunte Nachkommenschaften, so daß auch in diesen grünen Pflanzen stark gemischte Zellpartien erhalten bleiben müßten. Für die Entmischungshypothese sprechen freilich die gerade hier besonders reichlich auftretenden Zellen mit gemischten farblosen und grünen Plastiden.

Interessante Beobachtungen machte ANDERSSON-KOTTÖ (1923, 1930, 1931) in den letzten Jahren an weißbunten Farntypen. Ihre Einordnung in das Schema der Weißbuntheiten bei Blütenpflanzen ist nicht ganz leicht und die Befunde mögen daher noch getrennt behandelt werden. Es wurden vier verschiedene Arten untersucht. Die erste ist *Lastraea atrata*. Die Gametophyten sind rein grün, die Sporophyten weißbunt mit größeren oder kleineren Flecken und Streifen. Es liegt diploide Apogamie vor, also Gametophyt und Sporophyt haben die gleichen Chromosomenzahlen. Die Apogamie verhindert eine weitere Kreuzungsanalyse. Die Gleichheit der Genome zeigt aber, daß es sich bei dieser Weißbuntheit um eine phänotypische Ausprägung des Sporophytenzustandes handelt. Man wird am ehesten an eine stabile Genwirkung mit Zeichnungscharakter denken.

Ein anderer Typus ist *Polystichum angulare*. Es gibt grüne und weißbunte Sporophyten verschiedenen Grades. Die Gametophyten sind normal grün, bleichgrün oder weißbunt. Erstere geben nur normale Sporophyten, die bleichgrünen sind nicht weiter entwicklungsfähig. Unter den weißbunten gibt es eine Gruppe, die nur grüne Nachkommen entstehen läßt, während eine andere wieder alle Möglichkeiten von grün bis weißbunt in der Nachkommenschaft aufweist. Die Ergebnisse der umfangreichen Nachkommenschaftsanalyse erklärt die Verfasserin mit sieben multiplen Allelen und einer Labilität von fünf dieser Gene. Ein Gen für „Grün“ und eines für „Bleichgrün“ sind stabil. Die hohe Mutabilität wäre im Gametophyten- und Sporophyten-gewebe zu erkennen.

Die beiden letzten Typen der weißbunten Farne, *Adiantum cuneatum* und *Scolopendrium vulgare*, sind vielleicht Beispiele nichtmendelnder Weißbuntheit. Ersteres hat weißbunte Sporophyten und gibt weißbunte und blasse Prothallien.

Letztere sterben früh, erstere Prothallien lassen wieder weißbunte Sporophyten entstehen. Die Entmischung erfolgt vegetativ im Gametophyten oder Sporophyten, auch im Sporangium, geschieht aber nicht durch die Reduktionsteilung. Aus den 64 Sporen eines Sporangiums kommen beide Typen hervor in allen möglichen Zahlenverhältnissen, z. B. auch 2 weißbunt : 62 blaßgrün u. a.

*Scolopendrium vulgare* hat weißbunte Sporophyten, welche grüne und blasse Prothallien geben. Aus ersteren entstehen grüne Sporophyten, die weiterhin grün vererben. Aus den blassen Prothallien werden wieder weißbunte Sporophyten nach Selbstung oder Kreuzung mit grünen bei reziproker Gleichheit. Aus diesen weißbunten Sporophyten gehen neuerlich grüne und blasse Gametophyten hervor. Die Sporen eines Sporangiums vererben alle gleichartig. Worauf in diesen beiden Fällen die Entmischung beruht, ob eine Plastidenentmischung oder plasmatische Wirkung im Spiele sind, bleibt unklar. Die Verfasserin denkt auch an einen im Kern vererbten nicht mendelnden Faktor. Hervorzuheben ist, daß in keinem Falle auch bei gametophytischer Weißbuntheit Zellen mit gemischten Plastiden gefunden wurden.

W. SCHWARZ (1930) hat eine weißbunte *Selaginella Martensii* untersucht. Inäquale Verteilung des einen Chloroplasten kommt nicht vor. Er tritt für einen labilen Zustand des Protoplasten ein. Vererbungsversuche wurden nicht durchgeführt.

Nach allem derzeit vorliegenden Material scheint mir (F. v. WETTSTEIN) die Auffassung von RENNER für viele Fälle gut begründet und manche Bedenken, die CORRENS noch in den Vordergrund stellen mußte, können jetzt wohl zerstreut werden. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die rein zufallsmäßige Entmischung nicht notwendig gefordert werden muß. Nachdem verschiedenste Bedingungen aufgezeigt werden können, die den Entmischungsvorgang beeinflussen müssen, erscheint es uns fast selbstverständlich, daß an dem vorliegenden Material eine gleitende Reihe auftreten muß von Formen, die sehr rasch in entmischte Zustände übergehen, bis zu solchen, die bis zur Blüte dauernd gleichartig weißbunt bleiben. Die wesentlichste Schwierigkeit scheint mir immer noch die von CORRENS sehr oft betonte Tatsache zu sein, daß in vielen Fällen gerade der typischen *albomaculatio*, so bei *Mirabilis* keine gemischten Zellen zu finden sind. Es müßten trotzdem hier Linien von Zelldeszendents durch die Pflanzen hindurchgehen, die den gemischten Zustand der Plastiden behalten. Die weiteren Untersuchungen sollten wohl gerade diesen Gegensatz besonders verfolgen.

Die Gleichartigkeit des Aussehens des Endzustandes bei rein genisch bedingten Zeichnungsmustern und typischen Plastidenentmischungsmustern scheint weniger bedenklich. Wir sind ja längst gewohnt, daß Determinationsprozesse durch sehr verschiedene Ursachen, z. B. genisch und rein durch äußere Bedingungen, gleichartig gesteuert werden können. Und bei den weißbunten Zeichnungsmustern sind ja die Determinationsprozesse in allen Fällen mit den gleichen entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen am Vegetationspunkt verknüpft. Auch hat RENNER (1936a) darauf hingewiesen, daß das Aussehen der verschieden bedingten Weißbuntheiten durchaus nicht so gleichartig ist, wie dies gewöhnlich angenommen wird.

Einzelne Fälle scheinen aber darauf hinzuweisen, daß auch eine plasmatische (plasmonisch!) bedingte Weißbuntheit vorhanden ist. Der früher behandelte Fall von *Humulus japonicus* ist dafür das beste Beispiel. Nur glaube ich, man sollte gerade hier nicht von einem labilen Zustand des Cyto-

plasmas sprechen. Unter labilen Genen verstehen wir häufig auftretende mutative Abänderungen des Gens, die außerdem sehr häufig reversibel verlaufen. Das Gen als solches wird abgeändert und dementsprechend auch seine Wirkung. Im Fall der plasmatisch bedingten Weißbuntheit bei *Humulus* bleibt der Zustand des Plasmas immer gleichartig von Generation zu Generation. Eine verschiebende Selektionswirkung wie bei den labilen Genen ist hier nicht möglich. Das Plasma selbst ist also durchaus stabil. Nur seine Abänderung gegenüber dem normalen Plasma ist so, daß phaenotypisch ein gröberes oder feineres Zeichnungsmuster auftreten kann. Ganz etwas anderes ist die Annahme eines labilen Plasmas bei jenen Weißbuntheiten, wo in der Nachkommenschaft „Entmischungen“ auftreten. Hier wäre eine labile Struktur des Cytoplasmas der Struktur labiler Gene vergleichbar. Es erscheint mir wesentlich, festzuhalten, daß hier zwischen dem „labilen Zustand“ des Cytoplasmas bei den *albomaculata*-Sippen und dem Typus „*Humulus*“ ein grundlegender Unterschied wäre. Das spricht gerade dafür, daß diese beiden Erscheinungsgruppen auch wesentlich verschieden sind. Das eine ist die Gruppe der „Plastidentmischungstypen“, während das andere wirklich plasmonisch bedingte Weißbuntheit darstellen könnte.

An dieses Beispiel von *Humulus* schließen sich einige andere an, bei denen die Sachlage durchaus nicht geklärt ist. Nicht zuletzt sind es die Beobachtungen an Farnen durch ANDERSSON-KOTTÖ. Die plötzliche Entmischung an den sehr übersichtlichen Prothallien ohne jeglichen Übergang durch gemischte Zellen ist sehr auffallend und legt hier wieder Gedankengänge eines labilen Plasmazustandes nahe, der in diesen Fällen dem labilen Genzustand analog wäre. Gerade dieses Fehlen jeglicher Übergangszellen trotz vielen Suchens hat ja auch CORRENS immer wieder an den Vorstellungen eines labilen Zustandes festhalten lassen.

Wenn die Vorstellung RENNERS einer genetischen Selbständigkeit der Plastiden für so viele Fälle recht behalten sollte, dann muß aber auch die Frage geprüft werden, wie weit eine solche verschiedenartige Plastidenstruktur morphologische Merkmale beeinflussen kann. Es erscheint durchaus möglich, daß manche reziproke Verschiedenheiten anderer morphologischer Art und verschiedensten physiologischen Verhaltens durch ein verschiedenartiges Plastidom verursacht wird. Einzelne Beobachtungen über die Behaarung an *Hypericum* (NOACK 1934) oder *Oenothera* (Blattgröße) könnten dafür sprechen. Es erscheint hier eine wichtige Aufgabe, die Grenze zwischen der Wirkung verschiedenartiger Plastidome und Plasmonen zu ziehen. W.]

[Tabellarische Übersicht<sup>1)</sup> über die bisher beobachteten und genetisch einigermaßen analysierten Fälle<sup>2)</sup> von Weißbuntheit (Variegatio)]

1. Weißbuntheit durch ein stabiles Zeichnungs-Gen.
2. Weißbuntheit durch ein labiles Gen.
3. Weißbuntheit als Chimäre von Geweben mit genetischer Verschiedenheit.
4. Weißbuntheit als Chimären von Geweben mit plastidischer Verschiedenheit.  
Weißbuntheit bei Artbastarden.
5. Weißbuntheit durch ein verändertes Plasma.
6. Unklare Fälle.

Aus den verschiedenen Gruppen wurden klare Vertreter meist nach Material aus dem Nachlaß CORRENS in Bildern beigegeben.

1) Nachtrag von FR. v. WETTSTEIN

2) Viele Angaben über Beobachtungen morphologischer und anatomischer Natur an weißbunten Pflanzen sowie Beobachtung von solchen überhaupt finden sich bei KÜSTER 1919, 1925, PRINGSHEIM und SCHWARZ 1933, IMAI 1936.

## 1. Weißbuntheit durch ein stabiles Zeichnungs-Gen

Die Gen-bedingten Typen bezeichnen wir nach CORRENS mit „forma“.

Species:	forma:	Autor:
<i>Antirrhinum majus</i> . . . . .	<i>marmorata</i> <i>abasi-flava</i> <i>albomarginata</i>	KUCKUCK u. SCHICK 1930 SCHICK u. STUBBE 1932
<i>Collinsia bicolor</i> . . . . .	weißfleckig	HIORTH 1930
<i>Fragaria?</i> . . . . .	weiß und gelbfleckig	RICHARDSON 1920, 1923
<i>Godetia?</i> . . . . .	weiß und gelbfleckig	RASMUSSEN 1919
<i>Gossypium</i> , verschiedene Arten	weißfleckig	STROMAN u. MAHONEY 1925 HARLAND 1932
<i>Ipomoea imperialis</i> (Abb. 12a und b) . . . . .	<i>albomarmorata</i>	CORRENS 1920
<i>Lunaria biennis</i> . . . . .	<i>albomarginata</i>	CORRENS 1909, 1931
<i>Melandrium album</i> u. <i>rubrum</i>	buntblättrig	WINGE 1931
<i>Nigella damascena</i> . . . . .	gelbfleckig	TOXOPEUS 1927
<i>Oryza sativa</i> . . . . .	<i>striata</i>	MITRA u. GONGULI 1934
<i>Pharbitis Nil?</i> . . . . .	gelbfleckig	IMAI 1924, 1927, 1930 MIYAKE u. IMAI 1935
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	gelbfleckig	PARKER 1933
<i>Plantago major?</i> . . . . .	weiß und gelbfleckig	IKENO 1917
<i>Polygonum orientale</i> . . . . .	<i>grob-marmorata</i>	IMAI 1934
<i>Primula malacoides</i> (Abb. 14)	<i>albomarginata</i>	CORRENS 1931
<i>Secale cereale</i> . . . . .	weißbunt bis weiß gelbbunt	SIRKS 1929 BREWBAKER 1926
<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	Querfleck auf den Blättern	WEXELSEN 1932
<i>Tropaeolum majus</i> (Abb. 13a und b) . . . . .	<i>albopulverum</i>	CORRENS 1920 WARREN 1919 RASMUSSEN 1920 ANDERSSON 1924
<i>Vicia faba?</i> . . . . .	weißbunt <i>variegata</i>	KIESSLING 1914 SIRKS 1931a, 1931b
<i>Viola arvensis?</i> . . . . .	weißbunt	KRISTOFFERSON 1923
<i>Vitis vinifera?</i> . . . . .	weißfleckig gelbfleckig	RASMUSSEN 1916/1917 STUMMER u. FRIMMEL 1929
<i>Zea Mays.</i> . . . . .	<i>argentina</i> (Streifung) <i>Argostripe</i> (Streifung) <i>chloroblotch</i> (grünfleckig) <i>fine stripe</i> (Streifung) 1 <i>fine stripe</i> (Streifung) 2 <i>fine stripe</i> (Streifung) 3 <i>fine streaked</i> (Streifung) <i>green-striped</i> (grünstreifig) 1 <i>green-striped</i> (grünstreifig) 2 <i>Jojap striping</i> (Streifung) <i>Japonica</i> (Streifung) 1 <i>Japonica</i> (Streifung) 2 (Abb. 19) <i>Lineate</i> (Streifung) (Abb. 15) <i>Narrow leaf</i> ( $\pm$ -Streifung) <i>Piebald</i> 1—4 (Fleckung) <i>Polkadot</i> (Fleckung) (Abb. 16) <i>Striped auricle</i> 1—2 (Blattscheiden u. Ohrchen gestreift) <i>striated</i> (Streifung)	EYSTER 1926, 1929 EYSTER 1934 EYSTER 1934 LINDSTROM 1918 EYSTER 1926 EYSTER 1934 EYSTER 1934 ANDERSSON 1922 EMERSON 1912 MILES 1915 SPROGNE (unveröffentlicht) JENKINS 1924 EMERSON 1912 LINDSTROM 1918 EMERSON u. Mitarbeiter 1935 COLLINS u. KEMPTON 1920 EMERSON 1935 DEMEREK 1926b EYSTER 1924  EYSTER 1933, 1934  BRUNSON aus EMERSON 1935



Species:	forma:	Autor:
<i>Zea Mays</i> . . . . .	<i>sticky chromosome</i> (Streifung)	BEADLE 1932
	<i>threated</i> (Streifung)	SINGLETON u. JONES aus EMERSON 1935
	<i>white leaf base</i> (weiße Blattbasen)	STROMAN 1924 b
	<i>white sheath 1—3</i> (helle Blattscheiden) (Abb. 17)	KEMPTON 1921; CLARK 1932; RHOADES aus EMERSON 1935
	<i>yellow flecked</i> (gelbfleckig)	EYSTER 1934
	<i>yellow stripe 1—2</i> (gelbstreifig)	BEADLE 1929; BRINK aus EMERSON 1935
	<i>zebra striped 1—5</i> (Querstreifung) (Abb. 18)	DEMEREK 1921; STROMAN 1924 b; HAYES 1932; DEMEREK und SINGH aus EMERSON 1935

## 2. Weißbuntheit durch ein labiles Gen

Auch diese Gen-bedingten Typen werden nach CORRENS mit forma bezeichnet. Dabei wäre es zweckmäßig, die sicher durch labile Gene verursachten Formen auch durch das Kennwort *variabilis* oder *mutabilis* zu kennzeichnen, z. B. *Antirrhinum majus* forma *albostriata mutabilis*.

Species:	forma:	Autor:
<i>Antirrhinum majus</i> . . . . .	<i>albostriata mutabilis</i>	BAUR 1911, 1924; SCHERZ 1927; KUCKUCK u. SCHICK 1930; SCHICK und STUBBE 1932
	<i>bicolor</i>	
	<i>chamaeleon</i>	
	<i>florostriata</i>	
	<i>gilvostriata</i> <i>discolor</i>	
<i>Aquilegia vulgaris</i> . . . . .		BAUR 1910, 1911
<i>Avena sativa</i> . . . . .		CHRISTIE 1922
<i>Barbarea vulgaris?</i> . . . . .	<i>variegat-labil?</i>	BEIJERINCK 1904
<i>Capsella Bursa pastoris</i> (Abb. 20a und b) . . . . .		ANDERSSON 1924
<i>Coleus hybridus?</i> . . . . .	<i>albovariabilis</i>	DAHLGREN 1921
	<i>albopicta</i> ,	CORRENS 1919
	andere Form	CORRENS 1931
<i>Hordeum sativum</i> . . . . .		BEIJER 1932
<i>Mirabilis Jalapa</i> (Abb. 25) . . . . .	<i>„variegata“</i>	SÔ 1921; IMAI 1928
<i>Oryza sativa?</i> . . . . .		CORRENS 1909, 1910
<i>Petunia hybrida?</i> . . . . .		IMAI 1934
<i>Pharbitis Nil</i> . . . . .		CORRENS-KAPPERT 1936
		HAGIWARA 1926
		IMAI 1927
		MIYAZAWA 1929, 1932
<i>Plantago major</i> . . . . .	<i>albovariegata</i>	IKENO 1917, 1927
<i>Vicia Faba?</i> . . . . .		DARLINGTON 1929

## 3. Weißbuntheit als Chimäre von Geweben mit genischer Verschiedenheit

Wir bezeichnen sie als Chimären mit dem Worte *status* und wählen für diese Chimären mit genischer Verschiedenheit griechische Wortbildungen.

species:	status:	Autor:
<i>Arabis albida</i> . . . . .	<i>leucodermis</i> (= <i>pseudoleucodermis</i> CORRENS) <i>chlorotidermis</i> <i>chlorotipyrenus</i>	CORRENS 1919
<i>Glechoma hederacea</i> ? . . . . .	<i>leucodermis</i> (= <i>pseudoleucodermis</i> CORRENS)	CORRENS 1919 FUNAOKA 1924
<i>Melandrium album</i> (Abb. 21)	<i>leucodermis</i>	BAUR 1910
<i>Antirrhinum majus</i> . . . . .	<i>leucodermis</i>	BAUR 1923
<i>Pelargonium zonale</i> . . . . .	<i>chryso-dermis</i> ? und wohl noch andere weißbunte <i>Pelargonien</i>	NOACK 1924, 1925
<i>Veronica gentianoides</i> (Abb. 22)	<i>leucostephanus</i> ?	CORRENS 1920, 1928 RENNER 1936a, b MASSEY 1928

#### 4. Weißbuntheit als Chimären von Geweben mit plastidischer<sup>1)</sup> Verschiedenheit

Wir bezeichnen sie als Chimären mit dem Worte *status* und wählen für diese Chimären mit plastidischer Verschiedenheit lateinische Wortbildungen. Ob die Typen, bei denen nur mütterliche Vererbung vorkommt, immer scharf von dem durch beide Eltern Vererbten zu trennen ist, scheint mir mit RENNER 1936a zweifelhaft. Soweit die bisherigen Angaben reichen, wurde in der Tabelle *maculatio* und *paramaculatio* getrennt angegeben. Die Weißbuntheit nach Artbastardierungen wurde gesondert.

species:	status:	Autor:
<i>Agave americana</i> ? . . . . .		TRELEASE 1908
<i>Amarantus retroflexus</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i> ?	CHAPIN 1914
<i>Antirrhinum majus</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	BAUR 1910, 1911, 1930; SCHERZ 1927
<i>Arabis albida</i> (Abb. 23a u. b)	auch <i>paralbomaculatus</i> ? <i>albotunicatus</i> (= <i>leucodermis</i> CORRENS)	GAIRDNER u. HALDANE 1929 CORRENS 1919
<i>Artemisia vulgaris</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	RISCHKOW u. BULANOWA 1931
<i>Aubrietia graeca</i> . . . . .	<i>albotunicatus</i> (= <i>leucodermis</i> CORRENS)	CORRENS 1919
<i>Aubrietia purpurea</i> . . . . .		
<i>Avena sativa</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CHRISTIE 1922 ÅKERMAN 1933
<i>Barbarea vulgaris</i> ? . . . . .	<i>albomaculatus</i> ?	BAUR 1909
<i>Beta vulgaris</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	STEHLÍK 1921 MUNERATI 1928
<i>Capsicum annuum</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	DALE 1930
<i>Chlorophytum comosom</i> . . . . .	<i>albocinctus</i> ?	COLLINS 1922
<i>Chlorophytum elatum</i> . . . . .		BATESON 1926 YASUI 1929 CHITTENDEN 1927 MASSEY 1928
<i>Epilobium hirsutum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	MICHAELIS 1935
<i>Erodium cicutarium</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i> <i>paralbotunicatus</i>	SCHERZ 1927
<i>Funkia Sieboldiana</i> . . . . .	„ <i>albomarginatus</i> “ = <i>albocinctus</i> ?	CHODAT 1919
<i>Funkia ovata</i> . . . . .	<i>albocinctus</i> ?	
<i>Funkia lancifolia</i> . . . . .		
<i>Funkia japonica</i> . . . . .	<i>albocinctus</i> ?	YASUI 1929
<i>Fuchsia globosa</i> ? . . . . .		BEER 1921

1) Auch nach der Vorstellung eines labilen Plasmazustandes (CORRENS, K. L. NOACK u. a.) gehören die hier zusammengestellten Fälle in dieselbe Gruppe von Erscheinungen. Die Buntheit bei Artbastarden steht nach dieser Auffassung gesondert und wurde darum auch hier zwar im Zusammenhang, aber doch deutlich getrennt behandelt. W.

Species:	status:	Autor::
<i>Hieracium auricula</i> . . . . .		CORRENS 1922
<i>Hordeum sativum</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albomaculatus</i>	Só 1921 IMAI 1928 ÅKERMAN 1933
<i>Hydrangea hortensis</i> var. <i>variegata</i> . . . . .	<i>viridi-albotunicatus</i> ?	CHITTENDEN 1925 JONES 1934 RENNER 1936a
<i>Hypericum acutum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	NOACK 1932 -
<i>Hypericum perforatum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	CORRENS 1931
<i>Lychnis coeli rosa</i> ? . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	SHULL 1913
<i>Melandrium album</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	SHULL 1913
<i>Mercurialis annua</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CORRENS 1920
<i>Mesembryanthemum cordifolium</i>	<i>albopelliculatus</i> (gibt <i>expallescens</i> - Nachkommen)	CORRENS 1919
<i>Mimulus luteus</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	BROŽEK 1923, 1926, 1931
<i>Mirabilis Jalapa</i> (Abb. 24 und 25) . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i> selten	CORRENS 1909, 1908/09
<i>Nicotiana colossea</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	HONING 1927 TOLLENAAR u. MIDDELBURG 1930
<i>Oryza sativa</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	TAKEZAKI 1922, KONDÔ, TAKEDA, FUJIMOTO 1925, HISAMUNE 1930, IMAI 1928, MARINAGA 1932
<i>Pharbitis Nil</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	MIYAKE u. IMAI 1935
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	JOHANNSEN 1909 PARKER 1934
<i>Pelargonium zonale</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	BAUR 1909, NOACK 1930, CHITTENDEN 1925, ROTH 1927, JONES 1934, RENNER 1936a, b
<i>Petunia violacea</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	TERAO u. U 1929
<i>Pisum sativum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	DE HAAN 1933, KAJANUS 1923
<i>Primula sinensis</i> ? . . . . .	—	BAUR 1911, GREGORY 1915
<i>Primula veris</i> ? . . . . .	—	CHATTAWAY u. SNOW 1929
<i>Secale cereale</i> ? . . . . .	<i>albomaculatus</i>	BUCHINGER 1932
<i>Senecio vulgaris</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CORRENS 1922
<i>Solanum lycopersicum</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i> <i>albotunicatus</i>	MACARTHUR 1928
<i>Sorghum vulgare</i> . . . . .	<i>peraurea-grün-Chimären</i> <i>albostriatum</i>	SCHLÖSSER 1935 KARPER u. CONNER 1931 KARPER 1934
<i>Stellaria media</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CORRENS 1922, 1931, FUNAOKA 1924
<i>Taraxacum officinale</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CORRENS 1922
<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	KAJANUS 1913, NIJDAM 1932
<i>Triticum sativum</i> . . . . .	—	ÅKERMAN 1929
<i>Urtica pilulifera</i> . . . . .	<i>albomaculatus</i>	CORRENS 1920
<i>Viola arvensis</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	CLAUSEN 1930
<i>Yucca aloifolia</i> ? . . . . .	—	TRELEASE 1908
<i>Zea Mays</i> . . . . .	<i>albostriatum</i> (1) <i>albostriatum</i> (2)	ANDERSON 1923 DEMEREK 1927 ZIRKLE 1929 EYSTER 1934

## Weißbuntheit bei Artbastarden:

Species:	status:	Autor:
<i>Campanula carpathica</i> + <i>pelviformis</i> ? . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	PELLEW 1917
<i>Geranium bohemicum</i> + <i>deprehensum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	DAHLGREN 1923, 1925
<i>Geranium</i> -Artbastarde . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	NEWTON bei CHITTENDEN 1927
<i>Hypericum acutum</i> × <i>montanum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	NOACK 1931, HERBST 1935
<i>Hypericum quadrangulum</i> × <i>montanum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	HERBST 1935, NOACK 1931
<i>Hypericum hirsutum</i> × <i>pulchrum</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	NOACK 1934
<i>Hypericum acutum</i> × <i>quadrangulum</i> . . . . .	?	FAHRENHOLTZ 1927, NOACK 1934, HERBST 1935
<i>Oenothera</i> -Artbastarde . . . . .	<i>paralbomaculatus</i> <i>paralbctunicatus</i>	RENNER 1922, 1924, 1925, 1927, 1929, 1936; HERBERT-NILSSON 1912, DE VRIES 1901, STOMPS 1920
<i>Pelargonium</i> -Artbastarde . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	L. SMITH 1915, CHITTENDEN 1927
<i>Rhododendron</i> -Artbastarde. . . . .	<i>paralbomaculatus</i> ?	NOGUCHI 1932
<i>Silene otites</i> × <i>pseudotites</i> . . . . .	<i>paralbomaculatus</i>	NEWTON 1931

5. Weißbuntheit verursacht durch ein verschiedenes Cytoplasma<sup>1)</sup>

Species:	status:	Autor:
----------	---------	--------

## a) Innerhalb einer Sippe

*Humulus japonicus* (Abb. 26) || WINGE 1917

## b) Reziprok verschiedene Artbastarde

<i>Campanula medium</i> × <i>mirabilis</i> . . . . .		CORRENS 1928
<i>Geranium</i> -Hybriden? . . . . .	grün-bunt	NEWTON bei CHITTENDEN 1927
<i>Hypericum acutum</i> × <i>montanum</i> ? . . . . .	verwaschene Zeichnung	NOACK 1931
<i>Hypericum acutum</i> × <i>quadrangulum</i> ? . . . . .	verwaschene Zeichnung	HERBST 1935
<i>Linum hirsutum</i> × <i>viscosum</i> . . . . .		FISCHBACH 1933
<i>Oenothera Berteriana</i> × <i>odorata</i> . . . . .		SCHWEMMLE 1935
<i>Rhododendron serpyllifolium</i> × <i>Kaempferi</i> ? . . . . .		NOGUCHI 1932

## 6. Unklare Fälle

Species:	status:	Autor:
<i>Borrago officinalis</i> . . . . .	durch beide Eltern nicht mendelnd vererbt.	NOACK 1931
<i>Vicia Faba</i> . . . . .	modifizierbare Weißbuntheit	DARLINGTON 1929
<i>Geum urbanum</i> × <i>rivale</i> . . . . .	durch Kälte weißbunt, spaltend	ROSEN 1935

(WETTSTEIN)

1) Ob eine Praedetermination oder ein verschiedenes Plasmon vorliegt, ist in den meisten Fällen nicht zu entscheiden. Letzteres bei *Humulus* und *Oenothera* wahrscheinlich. (W.).

## V. Reziprok ungleiche Bastarde

Wir können das Material, das uns zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen reziproker Verschiedenheiten zur Verfügung steht, ohne Zwang in zwei Hauptgruppen bringen. Bei beiden handelt es sich um Bastardierungen im weitesten Sinne. Auf der einen Seite variieren wir die Plasmamenge der Eltern bei gleichbleibendem Chromosomensatz. Wir benutzen dazu den Unterschied zwischen der männlichen und der weiblichen Keimzelle, indem wir reziproke Kreuzungen ausführen. Es fragt sich dann, ob die Produkte bei erblicher Verschiedenheit der Eltern verschieden ausfallen können, und wenn ja, was daran Schuld ist. Auf der anderen Seite versuchen wir, einen Kern mit einem sippenfremden Plasma in Verbindung zu bringen. Dabei hat es sich bisher fast nur — aus Gründen, die auf der Hand liegen — um das Eiplasma einerseits und den Spermakern andererseits gehandelt, also um die Befruchtung eines kernlos gemachten Eies oder Eifragmentes durch einen sippenfremden Spermakern; nur NAWASCHIN (1927) hat aus den Folgen von Reduktionsteilung und Rückkreuzung bei einem Pflanzenbastard Schlüsse gezogen. Vor einiger Zeit hat HARDER (1927) solche Versuche mit Organismen begonnen, bei denen die Befruchtung in der Vereinigung gleichwertiger Zellen besteht, und der eine Kern nach ihr, vor seiner Verschmelzung mit dem andern, abgetötet wurde.

Wir beginnen mit den Bastardierungsversuchen auf normalem Wege, wo wir mehr Tatsachen zur Verfügung haben, und die uns näher stehen, wenn es sich um den Gültigkeitsbereich der Mendelschen Vererbung handelt; sind ihre Gesetze doch auf dem gleichen Wege gewonnen worden.

### 1. Die Ergebnisse reziproker Bastardierungen

Im großen und ganzen und auf den ersten Blick scheint alles, was außerhalb des Kernes liegt, keine Rolle bei der Vererbung zu spielen. Die beiden reziproken Kreuzungen  $A_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$  und  $B_{\text{♀}} \times A_{\text{♂}}$  fallen im allgemeinen gleich aus, trotz des gewaltigen Unterschiedes, der zwischen dem, was Vater und Mutter der Masse nach zum neuen Individuum beisteuern, besteht. Diese Tatsache hat ja seinerzeit NÄGELI (1884) als ersten veranlaßt, zweierlei Plasmen zu unterscheiden, ein Idioplasma mit den erblichen Anlagen, von denen Vater und Mutter für den neuen Organismus gleichviel beisteuern (das er sich aber nicht im Kern lokalisiert dachte) und ein Trophoplasma, das den Stoffwechselfvorgängen im weitesten Sinne dient, und das ausschließlich oder fast ausschließlich dem neuen Organismus von der Mutter mitgegeben wird.

So richtig und wichtig diese Unterscheidung ist, die wohl allgemein anerkannt wird, so wenig zwingend läßt sich so begründen, daß der ganze Vererbungsvorgang allein vom Kern, respektive von dessen Chromosomen, abhängt. Denn wenn auch der Unterschied in der Masse sicher fast ausschließlich durch das Trophoplasma des Eies bedingt ist, so könnte daneben doch ein freilich fast verschwindender Bruchteil des Eiplasmas auch Idioplasma sein. WINKLER (1924) hat das wieder auseinandergesetzt.

Vor allem trifft aber die Annahme, daß die beiden reziproken Verbindungen  $A_{\text{♀}} \times B_{\text{♂}}$  und  $B_{\text{♀}} \times A_{\text{♂}}$  identisch ausfallen, lange nicht immer zu.

Wohl die älteste, jedenfalls die bekannteste Angabe über solche Bastarde bezieht sich auf Tiere, Pferd und Esel, Maultier und Maulesel. Sie ist meines Wissens noch immer nicht völlig klargestellt. Im folgenden werden wir aber

mehr Beispiele aus dem Pflanzenreiche als aus dem Tierreich finden. Schuld daran ist nicht nur, daß die Botaniker seit langer Zeit intensiver und umfassender bastardierte haben. Der Grund liegt tiefer. Die Pflanzen eignen sich besser zu kritischen Experimenten. Wenn sie, wie gewöhnlich, gemischtgeschlechtlich sind, braucht man für die beiden möglichen Kombinationen nur zwei Individuen, und so läßt sich die Fehlerquelle vermeiden, die bei der Verwendung getrenntgeschlechtiger Organismen darin liegt, daß man von jeder Sippe für den Versuch zwei Individuen braucht. Es genügt eben nicht, die reziproken Kreuzungen zwischen verschiedenen Individuen zweier Arten auszuführen. Die Eltern müssen zwei verschiedenen Genotypen, im idealen Falle zwei reinen Linien angehören.

Zunächst müssen wir eine Menge Fälle ausscheiden, bei denen die reziproken Bastardierungen deshalb verschiedene Ergebnisse zeigen, weil der mütterliche Organismus, in dem das Kreuzungsprodukt heranreift, auf dieses einen Zwang ausübt. Es spielen dann also Einflüsse eine Rolle, die außerhalb liegen; wir wollen ihre Resultate unter Benutzung eines Ausdruckes, den LOTSY (1904) geprägt hat, Biaiomorphosen — eigentlich sollte man nach LOTSY Biaio-metamorphosen sagen — nennen.

### A. Biaiomorphosen

Das Paradigma dafür liefern viele Maisbastarde (CORRENS 1901), z. B. jene zwischen der kleinkörnigen *f. nana* und der großkörnigen *f. alba*. Bei wechselseitiger Befruchtung sind die Xenienkörner (mit ihrem Bastardendosperm und ihrem Bastardembryo) etwa so schwer (und damit etwa so groß) wie die Körner der Mutter nach Selbstbestäubung und Inzucht. Die kleine Tabelle 3 zeigt das gut; bei den Elternsippes sind außer dem Durchschnittsgewicht (fett gedruckt) auch die Maxima und Minima angegeben. Die einzelnen Zahlen sind selbst wieder Mittelwerte für meist 10 bis 20 zusammen gewogene Körner je eines Kolbens.

Tab. 3. Gewicht der Körner in Milligramm<sup>1)</sup>

Sippe <i>alba</i>	Xenien <i>alba</i> ♀ × <i>nana</i> ♂	Xenien <i>nana</i> ♀ × <i>alba</i> ♂	Sippe <i>nana</i>
462— <b>353</b> —203	422, 404, 400, 387, 374, 359, 341, 264	89, 81, 74	121— <b>87</b> —59

Abgesehen von einer zuweilen deutlichen Wirkung der „Heterosis“<sup>1)</sup>, die sich in einer Zunahme des Korngewichtes ausspricht, haben die Xenienkörner also das Gewicht und damit die Größe der Körner der Mutter (Abb. 27).

Zerlegt man das Korn und bestimmt das Gewicht des Embryos und des Endosperms getrennt, so sieht man, daß ihr Verhältnis ungefähr das gleiche bleibt. Der Embryo *nana* ♀ × *alba* ♂ wird nicht wesentlich größer als ein *nana*-Embryo; der Embryo *alba* ♀ × *nana* ♂ bleibt so groß wie ein *alba*-Embryo. Das Verhältnis von Embryo zu Endosperm ist bei *nana* wohl etwas anders als bei *alba*; in Prozenten macht der Embryo 10,5—12% bei *nana* und 10,7—13,4% bei *alba*

1) Ich habe (1901, S. 28 (Ges. Abh. 113); S. 81 (Ges. Abh. S. 176) zweimal ausdrücklich auf diese Wirkung der Kreuzbefruchtung, (die freilich hier gegenüber der Biaiomorphose ganz zurücktritt, hingewiesen. Wenn mir neuere amerikanische Autoren (COLLINS und KEMPTON 1913) vorwerfen, ich hätte sie nicht genug beachtet, so ist ihnen selbst das mit meinen Angaben passiert.

(vom Gesamtgewicht ohne Fruchtschale) aus, ist also für den Embryo bei *nana* etwas weniger günstig. Die Xenienkörner scheinen darin intermediär zu sein (*alba* ♀ × *nana* ♂ 10,4—11,4 Proz., *nana* ♀ × *alba* ♂ 10,4—11,7 Proz.); das spielt aber gegenüber dem absoluten Größenunterschied keine Rolle (1901, S. 46, 64ff., 117 [Ges. Abh. S. 133, 155ff., 216]).

Wie die Größenunterschiede der Maiskörner verhalten sich auch ihre echten Formunterschiede (zu denen z. B. die runzlige Beschaffenheit der Zuckermaise, gegenüber den glattkörnigen Stärkemaisen, nicht gehört) (1901). Kreuzt man eine spitzkörnige Sippe, z. B. *f. leucoceras*, mit einer rund-

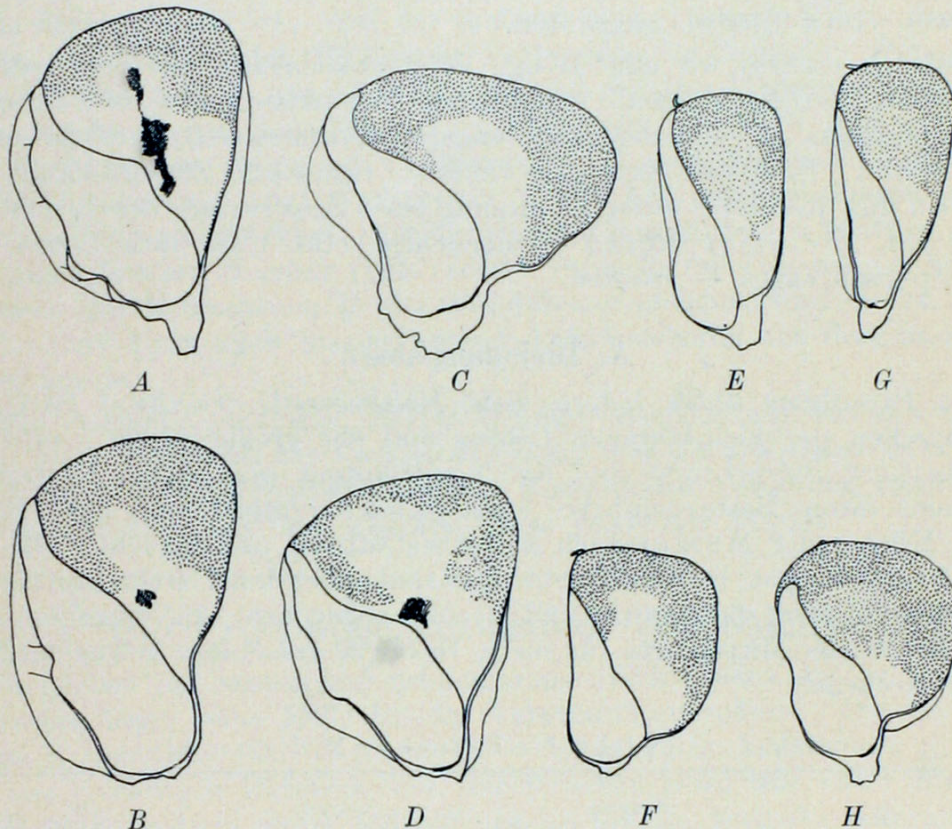


Abb. 27. *Zea Mays*, Körner von Xenien und ihren in der Größe stark differierenden Eltern, bei gleicher Vergrößerung in sagittalem Medianschnitt. A, B *alba*. Statt Körnern der reinen Sippe sind Xenienkörner *alba* ♀ × *coeruleodulcis* ♂ dargestellt; bei dieser Sippe hat die Fruchtschale dieselbe Form und dasselbe Volum wie bei *alba* selbst. C, D *alba* ♀ × *nana* ♂. E, F *nana* ♀ × *alba* ♂. G, H *nana*. Je nach dem die Körner dicht geschlossen oder locker standen, sind sie schmaler und höher oder niedriger und breiter. Vergr. 40/10. (Nach CORRENS 1901.)

körnigen, z. B. *vulgata*, so füllen Bastardembryo und Bastardendosperm die völlig unverändert bleibende Frucht(und Samen-)schale der Mutterpflanze einfach aus. *Leucoceras* ♀ × *vulgata* ♂ ist nicht stumpfer als typische *leucoceras* und *vulgata* ♀ × *leucoceras* ♂ nicht weniger abgerundet als typische *vulgata*. Abb. 28 zeigt das deutlich genug.

Die Mutterpflanze bildet eben aus der Frucht-(und Samen-)schale eine Hohlform, deren Größe (Inhalt) und Gestalt durch ihre erblichen Faktoren bestimmt wird, Embryo und Endosperm füllen sie aus, wie es eine plastische halbflüssige Masse unter Druck täte. Bei *f. leucoceras* bleibt nur die äußerste Spitze der „Form“ frei; auch sie auszufüllen, dazu ist die Plastizität des Endosperm offenbar doch zu gering, besser wohl sein eigenes Formbildungsstreben zu groß. Experimentell müßte sich das auch zeigen lassen, einerseits etwa durch

Eingipsen, andererseits durch Spalten der Fruchtschale. Solche Versuche sind mir seinerzeit nicht gelungen; die Endosperme gingen stets an Pilzinfektionen zugrunde. Die Natur hat aber selbst einen sehr hübschen Beweis erbracht. Vor 25 Jahren fand ich eine Maissippe, bei der an einer ganz bestimmten Stelle — etwas unter der Insertion des Griffels, oft, aber nicht immer, die Frucht- (und Samen-)schale durchbrochen wird, und das Endosperm in Form eines größeren oder kleineren — bei freier Entwicklung kugligen Knopfes hervortritt. Ich habe diese erbliche Sippe, aus der Gruppe der *albae*, in meinen No-

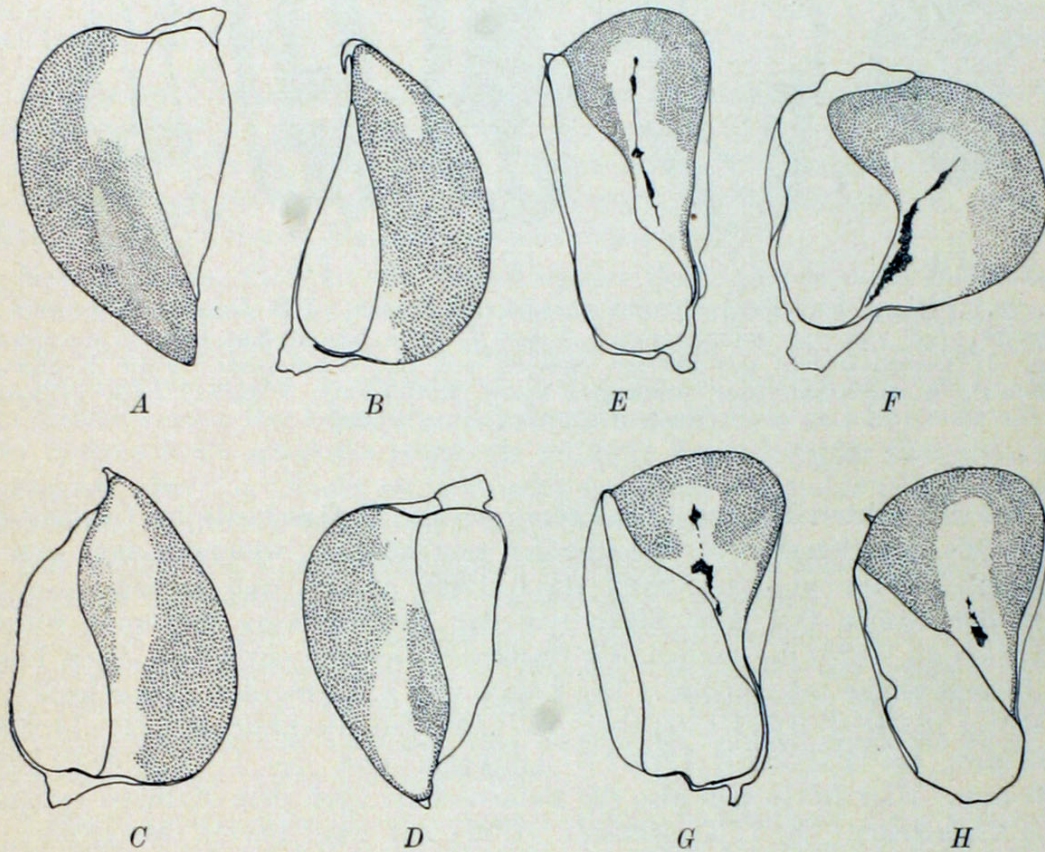


Abb. 28. *Zea Mays*, Körner von Xenien und ihren in der Form stark differierenden Eltern, bei gleicher Vergrößerung in sagittalem Medianschnitt. A, B *leucoceras*. C, D *leucoceras* ♂ × *vulgata* ♂. E, F *vulgata*. G, H *vulgata* ♀ × *leucoceras* ♂. Auch hier sind die Körner, je nachdem sie dicht geschlossen oder locker standen, schmaler und höher oder niedriger und breiter. Vergr. 40/10. (Nach CORRENS 1901.)

tizen „Hernien“-Sippe genannt; sie ist jüngst von ZAPPAROLI (1927) unter dem gleichen — ja naheliegenden — Namen („Hernious“) aus mehreren Sortengruppen beschrieben worden. (Daß er die Hernie an Stelle der Griffelinsertion hervordringen läßt, ist gewiß ein Irrtum).

Wie weitgehend die Hohlform für den Embryo vorgebildet sein kann, wie wenig jedoch sich seine Organe darum zu kümmern brauchen, zeigen zwei von A. ZIMMERMANN (1893) beschriebene Samen der *Vicia Faba*. Sie hatten scheinbar zwei Würzelchen, das eine war die echte Radicula, das andere ein Anhängsel eines Kotyledo oder beider Kotyledonen, das in eine von der Samenschale gebildete Hohlform für das Würzelchen, — die von diesem aber nicht benutzt worden war — hineingewachsen war (Abb. 29).

Ob sich eine Biaiomorphose einstellt, hängt nach dem schon Gesagten, außer von Embryo (und Endosperm), von der genetisch bedingten Größe



der Hohlform der Samen- oder Fruchtschale und ihrer Starrheit ab. T. TAMMES (1911) gibt sie für den Lein an, dessen (nährgewebereichen) Samen nach den Sippen sehr auffallend verschieden groß sind (Minimum *Linum angustifolium* mit 2,4 mm mittlerer Länge, Maximum *L. usitatissimum aegyptiacum* mit 6,8 mm mittlerer Länge). E. v. TSCHERMAK fand sie bei Erbsen<sup>1)</sup>, vermißte sie aber (1929) bei der Linse.

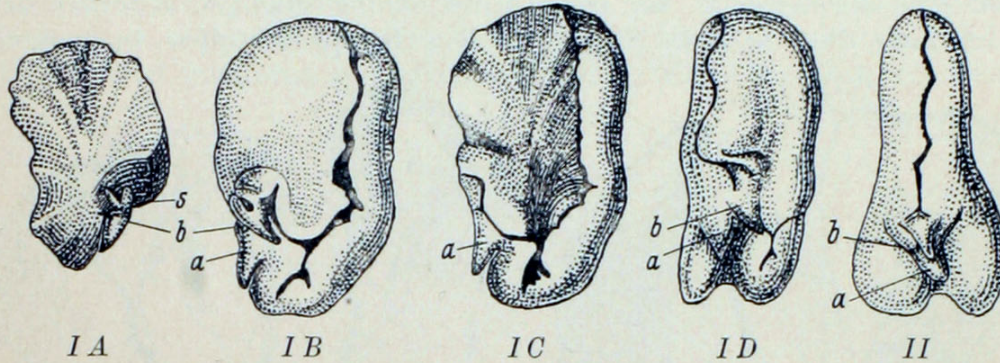


Abb. 29. *Vicia Faba*. Zwei abnorm entwickelte Samen. I B Gesamtansicht von der Breitseite, I D von der Schmalseite, I A und I C die beiden Kotyledonen einzeln von innen. II Gesamtansicht des zweiten Samens von der Schmalseite. b die Keimwurzel (*Radicula*), a wurzelähnliches Anhängsel eines Kotyledons, s Keimknospe (*Plumula*). (Nach A. ZIMMERMANN, 1893.)

Bei den echten Bohnen (*Phaseolus*), wo die Unterschiede im Gewicht und der Größe der Samen viel bedeutender sein können, widersprechen sich die Angaben. Während JOHANNSEN (1906, 1909) angibt, daß Dimensionen und Form der Samen fast ganz allein von der Mutterpflanze bestimmt würden, fand TAVČAR (1926) die Samen, die Bastardembryonen enthielten, nach Länge, Breite und Dicke intermediär. Die Länge war z. B. bei der „Papstfiole“ (P) im Mittel  $12,048 \pm 0,017$  mm, bei der „Weißen Ilsenburger“ (I)  $14,235 \pm 0,023$  mm, bei  $P \text{♀} \times I \text{♂}$   $12,942 \pm 9,094$  mm und bei  $I \text{♀} \times P \text{♂}$   $12,875 \pm 0,098$  mm. Hier hätte sich also die Samenschale nach dem Embryo gerichtet, nicht umgekehrt. E. v. TSCHERMAK (1922) hat zwei Sorten bastardiert, die noch stärker verschieden waren; „Zucker-Reisperl“, mit einem mittleren Gewicht von 0,10026 g, mit „Anker“, mit einem mittleren Gewicht von 0,5732 g, leider nur in einer Richtung. Reisperl  $\text{♀} \times \text{Anker} \text{♂}$  gab  $F_1$ -Samen mit einem mittleren Gewicht von 0,1961 g, also gegenüber denen der Mutter eine Zunahme fast auf das Doppelte. Sie könnte wohl noch bei intermediärem Gewicht des Bastardembryos auf einer beträchtlichen Dehnbarkeit der Samenschale beruhen.

Einen gewissen Ersatz für die fehlende reziproke Kreuzung groß  $\text{♀} \times$  klein  $\text{♂}$  bieten Versuche von SIRKS, über die freilich erst vorläufig berichtet ist. (1925). Eine schwersamige Sippe (mit gefärbter Samenschale) gab mit dem Pollen einer leichtsamigen (weißschaligen) mehr oder weniger intermediäre Samen (also leichtere als sie die Mutter bei Selbstbefruchtung gibt), während eine leichtsamige mit dem Pollen der (selben?) schwersamigen etwas schwerere Samen gibt als nach Selbstbefruchtung, somit „eine ziemlich starke Metroklinie“ zeigt.

<sup>1)</sup> Hier hatte schon HURST (1904) angegeben, daß die Samen mit den Bastardembryonen so schwer würden wie die Samen der Sippe, die als Mutter diente. (6 „British Queen“ oder 5 Bastardsamen [ $\text{♀ B. Q.} \times \text{♂ Ecl.}$ ] = 16 „Eclipse“.)

Die Ergebnisse der letzten Untersuchungen, die ich kenne, von WINGARD (1927), sind in der kleinen Tabelle 4 zusammengestellt.

Tab. 4

Sippen und Bastarde	Zahl der Samen	Durchschnittsgewicht	Mittlere Dicke cm	Mittlere Breite cm	Mittlere Länge cm	Mittleres Volum cm <sup>3</sup>
Marbelhead, selbstbefr. . .	67	0,69	0,777	0,957	1,340	1,006
Marbelh. ♀ × Powell ♂ . .	22	1,08	0,852	1,091	1,760	1,636
Powell ♀ × Marbelh. ♂ . .	20	0,44	0,553	0,724	1,524	0,609
Powell Prolific, selbstbefr.	20	0,42	0,552	0,724	1,522	0,607

Bei diesen Versuchen war also der Pollen der schwereren Sippe bei der leichteren einflußlos; die Bastardembryonen zeigten nicht einmal den Einfluß der Fremdbestäubung. Der Pollen der leichteren veranlaßte dagegen bei der schwereren die Ausbildung von Samen, die statt leichter um etwa die Hälfte schwerer waren als nach Selbstbefruchtung!

Man sieht aus alledem; das Verhalten der Bohnengröße nach Bestäubung mit dem Pollen einer Sorte mit abweichender Samengröße ist auch jetzt noch nicht geklärt. Wieviel ist von den bisherigen Ergebnissen auf Heterosis, wieviel auf Biaiomorphose bei intermediärer Embryogröße zurückzuführen? Wird beim Größerwerden der Samen die Schale rein mechanisch gedehnt oder wächst sie? Welche Rolle spielt die Sippe als solche? Versuchsfehler sind wohl ausgeschlossen, aber das Objekt ist, wie jeder weiß, der *Phaseolus vulgaris*-Sippen bastardieren wollte, in technischer Hinsicht ungünstig.

Für *Vicia Faba*, deren verschiedene Sippen sich auch sehr auffällig in ihrer Samengröße unterscheiden können, macht ganz neuerdings E. v. TSCHERMAK (1929) einige Angaben. *f. dura* (0,456 g) gab mit Pollen von *f. „Windsor“* (2,16 g) bestäubt, Samen von 1,2 g, *f. „Windsor“* mit Pollen der *f. minor* (0,72 g) solche von 1,77 g. (Alles Durchschnittsgewichte). Die Samen mit den Bastardembryonen standen also zwischen den Samen der Eltern, wenn sie auch den Samen der Mutter etwas ähnlicher waren.

Weizen-Xenien, über die BLARIGHEM (1913a, b) berichtet, sind, wenigstens großen Teils, auch wohl Biaiomorphosen. So sollen bei *Triticum turgidum* ♀ × *vulgare* ♂ die Bastardkörner in der Länge dem *T. turgidum*, das kleinere Körner hat, gleichen, in der Dicke dem *T. vulgare*, und PEKEO (1914) gibt für die Verbindung *T. durum* ♀ (Körner lang und schlank, zugespitzt) × *vulgare* ♂: (Körner plump oval mit breiten Enden) an, daß die Bastardkörner relativ breit und kurz waren und abgestutzte Enden hatten. BIRGER KAJANUS (1927), dem diese Angaben entnommen sind, ist ihnen gegenüber etwas mißtrauisch.

Eigenartig ist, nach BIFFEN (1905, 1908) das Verhalten des Endosperms beim Weizen, ob es glasig oder (infolge des Luftgehaltes zwischen den nicht dicht zusammenschließenden Zellen) mehlig ist. Er bastardierte z. B. *Triticum polonicum* (glasig) mit *T. turgidum* (Rivet, mehlig) und fand die beiden reziproken Bastardkörner gleich und zwar glasig. Ebenso waren aber auch die Körner der F<sub>1</sub>-Pflanzen (die also F<sub>2</sub>-Endosperme enthielten) alle glasig. Erst die F<sub>2</sub>-Pflanzen zeigten eine deutliche Spaltung; jede hatte einerlei Körner, teils glasig, teils mehlig (BIFFEN glaubte das Verhältnis 3 : 1 zu finden, es können aber auch mehr Gene beteiligt sein).

Es handelt sich also um eine mendelnde Eigenschaft der Mutterpflanze, nicht des Endosperms selbst, dem sie von der vorhergehenden Generation aufgedrängt wird. Merkwürdig ist noch, daß die glasigen Körner stickstoff-

reicher sind als die mehligten. Auch das muß also von der Mutterpflanze bestimmt werden.

Andere Forscher fanden, bei anderen Weizensippen, die Bastardendosperme intermediär (Literatur bei BIRGER KAJANUS 1927), was aber an der Hauptsache, daß eine Pflanze nur einerlei Körner (Endosperme) hervorbringt, nichts ändert.

Sehr auffallende Größenunterschiede zwischen den (endospermhaltigen) Samen verschiedener Arten derselben Gattung kommen bei *Nicotiana* vor. Schon GÄRTNER fand, daß sich die Samen, die er durch reziproke Kreuzung der *N. paniculata* und *N. rustica* erhielt, von denen der Art, die jedesmal als Mutter gedient hatte, nicht unterschieden. Bei *N. rustica* ist das Volumen der Samen fast 20mal größer als bei *N. Rusbyi*; nach BRIEGER (1929) gibt die Kombination *Rusbyi* ♀ × *rustica* ♂ Samen, die nicht keimten, während die Embryonen der umgekehrten Kombination sich normal weiterentwickeln. Es liegt sehr nahe die Ursache für das verschiedene Verhalten in der sehr ungleichen Größe der Hohlform bei den beiden Elternarten zu suchen.

Einen Fall, dessen Deutung als Biaiomorphose noch fraglich ist, fand FAHRENHOLTZ (1927) bei seinen Bastardierungsversuchen mit *Hypericum*-Sippen. Das Hundertkorngewicht der Samen richtete sich bei reziproken Kreuzungen innerhalb des *perforatum*-Typus (dessen Sippen darin konstante Unterschiede zeigen) nach der Mutter. Ich stelle die merkwürdigsten Ergebnisse in Tabelle 5 zusammen, wobei die Sippen nach ihrer Herkunft bezeichnet sind.

Tab. 5

Leipzig, selbst 13,0	L ♀ × M ♂ 12,5	M ♀ × L ♂ 7,3	Münster, selbst 10,7
	L ♀ × G ♂ 12,2	G ♀ × L ♂ 8,7	Genua, selbst 10,2

Hundertkorngewichte in Milligramm.

FAHRENHOLTZ möchte diese reziproken Verschiedenheiten auf Plasma-wirkung im Sinne von RENNER und KUPPER (1921) zurückführen (vgl. S. 104). Mir scheint aber auch die Erklärung durch eine Biaiomorphose, die die Samen jener Verbindungen, bei denen „Münster“ und „Genua“ die Mütter sind, durch die zu enge Schale klein hält, nicht ausgeschlossen<sup>1)</sup>.

Bei den Tieren ist die Größe des Bastardeies (d. h. des Eies, das durch ein sippenfremdes Spermium befruchtet wurde) aus leicht verständlichen Gründen wohl immer ganz (oder einzeln nahezu so) eine rein mütterliche Eigenschaft. Für *Drosophila melanogaster* hebt WARREN (1924) ausdrücklich hervor, daß die Größe des F<sub>1</sub>-Eies (aus dem der F<sub>1</sub>-Embryo hervorgeht, vor der Befruchtung festgelegt sei und offenbar von dem Genom in Spermatozoon nicht (auffällig?) geändert werde. Sie entspreche der als Mutter verwendeten Sippe. F<sub>2</sub> ist darin intermediär<sup>2)</sup>. Wechselseitig gekreuzt wurden zwei Sippen, von denen die eine („abrupt“) eine mittlere Eilänge von 0,552 mm, die andere („bar“) eine solche von 0,445 mm besaß.

<sup>1)</sup> Nach meinen eigenen Erfahrungen mit dem Objekt kommen äußerlich normale, aber taube Samen vor. Vielleicht bedingt die zahlreiche Anwesenheit von solchen die auffallende Tatsache, daß bei den einen Kombinationen (M ♀ × L ♂ und G ♀ × L ♂) das Hundertkorngewicht der Samen noch leichter gefunden wurde als bei den leichtsamigen Müttern.

<sup>2)</sup> Eine freilich sehr geringe Metroklinie scheint mir nach WARRENS Tab. 5 doch möglicherweise vorhanden zu sein.

Bei Hühnern und Fringilliden haben weder P. HOLDEFLEISS (1911) noch A. v. TSCHERMAK (1910, 1921) einen Einfluß des Vaters sicherstellen können, obwohl sie ihn für die Färbung annehmen. R. MARK (1930) hat keine Messungen angestellt.

Wirkung der Biaiomorphosen zeitlich über den Samen hinaus.

Es kann nicht wundernehmen, wenn sich die Folgen der Biaiomorphose durch die Samen- oder Fruchtschale noch bei der Keimung der Bastardembryonen und selbst darüber hinaus zeigen. Das konnte T. TAMMES (1911) bei ihren Leinbastarden feststellen, und ich selbst hatte schon gefunden (1901) daß beim Mais *f. nana* ♀ × *f. alba* ♂ wie *nana*, *f. alba* ♀ × *f. nana* ♂ wie *alba*, das heißt langsamer, keimt. Solche Unterschiede in der Keimungsenergie und weiteren Entwicklung sind ja auch bei den Samen und Früchtchen desselben Individuums, je nach der Größe des Embryos, bekannt, am auffallendsten wohl für *Atriplex hortensis* nach H. MOLISCH (BAAR 1913). Die großen, aufrechten, braun- und dünnschaligen Früchtchen geben Keimlinge, die sich zunächst viel kräftiger entwickeln, als jene aus den kleinen, ebenfalls aufrechten, schwarz- und dickschaligen Früchtchen; doch war bei meinen eigenen Versuchen der Unterschied zuletzt ausgeglichen.

WICHLER (1913) fand einen Unterschied in der Entwicklung (Größe) der F<sub>1</sub>-Generation der reziproken Bastarde zwischen *Dianthus Armeria* und *D. deltoideus*, der, wenn man die ganzen Beete verglich, deutlich genug war. Hatte *D. Armeria* die Mutter abgegeben, so waren die Pflanzen kräftiger. Er führt das verschiedene Verhalten, wohl mit Recht, auf die ungleiche Größe der Samen der beiden Eltern und damit auf die davon abhängige der Bastardembryonen zurück. *D. Armeria* hat die größeren Samen.

Vielleicht gehören auch BEN HILLS (1925) Beobachtungen an den reziproken Bastarden zwischen *Digitalis purpurea* und *D. Thapsi* einerseits und *D. lutea* und *D. ambigua* andererseits hierher. Er konnte nur hinsichtlich der Kotyledonen Unterschiede entdecken; von der Bildung des ersten Blattes ab sollten die Reziproken ununterscheidbar sein (HILL setzte sich damit in scharfen Gegensatz zu JONES

[1912], vgl. S. 77). Die Form und Größe der Kotyledonen richtete sich aber nach der Mutter. *D. purpurea* und *D. Thapsi* haben etwa kreisrunde Keimblätter, die meist etwas breiter als lang sind, *D. lutea* und *D. ambigua* dagegen elliptische bis eiförmige, also meist solche, die länger als breit sind; mit dem Auswachsen werden sie breiter, Abb. 30. Völlig der Mutter gleich sind die Kotyledonen der Bastarde jedoch nicht, wie ein genaueres Eingehen auf das Verhältnis Länge : Breite zeigt. Zur Erklärung nimmt schon HILL, einer Anregung G. H. SHULLS folgend, einen formenden Einfluß der

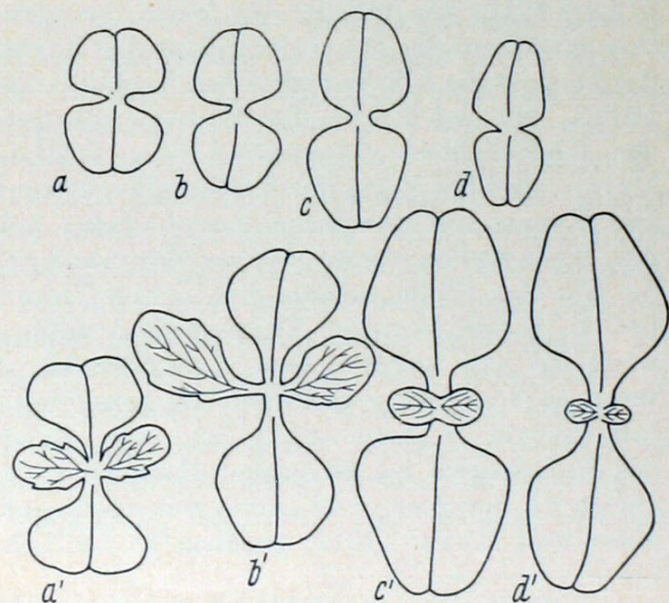


Abb. 30. Keimlinge von *Digitalis purpurea* a, a', *D. purpurea* ♀ × *lutea* ♂ b, b', *D. lutea* ♀ × *purpurea* ♂ c, c' und *D. lutea* d, d'. (Nach J. BEN HILL 1925.)

(rein mütterlichen) Samenschale auf die Kotyledonen an, also eine Biaiomorphose. Jedenfalls sind die Samen von *D. lutea* und *D. ambigua* wesentlich größer, als die der *D. purpurea* und *D. Thapsi*; sie sollen auch hartschaliger sein.

HILLS Beobachtungen sind von MICHAELIS (1931) bestätigt worden. HILL selbst hat aber seitdem (1929) Beobachtungen über die Metroklinie anderer Eigenschaften dieser Bastarde mitgeteilt, die nicht als Biaiomorphosen aufgefaßt werden können und die ursprüngliche von HILL gegebene Deutung der Kotyledonenformen sehr fraglich erscheinen lassen.

### B. Arithmomorphosen

Eine Reihe von reziprok verschiedenen Bastardierungen erklärt sich dadurch, daß die beiderlei Eltern nicht die gleiche Zahl von Genen für eine bestimmte Eigenschaft beizusteuern brauchen. Gehören dann die Geschlechtszellen verschiedenen Sippen an, so ist es ganz verständlich, daß unter Umständen die beiden reziproken Verbindungen nicht gleich ausfallen. Um eine kurze Bezeichnung zu haben, wollen wir in diesen Fällen von „Arithmomorphosen“ sprechen, auch wenn es sich nicht um Merkmale der Gestalt im eigentlichen Sinn handelt.

Das Paradigma dafür liefern wieder die Bastardendosperme im Pflanzenreich, z. B. beim Mais (1901). Bekanntlich verschmelzen bei ihrer Bildung regelmäßig zwei („Pol“-) Kerne im Embryosack mit einem Spermakern aus dem Pollenschlauch. Es steht also der doppelte Chromosomensatz der Mutter (im haploiden Zustand) dem einfachen (haploiden) des Vaters gegenüber. Bei manchen Eigenschaften des Endosperms hat das keinen Einfluß, weil die Valenz des einen Genes so groß ist, daß sie auch mit dem doppelt vorhandenen Gen des anderen Elters fertig wird. Das trifft im allgemeinen bei der chemischen Beschaffenheit der Reservestärke zu. Es dominiert das Stärkeendosperm beim Mais so vollständig über das Dextrin-(„Zucker“-)endosperm, daß es gleichgültig ist, wie die Kreuzung ausgeführt wird. Durch die chemische Analyse konnten PEARL und BARTLETT (1912) freilich nachweisen, daß die Dominanz, wenigstens was die Zucker anbetrifft, keine vollkommene war. (Für *Oryza sativa* gibt YAMAGUCHI [1918] an, daß bei den Bastarden zwischen gewöhnlichem und Klebreis, *O. s. glutinosa*, die Durchsichtigkeit des Kornes, die Jodreaktion und die Menge des Zuckers die beiden reziproken Verbindungen unterscheiden läßt). In anderen Fällen, bei der Farbe des Endosperms (gelb oder weiß) und vor allem bei der Kleberschicht (blauviolett oder farblos) überwiegt die Eigenschaft der Mutter. Bei der Form der Kleberzellen kommt sie ausschließlich zum Vorschein. Die Xenien auf der Sippe *coeruleodulis* behalten die langgestreckte Gestalt der Kleberzellen dieser Sippe (durchschnittlich  $68 \mu$  hoch und  $23 \mu$  breit), die auf der Sippe *vulgata* ihre kürzere (durchschnittlich  $47 \mu$  hoch und  $23 \mu$  breit). Selbst wenn die Eigenschaft A völlig über die Eigenschaft a dominiert, wenn für jede nur ein Gen vorhanden ist, so kann sich doch das Gen für a, wenn es doppelt vorhanden ist, gegenüber A geltend machen oder die Entfaltung von A ganz verhindern. Die gleiche Erklärung für die Metroklinie des Endosperms bei reziproker Bastardierung eines Maises mit glasigem Endosperm (*f. indurata*) und eines mit mehligem Endosperm (*f. amylacea*) haben EAST und HAYES (1911) gegeben<sup>1)</sup>. Endlich haben auch KENJIRO FUJII und

1) Nicht ohne meine Erklärung für die blaue Farbe der Kleberschicht des Endosperms zu bemäkeln, weil ihnen der Nachweis gelang, daß das Blau nicht bloß durch einen Faktor bedingt zu sein braucht, sondern durch mehrere bedingt werden kann. Das ist natürlich für unsere Frage gleichgültig.

JOSHINARI KUWADA (1916), ohne von ihren Vorgängern Kenntnis zu haben, ihre Ergebnisse über die Vererbung der Farbe der Kleberschicht beim Mais so gedeutet.

Auch beim Roggen läßt sich an der Kornfarbe die Arithmomorphose beobachten. Genau wie beim Mais ist bei der Verbindung ♀ gelbe Fruchtschale + farblose Kleberschicht  $\times$  ♂ gelbe Fruchtschale + blaue Kleberschicht, „grün“, die Abänderung viel auffälliger als bei der umgekehrten Verbindung (E. v. TSCHERMAK, 1906, S. 9).

Entsprechend den Endospermbastarden beim Mais und Roggen werden sich auch reziproke Bastarde verhalten können, deren Eltern heteroploid sind, das eine z. B. diploid, das andere tetraploid, besonders wenn wir annehmen dürfen, daß die Heteroploidie nichts anderes ist, als daß genau derselbe Chromosomensatz verschieden oft vorhanden ist.

Einen Parallelfall auf zoologischem Gebiet haben später BOVERI (1914) und HERBST (1914) gegeben, der zwar auf experimentellem Wege gewonnen wurde, aber nicht mehr lehrt als das Naturexperiment mit den Maisendospermen.

Bei Seeigeln sind mehrkernige Rieseneier (durch Verschmelzung normaler Eier) zu erhalten. BOVERI sowohl als HERBST haben nun reziproke Bastardierungen mit Hilfe solcher Rieseneier ausgeführt und dabei ausgesprochene Metroklinie beobachtet. Zum Beweis, daß daran die vergrößerte Kernmasse im Ei schuld sei, und nicht die vergrößerte Menge Eiplasma, waren weitere Versuche nötig. BOVERI befruchtete mit dem Sperma des gleichen Männchens einerseits ganze Eier, andererseits kernhaltige Eierbruchstücke, ohne daß mit der Verminderung des Eiplasmas die Ähnlichkeit mit der Mutter im mindesten abgenommen hätte. HERBST dagegen benutzte seine Versuche, in denen künstliche Parthenogenese mit Befruchtung kombiniert wurde, und wo sich im Idealfall ein einfacher Spermakern mit einem doppelten Eikern in der normalen Menge Eiplasma vereinigte und sich eine ähnliche Verschiebung nach der Seite der Mutter zeigte.

Geht man von den Arithmomorphosen der Endospermbastarde aus, so liegt es nahe, bei Bastarden zwischen heteroploiden Arten das Dominieren und Rezessivsein des einen Elters mit seiner Chromosomengarnitur in Verbindung zu bringen. Jenes Elter, das den doppelten oder mehrfachen Chromosomensatz hat, dominiert, weil es ein bestimmtes Gen doppelt oder mehrfach enthält, während das andere Elter den zugehörigen Allelomorphen nur einmal besitzt. Zahlreiche bestätigende Beobachtungen, freilich auch widersprechende, findet man in der Bearbeitung der Artbastarde durch RENNER (1929) zusammengestellt. Doch scheint mir der Schluß vom einen Verhalten auf das andere nicht ganz zwingend zu sein. Die beiden Polkerne, die bei der Bildung des sekundären Embryosackkernes beteiligt sind und sich mit dem einen Spermakern vereinigen, sind in einem normalen Sack völlig gleichwertig, und das Genquantum ist nur adhoc, zur Bildung des Endosperms, verdoppelt. Bei einer polyploiden, z. B. tetraploiden Sippe brauchen aber wenigstens die Gene nicht mehr alle doppelt oder mehrfach aktiv vorhanden zu sein.

Das dürfte aus den Chromosomengarnituren der diözischen *Salix*-Arten hervorgehen, wo diploide, tetraploide und hexaploide Spezies die Geschlechtschromosomen (nach HARRISON 1926) nicht ein-, zwei- oder dreimal besitzen, sondern immer nur einmal.

### C. Heterogamete, Anisogamie

Schließlich schalten wir auch noch alle die Fälle aus, wo die reziproke Verschiedenheit der Verbindungen dadurch zustande kommt, daß die männlichen

und weiblichen Keimzellen einer Pflanze nicht die gleichen Anlagen besitzen. Das Musterbeispiel sind die reziproken Bastarde zwischen *Bryonia dioica*, die getrenntgeschlechtig ist, und *B. alba*, die gemischtgeschlechtig ist. *B. alba* ♀ × *B. dioica* ♂ gibt 50 % männliche und 50 % weibliche Bastarde, *B. dioica* ♀ × *B. alba* ♂ 100 % weibliche. Näheres bringt der Beitrag über Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei höheren Pflanzen in diesem Handbuch, IIC, 1,1.

#### D. Nachwirkungserscheinungen des mütterlichen Genoms

Zunächst wird man an einen Einfluß der großen Menge Ernährungsmaterials denken, das ausschließlich von der Mutter herrührt, wie das z. B. HERBST getan hat. Solch ein Einfluß wäre dann nur vorübergehend und würde ausschließlich den Phaenotypus treffen. Die Stoffmenge könnte aber nur dann so wirken, wenn sie mehr auf das Genom, das der Mutter gehört, oder nur darauf abgestimmt wäre. Es ließe sich z. B. annehmen, daß in dem Eiplasma Stoffe in zu geringer Menge vorhanden seien, die für die Ausbildung einer Eigenschaft nötig wären, die in dem väterlichen Genom vertreten ist und eigentlich dominieren sollte. Die Mutter hätte diese Stoffe für ihre Eigenschaft nicht, oder weniger davon, nötig.

Wie das gemeint ist, zeigt am besten ein Beispiel, das wir Bastardierungsversuchen mit Levkojen entnehmen (CORRENS 1900). Die einen, weiß oder schwefelgelb blühenden Elternsippen haben Samen, durch deren dünne, fast farblose Haut die rein gelben Kotyledonen des Embryo durchscheinen, die also gelb sind. Bei den anderen, violettblühenden Elternsippen ist die Epidermis der Kotyledonen (durch Aleuronkörner) blau gefärbt und gibt, zusammen mit der bräunlichen, durchsichtigen Schale, den Samen einen blauschwärzlichen Ton. Da die blaue Farbe der Kotyledonen dominiert, sehen die Samen, die man durch wechselseitige Bastardbestäubung erhält, auch blau aus. Es war aber, wenigstens bei Verwendung bestimmter Sippen, ein deutlicher Unterschied zwischen den reziproken Verbindungen vorhanden, der durch Herausschälen der Embryonen aus der Schale noch deutlicher wurde<sup>1)</sup>.

Bei den Keimen, die aus der Verbindung weiß ♀ × violett ♂ hervorgingen, schwankte die Farbe zwischen einem annähernd reinen Gelb und einem tiefen Blau, während bei den Keimen, die der Verbindung violett ♀ × weiß ♂ entsprungen waren, annähernd rein gelbe Keime nicht vorkamen, und dunkelblaue entschieden häufiger waren, so daß sich diese Ernte kaum von der unterscheiden ließ, die durch Selbstbefruchtung des violetten Elters erhalten worden war. Die Keime glichen also in der Farbe im Durchschnitt mehr der jeweiligen Mutter als dem Vater. Dem Genotypus nach sind sie ganz gleich, und in F<sub>2</sub> ist deshalb auch jeder Unterschied verschwunden. Ich hatte zur Erklärung angenommen, daß die Bastardembryonen, die auf der weißblühenden, gelbsamigen Pflanze reifen, das Material, das zur Ausbildung des blauen Farbstoffes nötig ist, nicht in derselben Menge geliefert bekämen als die, die auf der violettblühenden, blausamigen Pflanze reifen.

1) Für die Versuche wurde seinerzeit einerseits eine violette „*Matthiola incana*“ verwendet, die im botanischen Garten zu Tübingen kultiviert wurde und immer erst im zweiten Jahr nach der Aussaat blühte, andererseits eine beste „englische Sommer-Levkoje mit Lackblatt“, weiß und gelb, deren Samen von Haage & Schmidt aus Erfurt bezogen worden waren, und die schon wenige Monate nach der Aussaat blühte. Ich gebe das hier an, weil ich bei Wiederholung der Versuche mit einer weißen, gelbsamigen und einer violetten, blausamigen Sommerlevkoje, die beide behaart waren, keinen Unterschied zwischen den beiden reziproken Verbindungen finden konnte. Die Sippenzugehörigkeit spielt also bei diesen Versuchen eine entscheidende Rolle.

Im Grunde dasselbe sind jene Verschiedenheiten reziproker Bastarde, die dadurch zustande kommen, daß die Entfaltung jeder Anlage offenbar eine gewisse Zeit erfordert, die je nach der Eigenschaft, um die es sich handelt, sehr verschieden lang sein kann. Das ist ja bei all den Vorgängen, die sich zwischen das Gen im Kern und das sichtbare Merkmal einschieben müssen, von vornherein nur wahrscheinlich. So können Eigenschaften, die sich nach der Reduktionsteilung schon am Haplonten zeigen sollten, fehlen, und an ihrer Stelle einstweilen solche auftreten, die noch dem Diplonten angehören; oder es kann umgekehrt die Zygote noch rezessive Merkmale eines der Eltern zeigen, das dann wohl nur die Mutter sein kann. In beiden Fällen braucht die neue Chromosomengarnitur eben Zeit, um sich erkennbar zu machen, und währenddem gehen die Vorgänge, die von der alten Garnitur eingeleitet worden sind, noch weiter.

So ist es gewöhnlich (vielleicht immer?), wenn die Farbe der Pollenkörner durch einen Gehalt an Anthozyan im Plasma bedingt wird. Rotblühende Sippen, z. B. von *Epilobium angustifolium* oder *Papaver Rhoeas* (CORRENS 1902), und blaublühende, z. B. von *Geranium pratense*, haben einen Pollen, dessen Intine graugrün bis grünlich blauviolett gefärbt ist, die weißblühenden Sippen derselben Spezies einen farblosen Pollen, der nur durch die Exine gelblich gefärbt sein kann<sup>1)</sup>. Da für die Bastarde zwischen den anthozyanhaltigen und anthozyanfreien Sippen das Spaltungsgesetz gilt — die von mir untersuchten waren, wie sich leicht zeigen ließ, Monohybriden — so muß die Hälfte ihrer Pollenkörner das Gen für Farbstoffbildung enthalten, der Hälfte muß es fehlen. Man dürfte bei ihnen also zweierlei Pollenkörner erwarten, gefärbte und farblose. In Wirklichkeit sind aber alle gefärbt<sup>2)</sup>. Die Farbstoffbildung ist offenbar schon in dem Plasma der noch diploiden, an sich farblosen Pollenmutterzellen eingeleitet und tritt dann erst in den haploiden Pollenkörnern voll auf, gleichgültig, ob diese selbst in ihren Kernen das Gen für Farbstoffbildung besitzen oder nicht. Ein weiteres Beispiel liefern (nach TAMMES, 1922) die Sippenbastarde zwischen *Linum usitatissimum* mit blauem und mit weißem Pollen. Das gleiche Verhalten fand WICHLER (1913) bei dem Bastard zwischen *Dianthus Armeria* (Pollen hellgrau) und *D. deltoides* (Pollen dunkelblau), ferner LOCK (1909) und EAST (1916) bei *Nicotiana alata* (Pollen gelb)  $\times$  *N. Langsdorffii* (Pollen blau) (vgl. RENNER 1929).

Anders liegt die Sache, wenn die Farbe durch die Exine des Pollenkorns, oder durch ölartige „Kittsubstanzen“ (KNOLL) zwischen den Körnern bedingt wird. Da bei ihrer Bildung das Plasmodium aus den Tapetenzellen, also Teile der Mutterpflanze, jedenfalls eine Rolle spielt, wenn nicht die ausschließliche, ist es nicht weiter verwunderlich, wenn die Farbe immer der Mutter und nicht zur Hälfte dem Genom entspricht, das das Pollenkorn bei der Reduktionsteilung erhält. So ist es wahrscheinlich bei *Gossypium*, wo nach HARLAND (1929) die Pollenfarbe zwischen gelblichweiß und gelbbraun schwankt, je nach der Sippe.  $F_1$  hat intermediären Pollen, die Spaltung zeigt sich erst bei den

1) Ein solches Verhalten der verschiedenfarbig blühenden Sippen derselben Art ist übrigens durchaus nicht die Regel; bei *Salvia pratensis* z. B. haben die blaublühende und die weißblühende Sippe genau denselben Pollen, bei beiden fehlt das Anthozyan, und dasselbe ist bei *Medicago falcata* (gelb) und *sativa* (blau) wenigstens hinsichtlich der Farbe der Pollenkörner der Fall.

2) Bei *Geranium pratense typicum*  $\times$  *album* sind auffällige Schwankungen in der Intensität der Färbung vorhanden, die aber nur phänotypischer Natur sind. Einerseits sind solche auch bei dem homozygoten *typicum* vorhanden, andererseits ging es aus Versuchen hervor, bei denen ich das weißblühende Elter mit ausgesuchten hellen und dunklen Pollenkörnern bestäubt hatte.



F<sub>2</sub>-Pflanzen, ferner bei *Lamium hybridum*, von dem es nach MÜNTZING (1928) Sippen mit scharlachrotem und solche mit zitronengelben Pollen gibt. Der Bastard hat in F<sub>1</sub> scharlachroten, in F<sub>2</sub> hat ein Viertel der Pflanzen zitronengelben, drei Viertel scharlachroten Pollen. Von einer richtigen „Nachwirkung“, wie bei *Epilobium angustifolium* usw., kann man hier nicht sprechen.

Dagegen liegt sie wohl vor bei dem von BATESON (1905) untersuchten spaltenden Bastard zwischen einer Sippe des *Lathyrus odoratus* (Abb. 31) mit

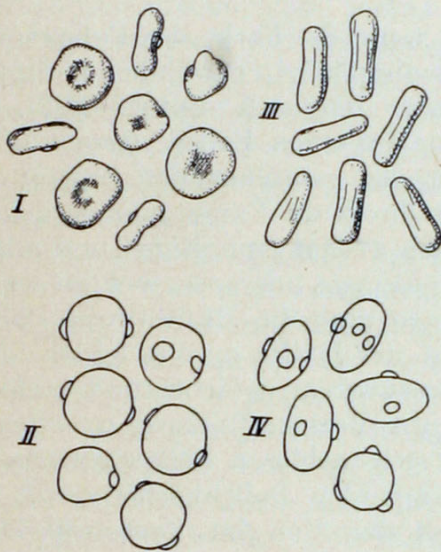


Abb. 31. *Lathyrus odoratus*, Pollenkörner, III der normale länglich ovale Typus mit meist 3 Keimporen, trocken, IV gequollen. I der runde Ausnahmestypus mit meist 2 Keimporen, trocken, II gequollen. Bei IV ein Korn in Polansicht und deshalb rund, bei I 3 Körner in Profilsansicht und deshalb stäbchenförmig. (Nach BATESON 1909.)

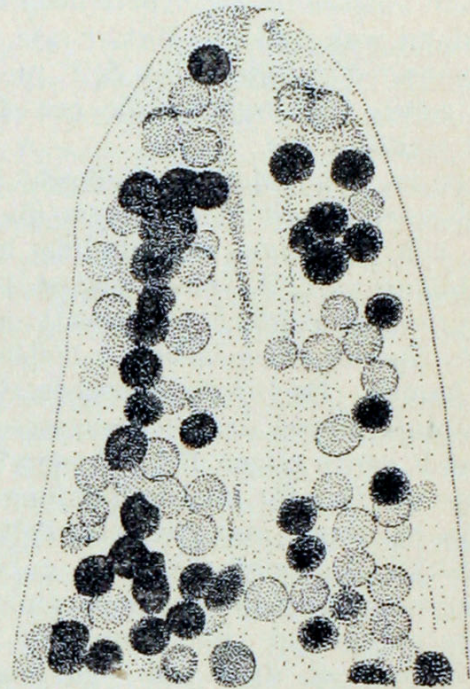


Abb. 32. *Oryza sativa*. Spitze der Anthere einer F<sub>1</sub>-Pflanze des Bastardes *O. s. typica* + *O. s. glutinosa*, in Chloralhydrat-Jod. Die Pollenkörner mit normaler Stärke schwarz (dunkelblau), die mit Amylodextrin hell (rötlich bis gelblich). (Die Affinität der gewöhnlichen Stärke zum Jod ist größer als die des Amylodextrin, deshalb färbt sie sich früher und stärker.) (Nach PARNELL 1921.)

länglichen Pollenkörnern mit drei Keimporen und einer Sippe derselben Spezies, die runde Pollenkörner mit (gewöhnlich) zwei Keimporen besitzt. Er ist, in Hinsicht auf dieses Merkmal allein, eine Monohybride; alle Pollenkörner der F<sub>1</sub>-Individuen sind länglich, obwohl die Hälfte nur mehr das Gen für die rezessive, runde Form besitzt. An sich wäre jedenfalls eher zu erwarten gewesen, daß das Gen für die Form des Kornes die nackte Plasmamasse nach seiner Potenz formen könnte, solange die Pollenhäute (Exine und Intine) noch nicht gebildet sind. Angaben von R. H. THOMAS für *Nicotiana*-Bastarde (1913) sind nicht verwendbar (vgl. MÜNTZING 1928).

Sind bei den Eltern Größenunterschiede vorhanden, so vermittelt sie der Bastard meist. Darüber und über das Verhalten der Sporen des Bastardes *Funaria hygrometrica* × *mediterranea* berichtet nach F. v. WETTSTEIN RENNER, dieses Handbuch, IIA.

BATESON und ich fanden diese Nachwirkungen des diploiden Genoms, als wir beide, bald nach der Wiederentdeckung MENDELS, nach einem äußeren

Kennzeichen für die vollzogene Spaltung bei Pollenkörnern suchten<sup>1)</sup>. Seitdem hat bekanntlich RENNER (1919) für *Oenothera*, verschiedene Forscher (BRINK 1924, 1925, DEMEREC 1924, LONGLEY 1924) für den Mais, PARNELL (1921) für den Reis (Abb. 32) und LONGLEY (1924) auch für *Coix* diesen damals vergeblich gesuchten Unterschied für die Beschaffenheit der Stärke (nach Form oder Jodreaktion) nachweisen können.

Die Merkmale, die das fertige Pollenkorn zeigt, werden also zu sehr verschiedenen Zeitpunkten bestimmt: manche schon vor der Reduktionsteilung, andere erst nach ihr, und je nachdem wirkt das Genom der Elternpflanze oder das des Pollenkornes.

Gar keine Nachwirkung des diploiden Genoms finden wir bei den selbststerilen Pflanzen vom Personaten-Typus (*Veronica syriaca* nach LEHMANN und FILZER (1926), *Nicotiana* nach EAST und seinen Mitarbeitern). Die Gene für die beiden Hemmungsstoffe, die in der Mutterpflanze vorhanden sind, z. B.  $\alpha$  und  $\beta$ , gehen sauber getrennt bei der Reduktionsteilung in die Pollenkörner und Eizellen über und bestimmen ausschließlich deren Verhalten (vgl. die Zusammenstellung E. LEHMANN'S, dieses Handbuch II, I).

Ein ausgezeichnetes Beispiel für das Auftreten des Haplontenmerkmals mit nur geringer Nachwirkung des Diplonten liefert nach v. WETTSTEIN (1928) die Sporengröße bei manchen Sippenbastarden von *Funaria hygrometrica* (vgl. S. 98 und Abb. 43).

Das Verhalten der haploiden Generation der Blütenpflanzen ist deshalb von besonderem Interesse, weil es, worauf wir noch zurückkommen werden ein ausgezeichneter von der Natur selbst durchgeführter Ausschaltungsversuch („Defektversuch“) ist. Bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen kommen z. B. in das Plasma, das ausschließlich von der diploiden Phase Aa her stammt, haploide Kerne zu liegen, die entweder A oder a sind. Zeigt a das Merkmal Aa, so kann es sich nur um eine Nachwirkung von Aa handeln.

Eine fast vollkommene Parallele zu dem Verhalten des Bastardes zwischen dem rotblühenden und weißblühenden *Epilobium angustifolium* und verwandten Fällen bilden nach den Versuchen von DIVER und seinen Mitarbeitern (1923, 1925, 1929) die Schneckenarten, bei denen es Individuen mit rechts und links gewundenen Gehäusen gibt. DIVER untersuchte vor allem die Schlamm-schnecke *Limnaea peregra*, wo die Individuen gewöhnlich rechts gewunden sind und links gewundene sehr selten vorkommen. Rechts gewunden und links gewunden bilden ein mendelndes Merkmalspaar R r, wobei rechts R über links r dominiert. Die Folgen einer Kreuzung R  $\times$  r zeigen sich aber erst in F<sub>2</sub>; F<sub>1</sub> ist stets gleich der als Mutter dienenden Sippe. Es hängt das damit zusammen, daß die Drehungsrichtung des Tieres und seiner Schale, wie wir durch CRAMPTON (1894) und KOFOID (1894) wissen, sehr früh bestimmt wird, bei der zweiten, vielleicht schon bei der ersten Teilung des Eies, bald nach dem Eintritt des Spermatozoons. Wir stellen uns vor, daß diese Teilungsrichtung schon vorher durch Umlagerungen im Eiplasma bestimmt wird. Links gew. r ♀  $\times$  rechts gew. R ♂ gibt also als F<sub>1</sub> infolge der Nachwirkung lauter links gewundene R r-Tiere, F<sub>2</sub> ist dagegen durchgängig rechts gewunden, weil nur das dominierende R sich zeigt und auch die Windungsrichtung aller F<sub>2</sub>-Individuen bestimmt. An der richtigen Deutung hat eine kritische Besprechung der ersten Arbeit von BOYCOTT und DIVER durch STURTEVANT (1923) sehr wesentlichen

1) Ursprünglich (1900 b) hatte ich aus dem negativen Ergebnis auf ein Spalten erst bei der Teilung des generativen Kernes im Pollenkorn schließen wollen, aber schon 1902, mit Hinweis auf DRIESCH'S reziproke Seeigelbastarde, die Spaltung bei der Teilung der Pollenmutterzellen für wahrscheinlicher erklärt.

Anteil. Unter den  $F_2$ -Nachkommen sind genotypisch  $\frac{1}{4}$  RR,  $\frac{1}{2}$  Rr,  $\frac{1}{4}$  rr, phaenotypisch sind alle R; den Genotypus enthüllt erst  $F_3$ . Die phaenotypisch rechtsgewundenen rr-Individuen geben bei Inzucht lauter linksgewundene Nachkommen. Daneben haben nach DIVER die Linkser allgemein die Tendenz Rechtser zu werden, teils phaenotypisch, teils genotypisch. Albinismus der *L. peregra* verhält sich wie ein einfaches mendelndes Merkmal. Die Jungen eines Albinos, der mit einem typischen Individuum gekreuzt wurde, sind alle gefärbt; die  $F_2$  besteht aus gefärbten und albinotischen Tieren im Verhältnis 3:1. Die Farbstoffbildung setzt auf einem viel späteren Stadium ein.

Wenn der Eingangsweg des Spermatozoons auch hier mit der späteren Segmentierungsspirale im Ei zusammenhängt, wie es MORGAN und TYLER (1930) z. B. für *Cumingia* angeben, so kann also nur der Weg des Spermatozoon vom unbefruchteten Ei irgendwie bedingt werden.

Das Merkwürdigste an den Ergebnissen von DIVER und seinen Mitarbeitern ist gewiß der Nachweis, daß ein mendelndes Gen entscheidet, ob die Windung der Schale links oder rechts ist. Es ist das der erste Fall, daß das für ein Symmetriemerkmal bewiesen wurde. Meine zeitlich schon weit zurückgehenden Bemühungen, etwas derartiges im Pflanzenreich zu finden, waren vergeblich. Zunächst konnte man an die Windepflanzen denken, aber hier ist die Richtung, in der der Stengel die Stütze umkreist und umwickelt, ein Gattungs-, ja meist ein Familienmerkmal. Hopfen, Geisblatt, *Myrsiphyllum* winden links (der Botaniker, der sich in die Achse der Stütze versetzt, sagt rechts), Convolvulaceen (*Convolvulus*, *Ipomea*) und Leguminosen (Stangenbohne, *Phaseolus*, *Menispermum*) rechts. Nach DARWIN winden in derselben Familie bei den Asclepiadaceen *Tunbergia* rechts, *Adhadota* (*Justicia*) rechts, ja in der sehr großen Gattung *Mikania* sollen *M. scandens* rechts und eine unbestimmte Art nach FR. MÜLLER-BLUMENAU links winden. Verschiedene Windungsrichtungen bei derselben Art werden (von Dutrochet) für *Solanum dulcamara*, einen schlechten Winder, für *Cajophora lateritia* und *Scyphanthus elegans* angegeben, mit Wechsel am selben Stengel. Ich fand bei *Cajophora* (und noch mehr bei *Scyphanthus*) die Windungsrichtung so wechselnd, daß sie für die geplanten Versuche unbrauchbar waren.

Am ehesten ließe sich bei *Medicago*-Arten ein Erfolg erzielen. Bei dieser Papilionaceengattung sind die Hülsen meist spiralig gedreht, und zwar bei vielen Arten sehr stark (3—4 Windungen). Dabei ist für das Einzelindividuum die Drehrichtung konstant<sup>1)</sup> und, wie aus den wiederholten Aussaatversuchen URBANS und vor allem WIEGANDS (1874), z. B. bei *M. Helix*, hervorgeht, erblich konstant.

Die Mehrzahl der *Medicago*-Arten dreht nach URBAN (1873) ihre Hülsen rechts. Nur in einer Sektion (*Pachyspira* URB.) kommen Ausnahmen vor, die ich bei der schweren Zugänglichkeit der Arbeit URBANS aufzähle:

1. *M. obscura* RETZ. a) *inermis* meist rechts, sehr selten links, bei *spinosa* GUSS. nur rechts.

2. *M. Helix* W. a) *inermis* meist rechts (*M. plumbea* BERT.), seltener links (*M. Helix* [W]. BERT.) b) *spinulosa* GUSS. häufiger rechts (*M. astroites* BERT.) als links.

3. *M. tornata* W. a) *inermis* sowohl rechts als links, b) *aculeata* URB. (*muricata* W.) rechts und links.

1) Nur bei der Gattungssektion *Hymenocarpus* fand URBAN bei *M. radiata* an derselben Pflanze sowohl links- als rechtsgedrehte Hülsen, so z. B. einmal 20 rechts auf 16 links gedrehte.

4. *M. truncatula* GÄRTN. a) *gemina* URB. meist links, (*M. truncatula* [GÄRTN.] GODR.) sehr selten rechts, b) *longeaculeata* URB. rechts (*M. Murex* GODR. non WILLD.) und links (*M. tribuloides* [DESR.] GODR.).

5. *M. litoralis* ROHDE a) *inermis* MOR. meist rechts (*M. striata* [BAST.] GODR.), sehr selten links, b) *breviseta* DC. rechts (*M. subinermis* BERT.) und links (*M. cylindracea* [DC.] GODR.) c) *longiseta* DC. rechts (*M. Braunii* GODR.) und links (*M. litoralis* [ROHDE] GODR.).

6. *M. turbinata* (W.) MOR. a) *inermis* ASCHO. rechts und links, b) *aculeata* MOR. rechts (*M. neglecta* [GUSS.] BERT.) und links (*M. muricata* [BENTH.] GODR. non WILLD.).

7. *M. tuberculata* W. meist links, selten rechts, b) *aculeata* MOR. nur rechts.

BATESONS Versuche scheiterten an der Kleinheit der Blüten, meine Bemühungen, von einer der genannten Arten die beiden Sippen zu erhalten, waren vergeblich.

Im allgemeinen ist jedenfalls bei den Blütenpflanzen die Richtung, in der die Blätter am Hauptstengel gebildet werden, vom Zufall bedingt, wenn auch je nach der Spezies die eine oder andere Richtung bevorzugt sein kann. Daß keine Gene verantwortlich sind, läßt sich in Fällen, wo die Fortpflanzung apogam erfolgt, sicher zeigen. So fand ich bei Keimlingen des *Taraxacum officinale* Zahlen, die in der folgenden kleinen Tabelle 6 zusammengestellt sind, beide möglichen Richtungen gleich oft.

Tab. 6

Versuch	rechts im Sinne der Mechanik	
	rechts	links
7	21	19
8	3	6
9	10	5
10	4	7
	38	37

Ebenso fand ich die jungen Pflänzchen des Laubmooses *Funaria hygrometrica* teils rechts, teils links gedreht. Damit ist das ganze Verzweigungssystem bestimmt. Die Seitensprosse haben bei den Laubmoosen stets die entgegengesetzte Richtung wie der Sproß, aus dem sie hervorgehen.

Auch im Eiplasma kann schon vor der Befruchtung allerlei im Gange sein, sei es, daß der haploide Eikern daran schuld ist, sei es, daß es auf den diploiden mütterlichen Organismus zurückgeht. Sehr bekannt ist das Verhalten der Seeigelbastarde, bei denen, wie DRIESCH (1898) entdeckt hat, die Entwicklungsgeschwindigkeit, der Habitus, die Mesenchymzellen und die Farbe der Larven mit der Mutter übereinstimmen. HERBST (1914) hat dann durch die Kombination von künstlicher Entwicklungsanregung (Parthenogenese) und Bastardbefruchtung gezeigt, daß die Larve der Mutter um so ähnlicher wird, je später auf den Anstoß zur Parthenogenese die Befruchtung folgt. Auch KÖHLER (1914, 1916) findet einen ausgesprochenen Einfluß des Alters der Eier beim Eintritt der Befruchtung.

Für seine reziproken Bastarde zwischen *Fundulus heteroclitus* und *Menidia notata* (die sich freilich auch nicht weit, nur höchstens bis zum Schluß des Blastoporus, entwickelten) gibt MOENKHAUS (1904) ausdrücklich an, daß der Teilungsrhythmus von der Spezies ist, die das Ei liefert. Das Spermatozoon der fremden Art, die eine andere Teilungsrate besitzt, kann die des Bastardeies nicht ändern.

Miß PINNEY (1918) ist bei ihren Fischbastardierungen zum gleichen Resultat gekommen.

Hier können wir auch gewisse Bastarde zwischen Sippen des Seidenspinners (*Bombyx mori*) besprechen, die zuerst TOYAMA (1912, 1913, hier farbige Bilder) beschrieben hat, und die dann später Y. TANAKA (1919, 1924), HAJIME UDA (1923) und C. PELLEW (1925) behandelt haben. Die Farbe des Eies hängt von der Eischale, der Dotterhaut, der embryonalen Hülle, der Serosa und vom Dotter ab. Wie schon FEDERLEY (1914) in einem Referat über TOYAMA betont, werden Eischale und Dotter schon vor der Befruchtung von der Mutter hervorgebracht, die „Serosa“ gehört aber als äußerste Hülle zum Embryo. Ist die Ursache in der Eischale oder dem Dotter allein zu suchen, so haben die den Bastardembryo enthaltenden Eier natürlich bei den reziproken Verbindungen stets die Farbe der Mutter. Beispiel: normal (schiefergrau)  $\times$  weißlichgrau (Farbe der Eischale). Die Eier aus denen die  $F_1$  hervorgeht, sind weißlichgrau, ebenso die Eier, die die  $F_1$ -Weibchen legen. Drei Viertel der  $F_2$ -Weibchen legen weißlichgraue, ein Viertel normale (schiefergraue) Eier. Gemischte Gelege kommen nicht vor. Ebenso verhält sich die allein von der Eischale bedingte grüne Eifarbe und die blaue, die dadurch zustande kommt, daß eine Milch-weiße Schale über einer schiefergrauen Serosa liegt. Das Gegenstück dazu bilden die Fälle, wo sich die genetische Konstitution des Embryo sofort in der Farbe der Serosa verrät unter Dominanz des einen Elters. Beispiel: normal (schiefergrau)  $\times$  scharlach. Normal dominiert; Eier, aus denen die  $F_1$  hervorgeht, sind normal. Die  $F_2$ -Weibchen legen gemischte Gelege, drei Viertel der Eier sind normal, ein Viertel scharlachrot. Dazwischen steht das Verhalten anderer, ebenfalls von der Serosa abhängiger Eifärbungen, bei dem wir es mit einer Nachwirkung der Mutter zu tun haben. Im einen Fall ist es gleichgültig, ob die Mutter hinsichtlich des dominierenden Merkmales homozygot oder heterozygot ist. Beispiel: normal (schiefergrau)  $\times$  blau. Die reziproken Gelege, die aus den Bastardbefruchtungen stammen, zeigen die Eifarbe der einen oder der anderen Mutter, die Gelege der  $F_1$  die dominierende Farbe, die  $F_2$ -Weibchen legen zu drei Viertel Eier mit der normalen, zu ein Viertel blaue Eier. Gemischte Gelege fehlen hier also ganz. Im anderen Fall ist die Nachwirkung stark, wenn die Mutter in der dominierenden Eigenschaft homozygotisch ist, nur sehr schwach, wenn sie darin heterozygotisch ist<sup>1)</sup>. Beispiel: normal (schiefergrau)  $\times$  braun. Die reziproken Bastardgelege, aus denen die  $F_1$  hervorgeht, sind der jeweiligen (homozygoten) Mutter vollkommen gleich. Die  $F_1$ -Weibchen legen zu drei Viertel normale, zu ein Viertel braune Eier, die aber wesentlich dunkler sind, infolge einer Beimischung von Schiefergrau: einer schwachen Nachwirkung der (heterozygoten!) Weibchen. Die Weibchen, die aus diesen dunkelbraunen Eiern hervorgehen, legen die gewöhnlichen hellbraunen Eier; ein Drittel der schiefergrauen Eier gibt Weibchen, die nur schiefergraue hervorbringen (weil sie homozygot sind), zwei Drittel geben Weibchen, deren Gelege aus schiefergrauen und braunen Eiern bestehen, im Verhältnis 3 : 1; die braunen wieder mit schwacher Nachwirkung des Schiefergrau der (heterozygoten!) Mutter, also dunkler: Hier gibt es also gemischte

<sup>1)</sup> Die von UDA (1923) gegebene Erklärung ersetzt TANAKA durch eine andere. Es gibt nach ihm zweierlei voneinander unabhängiges Braun. Das eine wird in gewöhnlicher Weise als rezessiv vererbt, das andere rein mütterlich weitergegeben. Bei dem ersten Braun für sich genommen ist  $F_1$  natürlich gleich der jeweiligen Mutter,  $F_2$  gleich der domin. norm. Sippe und  $F_3$  geht aus 3 dom : 1 rez. Gelegen hervor. Bei dem zweiten Braun hat  $F_1$  die dom. norm. Farbe und  $F_2$  besteht aus gemischten Gelegen, bestehend aus je 3 norm. zu 1 braunen Ei. Gilt nur beides gleichzeitig, so ist  $F_1$  gleich der Mutter. Die  $F_2$ -Gelege bestehen aber aus 3 (12) normalen + (4) braunen Eiern.

Gelege. Die Rückkreuzungen mit den Elternsippn stimmen ganz zu diesen durch Inzucht erzielten Resultaten.

Von dem Seidenspinner lassen sich eine oder zwei Generationen in einem Jahr erziehen. Neben äußeren Umständen, z. B. der Temperatur, sind dabei auch erhebliche Anlagen im Spiel, und man unterscheidet danach „Einspinner“ (*Univoltines*) und „Zweispinner“ (*Bivoltines*). Nach den von TANAKA (1924) bestätigten Versuchen TOYAMAS, WATANABES (1918, 1919) und MC.CRACKENS (1909) handelt es sich dabei um eine rein mütterliche Eigenschaft, für die dieselben Gesetzmäßigkeiten gelten wie für die Eifarbe. Auch die letzte Untersuchung von C. JUCCI (1930) hat keinen Einfluß des Spermiums auf dieses Verhalten ergeben, auf den der Autor gehofft hatte. Eine solange dauernde Nachwirkung ist an sich wenig wahrscheinlich, doch scheint mir eine andere Erklärung zur Zeit unmöglich, wenn es sich nicht um eine reine Plasmonwirkung handelt, also überhaupt nicht um eine Nachwirkung. Schließlich hat TIRELLI (1933) gefunden, daß die Viskosität und der Durchmesser der Dotterzellen durch das eindringende Spermium sofort modifiziert wird. Das befruchtete Ei kann also schon intermediär gestaltet sein.

Kreuzt man (nach STANDEFUSS 1896) das kleine Nachtpfauenaug (*Saturnia pavonia*) mit der nahe verwandten *Saturnia spini*, so sind die Raupen der reziproken Verbindungen — von der einen sind die ersten Stadien freilich nicht beschrieben — sehr mutterähnlich, mit den späteren Häutungen beginnen sich auch väterliche Eigenschaften zu zeigen, und die Imagines sind deutliche Zwischenformen, freilich noch immer etwas metroklin. Hier liegt aber vielleicht schon keine Nachwirkung des mütterlichen Genoms vor, sondern eine Plasmonwirkung, wie wir sie bei den *Lymantria*-Kreuzungen GOLDSCHMIDTS kennen lernen werden. Eine Entscheidung ist wegen der sehr großen Sterilität der  $F_1$ -Bastarde kaum zu erwarten.

Alle diese Dinge werden in dem Handbuch auch von anderer Seite besprochen, und es muß ein Hinweis an dieser Stelle genügen. Liegt echte Nachwirkung vor: Eine Eigenschaft, die zu dem vorhandenen Genom nicht stimmt, aber von einem ontogenetisch vorangehenden, andersartigen Genom abhängt und nicht auf eine dem Plasma eigentümliche Wirkung zurückzuführen ist — so ist es ein vorübergehender Zustand. In der Folge wirkt sich der neue Chromosomensatz aus.

### E. Patroklie und Patromorphie; Metroklie und Metromorphie

Wir kommen nun zu jenen Fällen, wo wir eine dauernde, tiefer greifende Wirkung des Plasmas, fast immer des Eiplasmas und damit der Mutter, annehmen müssen, zu der Plasmonwirkung, um diesen neuerdings von FR. v. WETTSTEIN geprägten Terminus zu gebrauchen.

Die Entscheidung darüber, ob eine Plasmonwirkung vorliegt oder nur die Nachwirkung eines ausgeschalteten Genoms, wie wir sie eben kennenlernten, ist, soweit ich sehen kann, nur möglich, wenn ein mehr oder weniger fertiler Bastard vorliegt. Denn es ist, wenigstens theoretisch, möglich, daß sich die Wirkung des  $P_1$ -Genoms über  $F_1$  hinaus auf  $F_2$  oder gar noch weiter zeigt, wenn auch abgeschwächt. Liegt Plasmonwirkung vor, so muß sie in gleicher Stärke weiter bestehen.

Zur Unterscheidung ist es dagegen nicht nötig, daß beide reziproken Bastardierungen ausgeführt worden sind oder ausgeführt werden können. Es genügt, wenn der mehr oder weniger fertile Bastard mit jenem Elter, dessen Eigenschaft nicht hervortritt, rückgekreuzt werden kann. (Wie der Bastard zwischen einem Weibchen des gynodiözischen *Cirsium oleraceum* und dem zwittrigen

*Cirsium canum* zeigt, der immer weibliche Nachkommen gibt, mag er mit *C. canum* ♀, *C. oleraceum* ♀ oder *C. palustre* ♀ befruchtet werden, kommt es dabei auf die Eigenschaft an, nicht auf die Spezies, die sie besitzt).

Diesen strengen Anforderungen entsprechen nur wenige der bisher ausgeführten Versuche; bei der Mehrzahl gibt es nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit oder Möglichkeit für die Plasmonwirkung. Sie sollen aber doch im folgenden angeführt werden, schon um auf sie aufmerksam zu machen.

Man hat neuerdings (ERNST 1918) als metromorph Bastarde mit rein mütterlichen Eigenschaften und als patromorph solche mit rein väterlichen bezeichnet. Die alten Termini „metroklin“ und „patroclin“ sind dann auf solche Bastarde beschränkt, die sich der Mutter oder dem Vater sehr stark nähern, aber doch noch unterschieden werden können. Wir übertragen diese Ausdrücke von den ganzen Bastarden auf die einzelnen Merkmale. Das ist nötig, denn wir wissen jetzt, daß derselbe Bastard in den einen Merkmalen intermediär, in den anderen völlig einem seiner Eltern gleich sein kann. Das schon erwähnte *Cirsium oleraceum* ♀ × *canum* ♀ ist nur hinsichtlich seines Geschlechtes metromorph, dies aber vollkommen. Als Sammelnamen verwenden wir Patroklinie und Metroklinie.

Nur in wenigen, zum Teil sehr fraglichen Fällen scheint Patroklinie vorzuliegen. Daß diese der Erklärung wesentlich größere Schwierigkeiten macht als die Metroklinie, liegt auf der Hand und rechtfertigt das scharfe Auseinanderhalten beider. Wir stellen die Angaben über Patroklinie hier zusammen, obwohl diese Erscheinung auf ganz anderen Ursachen beruht als die durch Nachwirkung oder Plasmonwirkung bedingte Metroklinie.

#### Patroklinie und Patromorphie

Wir beginnen mit den berühmten „faux hybrides“ MILLARDETS (1894) bei Erdbeerarten. Unter den 20 Fällen von „hybridisation sans croisement“ ist einer, *Fragaria vesca* (Fraisier des quatre saisons blanc, à coulants) ♀ × *chiloensis* (Chili velu) ♂, bei dem drei patromorphe und ein metromorpher Stock entstanden waren, und ein zweiter, *F. elatior* (Black-Hautbois) ♀ × *grandiflora* (Ananas Globe) ♂, der einen sehr fruchtbaren patromorphen und 12 metromorphe Stöcke gab. Das erstemal war die Ähnlichkeit mit dem Vater so groß, daß es fast unmöglich war, an den Bastarden einen Unterschied zu finden. Das zweitemal fehlte auch der geringste Hinweis auf mütterliche Eigenschaften. Die  $F_2$  der patromorphen Stöcke wiederholte die  $F_1$  genau. Die Fälle vollständiger Metromorphie, auf die wir zurückkommen werden, waren viel häufiger.

Nach Graf SOLMS-LAUBACH (1907) war der völlig sterile Bastard *Fragaria virginiana* ♀ × *elatior* ♂ (beide diözisch) in 64 Exemplaren der *F. elatior* außerordentlich ähnlich, aber doch nicht mit ihr identisch, wie meist angegeben wird. Die Blüten waren kleiner, die reichblütige Infloreszenz auf tieferem Niveau in Äste geteilt, die Blätter unterseits haarlos, oberseits zwischen den Seitenrippen weniger emporgewölbt und mehr bläulichgrün als bei *F. elatior*. Leider fehlt die umgekehrte Verbindung *F. elatior* ♀ × *virginiana* ♂. *F. virginiana* ♀ × *collina* ♂ war dagegen ein intermediärer Bastard.

Weitere Fälle von Patroklinie fanden RICHARDSON (1920) bei *Fragaria chinensis* ♀ × *elatior* ♂; LONGLEY (1926) bei *F. vesca* × *grandiflora* (Ananas) und EAST und MANGELSDORF bei *F. vesca* ♀ × *virginiana* ♂, *F. bracteata* × *virginiana* und *F. virginiana* × *elatior* (vgl. RENNER l. c.).

Noch auffallender sind SOLMS-LAUBACHS Angaben (am gleichen Ort) für die reziproken Bastarde zwischen *Fuchsia fulgens* und *F. cordifolia*. Von 26 Stöcken der Verbindung *cordifolia* ♀ × *fulgens* ♂ waren 25 dem Vater so

völlig ähnlich, daß Graf SOLMS sie nicht unterscheiden konnte, die 26. aber war eine ausgesprochene Mittelbildung. Von der reziproken Verbindung *fulgens* ♀ × *cordifolia* ♂ erhielt er nur sieben Stöcke, vier kamen ganz nahe an die Mutter, zwei an den Vater heran, nur einer stellte eine Mittelform dar. Irrtümer waren nach Graf SOLMS ausgeschlossen. — Bei den faux hybrides, die BEER mit *Fuchsia*-Arten hergestellt hat (1921), und die später noch erwähnt werden müssen, trat dagegen nur Metromorphie auf.

Der Bastard zwischen den beiden Gräsern aus der Verwandtschaft der *Zea Mays*, *Tripsacum dactyloides* ♀ × *Euchlaena mexicana* ♂, ist nach dem einen von COLLINS und KEMPTON (1916) hergestellten Exemplar vom Vater (*Euchlaena*) völlig ununterscheidbar fertil, und blieb so in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub>. Die reziproke Kreuzung ist unbekannt.

Vor einiger Zeit hat KOSTOFF (1929) ein Individuum beschrieben, das er durch Bestäubung einer aberranten Pflanze der *Nicotiana Tabacum macrophylla* mit 70—72 Chromosomen haploid mit dem Pollen der *Nicotiana Langsdorffii* mit 9 Chromosomen haploid erhalten hatte, neben vielen zu früh absterbenden Geschwistern. Es zeigte nur die Merkmale des *Langsdorffii*-Vaters, keine Spur von *Tabacum*-Eigenschaften, war etwas kleiner und haploid. Die 9 Chromosomen waren nach Größe und Gestalt *Langsdorffii*-Chromosomen. Es mußte also der Kern der *Tabacum*-Eizelle ausgeschaltet worden sein, der erste Fall, wo die Patromorphie durch die von GIARD gemachte Annahme wirklich bewiesen wurde. — Selbstbestäubung gab keine, Bestäubung mit mit Pollen der *N. Langsdorffii* einige wenige Samen.

Mehr als zweifelhaft sind die patroklinen Bastarde zwischen Wicke und Linse. Angaben über ihr Vorkommen sind schon wiederholt gemacht worden, seit WIEGMANN (1828) die Kombination Wicke ♀ × Linse ♂ erwähnt hat. FRUWIRTH (1923), — der die älteren Angaben zusammengestellt hat, nennt sie *Vicia Leganyi*. Hier soll nur auf die letzten Versuche, die von FRUWIRTH (1923), etwas eingegangen werden. Künstliche Bastardierung gelang zwar weder ihm noch E. VON TSCHERMAK. Nachdem aber zwei Linsensorten und zwei Wickensorten in abwechselnden Reihen nebeneinander gezogen worden waren, gingen (nach Aussaat ins Freie) unter der einen Linsensorte Hellerlinsen einige Pflanzen auf, die außer ihren abgeflachten und deshalb linsenähnlicheren Samen reine Wicken waren.

Von den 10 Pflanzen der Hellerlinsensorte, deren Nachkommen geprüft wurden, gaben genauer 5, zusammengenommen unter 150 Nachkommen 11 „Linswicken“, also 7,3 %, 5 dagegen keine. Ebensoviele Pflanzen der anderen Linsensorte („schwarze“ Linsen) gaben nur ihresgleichen oder Bastarde mit der Hellerlinse. Die Blütenfarbe der „Linswicken“ war etwas dunkler als bei der zum Versuch verwendeten Wickensorte (bei der Linse ist sie bläulichweiß) und die Samen graugrün (statt grünlich und purpurn marmoriert), die Farbe der Kotyledonen grünlichweiß und nicht tiefgelb. All das kommt aber bei anderen Sippen der *Vicia sativa* vor, als erbliches Merkmal.

Sie waren fertil (nach v. TSCHERMAK [BUCHINGER 1929], freilich nicht immer vollkommen) und ihre Nachkommen zeigten nichts von Spalten. Die Anatomie der Samen war im ganzen die der Wicke (WEESE 1924). Auch im diploiden (!) Chromosomensatz waren die Pflanzen, nach Zahl und Größe der Chromosomen, Wicken, hatten somatisch also 12, nicht 14 Chromosomen wie die Linse. Irgendwelche Unterschiede waren nicht festzustellen, die Reduktionsteilung verlief ganz normal (BLEIER 1929).

Der Vollständigkeit halber sei auch die Erklärung angeführt, die BUCHINGER (l. c.) gibt. Es soll von der männlichen Seite bei der Befruchtung



auch Cytoplasma übertreten, das, „saugkraftstärker“ (c. 21,5 Atmosphären) das „saugkraftschwächere“ der Mutter (15,9 Atm.) unterdrücken soll. Infolgedessen sollen die saugkraftschwachen mütterlichen Chromosomen eliminiert bleiben, während die saugkraftstarken väterlichen Chromosomen allein übrig werden. Dadurch verstärkte sich der Einfluß des Vaters noch mehr. (Die Pflanzen sind, wie wir sahen, diploid.) Der Bastard hat ungefähr dasselbe Saugkraftmaximum wie die eine der verwendeten Wickensorten (21,5 Atm.).

Auch E. TSCHERMAK (1935) berichtet über jahrelange vergebliche Bemühungen den Lins-Wickenbastard herzustellen. Er vermutet darin nichts anderes als Wickensamen mit etwas plattgedrückten Samen. Über die gleichzeitig veröffentlichten Befunde von verschiedenen Fällen von Pseudogamie (= hybridogene Pseudoparthenogenesis) bei verschiedenen Leguminosen vgl. S. 88.

Zuletzt haben O. MORITZ und H. VOM BERG (1931) die Linswicken serologisch untersucht. Sie gelangten zur Gewißheit, daß es sich um Bastarde handle. Die Linse sei von der Wicke und die Wicke von der Linse differenzierbar. Die Linswicke schließe den gesamten Wickenprotenkomplex, das ganze Wickenprotenom, in sich und besitze darüber hinaus einen Teil des Linsenprotenoms, das dem Wickenprotenom fremd ist, aber nicht dieses ganze Protenom. (Dabei sind „Protene“ die Eiweißmerkmale, „Protenome“ ihre Gesamtheit, analog zu „Gene“ und „Genome“.)

Ich kann die Beweiskraft der Versuche der beiden Autoren nicht beurteilen. Um mir selbst ein Urteil zu bilden, habe ich den Versuch FRUWIRTHS wiederholt, freilich mit negativem Erfolg. Die Hellerlinsen, die neben fünf verschiedenen Wickensorten abblühten, gaben nur reine Linsenpflanzen; unter fast 1000 Nachkommen war nicht eine Linswicke. Dagegen waren zwischen den 300 Linsen, für die ich das Saatgut selbst aus einer Probe anderer Herkunft — keinen Hellerlinsen — ausgesucht hatte und die ich ebenfalls für einen Versuch nach FRUWIRTH verwendete, drei Linswicken, die ganz typisch waren. Nur waren die Kotyledonen nicht grünlichweiß, sondern hellgelb. Die Samen waren so flach wie Linsensamen; sie waren offenbar unter die echten Linsen gekommen und, einmal darunter gemengt, ununterscheidbar, wenigstens für mich. So waren früher — auch von LEGANY (s. C. FRUWIRTH 1920) — die Linswicken gefunden worden. Über die eigentliche Herkunft ist damit freilich nichts gesagt. Dafür, daß es sich um einen Bastard handelt, spricht bei der Vielförmigkeit der *Vicia sativa* genau genommen nur der Versuch FRUWIRTHS.

Unter den „faux hybrides“ in der Gattung *Cistus*, die E. BORNET in den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts erhalten und die erst GARD (1910 u. f.) beschrieben hat, sind 4 patromorphe, entstanden durch Bestäubung des *Cistus laurifolius* mit *C. ladaniferus*, neben 15 echten Hybriden.

Die umstrittene Patroklinie mancher *Epilobium*-Artbastarde und den Einfluß des Spermoplasma, den GOLDSCHMIDT (1924) bei seinen *Lymantria*-Bastarden annimmt, besprechen wir in anderem Zusammenhang.

Von den Versuchen, die vor 1900 veröffentlicht wurden, erwähne ich nur die NOBBES (1888) mit Levkojen (*Matthiola annua*). Sie sind auffallenderweise ganz vergessen worden<sup>1)</sup>; da aber NOBBE ein genauer und nicht voreingenom-

1) An derselben Stelle beschreibt NOBBE auch exakte Versuche, aus denen er schließt, daß es sich bei der Füllung der Levkojen um eine erbliche Eigenschaft handelt, und daß die rasch keimenden Levkojensamen ganz vorwiegend die gefüllten Pflanzen geben, die langsam keimenden aber die einfachen, wie das später E. SAUNDERS (1928) wieder fand, ohne NOBBES Arbeit zu kennen.

mener Beobachter war, sollen sie hier nicht übergangen werden. In der Blütenfarbe unterschieden sich die reziproken Verbindungen kaum oder nicht. In der Form der Blütentraube: kurz, festkugelig oder langgestreckt, in der Gesamthöhe der Pflanzen und dem Gewicht der Trockensubstanz zeigte sich aber eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Sippe, die als Vater gedient hatte. NOBBES Abbildungen, die hier wiedergegeben sind, wurden nach Photographien hergestellt und zeigen das deutlich, Abb. 33. Ebenso sorgfältige Bestimmungen nach Maß und Gewicht, die in Tabelle 7 zusammengestellt sind (die Anordnung ist im Original etwas anders). Immerhin war der Unterschied der beiden reziproken Kreuzungen verschieden, je nach der Sippe, bei Verwendung der „weißen“ englischen Sommerlevkoje und der „violetten“ oder „karminfarbigen großblumigen Sommerlevkoje“ besonders auffällig. Dabei umfaßte jeder Versuch etwa 100 Pflanzen. Die in Aussicht gestellten weiteren Veröffentlichungen sind meines Wissens nicht erschienen.

Tab. 7.

Eine Pflanze ergab im Durchschnitt von etwa 100:

Sorte Nr.	Stammhöhe in mm	Traubenlänge in mm	Trockensubstanz in g	Sorte Nr.	Stammhöhe in mm	Traubenlänge in mm	Trockensubstanz in g
1 ♀ × 1 ♂	336,2	55,9	2,045	7 ♀ × 7 ♂	448,9	105,4	2,939
1 ♀ × 2 ♂	349,7	63,6	1,849	7 ♀ × 1 ♂	478,5	111,5	2,525
1 ♀ × 2 ♂	447,0	144,5	2,845				
2 ♀ × 2 ♂	439,4	141,0	3,141	3 ♀ × 3 ♂	569,6	163,8	2,924
				3 ♀ × 7 ♂	505,5	110,5	3,253
1 ♀ × 1 ♂	336,2	55,9	2,045	6 ♀ × 7 ♂	410,1	71,0	2,560
6 ♀ × 1 ♂	377,7	63,6	2,100				
1 ♀ × 6 ♂	456,4	193,2	1,851	2 ♀ × 6 ♂	423,9	87,9	2,717
6 ♀ × 6 ♂	472,7	146,7	2,572				

1 = Weiße Engl. Sommer-L.

6 = Karminf. großbl. Engl. Sommer-L.

2 = Violette Engl. Sommer-L.

7 = Dunkelblaue großbl. Engl. Sommer-L.

3 = Karminf. Engl. Sommer-L.

Was nun die Erklärung der Patroklinie anbelangt, so hat sie GIARD (1899, 1903) bei den MILLARDETSchen Erdbeerbastarden durch die Annahme von Merogonie versucht. Es sollte zwar Befruchtung eintreten, der Eikern sollte sich aber nicht weiter entwickeln, sondern nur der Spermakern im Eiplasma<sup>1)</sup>. MILLARDET hat dem, wie GIARD mitteilt, brieflich zugestimmt und damit seine ursprüngliche Ansicht aufgegeben, die in den „faux hybrides“ wirkliche Bastarde sah, nur daß sie dem einen Elter extrem ähnlich seien.

Daß die Patromorphie oft nicht ganz vollständig ist, hätte bei der Merogonie auf einer Plasmonwirkung des Eies beruhen können, und auch die völlige Sterilität wäre, wo sie vorkommt, wohl kein zwingender Gegengrund gewesen. STRASBURGER (1909) hat aber für die patrokline *Fragaria virginiana* ♀ × *elator* ♂ des Grafen SOLMS richtige Befruchtung festgestellt und ICHIJIMA fand für den ebenfalls patroklinen Bastard *F. bracteata* (aus der *vesca*-Gruppe,  $x = 7$ ) × *virginiana* ( $x = 28$ ) eine das gleiche beweisende Chromosomenzahl ( $x = 7 + 28$ , nämlich in der heterotypischen Spindel 7 bivalente und 21 univalente Chromosomen). RICHARDSON gibt dann auch für die Rückkreuzung seiner patroklinen *Fragaria chinensis* ♀ × *elator* ♂ mit den Eltern ein gewisses Aufspalten an.

<sup>1)</sup> COLLINS und KEMPTONS (1916) neue Bezeichnung „Patrogenesis“ für dies Verhalten, das sie bei *Tripsacum dactyloides* ♀ × *Euchlaena mexicana* vermuten, scheint mir unnötig.



Abb. 33. Levkoje, Einfluß des Pollen bei der Kreuzbefruchtung. 1. Weiße engl. Sommer-L. (Nr. 1.) 2. Violette engl. Sommer-L. (Nr. 2.) 3. Kreuzung von Nr. 2 ♀ × 1 ♂. 4. Kreuzung von Nr. 1 ♀ × 2 ♂. (NOBBE 1888, nach Photographien.)

EAST und MANGELSDORF (1927) nehmen deshalb für die patroklinen faux hybrides bei *Fragaria* richtige Bastardierung mit fast völliger Dominanz aller Eigenschaften des Elters an, der als Vater dient.

SCHIEMANN (1931) untersuchte zahlreiche Kreuzungen von diploiden  $\times$  oktoploiden *Fragaria*-Formen in reziproker Richtung. Beide Verbindungen sind reziprok gleich, wobei alle Übergänge vom einen zum andern Elterntypus mit der erwarteten Bastardchromosomenzahl in  $F_1$  auftraten. Der oktoploide Elter kann also dominant sein. Er muß es aber nicht. Die Dominanz scheint je nach der Kombination verschiedener Faktoren zu schwanken. Die  $F_1$ -Pflanzen mit dem oktoploiden Typus als Mutter sind vegetativ kräftiger, was sich bis zu besserer Antherenentwicklung äußert. Es handelt sich dabei wohl wieder um einen Fall von Nachwirkung durch die Mutter. Bei *Fuchsia cordifolia*  $\times$  *fulgens*, wo beide reziproken Verbindungen bekannt sind, und die zur patroklinen (c ♀  $\times$  f ♂) gehörige reziproke (f ♀  $\times$  c ♂) intermediär ist, kommt man mit der Annahme einer völligen Dominanz des einen Elters nicht aus.

[Inzwischen ist durch einige Untersuchungen das Auftreten rein patromorpher und patrokliner Typen bei Pflanzen weiter geklärt worden. Zunächst ist wohl sichergestellt, daß gelegentlich merogone Entwicklung (= Androgenesis = Patrogenesis) vorkommt. Auf die Angaben von KOSTOFF (1929) wurde schon früher S. 71 hingewiesen. Dazu kommt ein Fall bei *Nicotiana*, den CLAUSEN und LAMMERTS (1929) beschrieben hat. Ein tetraploider Bastard *Nicotiana tabacum* ( $n = 24$ )  $\times$  *glutinosa* ( $n = 12$ ) wurde mit weißem *N. tabacum* rückgekreuzt. Unter 173 Individuen entstand eine haploide, weiße *tabacum*-Pflanze, also ein haploider Vatertypus. Im anderen Falle mögen aus solchen haploiden Merogonen durch Aufregulieren diploide entstehen, wie dies CLAUSEN und LAMMERTS (1929) für einige reine *Nicotiana silvestris* vermuten, die aus einer Kreuzung (*N. tabacum*  $\times$  *silvestris*)  $\times$  *N. silvestris* entstanden sind. Hierhergehörige Angaben finden sich bei LONGLEY (1926) für *Fragaria*, bei COLLINS und KEMPTON für *Tripsacum*  $\times$  *Euchlaena*, bei LEFEVRE (1932) für Weizenkreuzungen (unter 17 normalen Hybriden eine patromorphe Pflanze), bei KOSTOFF (1934) für *Nicotiana* (eine haploide *N. silvestris* aus der Kreuzung (*tabacum*  $\times$  *silvestris*)  $\times$  *silvestris*), bei RYGG und DARROW (1932) für *Fragaria* (Kreuzungen von *F. cuneifolia* mit verschiedenen gleichchromosomigen Kulturformen). ICHIJIMA (1930) nach Material von YARNELL findet einen Fall von Patromorphie bei einer Kreuzung *Fragaria* (*rosea*  $\times$  *alba*)  $F_1$   $\times$  *virginiana*. Die Chromosomenzahl war die diploide des Vaters statt der erwarteten Bastardzahl. Er erwähnt auch drei analoge Fälle, die YARNELL gefunden hat. Beobachtungen von AUSEKLIS und ZAMELIS (1931) an Kreuzungen von *Viola arvensis* und *bosniaca* müssen weiter untersucht werden. Eine vermutete Merogonie bleibt hier unsicher. Eine Zusammenstellung der Angaben über Merogonie und ähnliches findet sich bei KUHN (1930). (WETTSTEIN.)]

#### Metromorphie und Metroklinie

Als sehr bekannte Fälle reziproker metrokliner Verschiedenheiten wären hier die Bastarde zwischen Pferd und Esel zu besprechen: Maulesel (Eselstute und Pferdhengst) und Maultier (Pferdestute und Eselhengst) — wenn die gewöhnliche Vorstellung richtig ist. Sie nimmt eine reziproke Verschiedenheit mit Metroklinie an. Doch fehlt es nicht an Widerspruch und vor nicht zu langer Zeit (1913) teilte PLATE mit, daß Professor VON NATHUSIUS ihn an Hand der ungefähr 8 Exemplare solcher Bastarde im Haustiergarten der Universität Halle darauf aufmerksam gemacht habe, daß ein scharfer Unterschied zwischen den reziproken Bastarden nicht festzustellen sei, wenn mehrere Tiere ver-

glichen würden. Bei den zahlreichen Rassen, in die die beiden Elternarten zerfallen, handelt es sich zunächst um jene Unterschiede, die für „das Pferd“ und für „den Esel“ charakteristisch sind. Das ist nach LANG (1914) schon nicht leicht; er rechnet Stimme, Ohrenlänge, Form des Halses, das Kreuz auf dem Rücken des Esels, die Form des Hufes und das Schwanzhaar hierher; schon Charakter und Temperament bieten Schwierigkeiten. Genaue, statistische Angaben fehlen darüber fast ganz, das bis dahin bekannte hat LANG sorgfältig zusammengestellt. Wie er mit Recht hervorhebt, sind die bisherigen Ergebnisse geradezu kläglich, gemessen an den Anforderungen, die man heutzutage an Vererbungstatsachen stellt. Man muß freilich die ungewöhnlich großen Schwierigkeiten berücksichtigen, die durch die Versuchsobjekte bedingt sind. Meist ist ja schon die  $F_1$  steril, wenn auch CAVAZZA (1931) und WARREN (1932) einzelne Fälle von fertilen Maulesel- und Maultierstuten beschreiben. Nach den Angaben von CAVAZZA (1931) erscheinen als Nachkommen von Maultier ♀ × Pferd ♂ immer nur reine Pferde, als  $F_1$  von Maultier ♀ × Esel ♂ durchwegs Maultiere. Die entwicklungs-fähigen Eizellen der Maultier ♀ enthalten also ein ± Pferdegenom. Ob dies für eine Plasmawirkung spricht oder anders Chromosomal begründet werden kann, ist noch nicht abzusehen.

Von Pflanzen erwähne ich zunächst aus der älteren Literatur die Angaben von FRITZ MÜLLER-Blumenau über *Ruellia*-Bastarde (1893). Er bestäubte *Ruellia formosa* mit *R. silvaccola* und *R. silvaccola* mit *R. formosa*. Im ersten Fall erhielt er 6, im zweiten 28 Bastarde. Sie zeigten im Wuchs, in der Belaubung und den Blütenständen keine auffallenden Unterschiede; dagegen waren die Blüten im ersten Falle schön rein rot, im zweiten von einer trüben Mischfarbe und mit verwaschenen Flecken verunziert. *R. formosa* zeigt ein dunkleres, leuchtendes Rot, *R. silvaccola* ein helleres und matteres. F. MÜLLER gibt aber nicht an, ob die reziproken Bestäubungen zwischen denselben zwei Individuen ausgeführt wurden. Möglicherweise sind verschiedene Genotypen verwendet worden innerhalb derselben Art, wie bei den späteren, mühsamen Versuchen F. MÜLLERS (1897) über „Tinkturen“ bei *Marica*-Arten, die deshalb leider den Anforderungen der Neuzeit nicht mehr entsprechen.

Auch bei *Oenothera*-Arten, die sich bastardieren lassen, kommen Größenunterschiede der Samen und der in ihnen enthaltenen Embryonen vor, wobei die reziproken Verbindungen der jeweiligen Mutter gleichen (RENNER 1929); KRUMBHOLZ (1930) untersuchte das näher bei der kleinsamigen *O. Hookeri* und den großsamigen *O. Lamarckiana rubrinervis*, *biennis rubrinervis* und *suaveolens*.

Außer der Länge des ganzen Embryo, der Radicula und Kotyledonen wurde auch (für Epidermis und die hypodermale Zellschicht) die Zellenzahl und Zellgröße bestimmt. Durch die Untersuchungsmethode war aber bedingt, daß die Größe der (endospermlosen) Samen und damit ihr Hohlraum nicht bestimmt werden konnte. Die Verbindungen zwischen *O. Hookeri* einerseits und *O. biennis* (u. *suaveol.*) andererseits bleiben fast nur auf Kosten der Kotyledonen, also hinter der jeweiligen Mutter zurück, die zwischen *O. Hookeri* und *O. biennis* fallen größer (gleichmäßig) aus. In der Zellenzahl schließen sich die Bastarde weitgehend der Mutter an, auch bei der Zellgröße ist das der Fall. Doch haben die Bastardembryonen daneben auch in beschränktem Maße ihre eigene Entwicklung (in der Größenänderung des Gesamtembryos der Zellen, wohl auch der Zellenzahl). Die Heterogamie der *O. biennis* spielt offenbar keine Rolle und die Chlorophylldefekte mancher Verbindungen (auf diesem Stadium) auch noch nicht. Einige der Ergebnisse sind in Tabelle 8 zusammengestellt.

Nach CASPARY (1869) unterscheiden sich *Nymphaea rubra* ♀ × *N. dentata* ♂ von *N. dentata* ♀ × *N. rubra* ♂ durch die Erstlingsblätter und die Kelch-

Tab. 8. Größe der Embryonen und Größe und Zahl der sie aufbauenden Zellen bei verschiedenen *Oenothera*-Arten und ihren reziproken Bastarden. (Nach KRUMBHOLZ 1930, gekürzt.)

<i>Oenothera</i>	n	Länge in $\mu$			Kotyledonen	
		Embryo	Radicula	Kotyled.	mittlere Zellenzahl	mittlere Zellgröße in $\mu$
<i>Hookeri</i> . . . . .	24	940 ± 8,5	360 ± 7	580 ± 8	38,4 ± 0,9	15,1 ± 0,4
<i>Hook.</i> × <i>bienn.</i> . . . . .	15	870 ± 14	355 ± 11	515 ± 12	38,6 ± 1,2	13,3 ± 0,4
<i>bienn.</i> × <i>Hook.</i> . . . . .	23	1320 ± 20	555 ± 10	765 ± 17	53,4 ± 1,1	14,3 ± 0,1
<i>biennis.</i> . . . . .	16	1500 ± 31	575 ± 12	925 ± 22	56,7 ± 1,0	16,3 ± 0,4
<i>Hook.</i> × <i>Lam.</i> . . . . .	10	1080 ± 28	410 ± 8	670 ± 23	44,0 ± 2,1	15,3 ± 0,7
<i>Lam.</i> × <i>Hook.</i> . . . . .	13	1410 ± 26	565 ± 14	845 ± 15	58,2 ± 2,1	14,5 ± 0,3
<i>Lamarckiana</i> . . . . .	17	1330 ± 25	520 ± 15	810 ± 15	54,3 ± 1,6	14,9 ± 0,4

und Blumenblätter, in denen die reziproken Bastarde jeweils der Mutter ähnlicher sind. Er gibt für das 2. und 3. Blatt folgendes Verhältnis von Breite zu Länge an (Tab. 9):

Tab. 9

2. Blatt		3. Blatt	
<i>Ny. ru.</i> × <i>dent.</i>	<i>Ny. dent.</i> × <i>ru.</i>	<i>Ny. ru.</i> × <i>dent.</i>	<i>Ny. dent.</i> × <i>ru.</i>
1 : 2,7	1 : 6,2	1 : 3,1	1 : 4,8
1 : 2,9	1 : 6,4	1 : 3,2	1 : 5,5
1 : 3,3	1 : 6,8	1 : 3,4	1 : 5,7
1 : 3,3	—	1 : 3,7	—
M 1 : 3,05	M 1 : 6,47	M 1 : 3,35	M 1 : 5,33

*N. rubra* hat noch kürzere Blätter. Die folgenden Blätter sind dagegen ziemlich gleich. — Die reziproken Bastarde zwischen *N. Lotus* und *N. rubra* und zwischen *N. Lotus* und *N. dentata* fand CASPARY identisch.

Für die Gattung *Digitalis* sind wiederholt reziprok verschiedene Bastarde angegeben worden; die ältere Literatur ist bei FOCKE (1881) zu finden. Auch seit 1900 sind sie mehrfach untersucht worden, ohne daß eine völlige Übereinstimmung erzielt wäre. Erschwert wird ein tieferes Eindringen dadurch, daß die Bastarde gewöhnlich völlig steril gefunden wurden.

JOHN H. WILSON (1906) fand *Digitalis purpurea* f. *alba* ♀ × *D. lutea* ♂ und umgekehrt, bei dreimal wiederholten Versuchen, stets der Mutter ähnlicher, aber jedesmal etwas anders aussehend; beim drittenmal war die Verschiedenheit weniger ausgeprägt.

Dann muß auf die Versuche von JONES (1912) hingewiesen werden, der den Bastard *Digitalis grandiflora* × *D. purpurea* genauer untersucht hat. Von der Verbindung *D. purpurea* ♀ × *grandiflora* ♂ lagen ihm eine Menge Individuen vor, von der Verbindung *D. grandiflora* ♀ × *purpurea* ♂ jedoch nur eine. Dies und die Tatsache, daß nicht dasselbe *purpurea*-Individuum Pollen und Eizellen lieferte, sind die Punkte, bei denen eine Kritik einsetzen könnte. JONES fand einzelne Merkmale völlig dominant, bei beiden Verbindungen, gleichgültig welche Art als Mutter gedient hatte, die meisten Merkmale zwar intermediär aber mit einem deutlichen Hinneigen zu der Spezies, die als Mutter gedient hatte.

Die nächstliegende Erklärung sieht JONES in einem Einfluß des Plasmas der Eizelle auf die folgende Entwicklung des Embryo, der auf „hereditary determinants“ in diesem Plasma beruhen könne. Er weist dafür auf die Plastiden und auf spezifische Enzyme hin. Diese könnten für eine Umgebung sorgen, die günstiger für die Gene des eigenen (mütterlichen) Kernes wären, als für die Gene, die der männliche Kern hineinbrächte. JONES hält auf der anderen Seite

aber auch eine Erklärung im Anschluß an den damaligen Stand der *Oenothera*-Forschung für möglich, durch einen Unterschied zwischen den Genomen der Eizellen und Pollenkörner. HILL (1925) fand, wie wir schon sahen (S. 59), bei den reziproken Bastarden zwischen *Digitalis purpurea* und *D. Thapsi* einerseits, *D. lutea* und *D. ambigua* andererseits nur die Kotyledonen metroklin und setzte sich damit zunächst in scharfen Gegensatz zu JONES, der (1928) an seinen Angaben in einer Entgegnung an BUXTON und NEWTON (1928) festhält, deren Untersuchungen sich aber nicht mit der Metroklinie beschäftigten. Neuerdings ist HILL (1929) auf die Frage zurückgekommen und findet nun (an sehr großem Material), daß in der (stets vollständig sterilen) F<sub>1</sub>-Generation die Rosetten und die Blütenstände zwar ununterscheidbar seien, daß aber die Blumenkrone nach ihren Maßen, besonders in der Weite (nicht in der Farbe), zum Teil auch die Kelchzipfel deutlich metroklin sind. Tabelle 10 zeigt das für die Krone:

Tab. 10

Corolla	<i>D. lutea</i> n = 25	<i>D. lutea</i> × <i>D. purp.</i> n = 25	<i>D. purp.</i> × <i>D. lutea</i> n = 25	<i>D. lutea</i> × <i>D. purp.</i> n = 38	<i>D. purp.</i> × <i>D. lutea</i> n = 45	<i>D. pur- purea</i> n = 25
Mittlere Länge . . . . .	1,995	2,96	3,49	2,96	3,15	4,94
oder. . . . .		100	117,8	100	106,5	2,2
Mittlere Weite . . . . .	0,577	0,83	1,15	0,75	1,06	
oder. . . . .		100	138,5	100	140,8	

Einheit = 1 cm.

Eine Erklärung wird nicht versucht.

BUXTON und DARK (1934) bringen weitere Untersuchungen über *Digitalis dubia* × *purpurea* und reziprok. Sie finden Verschiedenheiten in den Blättern. Der Blattindex  $\left(\frac{100 \text{ Breite}}{\text{Länge}}\right)$  beträgt bei *dubia* 22, *dubia* × *purpurea* 27, *purpurea* × *dubia* 35 und *purpurea* 40 Einheiten. Auch in der Behaarung finden sich Unterschiede. Die Kreuzungen *D. lutea* × *mertonensis* (= tetraploider Bastard: *purpurea* × *ambigua*) zeigen reziproke Verschiedenheiten in der Blütengröße und Gestalt, wie auch im Anthocyan-Gehalt. Dabei ist in diesen Fällen die Chromosomenzahl der Partner gleich.

HAASE-BESSELL (1916—1926) geht auf reziproke Verschiedenheiten nicht ein, gibt aber „falsche“ Bastarde an. Sie findet (1921) bei *Digitalis* falsche, metamorphe Bastarde: *D. purpurea-ambigua* (hier in jeder der 4 aufgezogenen, großen Familien, z. B. einmal 3 neben 70 echten, einmal ungefähr im umgekehrten Verhältnis, gut fertil), *D. purpurea-lanata*, *ambigua-lanata* (Chromosomenzahl 24 + 24), *lanata-lutea* (Chromosomenzahl 24 + 48). Nach der Chromosomenzahl dieses letztgenannten „falschen“ Bastards kann keine Pseudogamie vorliegen. Metroklinie wird nicht besprochen. MICHAELIS (1931) hat, als er seine Versuche mit allen Vorsichtsmaßregeln ausführte, keine falschen Bastarde (unter 1362 Individuen) erhalten und hält einen Versuchsfehler für wahrscheinlich.

Man sieht aus dem mitgeteilten, wie widerspruchsvoll die Angaben über die reziproken Bastarde bei *Digitalis* sind. Eine wesentliche Klärung brachten ganz neuerdings Untersuchungen, die MICHAELIS veröffentlicht hat (1931). Er bastardierte *D. purpurea* × *D. grandiflora* und *D. lutea*, erhielt aber nur den Bastard *D. lutea* × *D. purpurea* in beiden reziproken Verbindungen blühend. Sehr wichtig ist nun, daß die reziproken Unterschiede, die beim ersten Blühen (im zweiten Lebensjahre der Pflanzen) sehr auffällig waren, beim zweiten Blühen

(im dritten Lebensjahre) so gut wie ganz verschwunden waren. Auch bei den wenigen Individuen, die schon im Jahre der Aussaat (also im ersten Lebensjahr) blühten war der reziproke Unterschied (fast) 0. Ferner spielte die Herkunft der Eltern eine wichtige Rolle. *D. purpurea* aus dem Thüringerwald gab eine Nachkommenschaft, bei der die reziproken Unterschiede sehr viel geringer waren als bei der, zu der die *D. purpurea* des Jenenser Botanischen Gartens benutzt worden war. Tabelle 11 gibt eine Übersicht über diese Ergebnisse.

Tab. 11

Kombination	Alter in Jahren	$\Sigma$	Blumenkrone in Millimeter		
			Länge	Breite	Weite
<i>purp.</i> J ♀ × <i>lut.</i> J ♂ . . .	2	20	33,4	34,8	10,6
<i>lut.</i> J ♀ × <i>purp.</i> J ♂ . . .	2	20	28,3	25,3	7,4
<i>purp.</i> J ♀ × <i>lut.</i> J ♂ . . .	3	5	27,4	—	7,6
<i>lut.</i> J ♀ × <i>purp.</i> J ♂ . . .	3	5	27,4	—	9,4
<i>purp.</i> T ♀ × <i>lut.</i> J ♂ . . .	2	31	24,3 ± 0,35	18,1 ± 0,37	6,48 ± 0,12
<i>lut.</i> J ♀ × <i>purp.</i> T ♂ . . .	2	28	23,6 ± 0,28	17,4 ± 0,34	6,50 ± 0,13
<i>purp.</i> St ♀ × <i>lut.</i> St ♂ . . .	1	7	27,02	25,72	8,06
<i>lut.</i> St ♀ × <i>purp.</i> St ♂ . . .	1	4	26,98	25,74	8,05
<i>purp.</i> St . . . . .	2	29	49,69 ± 0,82	52,55 ± 0,89	12,83 ± 0,22
<i>purp.</i> St ♀ × <i>lut.</i> St ♂ . . .	2	168	27,70 ± 0,15	26,92 ± 0,14	8,14 ± 0,06
<i>lut.</i> St ♀ × <i>purp.</i> St ♀ . . .	2	211	26,52 ± 0,14	24,17 ± 0,16	7,76 ± 0,05
<i>lut.</i> St . . . . .	2	30	21,67 ± 0,07	19,43 ± 0,40	6,20 ± 0,07

J = Pflanze aus dem Bot. Garten Jena; T = Pflanze aus dem Thüringerwald; A = Pflanze aus dem Botanischen Garten Stuttgart.

Ich darf hier wohl auf eigene Untersuchungen hinweisen (1912), die gerade für *Digitalis*-Bastarde die außerordentliche Vielförmigkeit der F<sub>1</sub>-Generation beweisen. Abb. 34 zeigt 17 Blüten der Verbindung *D. ambigua* ♀ × *D. lanata* ♂, eine Auswahl unter viel mehr Pflanzen, je eine für ein Individuum. Jedes für sich trug immer Blüten, die, abgesehen von Altersunterschieden, annähernd untereinander übereinstimmten. Jede der beiden Elternpflanzen trug auch nur einerlei Blüten; die Arten aber, zu denen sie gehörten, *D. ambigua* und *D. lanata*, sind gerade in diesem Punkt sehr vielförmig.

Es sind deshalb in der Abbildung auch je zwei Blüten von zwei Individuen der beiden Populationen dargestellt, aus denen die beiden Eltern ausgelesen worden waren. Beide waren gewiß (innerhalb der Art!) heterozygotisch, und bei der Bastardierung mußten deshalb verschiedenerlei Kombinationen von *ambigua*- und *lanata*-Merkmalen entstehen. Die reziproke Verbindung (*D. lanata* ♀ × *ambigua* ♂) verhielt sich nicht anders, so daß ich seinerzeit (1902 und 1903) verzichtete, einen durchgreifenden reziproken Unterschied zu finden.

Die Angaben über metrokline Verschiedenheiten der reziproken Bastarde zwischen *Triticum vulgare* und *Secale cereale*, die E. F. GAINES und F. J. STEVENSON (1922) gemacht haben, werden von NINA MEISTER und N. A. TJUMJAKOFF (1928) ganz entschieden in Abrede gestellt.

LOTSY (1920) gibt für die reziproken Bastarde zwischen *Cucurbita Pepo* und *C. aurantiaca* für Länge und Größe der Frucht deutliche Metroklinie an. Daß Heterozygotie der Eltern daran schuld sei, ist dadurch unwahrscheinlich, daß beiderlei Nachkommenschaften metroklin sind.

Einen besonders merkwürdigen Fall von Metromorphie hat TERAU (1918) für die Farbe der Kotyledonen der Soyabohne (*Glycine hispida*) beschrieben.



Sie ist, je nach der Sippe — parallel zu der der Erbsen, die ja in die gleiche Familie gehören — entweder grün (auch im völlig reifen Zustand der Samen) oder gelb und natürlich durch Plastiden bedingt. Bei den Erbsen dominiert bekanntlich fast immer gelb über grün; nur das Gelb der Sippe „Goldkönig“ macht eine Ausnahme und ist rezessiv. Bestäubt man aber bei Soya die grüne

## Digitalis

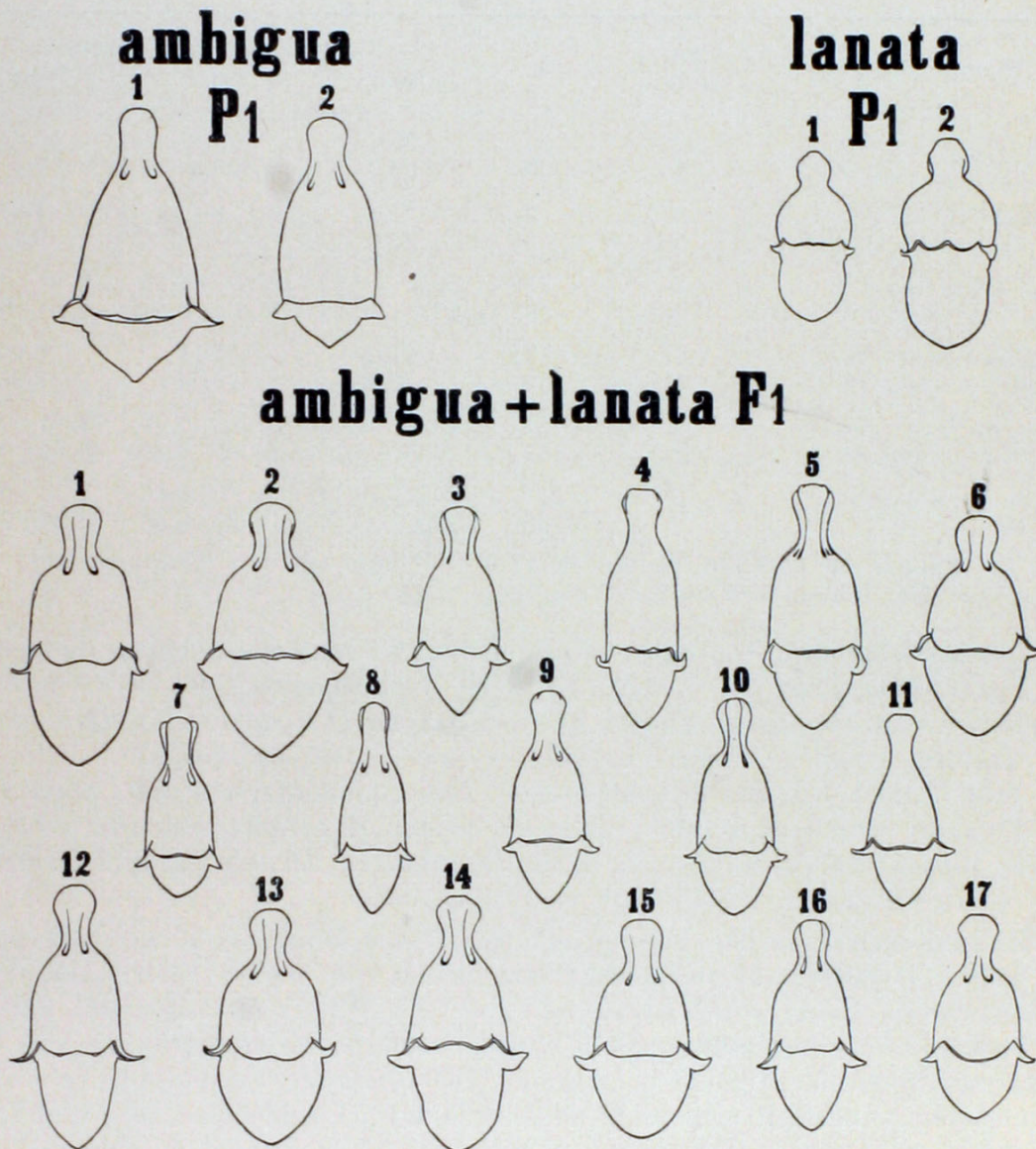


Abb. 34. *Digitalis ambigua* × *lanata*. Blüten der Eltern und von 17 F<sub>1</sub>-Pflanzen. Verkl.  
(Aus CORRENS 1912.)

Sippe mit dem Pollen der gelben, so erhält man nach TERAOS erster Mitteilung Samen mit grünen Kotyledonen, und auch in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> ist ihre Farbe stets grün. Bastardiert man umgekehrt die gelbe Sippe mit der grünen, so haben die Samen alle, auch in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub>, gelbe Kotyledonen. Es tritt also kein Spalten in gelb und grün ein. TERAOS Zahlen sind groß genug, wie die Tabelle 12 beweist, die aus seinen Angaben zusammengezogen wurde.

Die Vermutung lag bei der sehr geringen Größe der Soyablüten nahe, daß die Bastardierung einfach nicht gelungen war, ist aber nach TERAOS dadurch

Tab. 12. *Glycine hispida*, Übertragung der Farbe der Kotyledonen

Vers.	grün ♀ × gelb ♂			Vers.	gelb ♀ × grün ♂		
	n F <sub>1</sub>	n F <sub>2</sub>	n F <sub>3</sub>		n F <sub>1</sub>	n F <sub>2</sub>	n F <sub>3</sub>
I . . . . .	24	3129	72501	III . . . .	46	11836	28281
II . . . . .	3	322	16498	IV . . . .	4	846	2341
	stets grün				stets gelb		

ausgeschlossen, daß gleichzeitig mehrere andere Merkmale durch den Pollen vererbt wurden und mendelten. Er nimmt zur Erklärung an, daß die Farbe „durch erbliche Eigenschaften der Chromatophoren oder des Plasmas direkt übertragen werde, ausschließlich durch die Mutter, nicht auch mit dem generativen Kern und gar nicht durch den Zellkern.“ Um eine Nachwirkung der Mutterpflanze kann es sich nicht handeln und ebensowenig um einen direkten Einfluß der Mutter.

TERAO gab zunächst die von ihm verwendeten Sippen nicht näher an, was bedauerlich war, da das von ihm beobachtete Verhalten jedenfalls eine Ausnahme darstellte<sup>1)</sup>. WOODWORTH (1921) fand nämlich keine Anzeichen mütterlicher Vererbung, vielmehr, daß die Farbe der Kotyledonen ein regelrecht mendelndes Merkmalspaar abgibt. Und zwar dominiert, wie zu erwarten, gelb, und die F<sub>2</sub> besteht aus 3 gelb: 1 grün oder 15 gelb zu 1 grün, je nachdem die Faktoren „D“ und „J“ einzeln oder zusammen wirken, von denen jeder für sich allein schon gelb gibt. Auch in seiner vorletzten Mitteilung (1928) kannte WOODWORTH noch kein anderes Verhalten, obwohl er mit vielen Sippen gearbeitet hatte. OWEN (1927) teilt dagegen drei Fälle mit, bei denen die Sippe „Medium green“ mit grünen Kotyledonen mit drei anderen mit gelben gekreuzt worden war, zweimal als ♀ und einmal als ♂. Hier hatten nicht nur die F<sub>1</sub>- sondern auch die F<sub>2</sub>-Samen alle gelbe Kotyledonen. In den beiden ersten Versuchen bewies das Mendeln anderer Eigenschaften die gelungene Bastardierung, doch waren die Zahlen sehr klein (zusammen 19 F<sub>2</sub>-Samen), im dritten schien Patroklie vorzuliegen. OWEN selbst bleibt etwas zweifelhaft, sonst, bei anderen Sippen, erhielt er dieselben Ergebnisse wie WOODWORTH.

In der letzten Arbeit von TERAU und NAKATOMI (1929) sind die Ergebnisse zahlreicher Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen Sippen mitgeteilt, darunter von einer solchen, wo die gelbe Farbe der Kotyledonen bei der Keimung grün wird, und von einer, wo die gelbe Farbe sich nicht nur bei den Keimlingen, sondern auch bei den erwachsenen Pflanzen erhält. Nach dem Resumé der Autoren ist die Erklärung die gleiche, die ursprünglich TERAU gab. Es gibt zweierlei Chloroplasten: Y, die bei der Reife der Samen gelb werden und G, die immer grün bleiben, was, wenn ich recht verstehe, beides am Plasma oder an den Plastiden selbst liegt und also durch die Samenanlagen übertragen und nicht durch die Pollen vererbt wird. Dabei ist vorausgesetzt, daß weder Plasma noch Plastiden mit dem Spermakern mitgegeben werden.

In einer neuerdings erschienenen, kurzen Mitteilung von VEATCH und WOODWORTH (1930) ist die Sachlage endlich offenbar wesentlich geklärt. Es gibt zwei Gene für gelbe Farbe der Kotyledonen, D<sub>1</sub> und D<sub>2</sub> und eines für grün, das „genetische Grün“, die regelmäßig mendeln, also der Chromosomengarnitur angehören. Außerdem gibt es aber noch ein zweites Grün der Kotyledonen, das von den Genen im Kern (so gut wie) unabhängig ist und durch die Mutter

1) Das Buch von C. V. PIPER und W. J. MORSE (1923) war mir nicht zugänglich. Sie haben (nach VEATCH und WOODWORTH 1930) auch mütterliche Vererbung der Farbe der Kotyledonen beobachtet.

(das Plasma oder die Plastiden) übertragen wird: „mütterliches Grün“. Dieses mütterliche Grün ist zur Zeit nur mit Gelb im Chromosomensatz bekannt. Die verschiedenen Verbindungen geben:

1. ♀ gelb + ♂ genet. grün: F<sub>1</sub> gelb, F<sub>2</sub> 3 gelb + 1 grün oder 15 gelb + 1 grün.
2. ♀ genet. grün + ♂ gelb: wie 1.
3. ♀ gelb + ♂ mütterl. Grün: F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> gelb.
4. ♀ mütterl. Grün + ♂ gelb: F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> (mütterl.) Grün.
5. ♀ genet. grün + ♂ mütterl. grün: F<sub>1</sub> gelb, F<sub>2</sub> 3 gelb + 1 (genet.) grün oder 15 gelb + 1 (genet.) grün.
6. ♀ mütterl. grün + ♂ genet. grün: F<sub>1</sub> grün, F<sub>2</sub> grün (aber 3 oder 15 mit gelb im Chromosomensatz + 1 mit grün in diesem).

Wenn die hellere und mehr gelbliche Farbe des mütterlichen Grün, von der die Verf. sprechen, dadurch zustande kommt, daß das Gelb im Genom doch etwas auf das mütterliche Grün wirkt, wie sie vermuten, so müßten die Samen mit Grün im Plasmon und im Genom (Verb. 6, F<sub>2</sub>) reiner und dunkler grün sein. Solche Unterschiede haben die Verf. tatsächlich beobachtet. Auf jeden Fall ist die Tatsache, daß die genotypische Eigenschaft (gelb) durch das Plasmon (grün) unterdrückt wird, sei es völlig oder nur fast völlig, von großer theoretischer Bedeutung.

Die oben erwähnten Versuche von TERAO und NAKATOMI lassen sich zum Teil ohne weiteres auf die Weise von VEATCH und WOODSWORTH erklären, zum Teil bieten sie Schwierigkeiten. Auffallend ist, daß bei den japanischen Autoren (genetisch) grün oder gelb dominiert, während es bei den amerikanischen, wie früher, rezessiv gefunden wird.

Bei dieser Gelegenheit mag auch ein Fund PUNNETS (1927) erwähnt werden, wenn es sich dabei auch zum Teil um andere als Plastidenmerkmale handelt. Von zwei *Antirrhinum*-Sippen „flaked“ hatte die niedrigere dunkleres Grün, hellere Blüten und die Streifen (flakes) zahlreicher und deutlicher als die höhere. Reziproke Verbindungen gaben rein mütterliche Vererbung dieser Unterschiede; nur die Farbe der Krone spaltete in F<sub>2</sub>.

[In den letzten Jahren<sup>1)</sup> sind eine Reihe Angaben bekannt geworden, die sich auf reziproke Verschiedenheiten mit mehr oder weniger Metroklinie beziehen. In den allermeisten Fällen handelt es sich wohl um Nachwirkungen des mütterlichen Genomes, also um Prädetermination in irgendeiner Form. Ob darunter auch Fälle von Plasmonvererbung vorhanden sind, läßt sich nicht immer entscheiden, weil die meisten dieser Angaben über reziproke Verschiedenheiten auf nicht weiter analysiertem Material beruhen. Die Untersuchungen ließen sich entweder aus technischen Gründen nicht weiterführen oder sie wurden zu früh abgebrochen. Jedenfalls sollte man nicht jede reziproke F<sub>1</sub>-Verschiedenheit als cytoplasmatische Vererbung werten. Wir stellen daher an dieser Stelle die wesentlichsten Angaben dieser Art zusammen unter Hinweis auf das Kapitel F (S. 89).

Über die F<sub>1</sub>-Bastarde von *Saxifraga adscendens* × *S. tridactylites* berichtet MELCHERS (1935). Es wurden deutliche Unterschiede der Samengröße und Samengestalt, der Keimungsfolge, der Rosettenbildung, Blühgeschwindigkeit, der Größe der Petalen und der Antherenform gefunden. Manche Unterschiede bleiben sehr deutlich, andere gehen zurück, einige, so z. B. die Samengröße, sind auch noch in F<sub>2</sub> zu finden. In den meisten Fällen handelt es sich wohl um

1) Nachtrag von FR. VON WETTSTEIN.

Nachwirkungen, doch bleibt die Möglichkeit auch plasmonischer Verschiedenheit offen.

HONING (1930, 1932) fand bei *Nicotiana* in der Kreuzung *N. macrophylla gigantea*  $\times$  *N. Tabacum* einen mütterlichen Einfluß auf die Art des Licht-Dunkelkeimens. Die Unterschiede der reziproken  $F_1$ -Keimungen sind 32—75%, sie gehen aber in  $F_2$  schon auf 9—15% zurück. Es handelt sich also offenbar um eine abklingende Nachwirkung, wenn auch der eingekreuzte Kern einer Generation noch nicht vollständige Umprägung erreicht hat.

Über metroklin-reziproke  $F_1$ -Kreuzungen bei einigen Cruciferen (*Brassica campestris*  $\times$  *oleracea*, *B. campestris*  $\times$  *Raphanus sativus*) finden sich bei KAKIZAKI (1925) einige Angaben. LAIBACH (1931) studierte eingehend Artbastardierungen bei *Linum*. Manche Kombinationen sind nicht keimfähig, weil die Embryonen nicht mit den von der Mutter gelieferten Samenteilchen zusammenstimmen. Aus dem Samen herauspräparierte Embryonen entwickeln sich in solchen Fällen gut weiter. Die Nichtkeimfähigkeit mancher Bastardierungen in einer Richtung muß also nicht auf einer plasmatischen Vererbung beruhen. Manche Angaben reziproker Keimverschiedenheit bedürfen danach einer Nachprüfung und ihre Ursache ist wohl in dem Gebiet der Biaiormorphosen zu suchen. In ähnliche Richtung weisen auch die Angaben von THOMPSON (1930) über *Triticum*. Der reziprok verschiedene Ansatz scheint durch die verschiedenen Chromosomenzahlen vor allem im Endosperm bedingt. Verhältnisse, die von BLEIER (1931) an Getreidebastarden beobachtet wurden, sind noch zu wenig untersucht.

Eingehendere Untersuchungen liegen über mütterliche Nachwirkung bei *Drosophila* vor. *Drosophila simulans* ♀  $\times$  *melanogaster* ♂ gibt weniger ♀ als das normale Geschlechtsverhältnis erfordert, die umgekehrte Kombination dagegen das normale Verhältnis STURTEVANT (1920), wohl schon QUACKENBUSH (1910). Die ♀ aus einer neuen, von REDFIELD beobachteten letalen Sippe der *Drosophila melanogaster* mit gewöhnlichem ♂ geben in ähnlicher Weise, weil die meisten ♀ sterben oder garnicht gebildet werden, die herabgesetzte Weibchenzahl; bei der umgekehrten Kreuzung (normales ♀  $\times$  letales ♂) entsteht das normale Verhältnis, die ♀ bleiben leben. Was geschieht, hängt also von dem Muttertier ab. REDFIELD führt das auf den Einfluß des Eiplasmas zurück. Da aber aus anderen Kreuzungen (mit der Sippe *curly*) geschlossen werden muß, das mindestens ein rezessives letales Gen eine Rolle spielt, ist anzunehmen, daß es sich um eine Beeinflussung des Eiplasmas vor der Reifeteilung im Ei, also um eine Nachwirkung handelt.

Bei *Drosophila funebris* konnte TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1935) eine mütterliche Vererbung der verschiedenartigen Wirkung der Mutation *Polychaeta* (überzählige Borsten am Thorax) in verschiedenen Stämmen dahin aufklären, daß keine plasmatische Vererbung, sondern Prädetermination schon im unbefruchteten Ei vorliegt.  $F_1$  ist metroklin,  $F_2$  hat keine,  $F_3$  dagegen Aufspaltung, die reziproken Kreuzungen sind aber gleich. Eine klare Prädetermination im unbefruchteten Ei durch das jeweilige Genom findet auch DOBZHANSKY (1935) für die Hodengröße bei *Drosophila pseudoobscura*. HERSH und WARD (1932) machen Angaben über eine Nachwirkung der Mutter auf die Flügellänge bei *Drosophila melanogaster*. Heterozygoten von langflügelig  $\times$  vestigial haben etwas längere Flügel, wenn die Mutter langflügelig war.

Wohl um Nachwirkungen handelt es sich auch bei den Angaben von CASTLE (1934) über Körpergröße bei reziproken Kaninchenkreuzungen, doch sind die Verhältnisse noch nicht geklärt. Ganz unklar liegen die Dinge bei der kurzen

Mitteilung von McDOWELL (1935) über mütterliche Beeinflussung im Erbgang einer Maus-Leukämie.

Zusammenstellungen verschiedener Angaben über reziproke Verschiedenheiten, insbesondere Nachwirkungserscheinungen bringen SIRKS (1927), PELLEW (1929) und EAST (1934). (W.)]

### Pseudogamie

In vielen Fällen finden sich unter den Nachkommen von Kreuzungen allein oder unter deutlich  $\pm$  intermediären Typen einzelne Pflanzen als reine metamorphe Individuen. Ihre Entstehung auf apogamen Wege ist heute wohl in einigen Fällen geklärt, in anderen wahrscheinlich gemacht. Die Weiterentwicklung der reduzierten oder nicht reduzierten Eizelle erfolgt unter dem Anlaß einer Bestäubung. Der Versuch, den Bastard herzustellen, löst die Apogamie aus. Wir sprechen dann mit FOCKE (1881) von Pseudogamie. Manche eigenartige  $F_1$ -Pflanzen, vor allem manche faux hybrides verdanken diesem Vorgang die Entstehung. Wir stellen im folgenden solche Fälle zusammen.

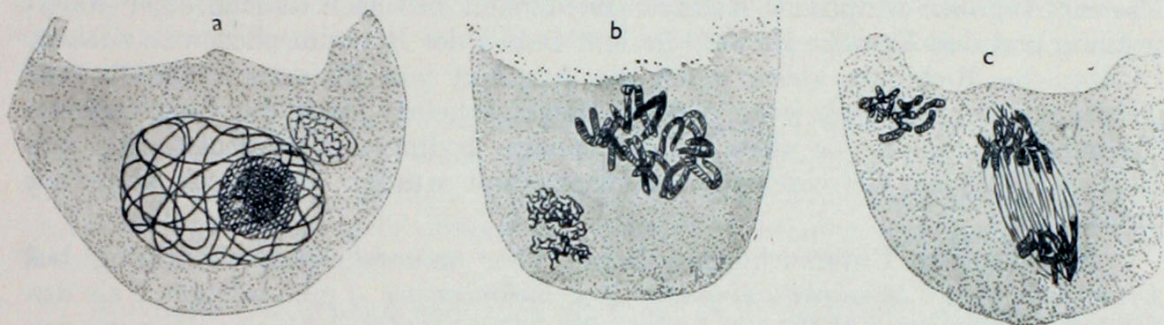


Abb. 35. *Atamosco (Zephyranthes) texana*; Pseudogamie. a Eikern im Spiremstadium, daneben der Spermakern. b Eikern in Teilung, daneben der degenerierende Spermakern. c Eikern in später Anaphase; eine Vereinigung mit den Bestandteilen des Spermakernes ist nicht eingetreten. 1000 $\times$ . (Nach PACE aus TISCHLER 1921—1922.)

Was als Auslösung wirkt, wissen wir nur in den wenigsten Fällen genau. LULA PACE (1913) hat für die Amaryllidacee *Atamosco texana* (die aber noch nicht zu Bastardierungsversuchen verwendet worden ist) festgestellt, daß der eine Spermakern aus dem Schlauch des anscheinend ganz normalen Pollenkornes zwar in die diploid bleibende Eizelle eindringt, aber nicht mit dem Eikern verschmilzt, sondern bald, während der ersten Teilung des Eikernes, zerfällt (Abb. 35). Der zweizellige Embryo zeigt schon keine Spur mehr von ihm. Der andere Spermakern verschmilzt normal mit den Polkernen; die Endospermkerne haben die zu erwartende Chromosomenzahl ( $24 + 24 + 12$ ) wenigstens annähernd. Daraus erklären sich wohl die Befunde WORSLEYS (1906, vgl. S. 97).

Ein entsprechendes Verhalten hat jüngst JØRGENSEN (1928) bei *Solanum*-Bastardierungen mit Arten aus der Gruppe der *S. nigrum* gefunden (Abb. 36). Ein seit HURSTS (1899, 1903) Versuchen sehr bekannter Fall ist der des *Zygopetalum Mackayi*, der neuerdings durch SUESSENGUTH (1923) genauer untersucht worden ist. Diese Orchidee gibt, bestäubt mit dem Pollen von Arten aus anderen Gattungen derselben Familie (*Odontoglossum*, *Lycaste*, *Coelogyne*), nur „Bastarde“, die von der Mutter nicht unterschieden werden können. Rückkreuzung mit dem „rezessiv“ erscheinenden Elter gibt wieder nur *Zygopetalum Mackayi*. Die richtige Deutung vermutet schon ROLFE (1890) für *Zygopetalum Mackayi* ♀  $\times$  *Odontoglossum spec.* ♂. Ähnlich verhalten sich, ebenfalls nach HURST, *Epidendrum*- und *Phragmopedilum*-Arten.

Nach SUESSENGUTH (1923) dringen die artfremden Pollenschläuche nie bis zu den Mikropylen vor. Die Spermakerne können also auch nie in die reduzierte Eizelle eindringen. Daneben können auch aus Integument und Nuzellusrest (im Embryosack) ein bis zwei Adventivembryonen entstehen, merkwürdigerweise hängt das auch von der Spezies ab, die die Pollinien liefert (also vom Vater): *Zygopetalum Mackayi* gibt mit *Odontoglossum crispum* regelmäßig einen

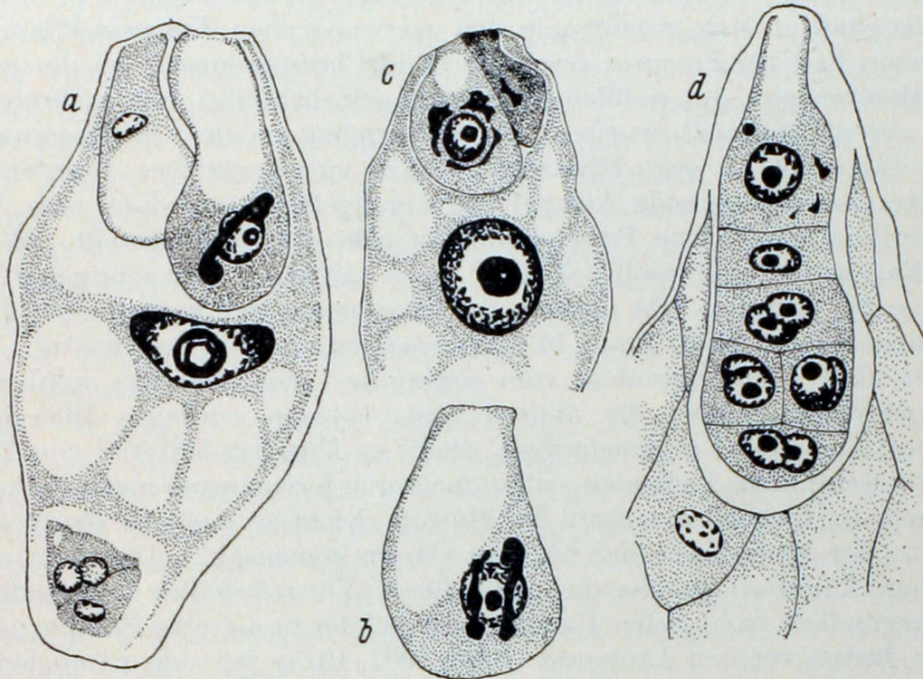


Abb. 36. *Solanum nigrum*, bestäubt mit *S. luteum*. a ein fast vollständiger Embryosack von *S. nigrum* mit einer Synergide, den drei Antipoden, dem sekundären Embryosackkern und der Eizelle, über deren Kern sich einer der Spermakerne von *S. luteum* gelegt hat. b eine Eizelle mit zwei Spermakernen. c Desorganisation des Spermakernes in der Eizelle. d junger Embryo und ein Teil des Endosperms. 1600 $\times$ . (Nach JØRGENSEN 1928.)

ziemlichen Prozentsatz Samen mit zwei bis drei Embryonen, mit *O. triumphans* ebenso regelmäßig nur solche mit einem Embryo. — Bestäubung mit Pollinien der gleichen Art (wahrscheinlich desselben Klons) läßt die Fruchtknoten vorzeitig abfallen.

Dann haben wir hier die Mehrzahl der faux hybrides zu erwähnen, die MILLARDET (1894) für *Fragaria* angibt, von denen einige schon bei Besprechung der Patroklie angeführt worden sind. Zwischen den Arten *F. vesca*, *F. elatior*, *F. grandiflora* (Ananas), *F. virginiana*, *F. californica* und *F. chiloensis* wurden mannigfaltige Bastardierungsbestäubungen ausgeführt, die alle, soweit sie nicht völlig versagten, selten patromorphe, gewöhnlich metromorphe Stöcke gaben, deren Nachkommen wieder genau gleich ihnen selbst waren. (Die einzige Ausnahme — wo in der Nachkommenschaft von BLACK HAUTOBOIS [*elatior*]  $\times$  GAILLONRONGE [*vesca*], einer isolierten, der *elatior* gleichen Pflanze, ein der *vesca* gleicher Stock auftrat — erklärt sich, wie mir MILLARDET seinerzeit selbst mitteilte, wohl durch ein Früchtchen der *vesca*, das mit der Heideerde eingeschleppt worden war).

Man wird kaum fehlgehen, wenn man die Mehrzahl der metroklinen faux hybrides bei *Fragaria* auf Versuchsfehler<sup>1)</sup> zurückführt, ähnlich wie bei den Ver-

1) Vgl. auch SCHIEMANN 1931. Sie konnte keine Anzeichen für parthenogenetische Entwicklung finden, wohl aber sichere dafür, daß gelegentlich, vermutlich durch kriechende Insekten, ungewollte Bestäubungen vorkommen.

suchen mit *Vitis* (s. unten). Denn sorgfältig kastrierte oder, bei Geschlechtertrennung, sorgfältig isolierte Stöcke setzen, wie schon Graf SOLMS (1907) angab, nicht an, und die tatsächlich erhaltenen Bastarde zwischen Arten sind hochgradig steril, wie ebenfalls schon SOLMS fand, während MILLARDETS faux hybrides meist gut ansetzten. Ich konnte mich selbst bei ziemlich vielen Exemplaren der Kombination *elatio* ♀ × *grandiflora* ♂ von der Sterilität überzeugen. Hier und da mag aber MILLARDET doch Apogamie beobachtet haben. Auch EAST (1930) beschäftigt sich erneut mit den metromorphen *Fragaria*-Pflanzen. Er findet einen Fall bei *Fragaria vesca* ( $2n = 14$  Chromosomen), bei der ein dihybrider Heterozygot (rot-weißfrüchtig, weiß-gefärbtblütig) mit mehreren polyploiden Arten gekreuzt wurde. Es entstanden in der Nachkommenschaft diploide ( $2n = 14$ ) *F. vesca*-Pflanzen in allen vier erwarteten Kombinationen. Es mußte also die haploide Aufspaltung durchgeführt und dann eine Aufregulierung erfolgt sein. Eine Pseudogamie ist also hier sichergestellt. Bei einem andern Fall wurde eine weißfrüchtige *F. vesca* mit einer rotfrüchtigen *F. virginiana* ( $2n = 56$ ) gekreuzt. Die meisten  $F_1$ -Individuen waren Bastarde mit  $2n = 35$ , eine Pflanze aber enthielt  $2n = 14$  Chromosomen und war rotfrüchtig. Es wird vermutet, daß 7 Chromosomen vom *virginiana*-Vater hier also wohl merogon zur Entwicklung kamen, die andern ausgeschieden wurden. Auch ICHIJIMA (1930) berichtet über Untersuchungen, die er an *Fragaria*-Material von YARNELL bei EAST durchführte. Es fanden sich in mehreren Kreuzungen metromorphe Individuen mit der Chromosomenzahl der Mutter. Richtige Bastarde dagegen zeigen Dominanz der Spezies mit der höheren Chromosomenzahl. Die metromorphen Individuen könnten pseudogam oder durch Versuchsfehler entstanden sein.

Dagegen liegt wohl sicher Pseudogamie bei der in dieselbe Familie gehörigen Gattung *Rubus* vor, wo LIDFORSS (1905, 1907, 1914) bei den nämlichen Arten nach Bastardbefruchtung sowohl richtige Bastarde als metromorphe Individuen erhielt, während kastrierte und genügend geschützte Blüten überhaupt keinen Ansatz gaben. Die Menge dieser faux hybrides ist je nach den Eltern verschieden; bei naher Verwandtschaft sind es etwa ebensoviel als echte (z. B. *R. acuminatus* ♀ × *R. caesius* ♂ und andere *Corylifolii*), bei entfernter entstehen nur falsche Bastarde (z. B. wenn *R. polyanthemus* mit Pollen von *R. caesius* bestäubt wird). Sie geben stets eine völlig konstante Nachkommenschaft. Entscheidend ist das Verhalten der Samenanlagen: *R. tomentosus* ♀ gibt mit *R. vestitus* ♂ und *R. polyanthemus* ♂ nur echte Bastarde, die reziproken Bestäubungen nur einzelne echte neben vielen falschen. In neuerer Zeit haben DARROW und WALDO (1933) weitere Untersuchungen an *Rubus* durchgeführt. Auch sie finden bei vielen Formen Pseudogamie und entsprechend metromorphe Nachkommen neben wirklichen Hybriden in wechselnden Zahlenverhältnissen. Ähnliche Angaben finden sich auch bei GUSTAFSON (1930).

Ähnliche Ergebnisse wie mit *Fragaria* erhielt MILLARDET, als er verschiedene Sippen unserer *Vitis* (*Euvitis*) *vinifera* (Chasselas, Aramon usw.) mit *Vitis rotundifolia* (Scuppernong) aus der Sektion *Muscadinia* bestäubte. Die so erhaltenen Stöcke waren gleich der Mutter — auch in der Anfälligkeit gegen Phylloxera — ebenso, als er Pollen der *Ampelopsis hederacea* zur Bestäubung verwendete. Die reziproken Kreuzungen gelangen gewöhnlich gar nicht; nur ein einziges Mal erhielt er einen solchen Bastard — *V. rotundifolia* ♀ × *Euvitis* ♂ — in einem einzigen Exemplar; es war intermediär. Wurde der faux hybride wieder mit Scuppernong bestäubt, so trat keine Spaltung ein, sondern die Rückkreuzungsbastarde glichen wieder ganz der Mutter. Daß das Verhalten der anatomischen Merkmale mit dem der morphologischen übereinstimmte (GARD 1903), nimmt nicht wunder.

H. RASMUSSEN (1917) hat bei Kreuzungen innerhalb der Untergattung *Euvitis* nur echte, keine falschen Bastarde erhalten. *Vitis rotundifolia*, die einzige Art der Sektion *Muscadinia* hat er freilich nicht verwendet. Nach seinen Erfahrungen hat MILLARDET sicher zu spät kastriert, und es liegt keine Pseudogamie, sondern unbeabsichtigte Selbstbefruchtung vor.

Dann wären die Angaben BEERS (1925) über Artbastarde bei *Fuchsia* anzuführen. Er bestäubte *F. fulgens* mit *F. virgata* unter allen Vorsichtsmaßregeln und erhielt 28 Stöcke, die alle völlig der Mutter *F. fulgens* entsprachen, ohne eine Spur von *F. virgata*-Eigenschaften. Die folgende Generation war ebenfalls *F. fulgens*. Die reziproke Verbindung *F. virgata* ♀ × *fulgens* ♂ gab echte (intermediäre) Bastarde. Wie wir schon sahen, hatten die reziproken Kreuzungen zwischen *fulgens*, die Graf SOLMS ausführte, umgekehrt reine *fulgens* ergeben, wenn diese Spezies als Vater diente, und intermediäre Bastarde, wenn sie die Mutter abgab. Bei weiteren Versuchen BEERS entstanden ebenfalls metamorphe Nachkommen (*Fuchsia fulgens* ♀ × Ballettgirl ♂, *F. corymbiflora* ♀ × Ballettgirl ♂), was übrigens schon LOWE (1890) für reziproke Verbindungen zwischen *F. fulgens* und „Semiramis“ und MEEHAN (1891) für *F. arborescens* mit einer Gartenform angegeben hatten.

Auch für *Hypericum* liegen Angaben vor. FARENHOLTZ (1927) fand vollkommene oder fast vollkommene Metromorphie, wenn *H. perforatum* mit *H. quadrangulare* und *H. acutum* bestäubt worden war; die reziproken Verbindungen gelangen nicht. Auch F<sub>2</sub> war anscheinend nur reines *H. perforatum*, *H. quadrangulare* und *H. acutum* gaben dagegen unter sich vollkommen identische reziproke F<sub>1</sub>-Bastarde und in F<sub>2</sub> eine außerordentlich bunte Nachkommenschaft.

WORSLEY (1906) bestäubte *Habranthus* und *Zephyranthes* mit Pollen von *Hippeastrum* (Amaryllidaceen) und erhielt bei reichlich 30 Versuchen nur typische *Habranthus* und *Zephyranthes*-Pflanzen, die durch sieben Generationen konstant blieben. Diese Kreuzungen sollen leicht gelingen, während *Hippeastrum* mit dem Pollen von *Habranthus* und *Zephyranthes* nie ansetzte. Die verwendeten Arten sind nicht angegeben. *Habranthus* ist eine Sektion von *Hippeastrum* sens. lat.; auch einige *Zephyranthes* sind als Sektion (*Zephyrites*) in diese Gattung gestellt worden, und einige *Habranthus* zu *Zephyranthes* (ENGLER und PRANTL. II, 5, 107). *Atamosco texana* ist auch ein *Zephyranthes* im weiteren Sinne. Hier hat LULA PACE (1913) für den einen Spermakern das Eindringen in das nicht reduzierte Ei und sein baldiges Zugrundegehen (vor einer Verschmelzung mit dem Eikern, festgestellt.

GARD (1910, 1912) gibt nach den Versuchen, die E. BORNET mit *Cistus*-Arten in der Villa Thuret in Antibes 1860—1875 ausgeführt, aber selbst nicht veröffentlicht hat, eine ganze Reihe von Kreuzungen an, wo neben echten Bastarden eine Anzahl metamorpher Individuen entstanden waren:

- C. albidus* × *C. creticus*: 110 Bastarde, mehrere *C. albidus*.
- C. ladaniferus* × *C. creticus*: 1 Bastard, 4 *C. ladaniferus*.
- „ × *C. monspeliensis*: 12 Bastarde, 1 *C. ladaniferus*.
- „ × *C. populifolius*: 1 Bastard, 1 *C. ladaniferus*.
- „ × *C. villosus*: 1 Bastard, 10 *C. ladaniferus*.
- „ × *C. crispus*: kein Bastard, 5 *C. ladaniferus*.
- C. salvifolius* × *C. ladaniferus*: 1 Bastard, 1 *C. salvifolius*.

Die Nachkommenschaften (F<sub>2</sub>) sind nicht untersucht worden. Bei der offenbar sehr sorgfältigen Versuchstechnik BORNETS soll wenigstens auf diese Angaben hingewiesen werden. Er sah zunächst in den metamorphen Pflanzen selbst Folgen von Versuchsfehlern, neigte aber, nach MILLARDETS Veröffentlichung über faux hybrides, dazu, darin auch solche zu sehen.



CASPARY (1869) konnte den Bastard *Nymphaea coerulea* ♀ × *N. capensis* ♂ sehr leicht erhalten; kastrierte Blüten der *N. capensis* gaben dagegen mit *coerulea*-Pollen nie Samen. Da aber *N. capensis* sich nicht selbstbefruchten kann, wurden auch nicht kastrierte Blüten bestäubt, und so erhielt CASPARY einige wenige keimfähige Samen und eine Pflanze, die ganz und gar wie *N. capensis* aussah. Nur weil Staubgefäße und Fruchtknoten stark verkümmert waren (was bei *N. capensis* nie beobachtet worden war), war er geneigt, sie für einen Bastard zu halten, eigentlich vermutete er Afterbefruchtung. *N. coerulea* ♀ × *N. capensis* ♂ sah so sehr der Mutter ähnlich, „daß nur die Bekanntschaft mit dem Ursprung der Pflanze und die Beschaffenheit der geschlechtlichen Leistung vor Verwechslungen bewahren kann.“

PELLEW und DURHAM (1916) beobachteten sowohl bei der Kreuzung von *Primula verticillata* mit *P. floribunda* als auch bei der dieser Elternarten mit ihrem Bastard *P. kewensis* außer echten Bastarden metamorphe, völlig konstante und fertile Nachkommen, daneben auch, aber viel seltener apomiktische. *P. verticillata* × *P. floribunda* und umgekehrt gaben z. B. 89 falsche Bastarde und 2 echte (tetraploide). Auch *P. verticillata* × *P. Forrestii* bestand aus lauter falschen. Spätere Untersuchungen (NEWTON und PELLEW 1929) machten wahrscheinlich, daß sie durch Weiterentwicklung der Eizelle mit der nicht reduzierten Chromosomenzahl entstehen.

IKENO (1918, 1922) erhielt, als er *Salix multinervis* mit *S. gracilistyla* bestäubte bei wiederholten Versuchen neben echten Bastarden (die teils der Mutter, teils dem Vater ähnlicher waren) auch metamorphe Pflanzen, die (mit *multinervis*-Pollen) eine unveränderte Nachkommenschaft gaben. Die Ursache muß im wesentlichen Pseudogamie gewesen sein, obwohl ganz ausnahmsweise auch Apomixis beobachtet wurde. Denn nach der Bestäubung mit *gracilistyla*-Pollen erhielt IKENO von ein paar hundert Samenanlagen („wenigen Kätzchen“) 50 falsche Bastarde, ohne Bestäubung von mehr als einer Million Samenanlagen fünf keimfähige Samen.

Weitere Angaben von Pseudogamie finden sich: BLARINGHEM (1935) für *Salvia nemorosa* × *S. Sclarea*, drei reine Mutterpflanzen; CLAUSEN und MANN (1924) für *Nicotiana tabacum* × *N. silvestris* neben Bastarden zwei völlig metamorphe haploide Individuen; MC CRAY (1932) eine haploide muttergleiche Pflanze aus der Kreuzung *Nicotiana tabacum* var. *augustifolia* × *glutinosa*; BUXTON und DARLINGTON finden eine parthenogenetisch entstandene diploide Pflanze aus dem tetraploiden *Digitalis*-Bastard *D. purpurea* × *ambigua*; GAINES und AASE (1926) erhielten eine haploide *Triticum compactum*-Pflanze aus *Tr. compactum* × *Aegilops cylindricum*; NOGUCHI (1928) findet metamorphe Nachkommen aus *Brassica campestris* × *oleracea*; MÜNTZING (1928) und POPOFF (1935) solche bei verschiedenen *Potentilla*-Kreuzungen; STOMPS (1930) beobachtet haploide, metamorphe Individuen bei *Oenothera*; TSCHERMAK (1935a, b) berichtet über Fälle von Pseudogamie (= hybridogene Pseudoparthenogenesis) bei verschiedenen Leguminosenbastarden, *Pisum arvense* und *P. sativum* × *Vicia sativa* und *V. ervilia*; *Vicia sativa* und *V. ervilia* × *Lens esculenta*; *Vicia ervilia* × *V. sativa* und *Lens esculenta* × *Pisum* in verschiedensten reziproken Verbindungen. WINGE (1914, 1917, 1923) und TOURNOIS (1911, 1914) finden induzierte Parthenogenesis bei *Humulus lupulus* × *japonicus* in Gestalt kleiner, nicht lebensfähiger Embryonen. ZAMELIS und MELDERIS (1931) machen Angaben über *Veronica pinnata* × *longifolia*. Eine Zusammenstellung über die ganze Frage gibt KUHN (1930).

[In diesem Zusammenhang erscheint auch eine Zusammenstellung der bisher gefundenen haploiden Blütenpflanzen erwünscht; da diese wohl sehr häufig auf merogone oder pseudogame Entstehung zurückgehen.]

Pflanze:	Autor:	Entstehung:
<i>Crepis capillaris</i> . . . . .	HOLLINGSHEAD 1928	pseudogam
<i>Datura Stramonium</i> . . . . .	BABCOCK u. NAVASHIN 1930	pseudogam
<i>Nicotiana tabacum</i> . . . . .	BELLING u. BLAKESLEE 1927	pseudogam
	RUTTLE 1928	pseudogam
	Mc CRAY 1932	
<i>Oenothera franciscana</i> . . . . .	CLAUSEN u. MANN 1924	pseudogam
	DAVIS u. KULKARNI 1930	
	EMERSON 1929	
	STOMPS 1929	
<i>Oenothera Hookeri</i> . . . . .	STOMPS 1929	pseudogam
<i>Oenothera rubricalyx</i> . . . . .	GATES 1929	pseudogam
<i>Oryza sativa</i> . . . . .	NAKAMURA 1933	pseudogam ?
	MORINAGA 1934	
	MORINAGA u. FUKUSHIMA 1932	
<i>Pharbitis Nil</i> . . . . .	U 1932	pseudogam
<i>Portulaca grandiflora</i> . . . . .	OKURA 1933	pseudogam ?
<i>Solanum nigrum</i> . . . . .	JØRGENSEN 1928	pseudogam
<i>Triticum compactum</i> . . . . .	GAINES u. AASE 1926	pseudogam
<i>Triticum monococcum</i> . . . . .	KATAYAMA 1934	pseudogam
<i>Nicotiana Langsdorffii</i> . . . . .	KOSTOFF 1929, 1935	merogon
<i>Nicotiana tabacum</i> . . . . .	CLAUSEN u. LAMMERTS 1929	merogon
<i>Triticum monococcum</i> . . . . .	KIHARA u. KATAYAMA 1932	nach Bestäubung mit Rönt- bestrahlten Pollen
<i>Triticum vulgare</i> . . . . .	NAMIKAWA u. KAWAKAMI 1934	Zwillingskörner
<i>Datura Stramonium</i> . . . . .	BLAKESLEE u. Mitarbeiter 1922 u. 1927	unbekannt
<i>Hordeum vulgare</i> . . . . .	JOHANNSEN 1934	unbekannt
<i>Lycopersicum esculentum</i> . . . . .	LINDSTROM 1929	unbekannt
<i>Matthiola incana</i> (+ 1 kleines Chromosom) . . . . .	LESLEY u. FROST 1928	unbekannt
<i>Nicotiana glutinosa</i> . . . . .	GOODSPEED u. AVERY 1929	unbekannt
<i>Oenothera franciscana</i> . . . . .	DAVIS u. KULKARNI 1930	unbekannt
<i>Oenothera Hookeri</i> . . . . .	DAVIS u. KULKARNI 1930	unbekannt
<i>Solanum nigrum</i> . . . . .	JØRGENSEN 1928	unbekannt
<i>Triticum monococcum</i> . . . . .	CHIZAKI 1933, 1934	unbekannt
<i>Triticum vulgare</i> . . . . .	YAMASAKI 1934	unbekannt
	KATAYAMA 1935	

(v. WETTSTEIN)

## F. Plasmonwirkungen

### A. Tiere

Zunächst müssen auf diesem Gebiet die langjährigen Untersuchungen R. GOLDSCHMIDTS (1920, 1924) mit geographischen Sippen des Schwammspinners hervorgehoben werden. Wir dürfen uns hier auf die Bastarde zwischen der typischen deutschen (schlesischen) *Lymantria dispar* und der Varietät *japonica*, und zwar dem Stamme „X“ beschränken. Bei dieser besitzen die Raupen nach der ersten Häutung eine schön leuchtend gelbe Fleckzeichnung, die mit den aufeinanderfolgenden Häutungen etwas abnimmt. Der große Fleck auf dem dritten Thorakalsegment ist am auffallendsten und gibt für die übrige Zeichnung einen guten Maßstab ab. Der deutschen *dispar* fehlt diese gelbe Zeichnung; die Raupen sind (bis auf Spuren vor der ersten Häutung) homogen dunkel.

Die Bastardraupen der ersten Generation zeigen nun dazwischenliegende Färbungen, die GOLDSCHMIDT in 5 Klassen gebracht hat, so daß mit den Endstadien deren 7 unterschieden werden (Abb. 37). Wie Tabelle 13 zeigt, sind die reziproken Bastarde nicht gleich, sondern die Färbung richtet sich mehr nach der jeweiligen Mutter als dem Vater. Nach jeder Häutung wird aber der Unterschied

geringer; das Aussehen der Verbindung *japonica* ♀ × *dispar* ♂ wird also dem der Verbindung *dispar* ♀ × *japonica* ähnlicher, obwohl die Metroklinie erkennbar bleibt. Die Ergebnisse der Tabelle 13 sind in Abb. 38 für die Zeit nach der ersten und vierten Häutung graphisch dargestellt.



Abb. 37. *Lymantria dispar* und *japonica*. 7 Klassen der Färbung des 3. Thorakalsegmentes. (Nach GOLDSCHMIDT 1924.)

Besonders wichtig ist aber die zweite Generation der Bastarde  $J \times D$  und  $D \times J$ , die dazu in vier Weisen kombiniert werden konnten:  $(J \times D) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$ ,  $(D \times J) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$ ,  $(J \times D) \text{♀} \times (D \times J) \text{♂}$ ,  $(J \times D) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$ . Ihre Ergebnisse sind in Tab. 14 zusammengestellt und als Abb. 39 in Kurvenform wiedergegeben.

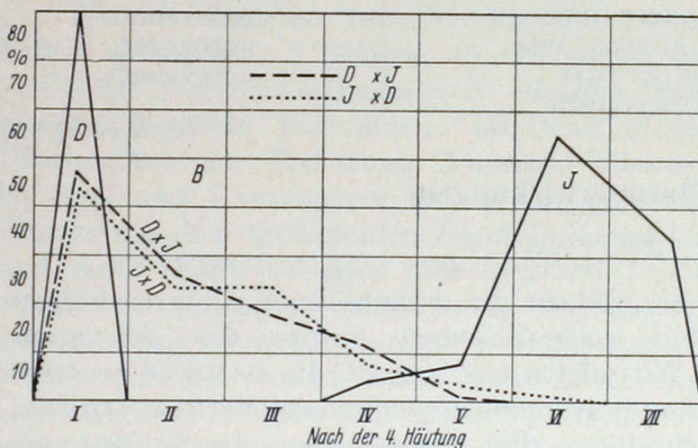
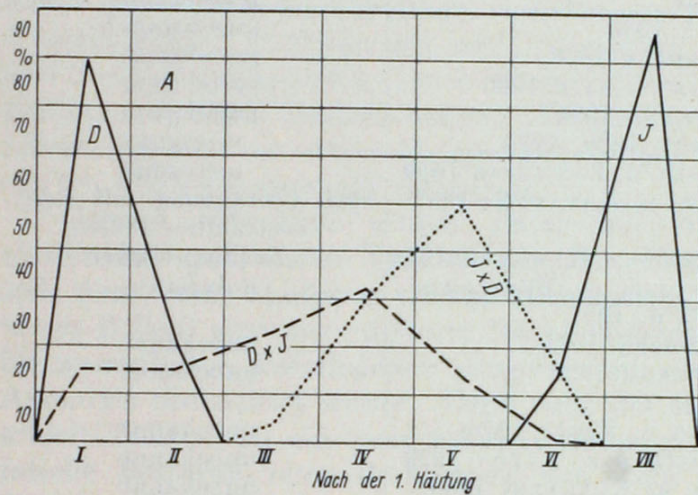


Abb. 38. *Lymantria dispar* (D), *japonica* (J) und ihre reziproken Bastarde; Färbung des 3. Thorakalsegmentes. Auf der Abszissenachse sind die 7 Färbungsstufen aufgetragen, als Ordinaten die betreffenden Prozentzahlen. A nach der 1. Häutung, B nach der 2. Häutung. Zu Tabelle 13. (Nach GOLDSCHMIDT 1924.)

Bei der  $F_2$ -Generation zeigen die Kombinationen  $(J \times D) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$  und  $(D \times J) \text{♀} \times (D \times J) \text{♂}$  Spaltung eines einfach mendelnden Merkmalpaars: A (*japonica*) × a (*dispar*). Bei der erstgenannten Kombination fallen 24 Prozent der Individuen in Klasse I (aa, *dispar*), 26 Prozent in Klasse VII (AA, *japonica*) und 50 Prozent sind wieder intermediär (Aa, Klasse II—VI) und heterozygotisch. Für die zweite,  $(D \times J) \text{♀} \times (D \times J) \text{♂}$ , stimmen die Zahlen etwas weniger gut. Daneben zeigt sich bei den Heterozygoten eine ausgesprochene Metroklinie;  $(J \times D) \times (J \times D)$  sieht mehr der *japonica*-Sippe,  $(D \times J) \times (D \times J)$  mehr der *dispar*-Sippe ähnlich. Bei den weiteren Häutungen tritt eine Verschiebung nach der Klasse I hin ein, wie nach dem Verhalten der  $F_1$ -Generation zu erwarten ist. Die Homozygoten (AA und aa) sollten unverändert bleiben, resp. (*japonica*) nur die Veränderungen

zeigen, die auch bei der reinen Sippe mit den aufeinanderfolgenden Häutungen eintreten. Bei den *Dispar*-Homozygoten ist das auch der Fall. Die *Japonica*-Homozygoten verhalten sich dagegen, je nach ihrer Herkunft verschieden.  $(J \times D) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$  bleibt, wie die reine *Japonica*-Rasse hell,  $(D \times J)$

Tab. 13

Reziproke Kreuzungen von *Lymantria dispar* mit *L. japonica*, F<sub>1</sub>. (Nach GOLDSCHMIDT 1924)1. *Dispar* bei Inzucht

Stets Stufe I.

2. *Dispar* ♀ × *japonica* X ♂. Dd 1912

Häutung	n	Stufen in der Färbung des 3. Thorakalsegmentes						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
		(Abbildung darunter)						
1	190	15	15	23	32	14	1	—
2	188	28	5	6	30	24	7	—
3	190	27	6	10	38	15	4	—
4	190	43	27	18	11	1	—	—
5	134	89	8	3	—	—	—	—

3. *Japonica* ♀ × *dispar* ♂. Dd 1912

Häutung	n	I	II	III	IV	V	VI	VII
1	86	—	—	4	30	50	16	—
2	96	—	—	2	38	51	9	—
3	87	—	4	13	40	36	7	—
4	89	40	24	24	8	3	1	—
5	79	64	26	10	—	—	—	—

4. *Japonica* X. 4. Inzuchtgeneration. VB 3, 1915

Häutung	n	I	II	III	IV	V	VI	VII
1	156	—	—	—	—	1	54	46
2	154	—	—	—	—	1	34	65
3	125	—	—	—	—	4	48	48
4	102	—	—	—	—	8	66	26
5	87	—	—	—	7	44	43	7

Tab. 14

Reziproke Kreuzungen von *Lymantria dispar* mit *L. japonica*, F<sub>2</sub>. (Nach GOLDSCHMIDT 1924)

Nach der Häutung	Kombination	n	Stufen in der Färbung des 3. Thorakalsegmentes						
			I	II	III	IV	V	VI	VII
1	(D × J) × (D × J)	145	26	3	7	15	10	15	24
	(D × J) × (J × D)	160	52	3	6	10	10	15	4
	(J × D) × (D × J)	160	49	3	5	10	14	15	4
	(J × D) × (J × D)	160	21	1	2	6	12	27	31
2	(D × J) × (D × J)	234	23	6	6	15	20	18	12
	(D × J) × (J × D)	227	55	6	7	11	9	11	1
	(J × D) × (D × J)	225	52	2	2	11	13	17	4
	(J × D) × (J × D)	225	23	—	2	8	19	34	14
3	(D × J) × (D × J)	307	28	14	13	13	15	17	—
	(D × J) × (J × D)	297	61	15	12	9	3	—	—
	(J × D) × (D × J)	293	52	6	11	7	11	13	—
	(J × D) × (J × D)	291	23	2	8	13	26	26	2
4	(D × J) × (D × J)	218	60	17	8	7	4	4	—
	(D × J) × (J × D)	199	84	12	2	1	1	—	—
	(J × D) × (D × J)	204	70	13	3	2	9	3	—
	(J × D) × (J × D)	204	43	18	8	8	11	12	—

♀ × (D × J) ♂ dagegen wird viel dunkler. In dem einen Fall finden sich schließlich in den Klassen V und VI noch 23 Prozent der Individuen, in dem andern nur noch 8 Prozent.

Die „doppeltreziproken“ Kombinationen der F<sub>2</sub>-Generation, (J × D) ♀ × (D × J) ♂ und (D × J) ♀ × (J × D) ♂ sind zunächst unter sich gleich, weichen

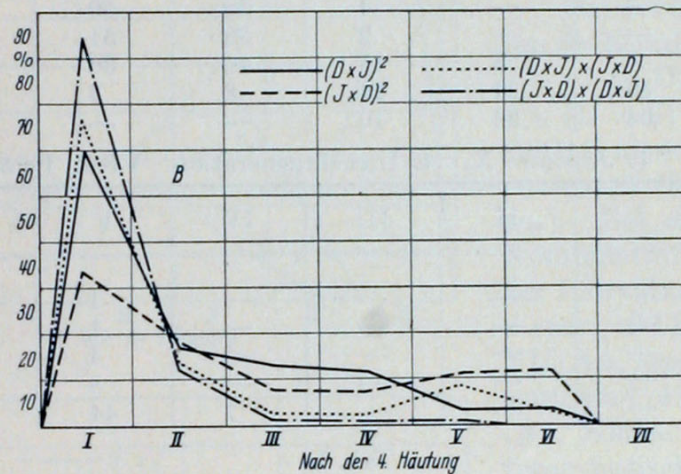
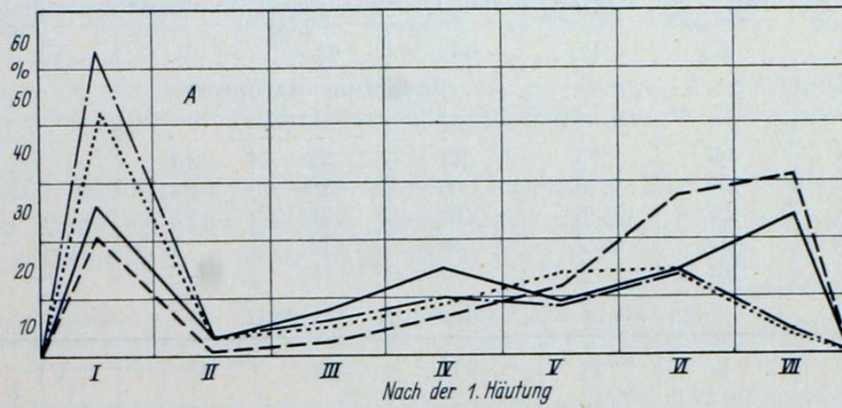
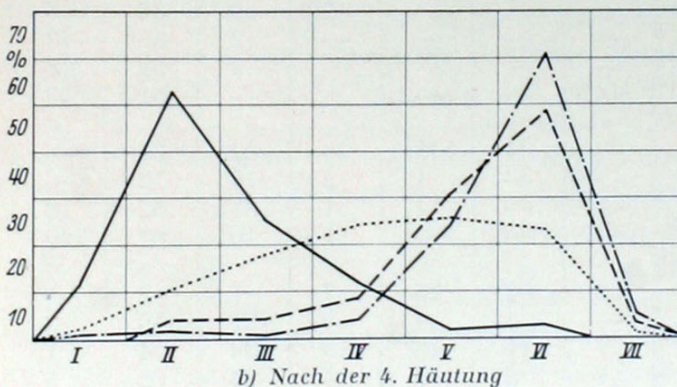
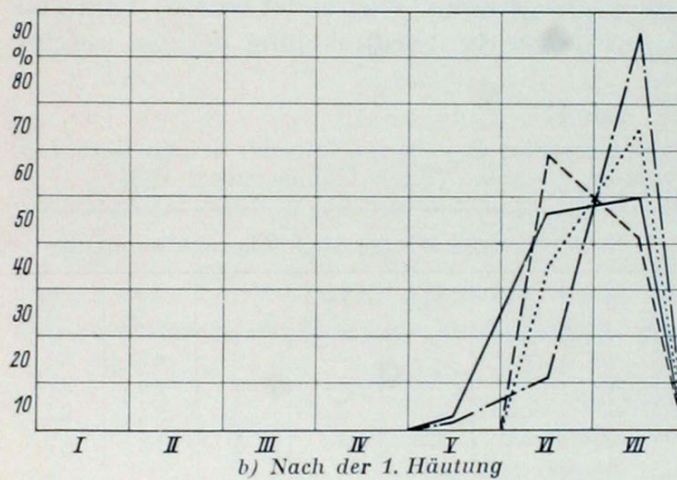
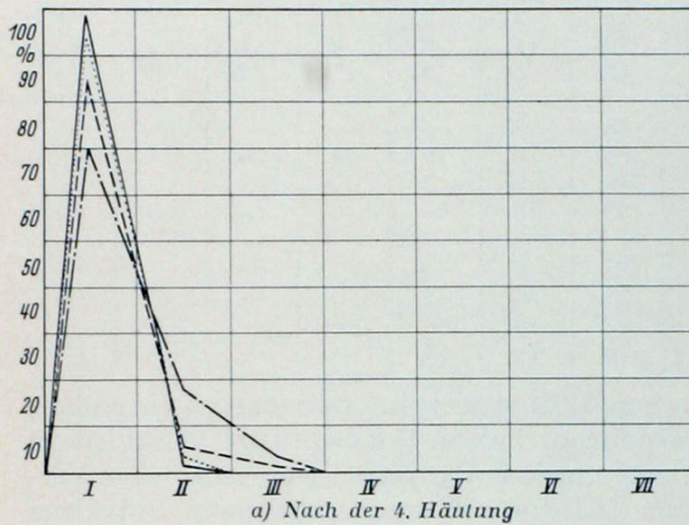
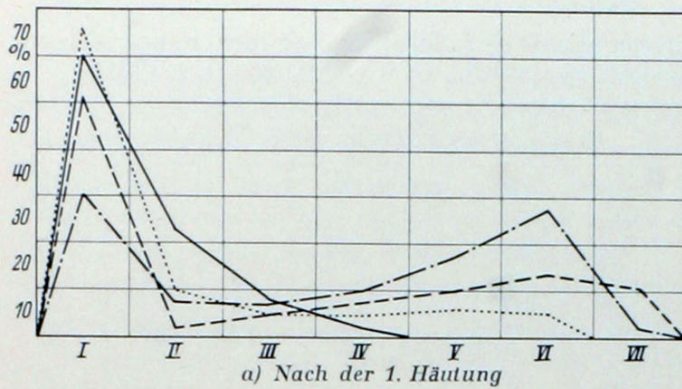


Abb. 39. *Lymantria dispar* und *japonica*, F<sub>2</sub> der reziproken Bastarde; Färbung des 3. Thorakalsegmentes. Auf der Abszissenachse sind die 7 Färbungsstufen aufgetragen, als Ordinaten die betreffenden Prozentzahlen. A nach der 1. Häutung, B nach der 4. Häutung. Zu Tabelle 14. (Nach GOLDSCHMIDT 1924.)

aber von den oben geschilderten Kombinationen stark ab. In Klasse I, wo die *dispar*-Rezessiven zu suchen sind, finden sich gleich etwa 50 Prozent der Individuen, statt der zu erwartenden 25 Prozent; die Hälfte muß also zu den Heterozygoten gehören. Dafür sind aber in Klasse VII in die die *japonica*-Dominanten

Tab. 15

Nach der Häutung	Kombination	Stufen in der Färbung des 3. Thorakalsegmentes						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
1	(D × J) × (J × D)	52	3	6	10	10	15	4
	(J × D) × (D × J)	49	3	5	10	14	15	4
4	(D × J) × (D × J)	60	17	8	7	4	4	—
	(J × D) × (J × D)	43	18	8	8	11	12	—
3	(D × J) × (J × D)	61	15	12	9	3	—	—
	(J × D) × (D × J)	52	6	11	7	11	13	—



eigentlich gehören, statt 25 Prozent nur 4 Prozent vorhanden; unter den 46 Prozent der „Heterozygoten“ in Klasse II bis VI müssen die übrigen 21 Prozent *japonica*-Dominanten stecken. Mit der zweiten Häutung beginnt die Verschiebung nach der dunklen Seite hin. Dabei wird  $(D \times J) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$  stärker getroffen; nach der vierten Häutung finden sich in den Klassen I bis III bei dieser Kombination 98 Prozent der Raupen, bei der anderen  $(J \times D) \text{♀} \times (J \times D) \text{♂}$  nur 86 Prozent.

Die kleine Tab. 15 (S. 92) zeigt die ungleich rasche Verdunkelung der verschiedenen Kombinationen besonders gut.

GOLDSCHMIDT hat auch die acht möglichen Rückkreuzungen der reziproken  $F_1$ -Bastarde mit der reinen *dispar* (a)- und der reinen *japonica* (A)-Sippe durchgeführt. Wie zu erwarten ergaben sie im ersten Fall ganz klar das Verhältnis  $1aa + 1Aa$ , im zweiten nicht so deutlich das von  $1AA + 1Aa$ , weil ja A sehr stark über a prävaliert. Auch hier finden sich im einzelnen wieder die Verschiebungen mit den aufeinanderfolgenden Häutungen und die typischen Differenzen der vier Kombinationen. Es mag aber genügen, hierfür auf die Tab. 16 u. 17 und die zugehörigen Kurven, Abb. 40a u. b zu verweisen.

Abb. 40. a. Rückkreuzungen des Bastardes *Lymantria dispar*  $\times$  *L. japonica* mit der reinen *dispar*-Sippe. Kurven zu Tabelle 16; b. des Bastardes mit der reinen *japonica*-Sippe. Kurven zu Tabelle 17. (Nach GOLDSCHMIDT 1924).

Tab. 16

Rückkreuzungen des Bastardes *Lymantria dispar* + *L. japonica* mit der reinen *dispar*-Sippe. Erwartung:  $\frac{1}{2} \pm$  intermediär,  $\frac{1}{2}$  dunkel. (Nach GOLDSCHMIDT 1924)

Häutung	Kombination	n	Stufen in der Färbung des 3. Thorakalsegmentes						
			I	II	III	IV	V	VI	VII
1	D × (D × J)	310	66	24	8	2	—	—	—
	D × (J × D)	258	52	2	5	7	10	13	11
	(D × J) × D	224	72	10	5	4	5	4	—
	(J × D) × D	215	30	7	6	10	17	27	3
2	D × (D × J)	300	98	2	—	—	—	—	—
	D × (J × D)	252	55	2	6	11	18	7	1
	(D × J) × D	232	79	11	6	3	1	—	—
	(J × D) × D	214	45	5	9	11	22	8	—
3	D × (D × J)	300	98	2	—	—	—	—	—
	D × (J × D)	252	63	16	10	4	6	1	—
	(D × J) × D	230	88	9	3	—	—	—	—
	(J × D) × D	214	53	18	15	6	5	3	—
4	D × (D × J)	45	98	2	—	—	—	—	—
	D × (J × D)	252	93	6	1	—	—	—	—
	(D × J) × D	230	97	3	—	—	—	—	—
	(J × D) × D	214	79	18	3	—	—	—	—

Soweit waren die Versuche schon 1913 gedingen. Seitdem ist ein außerordentlich großes Material dazugekommen, indem GOLDSCHMIDT verschiedene europäische Sippen und vor allem eine ganze Reihe japanischer zu solchen Versuchen benutzt hat. Dabei war zum Teil eine viel ausgesprochenere Prävalenz von A über a zu beobachten (wenn die Sippe „Fiume“ verwendet wurde), zum Teil waren unter den Japanern Sippen, bei denen die Verdunkelung bei den aufein-

Tab. 17

Rückkreuzungen des Bastardes *Lymantria dispar* × *L. japonica* mit der reinen *japonica*-Sippe. Erwartung:  $\frac{1}{2} \pm$  intermediär,  $\frac{1}{2}$  hell. (Nach GOLDSCHMIDT 1924)

Häutung	Kombination	n	Stufen in der Färbung des 3. Thorakalsegmentes						
			I	II	III	IV	V	VI	VII
1	J × (D × J)	77	—	—	—	—	2	47	51
	J × (J × D)	68	—	—	—	—	—	59	41
	(D × J) × J	82	—	—	—	—	—	34	66
	(J × D) × J	145	—	—	—	—	1	12	87
2	J × (D × J)	77	—	—	—	3	10	82	5
	J × (J × D)	68	—	—	—	—	2	85	13
	(D × J) × J	80	—	—	—	—	5	51	44
	(J × D) × J	137	—	—	—	—	—	51	49
3	J × (D × J)	77	—	4	13	30	22	31	—
	J × (J × D)	68	—	—	1	3	18	72	6
	(D × J) × J	80	—	—	1	1	31	55	12
	(J × D) × J	137	—	—	—	1	10	69	20
4	J × (D × J)	77	12	52	25	7	1	2	—
	J × (J × D)	68	—	4	4	9	31	49	3
	(D × J) × J	80	1	11	18	19	26	24	1
	(J × D) × J	137	1	2	1	4	25	62	5

anderfolgenden Häutungen viel geringer war als bei der Sippe X (am auffallendsten, fast null bei „Kumamoto“) oder stärker (zum Beispiel „Gifu“). Die 7 Klassen mußten auf 10, zum Teil mit Unterabteilungen, erweitert werden. Eine erschwerende Komplikation wurde durch das Auftreten der bekannten Intersexe in vielen Kombinationen in die Versuche hineingetragen, so daß die  $F_2$ -Generation nur in einer Richtung erzielt werden konnte. Im wesentlichen verhielten sich, wenn wir von den vielen interessanten Einzelheiten absehen, die neuen Versuche aber ganz wie die ersten.

GOLDSCHMIDT sagt (l. c. 245) zusammenfassend: „Wenn wir nun versuchen, diese Tatsachen zu einem einheitlichen Bild zu koordinieren, einem Bild, das auch zu der weiteren Analyse paßt, so kommen wir zu folgender Vorstellung: Die helle Fleckenzeichnung, wie sie so deutlich bei den hellen japanischen Rassen ausgeprägt ist, ist ein Erbbesitz der Gesamtart *Lymantria dispar*, kommt also den dunklen Rassen genetisch genau so gut zu wie den hellen. Zu dieser gemeinsamen genetischen Grundlage kommt nun bei allen Rassen ein Pigmentierungsfaktor A hinzu, der es bedingt, daß mit einer bestimmten Geschwindigkeit fortschreitend ein Pigment im Laufe der Entwicklung auftritt, das in das helle Muster in typischer Weise eindringt, es einengt oder, wie wir bisher ganz allgemein sagten, es verdunkelt. Bei den dauernd hellen Rassen bedingt nun dieser Faktor A eine so langsam fortschreitende Reaktion, daß normalerweise eine Einengung der Zeichnung während der Entwicklung nicht erfolgt und nur gelegentlich angedeutet wird. Bei den dauernd dunklen Rassen bedingt das Allelomorph a umgekehrt eine so schnelle Reaktion, also Einengung der hellen Zeichnung, daß sie normalerweise bereits mit der ersten Häutung verschwunden ist. Bei Rassen, die zuerst hell, dann dunkel sind, findet sich ein Allelomorph A, bzw.  $A_2$ ,  $A_3$  usw., das eine Pigmentierungsreaktion bedingt, die mit solcher Geschwindigkeit fortschreitet, wie es die aktuellen Kurven dieser Rasse zeigen. Wenn nun Bastarde zwischen A und a eine intermediäre Geschwindigkeit des Vorganges haben, so muß eine ebensolche Kurve zustandekommen wie bei erst hellen, dann dunkeln Formen, also der sogenannte Dominanzwechsel“. In Wirklichkeit handelt es sich, wie GOLDSCHMIDT schon 1924 ausgeführt hat, um multiple Allelomorphe. A und a der einzelnen Merkmalspaare unterscheiden sich nur quantitativ in ihrer Wirkung auf die zugrunde liegende Zeichnung, und konsequent darf man statt A und a eigentlich nur das Symbol A mit verschiedenen, seine Herkunft und damit seine Wirkung bezeichnenden Indizes verwenden, in dem ersten, von uns ausführlicher behandelten Falle  $A_x$  für die *japonica*-Sippe X und  $A_s$  für die *dispar*-Sippe aus Schlesien. Dazu noch besondere Verdunklungsfaktoren anzunehmen, liegt kein Grund vor. Dagegen könnte man mittels eines „Modifikationsfaktors T“, der die Variationsbreite beeinflusst, in letzter Linie die Entwicklungsgeschwindigkeit, das verschiedene Verhalten der Heterozygoten: geringe Veränderlichkeit (wenn die Sippe „Fiume“ im Spiel ist) oder große (wenn es sich um die Sippe *dispar*-Schlesien handelt) erklären, aber nicht das, was uns hier interessiert, die Metroklinie. Geschlechtsgebundene Vererbung kann an dem verschiedenen Aussehen der reziproken Bastardierungen nicht Schuld sein. So bleibt noch folgende Annahme (l. c. 256): „Das Protoplasma, und zwar Ei- wie Spermplasma, der verschiedenen Rassen ist mehr oder weniger voneinander verschieden. Ist die Verschiedenheit gering oder gar nicht vorhanden, so tritt eine gewöhnliche Mendelspaltung für die Faktoren A und a ein. Ist die Verschiedenheit größer, so zieht das Protoplasma des befruchteten Eies den Phänotypus bei gleicher Faktorenkonstitution nach der Richtung seiner eigenen Rasse: das Protoplasma der hellen Rassen zieht den Phänotypus sowohl für AA wie Aa und aa nach der rechten Seite der Kurve usw. Allgemeiner ausgedrückt:



für den entsprechenden Phänotypus ist es nicht gleichgültig in welcher protoplasmatischen Umgebung die Gene ihre Tätigkeit entfalten.“

Seither wurden die umfangreichen Untersuchungen von GOLDSCHMIDT (1934) zu einem gewissen Abschluß gebracht. Ähnliche Verhältnisse eines plasmatischen Einflusses, wie sie eben für die Pigmentierung geschildert wurden, zeigten die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschwindigkeiten der verschiedenen geographischen Rassen, wo neben einer vermutlich polymeren genetischen Grundlage eine plasmatische Komponente an der Ausprägung des Phänotypus mitbeteiligt ist. Vor allem aber konnte für die Geschlechtsbestimmung einschließlich der berühmten Intersexualitätsstufen der weibchenbestimmende

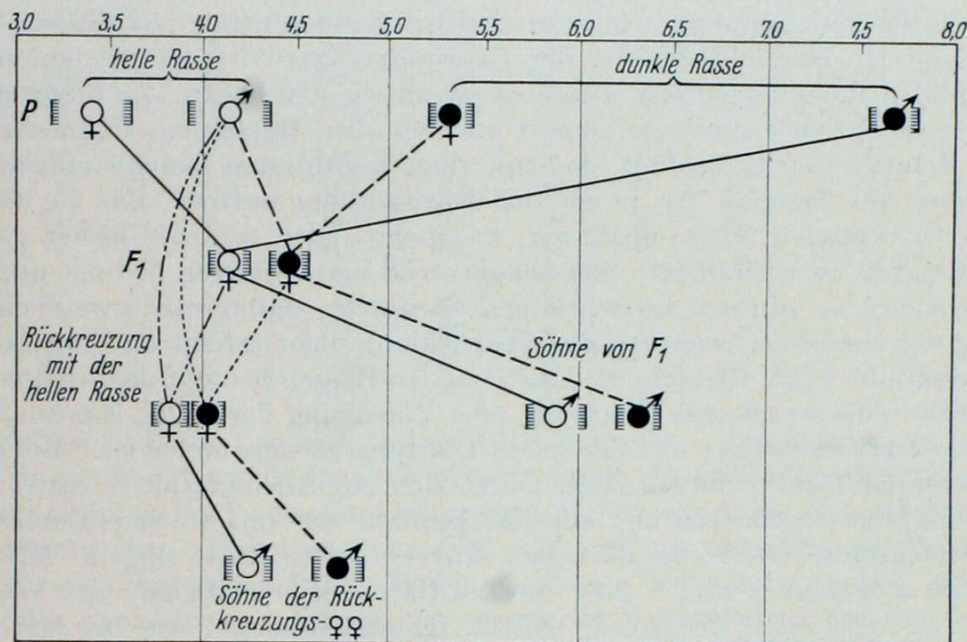


Abb. 41. *Habrobracon juglandis*. Mittelwerte der Zuchten aufeinanderfolgenden Kreuzungsgenerationen zwischen einer hellen Sippe (weiße Kreise) und einer dunklen Sippe (schwarze Kreise). Der Mittelpunkt der Kreise gibt die Lage des Mittelwertes in der Klassenskala der Pigmentierung — 3 bis 8, oben — an; die Klammern darum die Spielräume des dreifachen mittleren Fehlers der Mittelwerte. (Aus KÜHN 1928.)

F-Faktor als plasmatisch analysiert werden (GOLDSCHMIDT 1934). Dort finden sich auch interessante Erörterungen über die Zusammenhänge mit den ebenfalls plasmatisch bedingten Entwicklungsgeschwindigkeiten. Doch führt uns dies bereits in das Gebiet der engeren Geschlechtsbestimmung und auch in das der genetischen Entwicklungsphysiologie und mag in diesem Handbuch dort behandelt werden. Eine vorläufig abschließende Darstellung der *Lymantria*-Versuche findet man bei GOLDSCHMIDT 1933, 1934a, 1934b.

In neuester Zeit hat A. KÜHN (1928) wichtige Versuche mit der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis* angestellt, die ihn zu dem Schlusse führten, daß die Ausbildung einer bestimmten Pigmentmenge außer von gewissen Genen im Kern auch von der Beschaffenheit des Eiplasma abhängig ist. Er isolierte eine dunkelpigmentierte und eine hellpigmentierte Sippe, bei denen die Mittelwerte für die Pigmentaushendung in mittleren Temperaturen (25° C) dauernd sicher verschieden sind. Dabei sind die Männchen wieder dunkler als die Weibchen, bei der dunklen Sippe sogar sehr auffallend. Die Pigmentierung ist durch polymere Gene bedingt. (Bei niedriger Temperatur sind beide Sippen stark gefärbt [schwarz], bei hoher beide unpigmentiert [gelb].) Die F<sub>1</sub>-Weibchen

sind zwar intermediär, aber bei den beiden reziproken Verbindungen nicht gleich, sondern entschieden jeweils der Mutter ähnlicher. Die Kurven überdecken sich zwar stark; die Mittelwerte liegen aber um viel mehr als den dreifachen mittleren Fehler auseinander. — Die hier parthenogenetisch entstehenden Männchen sind natürlich ganz der Mutter gleich.

Wurden nun die beiderlei  $F_2$ -Weibchen wieder mit Männchen der hellen Sippe gepaart (Rückkreuzung), so blieb der Unterschied in der Färbung der Weibchen erhalten; die dunkleren, die ein dunkles Weibchen zur Mutter gehabt hatten, gaben dunklere, die helleren, von einem hellen Weibchen stammenden, hellere Töchter. Besonders wichtig aber ist das Verhalten der (parthenogenetisch entstandenen) Söhne der  $F_1$ -Weibchen. Auch bei ihnen blieb der Unterschied der zweierlei Sippen-Mütter erhalten: Die von hellen Großmüttern und Müttern abstammenden Söhne waren heller als die von dunklen Großmüttern und Müttern abstammenden. Und so verhielten sich auch die (parthenogenetisch entstandenen) Söhne von Weibchen, die durch Rückkreuzung mit der hellen Sippe hervorgegangen waren.

Abb. 41, die KÜHN'S Fig. 8 entspricht, zeigt das alles für die Mittelwerte sehr deutlich; Abb. 42 bringt die Ergebnisse in Kurvenform, wobei durch das starke Übereinandergreifen der Kurven die Ergebnisse zum Teil nicht so stark in die Augen fallen. Es macht sich also durch drei Generationen hindurch eine Verschiebung der Pigmentierung nach der Seite derjenigen Sippe geltend, deren Plasma durch das Ei weitergegeben wird. KÜHN gibt es weiteren experimentellen Untersuchungen anheim, ob bestimmte Gene allmählich ein gleichsinnig wirksames Plasmon prägen, oder ein Plasmon mit eigener, bestimmter Wirkung neben den Genen vorhanden ist.

Auffallend ist, daß die Plasmonwirkung sich bei der Bastardierung so nahe verwandter Sippen zeigt (die aus demselben Ausgangsmaterial isoliert sind), doch bieten die gynodioezischen Pflanzen, die später besprochen werden sollen (S. 115), einen Parallellfall.

Über einen vielleicht plasmatischen Einfluß zur Vermännlichung ebenfalls bei *Habrobracon* berichtet CASTLE 1934.

Eine nicht chromosomale Weitergabe hoher Tumoranfälligkeit, die reziprok verschieden ist, studierte LITTLE 1933, sowie MURRAY und LITTLE 1935. Es

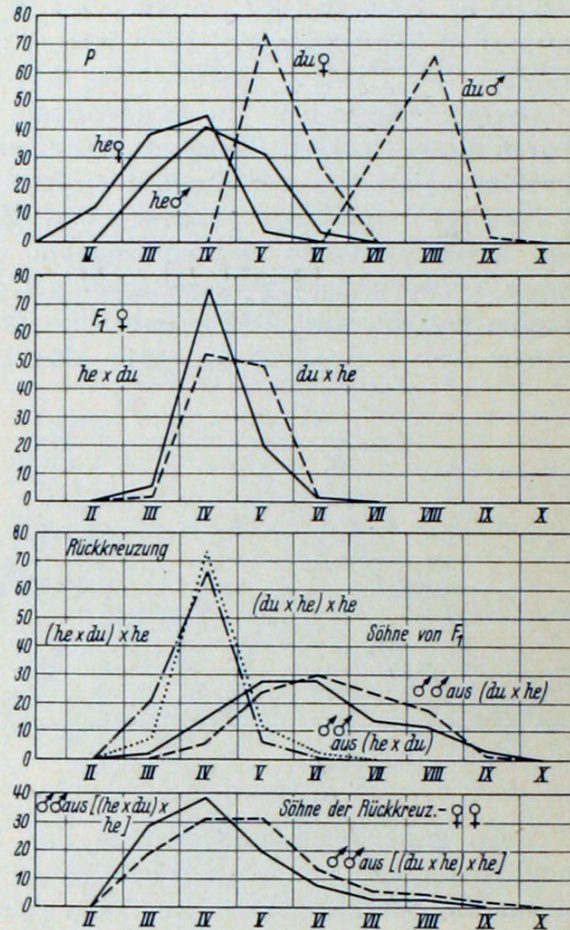


Abb. 42. *Habrobracon juglandis*. Variationskurven der Zuchten der aufeinanderfolgenden Kreuzungsgenerationen. Auf der Abszissenachse die 9 Pigmentierungsklassen (nach der Dorsalseite des Thorax beurteilt), als Ordinaten die Prozente der geschlüpften Tiere. he helle, du dunkle Sippe. (Aus KÜHN 1928.)

sei zunächst in diesem Zusammenhang auf diese Befunde hingewiesen. Nähere Untersuchungen stehen noch aus.

### B. Pflanzen

Ein anderer Formenkreis, der bei der tiefgehenden Analyse durch F. VON WETTSTEIN besonders wichtige Ergebnisse geliefert hat (1924, 1926, 1928, 1930 a, b, BECKER 1931, SCHWANITZ 1932), ist die Familie der Funariaceen unter den Laubmoosen. Hier war es nämlich möglich, dieselbe Sippe einer Spezies, der *Funaria hygrometrica*, mit sehr verschiedenen Stufen der „systematischen Hierarchie“ zu bastardieren. Erstens mit einer anderen erblichen Form dieser Spezies. Zweitens mit einer anderen, stark verschiedenen Spezies derselben Gattung, mit *Funaria mediterranea*. Drittens mit Arten aus anderen Gattungen derselben Familie. Von diesen steht die eine, *Physcomitrium* mit den Arten *piriforme* und *eurystomum*, der Gattung *Funaria* noch wesentlich näher, als die andere, *Physcomitrella* mit der Art *patens*, die in eine andere Unterfamilie gestellt wird. Man sieht, die Eltern der Bastarde stehen systematisch immer weiter auseinander, sind also immer weniger miteinander verwandt.

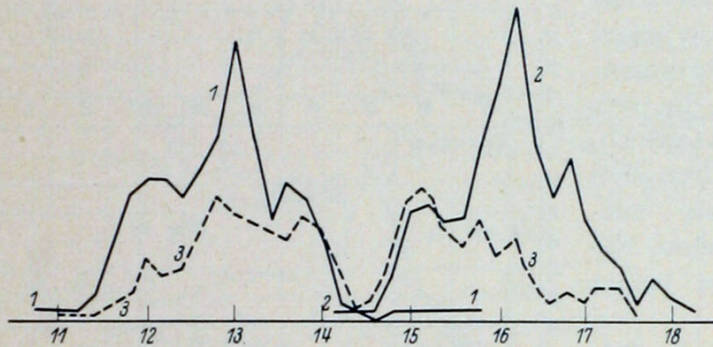


Abb. 43. *Funaria hygrometrica*. Sporengröße in den Sporogonen 1. der Sippe *microspora*, 2. der Sippe *macrospora*, 3. des Bastardes *macrospora* × *microspora*, das typische Spalten dieses Merkmales zeigend ( $n = 220$ ). Die Größenunterschiede der zweierlei Sporen sind etwas geringer als die der Eltern. (Nach VON WETTSTEIN 1924.)

Ein ganz besonderer Vorzug des Versuchsmaterials liegt darin, daß es möglich ist, aus der ungeschlechtlichen Phase, der Moosfrucht, durch Regeneration die geschlechtliche (mit dem Chromosomensatz der ungeschlechtlichen, also dem doppelten) zu erhalten. Denn auf diesem Wege war es möglich, die Merkmale des beblätterten Bastardpflänzchens festzustellen, ohne daß durch die Reduktionsteilung bei der Sporenbildung der Chromosomensatz verändert worden war, und auch dann, wenn der Bastardsporophyt keine keimfähigen Sporen mehr hervorbringt. Ferner gelang es so, die Genome der Arten, die zu den Bastardierungen verwendet wurden, in den verschiedensten Mengenverhältnissen zu gewinnen und zu kombinieren. Es ließ sich also z. B. nicht nur ein Genom von *Funaria hygrometrica* mit einem von *Physcomitrella patens* zusammenbringen, wie es bei der Bastardierung gewöhnlicher Individuen dieser Arten geschieht. Es wurden auch zwei bis acht Genome der einen Art mit ebenso vielen der anderen vereinigt, oder zwei von *Physcomitrella* mit einem von *Funaria* und zwei bis vier von *Funaria* mit einem von *Physcomitrella*. Es leuchtet von vornherein ein, daß auf diesem Wege die wichtigsten Aufschlüsse über die Bedeutung der Quantitäten der Gene erhalten werden konnten.

Bei der Bastardierung zweier Sippen der Art *Funaria hygrometrica*, die sich in der Form der Blätter und Paraphysen in der Kapselfärbung und der Sporengröße erblich unterschieden, waren die reziproken Produkte ganz gleich, und es trat bei der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen in den Bastardkapseln typisches Spalten ein. Abb. 43 zeigt das in Kurvenform für die

Sporengroße. Hier liegt die reine Wirkung der Genome an sich vor. Das Plasmon ist bei beiden Sippen das gleiche und beeinflusst in keiner Weise (oder vielleicht besser: in der gleichen Weise) die Entfaltung der Gene.

Bei der Art-Kreuzung, *Funaria hygrometrica* ♀ × *F. mediterranea* ♂ — im folgenden sollen die beiden Arten mit v. WETTSTEIN durch *Me* und *Hy* abgekürzt werden — und umgekehrt zeigt sich schon an den erhaltenen Kapseln eine starke Metroklinie in Stellung, Form, Farbe und Peristomausbildung. Läßt

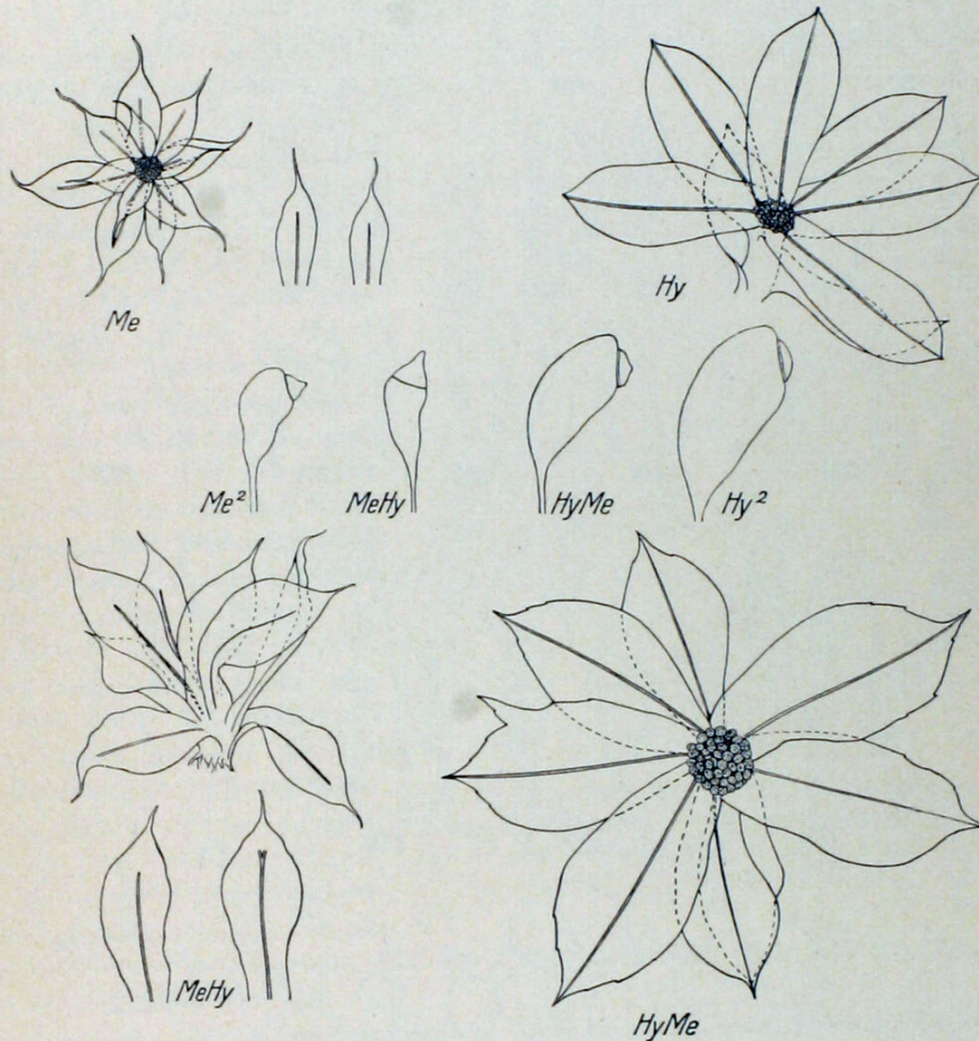


Abb. 44. Gametophyten und Sporogone von *Funaria mediterranea*, *F. hygrometrica*; reziproke Bastardsporogone und diploide Bastardgametophyten. — Vergr. 10×, Sporogone 4×. (Nach F. v. WETTSTEIN.)

man diese Sporophyten regenerieren, so offenbaren sich auch ganz auffällige metrokline Unterschiede zwischen den dann entstehenden reziproken Gametophyten, vor allem in der Blattspitze (bei *Hy* rasch zusammengezogen mit Spitzchen, bei *Me* allmählich in eine lange Haarspitze verschmälert), in der Blattrippe (bei *Hy* in die Blattspitze eingehend, bei *Me* weit vor ihr endend) und in der Ausbildung der Paraphysen aus den männlichen „Blüten“ (Gametangienständen); bei *Hy* eine Reihe verkehrtbirnförmiger, nach der Spitze kugelliger Zellen, bei *Me* ovale, zu einer kurzen Spirale angeordnete. Alles ist natürlich infolge der Diploidie gegenüber den haploiden Eltern stark vergrößert (Abb. 44). Sehr viele weitere Unterschiede konnten noch nicht so genau analysiert werden.

Sehr wichtig ist nun das Verhalten der Gametophyten, die nach der Reduktionsteilung aus den Sporen der Bastardkapseln hervorgehen. Dabei sind die beiden reziproken Verbindungen auseinanderzuhalten, denn der Unterschied zwischen ihnen geht nicht verloren.

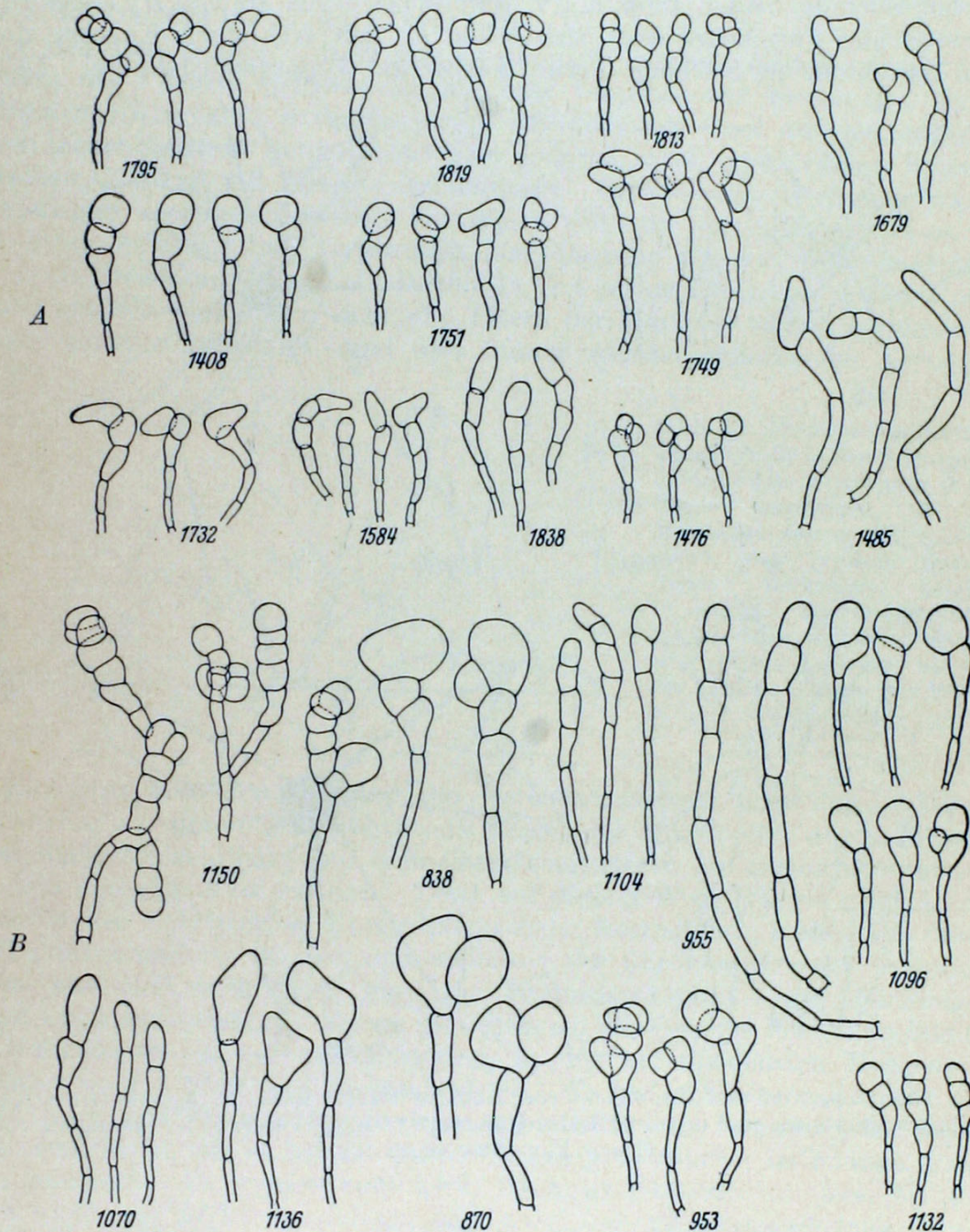


Abb. 45. *Funaria hygrometrica* × *F. mediterranea*, Paraphysen einiger  $F_1$ -Pflanzen: A, 1—12 der Kreuzung *Me* ♀ × *Hy* ♂, B, 13—23 der Kreuzung *Hy* ♀ × *Me* ♂. 0×. (Nach von WETTSTEIN 1928.)

Zunächst muß das verschiedene Verhalten der drei oben genannten Merkmale der Gametophyten auffallen. Die Paraphysenform spaltet fast völlig rein heraus; von Metroklinie ist bei ihr nur sehr wenig zu merken (Abb. 45). Anders die Blattrippe; sie gleicht stets viel mehr der Mutter (Abb. 46). Die Blattspitze endlich zeigt eine deutliche Metroklinie bei großer Variationsbreite,

besonders wenn *Funaria hygrometrica* die Mutter war. Setzt man die Länge des Blattes zur Länge der Blattspitze ins Verhältnis, so hat *Me* 2,47, *Hy* 27,72 als Mittelwert. Bei den Bastarden *Me* ♀ × *Hy* ♂ geht das Verhältnis vom *Me*-Wert bis etwa 7,5, mit einem Mittel zwischen 3 bis 3,5. Bei den Bastarden *Hy* ♀ × *Me* ♂ fällt die überwältigende Mehrheit in die Klasse der Mutter, der Rest verteilt sich über die übrigen Klassen bis herab zu 7 bis 8. Tab. 18 zeigt das im Genauerem.

F. v. WETTSTEIN konnte zeigen, daß die Zahl der untersuchten Pflanzen (*Me* ♀ × *Hy* ♂ 450, *Hy* ♀ × *Me* ♂ 543) nicht so klein gewesen ist, daß die anderen Typen, die beim Spalten ebenfalls hätten entstehen sollen und fehlten, nur zufällig nicht vorhanden gewesen wären. Es konnte auch keine Elimination infolge geringerer Lebensfähigkeit eingetreten sein. (*Me* ♀ × *Hy* ♂ hatte 0% sterile Sporen und 5,8% abgestorbene Keimlinge, *Hy* ♀ × *Me* ♂ 0,32—3,81% sterile Sporen und 5,7% abgestorbene Keimlinge.) So bleibt nur die Annahme übrig, daß die Gene normal spalten und sich kombinieren, ihre Wirkung aber durch eine dazukommende Wirkung des Eiplasmas so abgeändert wird, daß das Aussehen der Mutter mehr oder weniger rein herauskommt. Wir haben deshalb für alle Nachkommen aus jenen Kapseln, bei denen *Funaria hygrometrica* die Mutter abgab, das unveränderte *hygrometrica*-Plasmon anzunehmen, für alle Nachkommen der Kapseln, für die *Funaria mediterranea* die Eizellen lieferte, das *mediterranea*-Plasmon.

Ist diese Vorstellung richtig, so muß es unter den Bastardpflänzchen aus Kapseln, die *F. mediterranea* zur Mutter haben, auch solche geben, wo in dem *mediterranea*-Plasma fast alle oder alle *hygrometrica*-Gene stecken; sie sind in denen zu suchen, die der *F. mediterranea* am wenigsten ähnlich sind. Ferner sind unter den Bastardpflänzchen aus Kapseln, deren Mutter *F. hygrometrica* war, auch solche zu erwarten, die die *mediterranea*-Gene im *hygrometrica*-Plasma führen, und zwar unter den der *F. hygrometrica* am wenigsten ähnlichen. Man kann nun solche Individuen als Väter verwenden und sie mit der Elternart, die seinerzeit als ihr Vater gedient hatte und nun die Eizellen liefern muß, zurückkreuzen. Dann müssen die Nachkommen so aussehen, wie diese reine Art, die ursprünglich als Vater gedient hatte. Die Spermatozoiden der Bastardpflanzen, die der Mutter am wenigsten ähnlich sind, führen ja der Annahme nach nur das Genom des Vaters, bei der Verbindung *F. mediterranea* ♀ × *hygrometrica* ♂ das *hygrometrica*-Genom, bei *F. hygrometrica* ♀ × *mediterranea* ♂ das *mediterranea*-Genom, und sie befruchten Eizellen (der reinen Arten), wo dasselbe

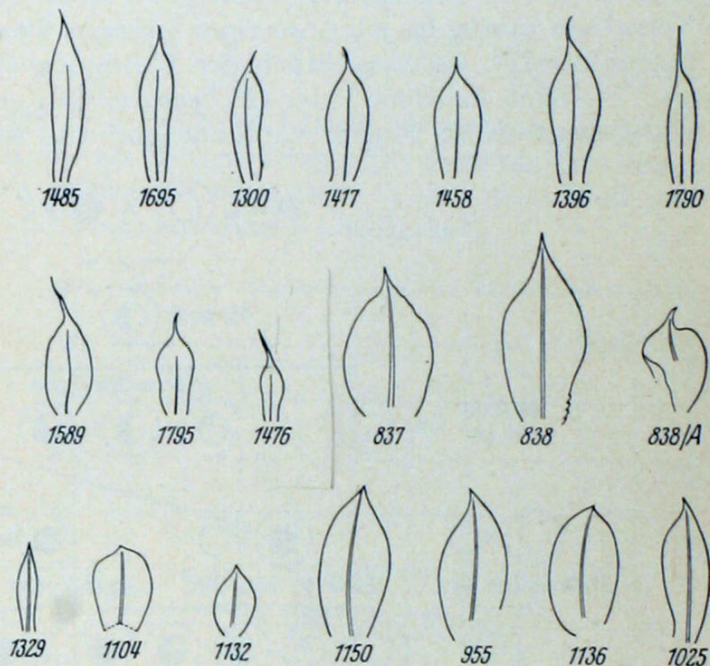


Abb. 46. *Funaria hygrometrica* × *F. mediterranea*. Blätter einiger  $F_1$ -Pflanzen: 1—10 der Kreuzung *Me* ♀ × *Hy* ♂, 11—20 der Kreuzung *Hy* ♀ × *Me* ♂. 10 ×. (Nach von WETTSTEIN.)

Tab. 18

Verhältnis  $\frac{\text{Blattlänge}}{\text{Haarspitzenlänge}}$  für die F<sub>2</sub>-Generation der reziproken Bastarde zwischen *Funaria hygrometrica* und *F. mediterranea*. (VON WETTSTEIN 1928; etwas zusammengezogen.)

Verhältnis	-3	-5	-7	-9	-11	-13	-15	-17	-19	-21	-23	-25	-27	-28
<i>Hy</i> × <i>Me</i>				1	1	3	8	11	0	9	4	13	0	461
<i>Me</i> × <i>Hy</i>	91	166	10	2										

Genom in dem zugehörigen, richtigen Plasma steckt. Von zahlreichen solchen Versuchen gelang bis jetzt nur einer mit einer Bastardpflanze *F. mediterranea* ♀ × *hygrometrica* ♂, die hinsichtlich der Blattspitze der *F. hygrometrica* sehr ähnlich war. Sie blieb mit dem Vater (*F. hygrometrica*) gekreuzt konstant; als Vater mit *F. hygrometrica* als Mutter verbunden brachte sie eine reine *hygrometrica*-Nach-

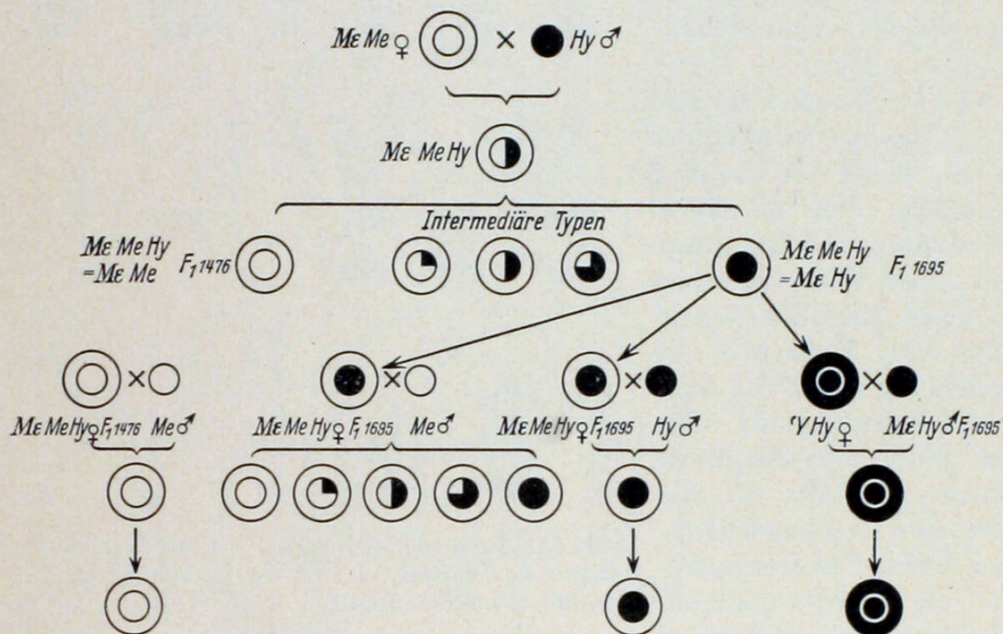


Abb. 47. Kreuzungsschema für die Kreuzung und Rückkreuzung des Artbastardes *Funaria mediterranea* × *F. hygrometrica*. Genbestand mit lateinischen, Plasma mit griechischen Buchstaben bezeichnet. (Nach F. VON WETTSTEIN.)

kommenschaft hervor. Diese Ergebnisse genügen aber, um zu zeigen, daß wenigstens bei diesem Merkmal jede der beiden Elternarten außer ihrem (verschiedenen) Genom auch noch ein verschiedenes, spezifisches Plasma, eben ihr Plasmon, besitzt. Abb. 47 stellt den Verlauf des Versuches schematisch dar. Und was für dies eine Merkmal gilt, trifft wohl auch für die anderen zu, durch die sich die beiden Arten unterscheiden. Nur wirkt das Plasmon bald sehr stark auf das Genom, wie bei der Blattrippe — dann liegt nach v. WETTSTEIN „Antezedenz“ des Plasmons und „Rezedenz“ des Genoms vor —, bald kaum merklich, wie bei den Paraphysen — dann ist das Plasmon „rezedent“, das Genom „antezedent“ —, bald wirken beide deutlich zusammen, wie bei der Blattspitze.

Andere Artbastarde, die aber aus dem einen oder anderen Grunde nicht weiter analysiert wurden, gelangen zwischen *F. hygrometrica* und *F. microstoma* und *F. mediterranea* und *F. microstoma*, ferner zwischen *Physcomitrium piri-forme* und *P. eurystomum*.

Gehören endlich die beiden Eltern des Bastardes verschiedenen Gattungen an, wird also z. B. *Physcomitrium* oder gar *Physcomitrella* mit *Funaria* gekreuzt, so sind die Plasmonen so stark verschieden, daß nach der Spaltung bei der Reduktionsteilung in den metroklinen Bastardkapseln nur die Nachkommen

Tab. 19

Zahl der <i>Pi</i> -Merkmale	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Zahl der <i>Hy</i> -Merkmale	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Bivalente Gonen $Hy \text{♀} \times Pi \text{♂}$	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Univalente Gonen $Hy \text{♀} \times Pi \text{♂}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
Bivalente Gonen $Pi \text{♀} \times Hy \text{♂}$	1	6	3	4	3	3	2	2	—	—	—	—
Univalente Gonen $Pi \text{♀} \times Hy \text{♂}$	57	4	3	2	2	2	—	—	—	—	—	—

lebensfähig sind, die einen Komplex von Genen enthalten, der mehr oder weniger vollständig der Gattung eigen ist, die als Mutter diente. Die Genkombinationen, die dem Vater mehr entsprechen, fallen hier ganz aus; sie sind nicht bloß, wie bei den Artkreuzungen, durch die Plasmonwirkung abgeändert.

Bei dem leicht erzielbaren Bastard *Physcomitrium piriforme* „*Pi*“ ♀ × *Funaria hygrometrica* „*Hy*“ ♂ und der nur als Zufallserfolg erhaltenen reziproken Kreuzung wurden 11 Merkmalspaare des Gameto- und Sporophyten studiert: 1 = Blattform, 2 = Blattrand, 3 = Paraphysen usw. Es sind dann für die  $F_2$ -Generation 11 Kombinationen möglich: 11 *Pi* + 0 *Hy* (also ganz *Pi*), 10 *Pi* + 1 *Hy*, 9 *Pi* + 2 *Hy* usf. bis 0 *Pi* + 11 *Hy* (also ganz *Hy*). Tab. 19 (nach v. WETTSTEIN 1926) zeigt als Kopf diese Kombinationen, darunter ist eingetragen, wie oft jede beobachtet wurde.

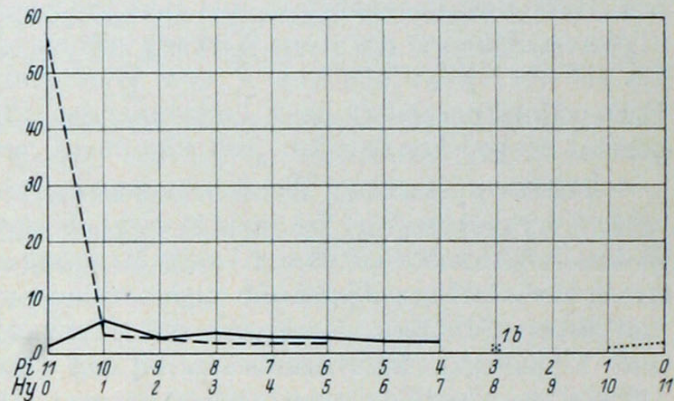


Abb. 48. *Physcomitrium piriforme* ♀ × *Funaria hygrometrica* ♂,  $F_1$  Generation, graphische Darstellung der Daten der Tabelle 19. Auf der Abszissenachse sind die Kombinationen der *Physcomitrium*- und *Funaria*-Merkmale, als Ordinaten die Individuenzahlen in diesen Klassen aufgetragen. (Nach v. WETTSTEIN 1928.)

Abb. 48 bringt die Ergebnisse für  $Pi \text{♀} \times Hy \text{♂}$  noch in Kurvenform.

Man sieht, daß der Nachkomme um so lebensfähiger war, je mehr Gene, die zu seinem Plasma stimmten, bei ihm vereinigt waren.

Ganz entsprechend verhielten sich auch die reziproken Bastarde zwischen *Physcomitrium eurystomum* und *Funaria hygrometrica* und jene zwischen *Entosthodon fasciculare* und *Funaria hygrometrica*, die nicht so eingehend untersucht wurden.

Die Subfamilienkreuzungen endlich: *Physcomitrella patens* × *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrella patens* × *Physcomitrium piriforme* und *Physcomitrella patens* × *Physcomitrium eurystomum* gaben ebenfalls solche Resultate; die Konstitutionsunterschiede sind nur noch größer und die Metroklinie war demgemäß noch ausgesprochener.

Die Kreuzung *Physcomitrium eurystomum* × *Physcomitrella patens* ermöglichte eine Tetraden-Analyse in dem Sinne, daß die 4 Gonen einer Bastardreduktionsteilung geprüft werden konnten. Von den 4 Sporen entwickelten sich aber nur je 2; die anderen beiden keimten entweder gar nicht oder die



Keimlinge gingen nach wenigen Protonomazellen zu Grunde. Die beiden keimenden wuchsen zu normalen Mutterpflanzen heran, die beiden anderen mußten daher das nicht lebensfähige Vater-Genom im Mutter-Plasmon enthalten.

Versuche, bei denen die herausgespaltenen, ganz der Mutter gleichenden Bastardindividuen mit dem Vater zurückgekreuzt wurden, gaben Nachkommen (bis  $F_3$ ), die wieder in gleichem Grade der Mutter ähnlich waren. Es liegt also nicht bloß eine Nachwirkung des rein mütterlichen Kernes vor, die das Genom des fremden Kernes erst nach und nach überwinden könnte, wenn es durch wiederholte Bastardierung immer wieder aufs neue hinzukommt. Auch die Steigerung der Zahl der fremden, vom Vater stammenden Genome im Plasma der Mutter blieb in dieser Hinsicht ohne Wirkung, auch wenn z. B. zu dem Plasmon und dem einen Genom von *Physcomitrium* durch das Spermatozoid 3 Genome von *Funaria hygrometrica* hinzugebracht wurden, was mit Hilfe der Regeneration aus dem Sporophyten möglich ist. Es blieb also auch die dauernde Einwirkung einer größeren Gen-Menge ohne Einfluß.

Die weiteren Untersuchungen, bei denen die absolute Zahl der zweierlei Genome und ihr Zahlenverhältnis im Individuum abgeändert wurden, wieder mit Hilfe der Regeneration aus dem Sporophyten, zeigten zunächst, daß im eigenen Plasma die Gen-Wirkung genau der Gen-Menge proportional ist. Da sie aber jedenfalls von F. VON WETTSTEIN selbst in seinem Beitrag über Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Pflanzen für dieses Handbuch eingehend besprochen werden, soll hier nicht weiter auf sie eingegangen werden.

Blütenpflanzen: Wenn wir von den Angaben JONES für *Digitalis* absehen, verdanken wir die ersten wirklich zuverlässigen Tatsachen in neuerer Zeit teils LEHMANN (1918 u. f.) teils RENNER und KUPPER (1921). Sie betreffen Arten der Gattung *Epilobium* und wurden außer von ihren Entdeckern selbst von deren Schülern, einerseits von SCHWEMMLE (1924), OBERREUTER (1925) und K. KÖHLER (1929), andererseits von GEITH (1924) und MICHAELIS (1925, 1929) weiter verfolgt. Auch von ÅKERMAN (1921) und HÅKANSON (1924) liegen Mitteilungen vor. In jüngster Zeit (1927) sind eingehende Untersuchungen von LEHMANN und SCHWEMMLE (1927) erschienen, vor allem aber hat RENNER in diesem Handbuch selbst, im Abschnitt über die Artbastarde (II A) darüber berichtet, so daß ich mich hier besonders kurz fassen darf und auch nur zwei seitdem erschienene Arbeiten nachzutragen brauche.

Die reziproken Verschiedenheiten der Bastarde sind am deutlichsten, wenn eines der Eltern *Epilobium hirsutum* oder *E. parviflorum* ist. Es sind das zwei Spezies, die sich wohl ziemlich nahe stehen. (LINNÉ sah in *E. parviflorum* noch eine Varietät „ $\beta$ “ des *E. hirsutum*; HAUSSKNECHT vereinigt sie in seine Sektion *Eriophora*.) Nur die reziproken Bastarde zwischen *E. hirsutum* und *E. adnatum* zeigen nach GEITH keine Unterschiede, ebensowenig die Bastarde zwischen den beiden Arten (*E. hirsutum* und *E. parviflorum*) selbst.

Weniger auffallend sind die reziproken Verschiedenheiten bei Bastarden, bei denen *E. montanum* und das nahe verwandte *E. hypericifolium* beteiligt sind; bei *E. hypericifolium*  $\times$  *obscurum* wurden keine gefunden (GEITH). (Beachtenswert ist vielleicht auch, daß für das mit *E. montanum* doch wohl ebenfalls nahe verwandte *E. collinum* fast keine reziprok verschiedenen Bastarde bekannt sind. Unter 8 von GEITH erhaltenen Verbindungen zeigte sie nur eine, mit *E. boreale*).

Die zahlreichen, vor allem von GEITH hergestellten reziproken Bastarde, bei denen die obengenannten Arten nicht beteiligt waren, konnten nicht unterschieden werden.

Die Metroklinie zeigt sich — neben dominierenden und intermediären Merkmalen — besonders in dem Verhalten der Stengelspitze (aufrecht oder nickend), den Blumenblättern, den Antheren, aber auch in der Blattform und den Verzweigungswinkeln, und ist in allen Fällen gleichsinnig. Alle Bastarde, bei denen *E. parviflorum* oder *E. hirsutum* als Mutter gedient hatten, haben z. B. aufrechten, niedrigeren Wuchs, kleinere oder verkümmerte Kronblätter, stärker gehemmte Antheren und Samenanlagen — je ferner der Vater der Mutter systematisch steht, desto auffälliger ist dies Verhalten.

Außerdem gelingen die reziproken Bastardierungen ungleich leicht, und die Bastarde selbst fruchten verschieden gut. So sind bei *Epilobium parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ Petalen und Antheren stark reduziert, und die Pflanzen sind völlig steril. Bei *Epilobium roseum* ♀ × *parviflorum* ♂ können dagegen die Blumenblätter relativ groß, die Antheren fertil und der Samenanlage gut sein. Das ist aber nur bei Verwendung gewisser *roseum*-Sippen der Fall; stammen die Mutterpflanzen von anderen Sippen, so können zwar die Blumenblätter und Antheren normal ausgebildet, die Kapseln aber fast steril sein, oder die Blumenblätter und die Antheren sind auch stark reduziert, so daß der Unterschied der reziproken Verbindungen in diesen Punkten verschwunden ist. Hinsichtlich der vegetativen Merkmale hat die *roseum*-Sippe als solche keine Bedeutung. (Dient das *Epilobium roseum* als Vater, so spielt die Sippenzugehörigkeit überhaupt keine Rolle.)

Während LEHMANN selbst zunächst an Heterogameteie als Ursache der reziproken Unterschiede gedacht hatte, wie sie bei *Oenothera* (in derselben Familie) vorkommen sollte, haben RENNER und KUPPER gleich die verschiedene Konstitution des mütterlichen Plasmas zur Erklärung herbeigezogen, wobei sie wenigstens für einen Teil der Erscheinungen darauf Gewicht legten, daß das Plasma der einen Art kein günstiges Substrat für die Entwicklung der Anlagen, des Genoms, der anderen Art sei. Z. B. sind die aufrechte Stengelspitze bei *Epilobium hirsutum*, die nickende bei *E. roseum* durch Gene bedingt. Im *roseum*-Plasma kann sich aber das betreffende *roseum*-Gen besser entfalten, und die Verbindung *roseum* ♀ × *parviflorum* ♂ hat deshalb nickende Stengelspitzen; im *parviflorum*-Plasma ist dieses Gen gehemmt, und der Bastard *parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ nickt kaum, ist also ähnlicher der Mutter *E. parviflorum*. RENNER und KUPPER führen die Unterschiede in den Kronblättern und in der Fertilität nur auf mangelhafte Eingewöhnung des *roseum*-Genoms im *parviflorum*-Plasma zurück. SCHWEMMLE nimmt hier eine etwas abweichende Haltung ein; nach seinen Erfahrungen mit den verschiedenen *roseum*-Sippen sind diese Unterschiede in den Genomen durch Hemmungsfaktoren bedingt, die sowohl durch die männlichen als die weiblichen Keimzellen übertragen werden, sich aber erst bei dem Zusammentreffen des Plasmas mit dem Spermakern bemerkbar machen. Sie werden durch das jeweilige mütterliche Plasma deutlich beeinflußt, und zwar wieder je nach der *roseum*-Sippe verschieden stark. Die Plasmapwirkung aber wird nach SCHWEMMLE durch die Faktoren im Kern ausgebildet und stimmt in ihrer Stärke mit diesen überein.

Ursprünglich hatte LEHMANN auch patroklinal Merkmale bei den reziproken *Epilobium*-Bastarden angenommen. In der Tat kann man dazu kommen, wenn man z. B. sieht, wie *E. hirsutum* die größeren, *E. roseum* die kleineren Blütenblätter hat, *E. hirsutum* ♀ × *roseum* ♂ aber viel kleinere als *E. roseum* ♀ × *E. hirsutum* ♂. RENNER erklärt das aber gewiß mit Recht einfach dadurch, daß die Gene für die Größe der Blumenblätter, die zusammen ein intermediäres Merkmal geben sollten, im *hirsutum*-Plasma viel stärker gehemmt werden als im *roseum*-Plasma. Daß dadurch der Anschein von Patroklinie erweckt wird,

ist Zufall; hätte *E. roseum* die größeren und *E. hirsutum* die kleineren, so würde der von Metroklinie entstehen.

Auf einen Parallellfall aus der Gattung *Oenothera*, den RENNER (l. c. II A, 25) zum erstenmal beschreibt, sei hier nur hingewiesen.

[Gerade die Untersuchungen<sup>1)</sup> der reziproken Verschiedenheiten bei *Epilobium* sind in den letzten Jahren vielfach gefördert worden, zunächst wieder von

LEHMANN und seinen Schülern. Eine große Zahl von Artkreuzungen wurden weiter untersucht von LEHMANN 1927, von KÖHLER 1929, OSKAR SCHNITZLER 1933. Es herrscht Übereinstimmung in dem Befund, daß die reziproken Verschiedenheiten immer dann besonders deutlich sind, wenn *E. hirsutum* oder *E. parviflorum* der eine Partner ist. Geringere Unterschiede finden sich mit *E. hypericifolium* und *E. monantum*. Die Unterschiede sind vor allem quantitativer Natur, Wachstumssteigerung und Hemmung der verschiedensten Organe, Unterschiede in der Organgröße bei Blättern, Petalen u. a., Unterschiede in der Fertilität, Verschiedenheiten, die alle als mehr oder weniger starke Hemmung gegenüber einer Maximalausbildung gewertet werden können. Dabei betrifft der Unterschied meist die ganze Pflanze gleichmäßig und ist an verschiedenen Organen und Eigenschaften gleichsinnig stärker oder schwächer zu merken.

Schon SCHWEMMLE hat 1927 gefunden, daß für diese reziprok verschieden gehemmten Bastarde eine genische Grundlage nach-



Abb. 49. Sproßgipfel: A des *Epilobium parviflorum*, B des *E. montanum*, C des Bastardes *E. parviflorum* ♀ × *E. montanum* ♂ (*E. triste*), D des Bastardes *E. montanum* ♀ × *E. parviflorum* ♂ (*E. suave*). (Nach LEHMANN und SCHWEMMLE 1927.)

gewiesen ist. Bestimmte Gene wirken in verschiedenen Kombinationen stärker oder schwächer für die betreffende Organbildung. Sie lassen sich spaltend analysieren und zeigen oft auffallend einfache Spaltungen. Auch in einzelnen Sippen einer Art, z. B. von *E. hirsutum* lassen sich solche Gene nachweisen (LEHMANN 1931, KÖHLER 1929, O. SCHNITZLER 1933, LEHMANN 1936). In manchen Sippen von *E. hirsutum* sind Gene vorhanden, die in bestimmten Kombinationen sehr stark hemmend wirken, während andere nur schwach hemmen. Auch in den Kreuzungen *E. hirsutum* × *parviflorum* treten diese Hemmungen auf. Nachdem sie von beiden Eltern erscheinen, können sie sich in ihrer Wirkung summieren, so daß bestimmte Klassen schon in der Keimung gehemmt als nicht keimfähige Samen ausfallen und nicht zur Beobachtung

1) Von FR. v. WETTSTEIN nachgetragen.

gelangen (LEHMANN und SCHNITZLER 1932). Diese Analyse der Gene, die bei den reziprok verschieden gehemmten Eigenschaften beteiligt sind, konnte so gerade für die Gruppe *E. hirsutum* und *parviflorum* weit vorgetrieben werden.

Gerade die reziproke Verschiedenheit der „gehemmten“ Ausbildung tritt aber immer wieder deutlich hervor und kann nur auf einer Mitwirkung des Cytoplasmas beruhen, also auf plasmatischer Vererbung. Darüber sind sich wohl alle einig, denn auch LEHMANN schreibt in seiner letzten Arbeit (1936) S. 662: „Entsprechend diesen Feststellungen bleiben die plasmabedingten reziproken Differenzen bestehen, ohne daß über sie Klarheit herrschte“ und weiter: „Hier bleibt also die Wirkung des mütterlichen Plasmas bestehen, ohne geklärt zu sein.“

Über die Art, wie diese Wirkung des mütterlichen Plasmas aufzufassen ist, bestehen bekanntlich derzeit die verschiedensten Auffassungen. Wir wollen hier zunächst nur die experimentellen Tatsachen zusammenstellen. Auf die allgemeine Problemlage komme ich (FR. WETTSTEIN) in meinem Handbuchartikel noch zurück. Da LEHMANN ein spezifisches Plasmon als für die plasmatische Wirkung verantwortlich ablehnt, sucht er nach Wegen, diese auf irgendeine Weise als vom Genom letzten Endes bedingt nachzuweisen. Nachdem es sich bei den reziprok verschiedenen Bastarden vorwiegend um verschieden gehemmte Wachstumserscheinungen handelt, werden von LEHMANN und Mitarbeitern (LEHMANN, HINDERER, GRAZE und SCHLENKER 1936, SCHLENKER und MITTMANN 1936) die Wachstumsverhältnisse, der Wuchsstoffgehalt, Zellgrößenverhältnisse und Ähnliches an den reziproken Bastarden untersucht. Es zeigt sich (HINDERER 1936), daß, wie zu erwarten, die Zellgröße bei reinen Linien und Bastarden idiotypisch festgelegt ist, ebenso wie das Streckungswachstum. So haben schwächer gehemmte Bastarde größere Epidermiszellen als ihre stark gehemmten reziproken Partner. Quantitative Wuchsstoffuntersuchungen ergaben bei gehemmten Bastarden eine geringere Menge des Wuchsstoffs in der Endknospe als bei normal wachsenden Pflanzen. Über Wuchsstoffunterschiede bei den *hirsutum*-Sippen konnte noch keine endgültige Klarheit gewonnen werden. SCHLENKER und MITTMANN 1936 untersuchen den Einfluß von Heteroauxin auf Internodienwachstum und Zellstreckung von *Epilobium hirsutum* überhaupt, während GRAZE und SCHLENKER den Wuchsstoffgehalt der verschiedenen Sippen von *E. hirsutum* an den Antheren prüfen. Sie finden eine Seriierung der Sippen nach Versuchsnummern:

$$11 > 17 > 29 > 43 > 41 > 3.$$

SCHNITZLER fand durch Wachstumsmessung für die Gesamtgröße als Reihe von geringster Hemmung zu stärkster:

$$11 < 17 < 3 < 43,$$

für Keimblattlänge und -breite:

$$29 < 17 < 11 < 3 < 41 < 43,$$

für Fruchtknotenlänge, Kapsellänge, Pollen- und Samenfertilität:

$$29(?) < 17 < 11 < 41 < 3 < 43.$$

Wenn auch manchmal Übereinstimmung in der Reihenfolge einzelner Glieder erscheint, so stehen dem auch große Unterschiede entgegen, so daß wohl weitere Untersuchungen zur Klärung notwendig sind.

Die Versuche von LEHMANN und seinen Mitarbeitern zielen darauf hin, ein Hormonsystem nachzuweisen, das im Plasma weitergegeben werden soll, in seiner Bildung aber letzten Endes vom Genom gesteuert wird. Zur Problematik dieser Betrachtungen vgl. FR. v. WETTSTEIN 1937.

In anderer Richtung bewegen sich die Arbeiten von MICHAELIS (1929, 1931 a, b, 1932, 1933 a, b, 1934, 1935 a, b, c), MICHAELIS und WERTZ (1935),

MICHAELIS und DELLINGSHAUSEN (1935), DELLINGSHAUSEN (1935 und 1936). MICHAELIS untersucht seit 13 Jahren Kreuzungen zwischen *Epilobium hirsutum* und *luteum*, sowie einige andere dieser Gattung. Wir betrachten zuerst die erst-angegebene Verbindung ( $h \times l$  und  $l \times h$ ). Die  $F_1$ -Bastarde sind in einer Reihe von Merkmalen verschieden. Die Kreuzung  $h \times l$  ist fast vollkommen pollensteril, die Staubblätter sind kleiner. Andere Unterschiede beziehen sich auf allgemeinen Wuchs, Petalengröße und anderes.

Durch fortgesetzte Rückkreuzungen sollte jeweils im einen Plasma das entgegengesetzte artfremde Genom homozygot eingelagert werden, um dann Vergleichspflanzen zu erhalten, die sich nur im Plasma unterscheiden. Die Rückkreuzungen *E. hirsutum*  $\times$  *luteum* immer wieder mit *E. luteum* als  $\chi$  hl ( $F_1$ -Bastard mit *hirsutum*- $\chi$ -Plasmon)  $\times$  ll  $\times$  ll usw. konnten nur bis zur 3. Rückkreuzungsgeneration geführt werden. Die Pflanzen wurden immer schwächer und starben in der  $F_3$  als junge Keimlinge ab. Daraus wird geschlossen, daß die weitgehend homozygoten l-Genome im *hirsutum*-Plasma nicht lebensfähig sind.

Günstiger liegen die Verhältnisse für die Gegenkreuzung.  $\lambda$  lh  $\times$  hh  $\times$  hh  $\times$  hh . . . usw. konnte derzeit bis zur 13. Rückkreuzungsgeneration, also bis  $\lambda$  h<sup>12</sup> h\*) fortgesetzt werden. Schon die 5. Rückkreuzungsgeneration zeigte so große Ähnlichkeit mit *E. hirsutum*, also mit  $\chi$  hh, daß weitgehende *hirsutum*-Gleichheit des h<sup>4</sup>-Genomes und damit weitgehende Homozygotie des h<sup>4</sup>h-Kernes angenommen wird. Die  $\lambda$  h<sup>4</sup>h und die folgenden Rückkreuzungen sind ordentlich lebensfähig. Die Einwirkung des  $\lambda$ -Plasmons auf die verschiedensten Eigenschaften konnte somit geprüft werden. Die äußerliche Ähnlichkeit von  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h und  $\chi$  hh ist groß. Trotzdem sind wesentliche Unterschiede vorhanden.

Zunächst wurde das Verhalten der  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h-Pflanzen in der neuerlichen Kreuzung mit *E. luteum* geprüft. Der Vergleich von  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h mit  $\lambda$  lh und  $\chi$  hl mußte in erster Linie zeigen, ob das Plasmon  $\lambda$  in der Pflanze  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h noch gleich  $\lambda$ , also dem *luteum*-Plasmon ist, oder ob es ein  $\chi$ , also *hirsutum*-Plasmon geworden ist. In gründlichen Untersuchungen ergab sich weitgehende Ähnlichkeit von  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h mit  $\lambda$  lh. Damit erscheint es bewiesen, daß das Plasmon der sukzessiven Rückkreuzungsgenerationen das alte *luteum*-Plasmon ist. Dadurch ist auch in diesen Fällen das Plasmon als ein eigenes genetisches Element der Zelle erkannt.

Die weiteren Untersuchungen gelten der phänotypischen Wirkung dieses Plasmons  $\lambda$  mit dem *hirsutum*- oder dem *luteum*-Genom, also den Unterschieden zwischen den  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h und den  $\chi$  hh-Pflanzen. Die wesentlichsten Unterschiede sind:

1. Weitgehende Sterilität der  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h-Pflanzen gegenüber den fertilen  $\chi$  hh-Pflanzen, aber eine geringere Empfindlichkeit der Fertilität der ersteren gegenüber Außeneinwirkungen.

2. Größere Neigung zu Hemmungsbildungen.

3. Unterschiede in der Laubblatt- und Kronblattgröße, in der Verzweigung, der Mehltaresistenz. Verschiedene Beeinflußbarkeit der Fertilität durch stimulierende Mittel (vgl. Tab. 20).

4. Unterschiede im osmotischen Wert, der Permeabilität und Viskosität (vgl. Tab. 20 u. Abb. 51).

\*) Die Bezeichnungsweise bedeutet, daß in einem *luteum*-Plasmon ( $\lambda$ ) ein Genom eingelagert ist, das aus der 12. Rückkreuzungsgeneration stammt (h<sup>12</sup>), das also weitgehend *hirsutum* sein kann, in dem aber nach einer errechenbaren Wahrscheinlichkeit noch ein Gen-Material von *luteum* stecken könnte. Das andere Genom (h) ist das in der 13. Rückkreuzungsgeneration eingekreuzte frische, reine *hirsutum*-Genom.

Tab. 20. Einige Zahlenwerte für Eigenschaftsunterschiede zwischen  $\chi_{hh}$  und  $\lambda_{h^n-1h}$  aus den Kreuzungen von *Epilobium luteum*  $\times$  *hirsutum*. (Nach MICHAELIS und DELLINGS-HAUSEN.)

	$\chi_{hh}$	$\lambda_{h^{10}h}$
Länge der Seitensprosse		
über der Erde . . . . . cm	2,91 $\pm$ 0,08	4,02 $\pm$ 0,11
Ausläufer . . . . . „	6,83 $\pm$ 0,24	9,05 $\pm$ 0,34
Blattgrößen		
Länge . . . . . mm	57,30 $\pm$ 0,52	61,59 $\pm$ 0,53
Breite . . . . . „	14,96 $\pm$ 0,18	16,75 $\pm$ 0,22
Osmotischer Wert		
mol Rohrzucker . . . . .	0,300 $\pm$ 0,0076 (8,0 atm)	0,325 $\pm$ 0,0114 (8,7 atm)
Permeabilität		
Permeationskonstante		( $\lambda_{h^{11}h}$ )
für Glycerin . . . . .	0,280	0,390
für Glycerin nach Chloralhydratbehdl.	0,322	0,600
für KCl . . . . .	0,055	0,152

Die Unterschiede bleiben bis in die letzten untersuchten Rückkreuzungsgenerationen erhalten. Der Grad der Unterschiede wird im einzelnen stark durch Außenbedingungen beeinflusst, manchmal verschwindet er, während er unter extremen Bedingungen wieder deutlich hervortritt. Besonders variabel erscheint die Pollenfertilität. Gerade diese wurde darum an einem besonders großen Material nach den verschiedenen Seiten sorgfältig bearbeitet. Diese Untersuchungen bringen aber Ergebnisse, die das bisher klare Bild wieder trüben.

Nach der 6. Rückkreuzungsgeneration erscheinen bei äußerlich weitgehendster *hirsutum*-Ähnlichkeit deutlich verschiedene Fertilitätstypen, die in drei Klassen gegliedert werden können mit fast sterilem, 20–50% fertilem und  $\pm$  90% fertilem Pollen. Wenn auch die phänotypischen Schwankungen sehr groß sind und damit die Auswertung dieses Merkmals sehr schwierig wird, zeigen die umfangreichen Ermittlungen an den Nachkommenschaften doch, daß der Unterschied dieser Fertilitätstypen auf idiotypischer Verschiedenheit beruht.

Es finden sich ferner Pflanzen, welche die Fertilitätsunterschiede nicht gleichmäßig, sondern mosaik- und sektorenhaft verteilt zeigen. Die Nachkommenschaft ergibt hier gleichfalls, daß es sich nicht um rein phänotypische Schwankungen handelt.

Die immer wieder hergestellten Rückkreuzungen mit *E. luteum* wie  $\lambda_{h^5h} \times ll$ ,  $\lambda_{h^6h} \times ll$ ,  $\lambda_{h^7h} \times ll$  zeigen eine von Generation zu Generation sinkende Fertilität (Abb. 50, Tab. 21). Ähnliches findet sich auch für die Blattgröße, Kronblattgröße und

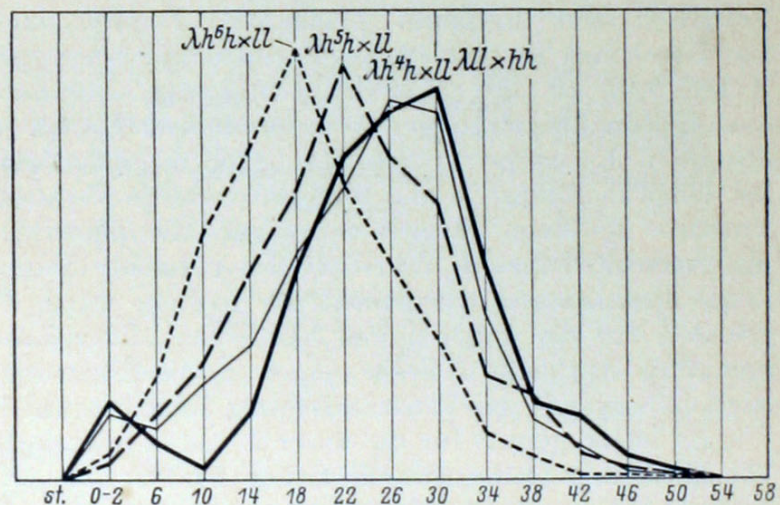


Abb. 50. Verschiebung der Pollenfertilität der aufeinanderfolgenden Rückkreuzungsgenerationen  $\lambda_{h^4h} \times ll$ ,  $\lambda_{h^5h} \times ll$ ,  $\lambda_{h^6h} \times ll$  und  $ll \times hh$ . Auf der Abszisse die Pollenfertilität in Prozenten.  $\chi_{hh} \times ll$  ist steril. (Nach MICHAELIS.)

andere Merkmale (Tab. 21). Ein Vergleich der Kreuzungen *E. luteum* als Mutter  $\times$  *E. hirsutum* und *E. luteum*  $\times$  den Rückkreuzungsgenerationen, also  $\lambda$  ll  $\times$  hh und  $\lambda$  ll  $\times$  h<sup>6</sup>h, zeigt deutliche Unterschiede.

Tab. 21. Blatt- und Kronblattgrößen sowie Pollenfertilität der F<sub>1</sub>-Bastarde von *Epi-lobium luteum*  $\times$  *hirsutum* und der Rückkreuzungen mit *E. luteum* aus den aufeinanderfolgenden Generationen F<sub>4</sub>  $\times$  ll bis F<sub>7</sub>  $\times$  ll. (Nach MICHAELIS.)

	Blatt-		Kronblatt-		Pollen- fertilität %
	Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm	
$\lambda$ ll $\times$ hh . . . .	53,2	18,4	11,1	8,9	26,4
$\lambda$ h <sup>3</sup> h $\times$ ll . . . .	49,4	18,1	10,0	8,1	—
$\lambda$ h <sup>4</sup> h $\times$ ll . . . .	53,0	19,4	9,6	7,4	21,9
$\lambda$ h <sup>5</sup> h $\times$ ll . . . .	60,4	22,4	8,3	6,5	21,1
$\lambda$ h <sup>6</sup> h $\times$ ll . . . .	60,2	22,1	8,6	7,0	17,1
hh $\times$ ll . . . .	57,6	20,1	4,9	3,4	steril

Nachdem MICHAELIS die Auffassung vertritt, daß die h<sup>6</sup>h-Genome bereits weitgehendst rein homozygote hh-Genome darstellen, kämen zur Erklärung der eben erwähnten Befunde in Frage: 1. Eine häufigere Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle, wodurch das *luteum*-Plasma immer mehr mit *hirsutum*-Plasma gemischt würde. Die Folge davon könnte ein Fertilerwerden der Rückkreuzungsgenerationen, vielleicht mit starken Unterschieden sein. 2. Zur Erklärung des Sterilerwerdens der  $\lambda$  h<sup>n-1</sup>h  $\times$  ll-Rückkreuzungen reicht dies nicht aus. Hier wird eine dauermodifikatorische Umwandlung des *luteum*-Plasmons durch den *hirsutum*-Kern angenommen. 3. Zur Erklärung der letztgenannten Unterschiede zwischen  $\lambda$  ll  $\times$  hh und  $\lambda$  ll  $\times$  h<sup>n-1</sup>h wird eine Übertragung von Erbmaterial durch den Pollen vermutet, das zwar im Kern, aber nicht im Genom übertragen werden sollten.

Von besonderer Bedeutung für allgemein genetische Probleme ist natürlich die experimentelle Grundlage, welche die beiden letzten Auffassungen sicherstellen könnte.

Der ersten Frage nach der Plasmaübertragung durch den Pollenschlauch widmet MICHAELIS (1935b) eine eingehende Untersuchung. Zunächst wird das Verhalten einer weißbunt gescheckten Pflanze von *E. hirsutum* beschrieben. Die Scheckung ist eine im allgemeinen mütterlich vererbte albomaculatio (vgl. S. 49), doch ist eine Plastidenübertragung, also paralbomaculatio und damit auch Plasmaübertragung durch den Pollenschlauch in ungefähr 0,22% zu beobachten. Es entspricht diese Häufigkeit ungefähr dem Auftreten jener Pflanzen, bei denen mosaikartige und sektorial verteilte Fertilitätsunterschiede festgestellt wurden. An diesen Pflanzen wurde auch die mütterliche Vererbung dieser Fertilitätsverschiedenheiten wahrscheinlich gemacht. Damit ist wohl für die mosaikartige Fertilitätsverschiedenheit die Ursache durch Pollen-Plasmaübertritt begründet, für die anderen viel häufigeren idiotypischen Fertilitätsunterschiede kommt er aber nicht in Frage. Auch für die Erklärung des allmählichen Sterilerwerdens kommt eine Plasmamischung schon darum nicht in Betracht.

So bliebe gerade für die unter 2. und 3. festgelegten Tatsachen die Deutung von MICHAELIS als Dauermodifikation des Plasmas und als Kernvererbung außerhalb des Genoms übrig. Beides erscheint so neuartig und wesentlich, daß zunächst alle anderen genetischen Erklärungsmöglichkeiten ausgeschaltet sein müssen. Dies scheint mir nun hinsichtlich der Homozygotie der in Betracht kommenden Genome leider nicht der Fall. Die Auffassung von MICHAELIS ist nur dann be-

gründet, wenn die Rückkreuzungsgenome nach der 6., 7., 8. usw. Rückkreuzung wirklich schon reine *hirsutum*-Genome sind. Wenn in den Rückkreuzungsgenomen  $h^6$ ,  $h^7$ ,  $h^8$  usw. noch genische Elemente von *luteum* enthalten sind, dann sind die unter 3. aufgeführten Unterschiede auf genischer Grundlage verständlich. Es ist aber auch das allmähliche Sterilerwerden der Fragengruppe 2 nicht mit Dauermodifikation des Plasmons, sondern mit allmählichem Homozygotwerden der Genome zu erklären. Und es bildet wohl auch die Erklärung der verschiedenen Fertilitätsklassen als verschiedene Genkombinationen der *luteum*- und *hirsutum*-Genome keine großen Schwierigkeiten.

Ich glaube, daß vieles dafür spricht, daß die  $h^6$ ,  $h^7$ ,  $h^8$ -Genome noch keine reinen  $h$ -Genome sind. Auf S. 100 (MICHAELIS 1932) ist ein Versuch wiedergegeben:

	<i>luteum</i> ♀ × <i>hirsutum</i> ♂ ( $\lambda$ ll)                      hh	<i>luteum</i> ♀ × 7. Rückkreuzung $\lambda$ ll $h^6h$	
Fertilität	26,1 ± 0,47	29,5 ± 0,49	

Der Unterschied ist vollkommen gesichert. Nachdem in beiden Fällen Plasmon, ein *luteum*-Genom und das eine *hirsutum*-Genom gleichartig sind, muß die Ursache des Unterschiedes im  $h^6$ -Genom stecken, dieses also noch nicht reines *hirsutum* sein.  $h^6h$  ist also noch nicht homozygot und  $h^6$  noch nicht gleich  $h$ . Und wenn die 7. Rückkreuzungsgeneration noch nicht homozygot ist, sind es die vorhergehenden noch weniger. Für spätere Generationen geben die Tabellen von MICHAELIS u. WERTZ 1935, S. 146/147, Aufschluß (Tab. 22).

Tab. 22. Kreuzungen von *Epilobium montanum* und *roseum* ×  $\lambda h^4h$ ,  $\lambda h^7h$ ,  $\lambda h^{10}h$  und  $\chi hh$ . (Nach MICHAELIS und WERTZ 1935.)

	Kelchblatt		Kronblatt		
	Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm	
<i>E. montanum</i> 12 × $\lambda h^7h$ . . . . .	9,99 ± 0,06	2,48 ± 0,01	14,88 ± 0,14	9,66 ± 0,09	
„                      × $\lambda h^{10}h$ . . . . .	9,36 ± 0,06	2,29 ± 0,03	13,56 ± 0,08	9,02 ± 0,06	
„                      × $\chi hh$ . . . . .	9,00 ± 0,08	2,20 ± 0,02	12,72 ± 0,13	8,33 ± 0,07	
	Griffellänge mm	Staubblätter		Pollen in % guter Körner	
		lange mm	kurze mm		
<i>E. montanum</i> 12 × $\lambda h^7h$ . . . . .	8,75 ± 0,04	7,54 ± 0,06	5,61 ± 0,09	59,70 ± 0,68	
„                      × $\lambda h^{10}h$ . . . . .	8,48 ± 0,06	7,04 ± 0,06	4,93 ± 0,05	56,60 ± 0,64	
„                      × $\chi hh$ . . . . .	8,01 ± 0,07	6,86 ± 0,06	4,66 ± 0,06	55,60 ± 0,65	
	Kronblatt		Staubblätter		Pollen in % guter Körner
	Länge mm	Breite mm	lange mm	kurze mm	
<i>E. roseum</i> × $\lambda h^4h$	11,94 ± 0,07	8,64 ± 0,05	6,92 ± 0,05	3,79 ± 0,05	30,66 ± 0,60
„                      × $\lambda h^7h$	11,91 ± 0,05	8,51 ± 0,06	6,36 ± 0,06	3,90 ± 0,05	20,47 ± 0,63
„                      × $\lambda h^{10}h$	10,99 ± 0,07	8,03 ± 0,06	6,10 ± 0,05	3,80 ± 0,04	18,94 ± 0,48
„                      × $\chi hh$	10,31 ± 0,08	8,03 ± 0,06	5,44 ± 0,05	3,45 ± 0,05	19,20 ± 0,58

Die Kreuzungen von *E. montanum* und *E. roseum* mit der 8. und 11. Rückkreuzungsgeneration, sowie dem homozygoten *E. hirsutum* zeigen in einzelnen Fällen noch gesicherte Unterschiede, die nur im Genom  $h^7$  und  $h^{10}$  liegen können. Die  $h^7h$ - und  $h^{10}h$ -Pflanzen sind also noch nicht homozygot und gleich  $hh$ , wenn auch die Unterschiede immer mehr verschwinden. Die Er-



gebnisse entsprechen ganz der Erwartung, daß die Unterschiede immer geringer werden und die  $h^{10}h$ -Pflanzen in vielen Genen schon weitgehendst den  $hh$ -Pflanzen entsprechen.

Vergleichen wir damit die Verhältnisse, wie sie Abb. 50 und Tabelle 21 zeigt, so finden wir genau dasselbe Verhältnis, zuerst relativ große Unterschiede von einer Rückkreuzungsgeneration zur nächsten, dann immer geringere. Es

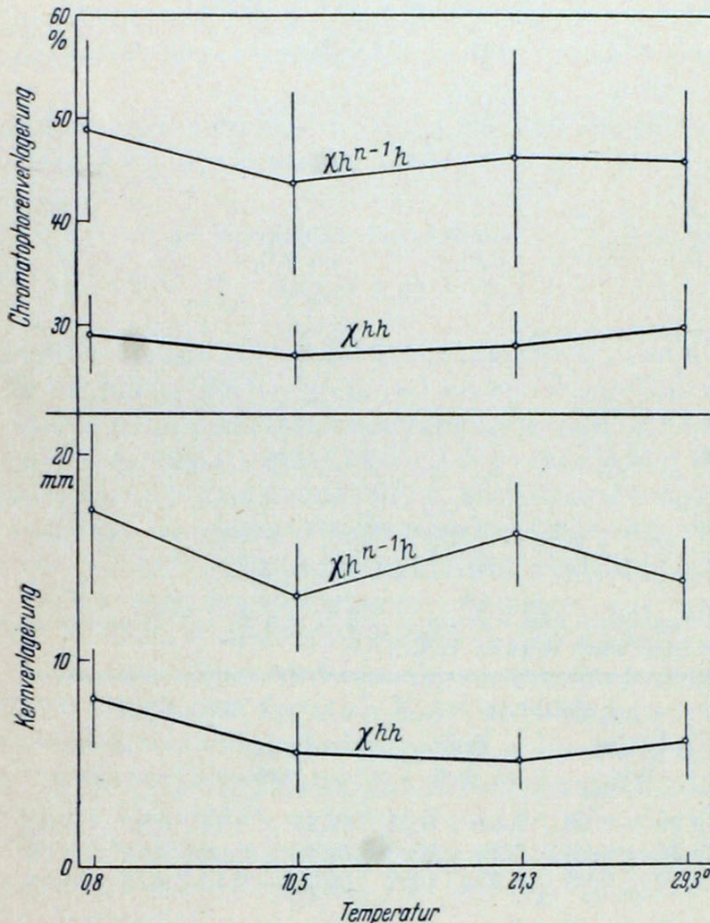


Abb. 51. Unterschiede der Viskosität der  $\chi_{hh}$  und  $\lambda_{hh}$  und  $\lambda_{h^{4-1}h}$ -Pflanzen nach Zentrifugieren bei verschiedenen Temperaturen angezeigt durch Chromatophoren- und Kernverlagerung. Die Längsstriche geben die Größe des dreifachen mittleren Fehlers an. — (Nach V. DELLINGHAUSEN.)

entspricht dies nach meiner Meinung durchaus der immer geringer werdenden Heterozygotie. Ich glaube nicht, daß damit die Annahme einer dauermodifikatorischen Umprägung des Plasmons begründet wird. Bei einer solchen wäre doch gerade eine immer stärker zunehmende Veränderung zu erwarten, je homozygoter das Genom wird und je länger ein homozygoter  $h$ -Genom eingelagert ist. Die Erklärung der experimentellen Befunde durch Heterogenie der  $h^{n-1}$ -Genome erscheint mir daher nicht widerlegt, und die doch neuartigen Deutungen durch MICHAELIS sind wohl nicht bewiesen.

Daß die 8. bis 11. Rückkreuzungsgeneration noch nicht restlos homozygot ist, erscheint auch nicht verwunderlich. MICHAELIS (1933) gibt auf S. 8 eine Formel, nach der die Wahrscheinlichkeit des Homozygotwerdens errechenbar ist.

$$\% \text{ der Homozygoten} = \frac{100 \cdot (2^{x-1} - 1)^n}{(2^n)^{x-1}},$$

wobei  $x$  die Generationszahl und  $n$  die Zahl der Unterschiede bedeutet.

Danach wären in  $F_7$  75%, in  $F_8$  87%, in  $F_9$  93%, in  $F_{10}$  97% homozygot väterliche Individuen zu erwarten. MICHAELIS setzt als Unterschiedszahl  $n$  die Anzahl der haploiden Chromosomen  $n = 18$  ein. Wir ahnen heute, wie stark das Zusammenwirken der verschiedensten Gene sein dürfte. Es erscheint nicht wahrscheinlich, daß für eine Eigenschaft wie die der Fertilität in jedem Chromosom nur ein Gen vorhanden sein sollte. Wenn aber in jedem mehrere angenommen werden, erhalten wir durchaus das Bild der tatsächlich gefundenen Wahrscheinlichkeiten.

Dabei ist vorausgesetzt, daß die Ausgangsmaterialien homozygot sind. Auch in dieser Hinsicht sind Bedenken vorhanden. Die Fertilitätskurve von

MICHAELIS 1933, S. 48, die für *E. luteum* beschrieben ist, deutet darauf hin, daß im *E. luteum* Sterilitätsgene vorhanden sind, die in den jeweiligen Rückkreuzungen Spaltungen ergeben müssen. Wenn man daher unter Berücksichtigung dieser Bedenken und der von MICHAELIS oft betonten starken Modifikabilität dieses Merkmals das experimentelle Material überschaut, dann erscheint es trotz der imponierenden Fülle sorgfältiger Untersuchungen nicht bewiesen, daß eine Veränderung des Plasmons unter dem Kerneinfluß bei diesen Versuchen stattgefunden hat.

Am Material von MICHAELIS untersuchte STUBBE 1935 die Frage, ob ein fremdes Plasmon einen Einfluß auf die Mutationsrate eines fremden Genoms nach Röntgenbestrahlung hat. Er findet am *Epilobium hirsutum* Genom mit eigenem Plasmon und im Plasmon von *E. luteum* nach gleicher Bestrahlungsdosis folgende Mutantenzahlen:

	Mutationsrate in %
mit arteigenem Plasmon	2,08 ± 0,48
mit <i>luteum</i> -Plasmon	4,76 ± 0,84.

Die Mutationsrate ist also mit fremdem Plasmon höher. Es bleibt allerdings der Einwand durchaus möglich, daß mit *hirsutum*-Plasmon eine größere Anzahl Mutanten letal sind. Dann würde das fremde Plasmon nicht den Vorgang der Mutation, sondern nur das Sichtbarwerden der Mutanten beeinflussen.

Für andere Blütenpflanzen liegen folgende Beobachtungen vor:

SIRKS (1931 a, b, c, 1932) hat in jahrelangen eingehendsten Kreuzungsversuchen sehr interessante Verhältnisse bei *Vicia Faba* analysiert. Die Pflanze hat  $n = 6$  Chromosomen, denen bisher vier Koppelungsgruppen zugeordnet werden konnten. Es sind neben vielen verschiedenen Sippen vor allem zwei Subspezies vorhanden, *V. F. major* und *minor*, die sich außer in anderen Merkmalen vor allem durch die Samengröße unterscheiden. In jeder dieser beiden wurden zahlreiche Gene festgestellt. Außerdem besitzen sie ein verschiedenes Plasmon. Die Wirkung des letzteren äußert sich in mehrfacher Weise. Eine Koppelungsgruppe O — M — A — B — E — T (Gene für verschiedene Blatt-, Frucht- und Samengestaltung, Blattfärbung, Blütenfleckung u. a.) spaltet mit ihren Allelen im *major*-Plasma normal. Im *minor*-Plasma wird dagegen die ganze Koppelungsgruppe (o — m — a — B — e — T), die aus der *major*-Pflanze stammt, im homozygoten Zustand ausgeschaltet. Es erscheinen nur dominante Individuen oder 2 : 1 Spaltungen. Die Erklärung, daß ein Faktor noch mit gekoppelt ist, der mit dem *minor*-Plasmon letale Wirkung hat, erscheint unwahrscheinlich, da sonst die anderen Gene gelegentlich in Austauschkombinationen auftreten müßten. Es wird angenommen, daß ein ganzes Chromosom mit dem einen Plasmon nicht wirkungsfähig ist. Außerdem sind bei dieser Versuchspflanze mehrere Gene für Chlorophyllbildung und Verteilung zu beobachten. Ein *typica*-Gen bedingt normale Ausfärbung, ein anderes *subtypica* hellere Laubfarbe, ein Genpaar *variegata* (V — v) verursacht im dominanten Zustand Schekkung, die aber vom *typica*-Gen epistatisch überdeckt wird. Im Plasma einer *typica*-Pflanze ist die Aufspaltung völlig normal, 1 VV : 2 Vv : 1 vv. Im *variegata*-Plasmon dagegen werden im einen Geschlecht die v-Gameten eliminiert, und es treten nur VV- und Vv-Pflanzen (1 : 1) als Spaltung auf. Im *subtypica*-Plasmon werden dagegen die VV-Gameten ausgeschaltet, und es erscheinen nur Vv- und vv-Individuen. Schließlich wurden einige grundlegende Wachstumsfaktoren einer multiplen Allelenreihe ( $G_1$  —  $G_4$ ) untersucht. Die  $F_1$ -Bastarde zeigen für die Stengellänge im *minor*-Plasma stärkeres Wachstum als im *major*-Plasma. In den Blättern zeigt sich kein Unterschied, während in den Früchten gerade

das Entgegengesetzte hervortritt, geringere Größen im *minor*-Plasma. Auch die Blütenfarben (gesteuert durch multiple Allele  $Z_2 - Z_1 - z$ ) sind im *minor*-Plasma viel intensiver als im *major*-Plasma bei gleichem Genotypus. Die purpurne Samenfarbe, hervorgerufen durch den Faktor  $p$ , ist im *minor*-Plasma eine intensive einheitlich blauviolette Farbe, während sie im *major*-Plasma nur als Farbe an den Samenrändern deutlich wird.

Neben diesen Plasmon-Wirkungen wurden auch mütterliche Nachwirkungserscheinungen beobachtet. So ist die Samengröße der  $F_1$ -Samen verschiedenartig, was wohl als Biaiomorphose (vgl. S. 55) zu deuten ist. Der Unterschied verschwindet in der  $F_2$ .

Die eingehenden Untersuchungen zeigen in schöner Weise das Zusammenarbeiten von Genom und Plasmon für einzelne Gene und ganze Koppelungsgruppen. Es wäre von hohem Interesse, an diesem Material Untersuchungen über mehrere Generationen vorzunehmen, um über die Veränderlichkeit oder Konstanz des Plasmons sichere Beobachtungen zu gewinnen.

HONING (1930, 1932) findet bei *Canna*, daß das *C. indica*-Plasma eine bessere Grundlage für eine Chromosomenkombination mit zwei Genen (A für rote Blüten, B mit A zusammen für roten Blattrand) bietet als das *aureo-vittata*-Plasma, das für die Entwicklung dieser Zygotenkombination weniger günstig ist. Bei *Nicotiana* ist ein mütterlicher Einfluß auf das Dunkel- oder Lichtkeimen festzustellen. So finden sich in einer Kreuzung *N. macrophylla gigantea*  $\times$  *Tabacum* reziproke Unterschiede im Grad der Lichtbedürftigkeit, die aber allmählich abklingen. Es liegt also wohl Nachwirkung (Prädetermination) vor. Freilich reicht die Nachwirkung über eine Generation hinaus, da auch die  $F_2$  noch deutliche, wenn auch geringere Unterschiede ergibt.

M. SKALIŃSKA (1928, 1929, 1930 a, b) untersuchte mehrere Artkreuzungen in der Gattung *Aquilegia*. Während *A. californica*  $\times$  *flabellata* reziprok gleiche  $F_1$ -Bastarde liefert und deren  $F_2$  eine normale Spaltung zeigt, finden sich bei *A. chrysantha*  $\times$  *flabellata* und *A. chrysantha*  $\times$  *vulgaris* reziprok verschiedene metrokline  $F_1$ -Bastarde. Sie sind auch hochgradig steril, und die  $F_2$ -Generation erscheint unvollständig. Väterliche und vaterähnliche Typen fehlen. Als Merkmale wurden besonders die Sporenform und Farbmerkmale untersucht, wobei anscheinend auch Koppelungen zwischen Form- und Farbgenen auftreten. Bei der Kreuzung *A. flabellata nana*  $\times$  *truncata* erscheinen ebenfalls reziproke Verschiedenheiten. Die Sterilität besonders des Pollens ist aber fast vollständig. Die Reduktionsteilung verläuft normal, dann aber erfolgt Degeneration, unabhängig von der genetischen Konstitution der Gonen, verursacht durch die der  $F_1$ -Mutterpflanze. Die reziproken Verschiedenheiten in dieser Gattung, die verschiedenen Arten der Sterilität und das unvollständige Spalten werden auf plasmatische Verschiedenheiten zurückgeführt.

SCHLÖSSER (1934) berichtet über langjährige Versuche mit Wild- und Kulturformen von *Lycopersicum*. Neben einigen Genen für verschiedene Eigenschaften (Gestaltung von Keimblättern und Folgeblättern, Längenwuchs) wurden auch plasmonisch bedingte Unterschiede festgestellt. Ja, es gelang zwei Formen zu finden, die sich in nur einem Genpaar neben einem verschiedenen Plasmon unterscheiden. Das Genpaar betrifft den Längenwuchs, und je nachdem, mit welchem Plasmon das Genpaar kombiniert ist, erscheint die Genwirkung auf den Längenwuchs stärker oder schwächer. Die plasmonisch bedingte Differenz äußert sich vor allem in verschiedenem osmotischen Wert der Zellen, und von diesem ist die Genwirkung wieder wesentlich abhängig. Wird nun der osmotische Wert auch durch Außenbedingungen verschoben, dann erhalten wir dieselben Abänderungen der Genwirkung wie mit verschiedenem Plasmon.

Die Untersuchungen bringen nicht nur einen neuen Beitrag zur Frage der plasmonischen Vererbung, sie zeigen auch weitere Ansätze für ein Verständnis der Genwirkung im Zusammenwirken mit Plasmon und Außenbedingungen. Über die Konstanz des Plasmons, über genetische Beeinflussung von Plasmon und Genom besagen die Versuche leider noch nichts.

Auch SCHWEMMLE (1935) veröffentlicht in einer kleinen, vorläufigen Mitteilung sehr interessante Beobachtungen an Kreuzungen mit *Eu-Oenothera*. Die Arten *Oe. Berteriana* und *odorata* wurden in Kreuzungen reziprok verschieden gefunden. Die Verschiedenheiten beziehen sich auf Laubfarbe, Blattgestalt, Länge der Blütenröhren. Im Laufe der weiteren Generationen treten Veränderungen der phänotypischen Ausprägung auf, die auf Veränderungen des Plasmas, aber auch der Genome zurückgeführt werden. Dazu kommen noch komplizierte Verhältnisse der Plastidenvererbung. Dieser Hinweis muß hier vorerst genügen, da die ausführliche Arbeit erst in Aussicht steht.

Zu erwähnen sind in diesem Zusammenhang noch die letzten eingehenden Untersuchungen von K. L. NOACK (1932) an *Hypericum acutum* × *montanum*. Von 35 Merkmalen, die untersucht wurden, zeigten fünf eine mehr oder weniger starke metrokline Ausbildung in der Nachkommenschaft. Die im Gange befindliche Analyse wird zu entscheiden haben, ob eine Plasmonvererbung vorliegt. Auch HERBST (1935) findet an *Hypericum*-Bastarden, insbesondere wenn *H. acutum* als der eine Elter dient, eine reziprok verschiedene Bleichheit der ganzen Pflanzen. Möglicherweise liegt eine Plasmonwirkung vor. (Vgl. S. 30).

SAUNDERS (1930, 1934) beobachtete reziproke Unterschiede in der F<sub>2</sub>-Aufspaltung von *Nolana*-Arten. Vielleicht ist ein Einfluß auf die Entwicklung und Verteilung der Anthocyan-Färbung durch das Cytoplasma vorhanden.

BUCHINGER (1930) fand bei Gerstenkreuzungen (schwarze × weiße Wintergerste) eine reziprok verschiedene Höhe der Saugkräfte. Auch der Keimungsverlauf und die Pflanzenlänge nach 10 Tagen ist verschieden. Es wird plasmatische Vererbung angenommen. Nachdem BECKER bei Moosen, SCHLÖSSER bei *Solanum* die starke plasmonische Beeinflussung des osmotischen Wertes feststellten, erscheint die Deutung möglich.

Auf die Angaben von RIEDE (1929) über plasmatische Veränderungen bei *Phaseolus* sei nur hingewiesen. F. v. WETTSTEIN.]

#### Gynodiözisten

Andere Fälle rein mütterlicher Vererbung bieten manche Gynodiözisten, also Arten von Blütenpflanzen mit zweierlei hinsichtlich ihres Geschlechtes verschiedenen Individuen. Ein Teil ist als Zwitter oder, durch eine Beimengung weiblicher Blüten, als Gynomonözisten ausgebildet, ein Teil als Weibchen. Ich konnte schon vor längerer Zeit für *Satureia hortensis* (1904 u. f., zuletzt 1908) und später für manche Sippen des *Cirsium oleraceum* (1916) zeigen, daß jede der beiden Geschlechtsformen wieder sich selbst hervorbringt. Die mehr oder weniger zwittrigen Pflanzen geben also nur mehr oder weniger zwittrige Nachkommen, die echt weiblichen nur weibliche. Das ist bei den zwittrigen Pflanzen ja nicht weiter verwunderlich; um so merkwürdiger ist aber das Verhalten der weiblichen, weil diese ja nur mit dem Pollen der Zwitter Nachkommen geben können. Die von dem Zwitterpollen mitgebrachte zwittrige Geschlechtstendenz bleibt ohne jede Wirkung und wird immer wieder, von Generation zu Generation, von den Eizellen der Weibchen verschluckt, ohne daß sich irgend etwas an deren Verhalten ändern würde. F. v. WETTSTEIN (1924) erklärt das Verhalten von *Satureia* durch die Annahme, das Eizellplasma der Weibchen verhindere die normale Entfaltung der Anlagen für die Staubgefäße, die im Genom des Weib-

chens auch, eigentlich aktiv, vorhanden seien. Die gleiche Annahme macht, ohne von VON WETTSTEIN zu wissen, drei Jahre später auch PUNNET (1927), der meine Versuche mit *Satureia* wiederholt hat und unter mehreren tausend Pflanzen keine Ausnahme fand<sup>1)</sup>.

Würden wir annehmen, daß das Weibchen ein Gen besäße, das für die charakteristische Ausbildung der Blüten sorgte, und daß durch das Plasma des Weibchens bloß die Entfaltung dieses Gens gefördert und das Gen des zwittrigen Vaters gehemmt würde, so käme es doch sehr bald so weit, daß in den Weibchen nur noch das Genom des zwittrigen Vaters vorhanden wäre. Denn dann wäre Spalten zu erwarten, aus dem zunächst das Vorkommen von zweierlei Eizellen folgen würde, solcher mit dem Gen für Weiblichkeit und solcher mit dem Gen für Zwitterigkeit, beide im Plasma des Weibchens. Schon in der nächsten Generation erhielten wir nach der Bestäubung mit Zwitter-Pollen zweierlei Weibchen, die einen mit den beiden verschiedenen Genen, die anderen mit zwei Zwittergenen. Bei gleichen Entwicklungsmöglichkeiten würden dann sehr bald doch nur noch Weibchen vorhanden sein, die das Genom des Zwitter in weiblich machendem Plasma führten.

Die Chromosomengarnitur ist also bei Zwittern und Weibchen die gleiche, und zwar die der Zwitter; das Plasma aber ist verschieden. In dem Zwitter kommen alle Gene, die für das Androeceum und die für das Gynoeceum, zur vollen Entfaltung, im Plasma der Weibchen dagegen nur jene, die für das Gynoeceum bestimmt sind.

Es handelt sich demnach nicht um die Förderung eines von zwei vorhandenen, aber verschiedenen Genomen (nämlich dessen, das an sich in das Eizellplasma gehört), wie bei den *Epilobium*-Bastarden LEHMANN'S und RENNERS (S. 104) und den Moosbastarden F. VON WETTSTEIN'S (S. 98), sondern das Eiplasma ruft eine Eigenschaft hervor, für die im Genom keine besondere Anlage vorhanden ist. Es veranlaßt aber doch nichts wirklich Neues, sondern hemmt nur einen Anlagenkomplex.

Bei *Satureia hortensis* ließ sich die Analyse nicht weiterführen. Auffallend verschiedene Sippen dieser Spezies fand ich nicht, und mit einer anderen Spezies, der noch am nächsten verwandten *Satureia montana*, ließ sie sich nicht bastardieren. Dagegen bietet *Cirsium oleraceum* ein wesentlich besseres Versuchsobjekt. Man kann nämlich viele andere Arten mit ihm bastardieren, darunter auch solche, bei denen Gynodiözie nicht vorkommt, oder von denen sie wenigstens nicht bekannt ist, die sich also nur zwittrig vorfinden.

Eine solche Art ist *Cirsium canum*. Das Weibchen von *Cirsium oleraceum* gab nun mit dem Pollen von *Cirsium canum* ausschließlich Bastarde rein weiblichen Geschlechts. Diese wurden wieder mit dem Pollen desselben *Cirsium canum*-Stockes bestäubt: die Nachkommenschaft war wieder ausschließlich weiblich. Die Rückkreuzung wurde nochmals wiederholt, so daß also Pflanzen von der Formel  $((C. oleraceum \text{♀} \times canum \text{♂}) \times canum \text{♂}) \times canum \text{♂}$  vorlagen. Wieder waren alle Nachkommen weiblich. Das ist nun an sich das, was die Annahme einer Plasmawirkung verlangt, wenn sich das Plasma hierin ganz der Einwirkung des Chromosomensatzes entzieht, und bei dieser Annahme ganz verständlich; das Plasma des Weibchens ist und bleibt nach ihr hierin eben *oleraceum*-Plasma.

1) Ich brauche kaum hervorzuheben, daß es nur bestimmte Gynodiözisten (und gelegentlich bestimmte Sippen von solchen) sind, die sich so verhalten. Es sind aber außer *Satureia hortensis* und *Cirsium oleraceum* noch weitere Beispiele (bei Silenen und Compositen) zu finden, wie ich aus eigenen Versuchen weiß.

Gegenüber dem starren Festhalten des Geschlechtes der *oleraceum*-Mutter sticht aber in anderen Merkmalen die zunehmende Ähnlichkeit mit dem *canum*-Vater sehr ab, die, trotzdem bei deutlichem Spalten auch die letzte Rückkreuzungsgeneration durchaus noch nicht homogen ist, doch nicht übersehen werden kann. Am auffälligsten ist das Spalten hinsichtlich der Blütenfarbe. Die von mir verwendete, gewöhnliche Sippe des *Cirsium oleraceum* hat gelbliche Blüten. Nur die Antherenröhre der zwittrigen Blüten ist zunächst violett; später wird sie braun. *C. canum* dagegen hat rote Blüten. Der  $F_1$ -Bastard blüht gelblich weiß. Bestäubt man ihn mit *C. canum*, so blühen die Nachkommen  $((o + c) \times c)$  etwa zur Hälfte weißlich, zur Hälfte rot, wenn auch verschieden stark. Bestäubt man ihn aber mit *C. oleraceum*, so blüht die Nachkommenschaft  $((o + c) \times o)$  durchweg gelblich. Und so geht es weiter: Mit *C. canum* geben die rotblühenden Pflanzen nur (stärker oder schwächer) rotblühende Nachkommen, die weißlichen oder gelblichen teils rotblühende, teils weißliche oder gelbliche. Ähnlich verhält sich der Blattrand (gesägt-gezähnt bis fiederspaltig), nur ist das Aufspalten viel komplizierter; die Eltern, speziell *C. oleraceum*, waren wohl in dieser Hinsicht schon Heterozygoten. Sehr charakteristisch ist noch z. B. die steigende Annäherung an den Gesamthabitus des *C. canum*.

Die *oleraceum*-Chromosomengarnitur ist also nach und nach fast ganz durch die *canum*-Garnitur ersetzt worden; nach dem Geschlechte zu urteilen ist aber das Plasma, in dem die *canum*-Gene liegen und sich auswirken, noch reines *oleraceum*-Plasma. Merkliche Entwicklungshemmungen werden jedoch dadurch, daß ein fast reines *canum*-Genom im *oleraceum*-Plasma liegt, nicht verursacht; auch der Fruchtansatz ist gut. Das Plasmon der beiden *Cirsium*-Arten muß also, trotz ihrer vielen und sehr auffälligen Unterschiede, außerordentlich ähnlich oder gar identisch sein.

Man könnte vielleicht annehmen wollen, auch die  $\frac{1}{8}$  *oleraceum*-Bastarde — wenn ich der Kürze halber diesen veralteten Ausdruck benutzen darf — wären nur nicht oft genug mit dem zwittrigen *C. canum* zurückgekreuzt worden; bei Fortsetzung des Versuches gäbe es schließlich doch zwittrige Bastarde. Demgegenüber ist zu betonen, daß sich bisher in der in Frage kommenden Eigenschaft nicht die geringste Spur einer Annäherung an *C. canum* gezeigt hat. Auch darf man darauf hinweisen, daß ja bei der (einjährigen!) *Satureia hortensis*, seit sie gynodiözisch ist, also wohl seit ungezählten Jahren, dasselbe geschieht mit dem gleichen Resultat, nur daß hier keine Unterschiede in anderen Merkmalen vorhanden sind.

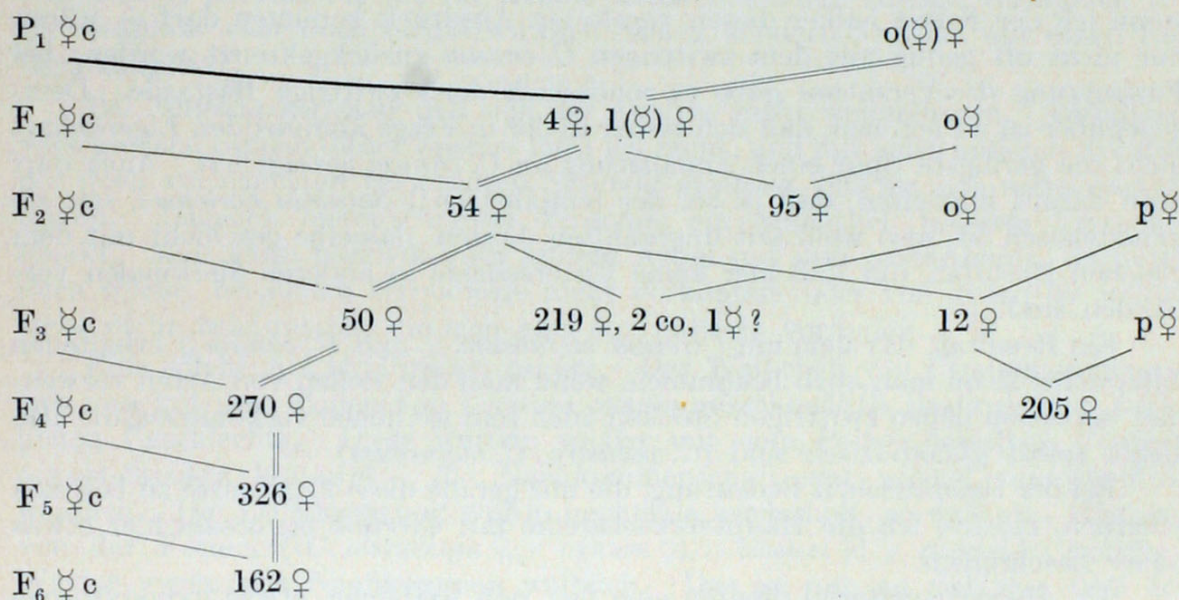
Ein Resultat, das dem mit *Cirsium oleraceum* ♀ und *C. canum* ♂ erhaltenen entspricht, kann man auch bekommen, wenn man den Pollen von Arten verwendet, bei denen neben zwittrigen Stöcken auch rein weibliche vorkommen, die also sicher selbst gynodiözisch sind (*C. palustre*, *C. oleraceum*).

Bei der theoretischen Bedeutung, die mir gerade diese Ergebnisse zu besitzen scheinen, möchte ich die Hauptversuchsreihe mit *Cirsium oleraceum* hier etwas näher beschreiben.

Als Ausgangsmaterial dienten eine fast rein weibliche, etwas gynodiözische Pflanze des *C. oleraceum*, o, (aus der Umgegend von Leipzig) und eine zwittrige des *C. canum*, c, die von CORREVON (Genf) bezogen worden war. Für diese Art sind, soweit ich die Literatur kenne, keine Weibchen bekannt, und der benutzte Stock gab auch nach Selbstbestäubung nur (39) zwittrige Nachkommen. Ich erhielt als  $F_1$  (Vers. 15) 4 rein weibliche Bastarde und einen schwach zwittrigen, gynomonözischen. Einer von den weiblichen wurde wieder teils mit dem Pollen der Stammpflanze von *C. canum* (Vers. 78), teils mit dem eines zwittrigen *C. oleraceum* (Vers. 79) bestäubt. Im einen Falle (Vers. 78) entstanden 54 rein

weibliche Nachkommen  $((o \times c) \times c)$ , im anderen (Vers. 79) 95 Pflanzen, ebenfalls alle rein weiblich  $((o \times c) \times o)$ . (Hier wie bei früheren und späteren Versuchen wurden die Stöcke, solange sie blühten, mehrmals untersucht, zuweilen auch in aufeinanderfolgenden Jahren.) 1925 wurden zwei Pflanzen aus Vers. 78, A und B, wieder mit Pollen der Stammpflanze von *C. canum* belegt. Die eine, 78 A, gab aus drei Fruchtköpfen 20, 12 und 9 Nachkommen (Vers. 5, 6, 8). Die andere, 78 B, aus einem Kopf 9 (Vers. 9), alle 50 rein weiblich  $((o \times c) \times c) \times c)$ . Auch mit dem Pollen eines zwittrigen *C. palustre*, p, wurde 78 A bestäubt und 12 rein weibliche Tripelbastarde erhalten  $((o \times c \times c) \times p)$  (Vers. 7). Endlich wurde auch noch der Pollen von sechs verschiedenen Zwittern des *C. oleraceum* zu Bestäubungen bei 78 A verwendet. Das Ergebnis waren 51 (Vers. 15) + 37 (Vers. 16) + 28 (Vers. 17) + 52 (Vers. 18) + 32 (Vers. 19) + 22 (Vers. 20) Pflanzen  $((o \times c) \times c) \times o)$ , und zwar 219 rein weibliche, zwei mit kontabeszenten Antheren (Vers. 16) und eine (Vers. 17), die zwar etwas Pollen führte (in violetten Antherenröhren), der sich aber als untauglich erwies. Von den Pflanzen aus Vers. 5 bis 9  $((o \times c) \times c) \times c)$  wurde je eine wieder mit Pollen der Stammpflanze von *C. canum* oder mit dem eines Sämlings derselben belegt. Sie gaben 45 (Vers. 10), 55 (Vers. 11), 55 (Vers. 12), 54 (Vers. 13) und 59 (Vers. 14), zusammen 270 Stöcke, alle ohne Ausnahme rein weiblich. Auch die Rückkreuzungsversuche mit *C. palustre* wurden ausgeführt, und zwar mit 7 zwittrigen Pflanzen verschiedener Herkunft, deren Pollen auf 3 Weibchen von Vers. 7  $((o \times c) \times c) \times p)$  gebracht wurde. Bis jetzt haben von den (10) Nummern (Vers. 24 bis 33) 9, 16, 30, 16, 37, 10, 42, 19, 4 und 22, zusammen 205 Stöcke geblüht  $((o \times c) \times c) \times p) \times p)$ , alle rein weiblich. In der folgenden Übersicht sind alle Ergebnisse möglichst zusammengedrängt.

## Übersicht



c = *Cirsium canum*, o = *C. oleraceum*, p = *C. palustre*.

Neuerdings haben CHITTENDEN und PELLEW (1927) für die Gynodiözie („male sterility“) des *Linum usitatissimum* eine Erklärung gegeben, die auch mit dem Eiplasma operiert und im wesentlichen auf die (ihnen unbekannt) F. VON WETTSTEINS hinausläuft. Da der Fall in dem Abschnitt des Handbuches, der die Geschlechtsbestimmung der höheren Pflanzen enthält (II, C) genauer behandelt ist (S. 118), gehe ich hier nicht nochmals auf ihn ein.

Bei *Zea Mays* findet RHOADES (1931, 1933) auch rein mütterlich vererbte Pollensterilität. Der Fall wird als plasmatische Vererbung gedeutet. Nach den bisherigen Ergebnissen erscheint es unsicher, ob er sich entsprechend dem Typus der Gynodiözie um eine Plasmonvererbung handelt. Nachdem die Veranlagung für Pollensterilität am Kolben mosaikartig verteilt ist, spricht dies mehr für eine Entmischung nach Art einer Plastidenentmischung und gehört vielleicht eher in das Gebiet der Weißbuntheit und der Plastidenvererbung überhaupt. Freilich ist die mosaikartige Verteilung der Pollensterilität beim Mais ganz unregelmäßig. Es finden sich keine Zusammenhänge zwischen Lage des Kornes und Sterilität, wie dies von DEMEREC (1927) gerade für die Weißbuntheit beim Mais gefunden wurde (vgl. S. 20).

Schließlich sei noch auf die Versuche mit Zahnkarpfen (KOSSWIG 1935, 1936) hingewiesen, die zeigen, daß bei manchen Kreuzungen (z. B. *Xiphophorus* × *Platypoecilus*) ein plasmatischer Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung gefunden wurde, der entscheidet, ob die phänotypische oder genotypische Geschlechtsbestimmung dominiert (vgl. dieses Handbuch, Artikel Artbastarde bei Tieren, P. HERTWIG 1936).

Wir sehen also, daß eine ganze Reihe von Beobachtungen an Bastarden verschiedenster Herkunft zu der Annahme führt, daß das Plasma, in dem die Chromosomengarnituren liegen, nicht immer abhängig von ihnen ist, sondern einen sehr auffälligen Einfluß bei der Vererbung haben kann, und zwar nicht einen allgemeinen, sondern einen ganz spezifischen.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die zweite Hauptgruppe von Tatsachen, die für uns wichtig sind.

## VI. Ausschaltungsversuche

### Die Ergebnisse von Ausschaltungsversuchen

(„Defektversuche“, SPEMANN 1924)

Die beste Methode, den Einfluß von Kern und Plasma zu bestimmen, wäre, das kernlos gemachte Ei, also nur das Eiplasma, mit einem Spermakern zu vereinigen, dessen Genom von dem des beseitigten Eikernes verschieden wäre. Gelingene Versuche, Eifragmente zu befruchten, stellten die Brüder HERTWIG (1887) mit Echinodermen an. Auf diese Vorarbeiten hat sich dann BOVERI (1889, 1895) bei seinen berühmten Merogonie-Versuchen — der Name rührt von DELAGE (1899) her — gestützt, mußte aber später (1919) selbst die Fehlerquellen, die bei seinen Versuchen im Spiel gewesen waren, erkennen. Die Wiederholung solcher Versuche, wobei der Eikern auf verschiedene Weise ausgeschaltet wurde, durch BALTZER (1920), PAULA HERTWIG (1923) sowie JOLLOS und PETERFI (1923) mit verschiedenen zoologischen Objekten ergab, soweit die Entwicklung verfolgt werden konnte, keine Abweichung von der Mutter, die als spezifische Wirkung des fremden Spermatozoon gedeutet werden müßte. Wirklich kernlose Eifragmente entwickelten sich aber mit dem fremden Spermakern höchstens bis zum Gastrulastadium. Die Übereinstimmung mit der Mutter wird aber nirgends als spezifische, vom Genom unabhängige Plasmawirkung aufgefaßt werden müssen, sondern nur als Nachwirkung, als Fortdauer der Prozesse, die vom mütterlichen Kern vor seiner Beseitigung schon eingeleitet waren, also etwa wie die Färbung der Pollenkörner der F<sub>1</sub>-Bastarde zwischen *Epilobium*



*angustifolium typicum* u. f. *album* (S. 63). Im übrigen muß ich auf die Darstellung, die diese Versuche von anderer Seite im Handbuch erfahren, verweisen<sup>1)</sup>.

Alle diese Versuche leiden darunter, daß die Entwicklung nicht bis zum vollausgebildeten Organismus weiterging. In neuerer Zeit hat nun HARDER (1927) wichtige Ergebnisse veröffentlicht, die er an dem Vegetationskörper, dem „Myzel“, von Hutpilzen gewonnen hat. Diese botanischen Objekte erwiesen sich gerade in diesem Punkte (der wegen der Nachwirkungsfrage ja besonders wichtig ist) als günstig. Sie lassen sich im haploiden Zustand ebensogut kultivieren wie im diploiden und regenerieren sehr leicht. Es würde zu weit führen, wenn ich hier auf die Entwicklungsgeschichte eines solchen Hutpilzes im einzelnen eingehen wollte. Sie ist vor allem durch KNIEP (Zusammenfassung 1928, 1929) aufgeklärt worden. Nur soviel sei zum Verständnis der Versuche vorausgeschickt. Bei der Keimung der einkernigen Sporen entsteht ein (haploides) Myzel, dessen Zellen ebenfalls einkernig sind. Je eine Zelle (Gamete) eines Myzels kopuliert mit einer Zelle eines anderen Myzels, wenn dieses eine andere sexuelle „Stimmung“ besitzt. Es tritt aber nicht bloß der Kern über, sondern auch Plasma; ja wahrscheinlich erfolgt eine Mischung des ganzen Inhaltes der beiden an sich gleichartigen kopulierenden Zellen. Die beiden Kerne vereinigen sich ferner zunächst nicht, bleiben aber beisammen und werden nach gleichzeitigen Teilungen nebeneinander von Zelle zu Zelle weitergegeben. Erst wenn die Sporenbildung erfolgen soll, verschmelzen sie, worauf die Reduktionsteilung sofort folgt, und die haploiden Sporen entstehen. „Bei der konjugierten Teilung des sexuell differenzierten Kernpaares entsteht an der Endzelle einer Hyphe ein seitlicher Auswuchs, die Schnalle. Die vier Tochterkerne des Kernpaares ordnen sich dabei folgendermaßen an: In das obere Ende der Zelle wandern zwei (verschiedengeschlechtliche) Kerne, in den basalen Teil dagegen nur einer, und der vierte Kern legt sich in die Schnalle selbst. Bei der nun folgenden Zellteilung entsteht eine Querwand in der Hauptzelle, direkt unterhalb der Schnalle, bei A in Abb. 52, und eine zweite in der Schnalle selbst, bei A<sup>1</sup>. Außer der paarkernigen Endzelle AC sind also in diesem Moment noch zwei einkernige Zellen vorhanden, nämlich die Schnalle und die hinter der Endzelle liegende Zelle AB. Dieses Stadium ist allerdings nur ein vorübergehendes, da sich sehr bald die Schnalle nach unten

1) Die Merogonie-Versuche sind in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten weitgehend vorgetragen worden. Insbesondere hat BALTZER (1936) mit seinen Mitarbeitern DE ROCHE und vor allem HADORN (1936) bei Amphibien sehr wesentliche Erfolge erzielt. Es wurden Merogone in verschiedenen Kombinationen, vor allem *Triton*, bis zu Entwicklungsstadien gezüchtet, die schon gute Merkmalsanalysen erlauben. Es wurde auch festgelegt, daß die merogonen Bastarde für sich allein auf bestimmten Entwicklungsstadien früher oder später absterben, daß vor allem im Kopfmesoderm eine Stelle vorliegt, wo frühzeitig Absterbeerscheinungen beginnen. Transplantate in normale Wirte dagegen lassen diese Bastardmerogone viel weiter entwickeln. Auch Transplantate einzelner Gewebe, z. B. Epidermis eines Bastardmerogons in normale Wirtsgewebe wurden untersucht und möglicherweise starker Einfluß des Eiplasmas festgestellt. Eine andere Gruppe von wichtigen, hierher gehörenden Versuchen verdanken wir HÄMMERLING (1931—1934) an *Acetabularia*. Da die ganzen Pflanzen dieser Alge nur einen Kern im Rhizoid besitzen und Transplantationen leicht auszuführen sind, konnten auch hier verschiedene Kern-Plasmakombinationen untersucht werden. Schließlich sei noch auf die Arbeiten von HÖRSTADIUS (1932) verwiesen. Alle diese Arbeiten versuchen von der entwicklungsphysiologischen Seite an das Problem Kern-Plasma heranzukommen. Sie beleuchten daher in wesentlicher Weise die entwicklungsphysiologische Bedeutung dieser beiden Komponenten. Eine Entscheidung der genetischen Wertigkeit ist aus diesen Versuchen natürlich nicht abzuleiten. Prädetermination und Plasmonwirkung werden so nicht zu trennen sein. Die große Zahl wichtiger, hierhergehörender Arbeiten wird daher besser im Abschnitt Vererbung und Entwicklungsphysiologie dieses Handbuchs eingehend behandelt werden (FR. V. WETTSTEIN).

gegen die einkernige Zelle öffnet und ihren Kern in sie hinein entläßt. Wenn man nun im richtigen Moment die Endzelle, die Schnalle und die basalen Zellen unterhalb B durch Operation abtötet, dann bleibt AB als einkernige Zelle zurück. In ihr liegt der Kern aber in einer Mischung des beidereltrigen Plasmas“ (HARDER, l. c.).

Es wurden nun neben Stämmen des *Schizophyllum commune* zwei Sippen des Hutpilzes *Pholiota mutabilis* (Ph. A u. Ph. B) bastardierte, die sich sehr merklich im Wuchs des Myzelium unterschieden, wie Abb. 53 zeigt. „Das Myzel von Ph. A<sub>1</sub> ist schneeweiß, bildet relativ hohe, sehr dichtstehende, senkrecht emporwachsende, gleichmäßig wattige Lufthyphen und hat ein völlig strukturloses, homogenes Aussehen. Der Rand der Kolonien sendet keine einzelnen, rascher wachsenden Hyphen aus, sondern das Myzel schiebt sich mit geschlossener Front als ziemlich hoher Wall auf allen Seiten gleichmäßig vor, so daß glattrandige, meist kreisförmige Kolonien entstehen.“ „Die Lufthyphen von Ph. B<sub>2</sub> (weitere Ph. B-Stämme waren nicht vorhanden)<sup>1)</sup> stehen weniger dicht und wachsen nur wenig in die Höhe, so daß das Myzel dem Substrat meist ziemlich fest aufliegt, und die ganze Kolonie etwas durchsichtiger und weniger schneeweiß ist als die von A<sub>1</sub>. Vor allem lagern die Hyphen sich aber büschel- und bündelweise zusammen, wo-

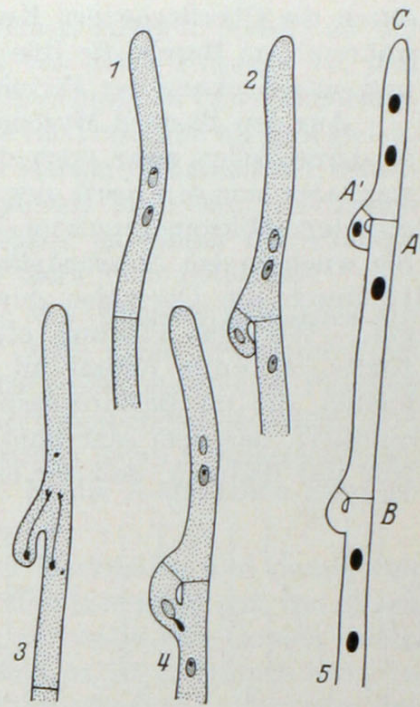


Abb. 52. Schnallenbildung an den Hyphen eines Hutpilzmyzels, aufeinanderfolgende Stadien. (Erklärung im Text). (Nach GÄUMANN, 1926 [1—4] und HARDER 1927 [5].)

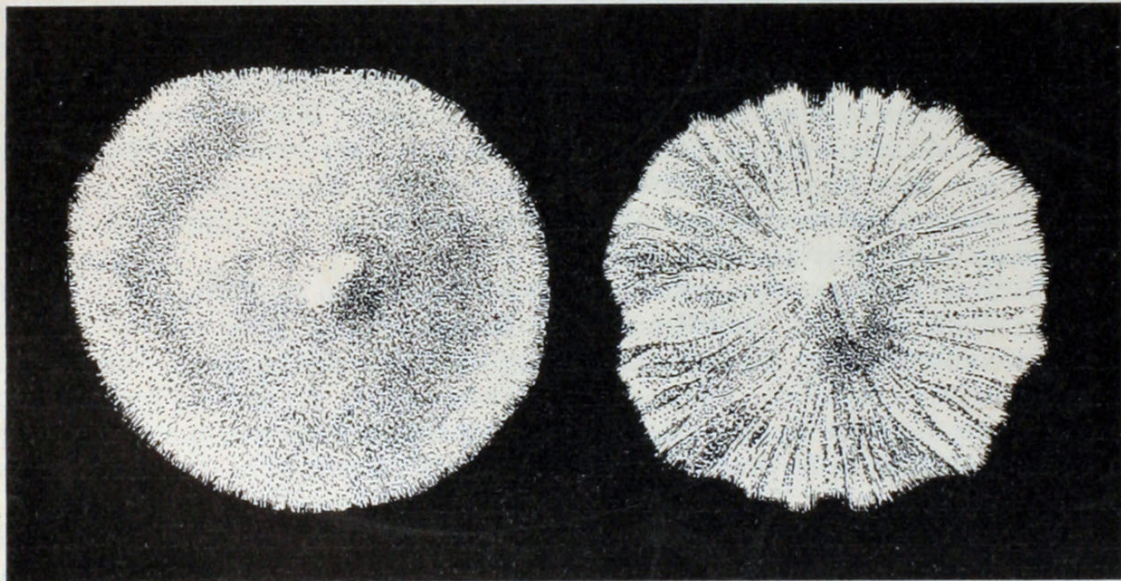


Abb. 53. *Pholiota mutabilis*, A PhA<sub>1</sub>, Myzel gleichmäßig wattig; B PhB<sub>2</sub>, Myzel dem Substrat flach angedrückt, ausgesprochen strahlig. Photographiert bei Oberlicht. (Nach HARDER 1927.)

1) Dieser Stamm Ph. B<sub>2</sub> wurde nur einmal gefunden und trat unter vielen Hunderten Einsporenmazelen nicht wieder auf; vielleicht liegt nach HARDER ein „Status“ vor. Merkwürdig ist auch, daß er jetzt mit Ph. A<sub>1</sub> nicht mehr kopulieren kann.

durch die Oberfläche der Kolonie mit zarten, radialen Strängen bedeckt wird, während am Rande die Büschel sich meistens etwas unregelmäßig vorschieben und eine Zackung der Peripherie bewirken“ (HARDER, l. c.).

Aus den Bastard-Myzelien wurden dann neue Vegetationskörper hergestellt, in deren Zellen zwar noch das Plasma der beiden Eltern gemischt vorhanden war, aber nur ein Kern, der des einen oder des anderen Elters. Der andere war mit dem Mikromanipulator beseitigt worden (Die Technik bei HARDER 1927). Sie wuchsen bei *Schizophyllum* sehr gut weiter. Bei *Pholiota* gingen von den 12 durch die Operation gewonnenen Stämmen 5 bald zugrunde, 7 gediehen gut. Wie die Prüfung ergab, enthielten sie in dem Bastardplasma  $B_2$ -Kerne. HARDER nimmt an, daß die 5 eingegangenen Stämme  $A_1$ -Kerne enthielten, die im Bastardplasma nicht existenzfähig seien. Es war also etwas realisiert, das dem sehr ähnlich war, was BOVERI zu erreichen versucht hatte. Nur war dadurch, daß der einzelne haploide Kern in mütterlichem und väterlichem Plasma lag, die Zelle also haploid, aber biprotoplasmatisch war, wieder eine neue Komplikation gegeben.

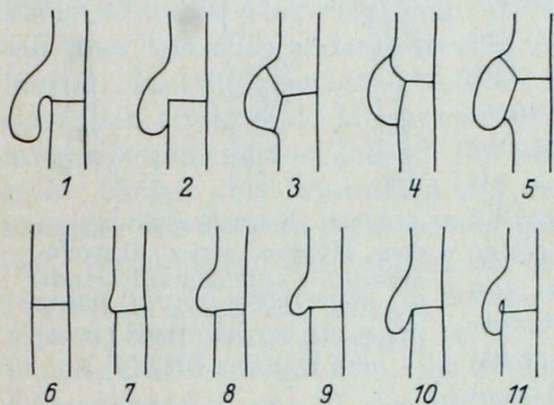


Abb. 54. *Schizophyllum*, Pseudoschnallen. 1, 2 häufige Typen, 3, 4, 5 Pseudoschnallen mit Querwand, 6—11 Übergänge zwischen einfacher Querwand und Pseudoschnalle. (Nach HARDER 1927.)

Es zeigte sich nun zunächst, daß manche Eigenschaften ausschließlich vom Kern bestimmt wurden. Das traf vor allem sicher für die sexuelle Stimmung des Myzels von *Schizophyllum commune* zu, ob es „+“ oder „—“ reagierte. Auch die Fähigkeit gewisser Stämme dieses Pilzes, schon im haploiden Zustand Fruchtkörper zu bilden, gehört hierher. Bei anderen Eigenschaften, vor allem beim Wuchs des Myzels, waren Nachwirkungen des Elters, dessen Kern fehlte, deutlich zu erkennen. Zunächst hatte bei *Pholiota* das Myzel das Bastardaussehen: Ziemlich reichliches, aber nicht sehr dichtes Luftmyzel, deutliche Büschel im Luftmyzel, keine oder äußerst schwache Bildung von Strängen. Bei raschem Wachstum (wie es durch wiederholtes Überimpfen erreichbar ist) wurde es bald mehr oder weniger dem jenes Elters (Ph.  $B_2$ ) ähnlich, dessen Kerne erhalten geblieben waren, während bei stockendem Wachstum die gleiche Zeit hindurch das ursprüngliche Aussehen erhalten blieb.

Bei *Schizophyllum* zeigte sich die Nachwirkung auch in der Fähigkeit, die jetzt, bei der Einkernigkeit, bedeutungslosen Fusionsästchen auszubilden, freilich nicht in vollkommener Weise, sondern nur als „Pseudoschnallen“ und nur an frisch operierten Myzelien. Der schnallenbildende Stoff, der sich im wesentlichen im vorderen Teil der Endzelle einer diploiden Hyphe befinden muß, wird verbraucht und kann nicht erneuert werden. Damit hängen wohl die Abstufungen in der Ausbildung der Pseudoschnallen zusammen (Abb. 54).

Waren diese Nachwirkungen abgeklungen, so blieb bei *Pholiota* endlich auch noch ein dauernder Einfluß des Plasmas auf das Genom übrig, das in dem einen, erhalten gebliebenen Kern steckte. Ob dieser Kern von dem einen oder dem anderen Elter stammte, ließ sich durch das sexuelle Verhalten, die + oder — Stimmung des Myzels, zeigen. Damit waren auch die Eigenschaften, die er außerdem vererben konnte, festgestellt. In manchen Fällen paßte nun der Wuchs des Myzels zu dem Genom des vorhandenen Kernes, in anderen

stimmte er zu dem Genom des gar nicht vorhandenen Kernes, besser: zu der Sippe, zu der der fehlende Kern gehörte, hing also von deren Plasma ab, und wieder in anderen zeigte sich nur eine geringe Abweichung in einer Richtung.

Zur Erklärung dieser auffallenden Unterschiede im Verhalten an sich gleichwertiger Verbindungen nimmt HARDER an, daß das Mengenverhältnis der beiden verschmolzenen Plasmen A : B bei den verschiedenen Myzelien verschieden gewesen, besser: verschieden geworden sei. Deshalb entsprach die Plasmawirkung bald mehr dem vorhandenen Kern, bald mehr dem fehlenden.

HARDER zog außerdem die zweite Generation des *Pholiota*-Bastardes auf und erhielt eine sehr bunte Nachkommenschaft. Auch diese Erscheinung erklärt er durch ungleiche quantitative Beteiligung der beiden elterlichen Plasmen A und B am Plasma der Sporen und der daraus hervorgehenden Myzelien, und nicht durch Spaltung einer Anzahl von Merkmalspaaren (etwa 6 verschiedener), weil auch unter den Haplonten aus Ph. A<sub>1</sub> × Ph. B<sub>2</sub> die A-ähnlichen Stämme deutlich überwiegen, während alle Sporen keimen.

All das führte ihn dazu, eine Lokalisation von Merkmalen und damit von Genen im Plasma anzunehmen. In der Tat kann man hier nicht gut von einem Zusammenwirken von Plasmon und Genom reden, wobei das Genom durch das Plasmon gefördert oder gehemmt würde. Denn es ist ja immer nur ein Genom vorhanden. Gefördert wird aber bald die Eigenschaft des einen oder des anderen Elters, entweder dessen, von dem auch der eine Kern stammt, oder dessen, von dem nur das Plasma vorhanden ist. Es läge eine direkte Plasmonwirkung vor, etwa wie bei den Gynodiözisten.

Auch VIKTOR GOLDSCHMIDT (1928; vgl. auch KNIEP 1929) wurde bei seinen Vererbungsversuchen mit den „biologischen“ Arten des Antherenbrandes (*Ustilago violacea*) auf Unterschiede in der Keimung der Bastardbrandsporen aufmerksam, die ihn zur Annahme einer Plasmawirkung führten.

Die Sporen der Eltern keimten normal, indem das kurze, vierzellige „Promyzel“ (vgl. Abb. 55, 56) an jeder Zelle einen „funktionellen Gameten“, eine Sporidie bildet. Sporidien eines Promyzels (und damit einer Spore) können nicht kopulieren, wohl aber sich ungeschlechtlich, durch Sprossung, vermehren. Dagegen kommt jede Art in zwei Sippen vor, „A“ und „a“, deren Sporidien, zusammengebracht, kopulieren. V. GOLDSCHMIDT brachte die zweier biologischer Arten auf *Melandrium album* „m“ und auf *Silene Saxifraga* „sfr.“ zur Bastardbildung.

Die Sporen der Kombination sfr a × m A keimten immer normal, die der umgekehrten Kombination, sfr A × m a, gewöhnlich dagegen „wild“; statt der Promyzelien entstanden mehr oder weniger lange verzweigte Ketten von Zellen, die teils Kugel- bis Eiform zeigten, teils oft sehr lange Schläuche waren

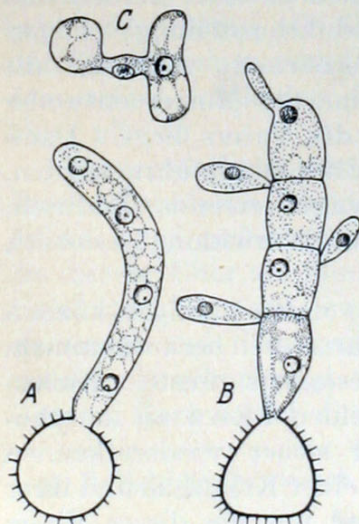


Abb. 55

Abb. 55. *Ustilago Scabiosae*. A aus der Brandspore gekeimte junge „Basidie“ mit vier Kernen. B Sporidien-(Gameten-)bildung an der vierzellig gewordenen „Basidie“. (Nach HARPER.) C. *Ustilago Carbo*, Kopulation zweier Sporidien. Vergr. (Nach RAWITSCHER.) (Aus dem Bonner Lehrbuch der Botanik.)

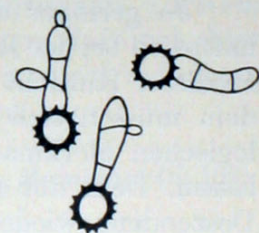


Abb. 56

Abb. 56. Normale Keimung der Bastardsporen *Ustilago violacea*. *Silenis Saxifragae* A × U. v. *Melandrii albi* auf derselben Wirtspflanze. (Nach V. GOLDSCHMIDT 1928.)

(Abb. 57). Die Sporidien der reinen sfr A-Sippe neigten zur Bildung von Keimschläuchen, statt ausschließlich durch Sprossung wieder Sporidien zu bilden, was offenbar mit der wilden Keimung zusammenhängt.

Wird nun *Silene Saxifraga* mit ihrer reinen Sippe (sfr A, sfr a) infiziert, so sollten auch hier (wegen der sfr A-Komponente) „wilde“ Keimungen auftreten. Das ist auch der Fall, aber nur zum Teil. GOLDSCHMIDT sieht deshalb die Ursache dieser Verschiedenheit in einer verschiedenen Mischung von abnormem sfr A-Plasma mit normalem sfr a-Plasma, die bei der Sporidienkopulation eintritt. Wiegt sfr A-Plasma vor, so erfolgt eine „wilde“ Keimung, im anderen Falle ist die Keimung normal. Umgekehrt folgt daraus natürlich, daß das A sfr-

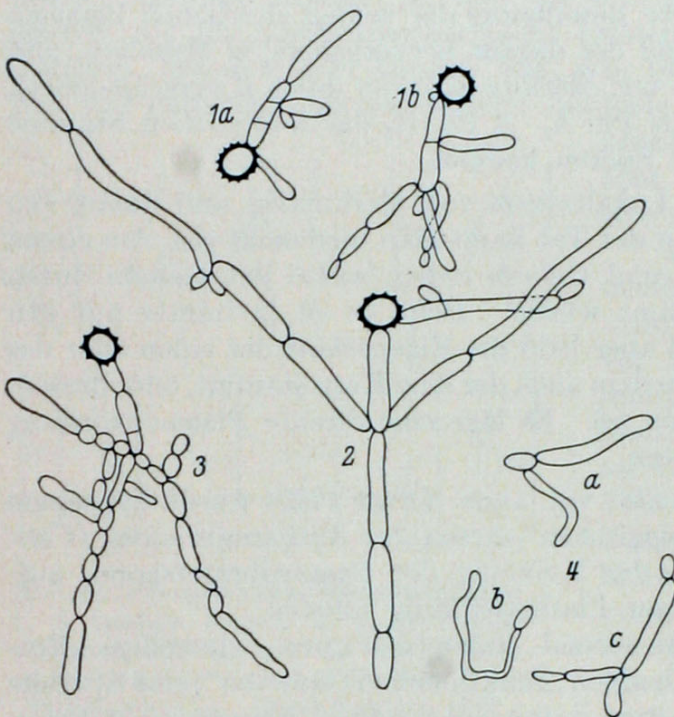


Abb. 57. „Wilde“ Keimung der Bastardsporen *Ustilago violacea*. *Silene saxifraga* A  $\times$  *U. v. Melandrii albi* auf *Melandrium album*, 1a, b 2 Tage alt 625  $\times$ , 2 3 Tage alt 625  $\times$ , 3 7 Tage alt 625  $\times$ ; 4 Wilde Sporidiensprossung der *U. v. Silene saxifraga*, A Stamm. 625  $\times$ . (Nach V. GOLDSCHMIDT 1928.)

Plasma am „wilden“ Keimen schuld ist und nicht das (in allen Fällen gleiche) A sfr-Genom. Die Parallelität zu den HARDERSchen Versuchen liegt auf der Hand.

Zu dem entgegengesetzten Ergebnis, nicht nachweisbarer Plasmonwirkung, ist M. NAWASCHIN (1927) auf einem neuen und eigenartigen Wege gelangt. Er geht von zwei Tatsachen aus. Einerseits müsse bei den höheren Pflanzen das Plasma eines Bastardes von der Mutter stammen, nicht nur in der ersten, sondern auch in den folgenden Generationen. Andererseits müssen bei der Reduktionsteilung unter all den möglichen Kombinationen der elterlichen Chromosomen auch die beiden haploiden Genome der Eltern wieder auftreten, durch deren Vereinigung der Bastard entstanden war. Es müssen also, wenn nur genug Keimzellen gebildet werden und die Reduktionsteilung einigermaßen normal verläuft, die

Bastarde in  $F_1$  auch Eizellen bilden, wo in dem Plasma der Mutter entweder das reine Genom der Mutter oder das reine Genom des Vaters liegt. Dann braucht nur eine Rückkreuzung mit dem richtigen Elter ausgeführt werden, und es ist das Ziel des Bastard-Merogonieversuches BOVERIS erreicht. Dadurch, daß das Genom doppelt vorhanden ist, ist die normale Entwicklung gesichert, ohne daß sonst etwas Wesentliches geändert würde.

Je geringer die Chromosomenzahl der Eltern ist, desto häufiger können natürlich bei der Reduktion wieder die rein elterlichen Garnituren herauskommen. In dieser Hinsicht sind die Arten der Gattung *Crepis* besonders günstig. Außerdem müssen sich aber auch alle Chromosomen der beiden Eltern an morphologischen Merkmalen voneinander unterscheiden und sicher wiedererkennen lassen. Denn nur dann ist es möglich festzustellen, ob in einer Keimzelle und ihrer Deszendenz wieder die Chromosomen eines Elters, und nur die dieses Elters vereinigt sind. Auch das ist nach NAWASCHIN möglich, insbesondere bei den sehr

auffällig verschiedenen Arten *C. tectorum*, haploid mit 4 Chromosomen, und *alpina*, haploid mit 5 Chromosomen (Abb. 58).

Den Ausgangspunkt bildete ein im Garten spontan entstandener Bastard *Crepis tectorum* ♀ × *alpina* ♂. Er gab bei freiem Abblühen drei Nachkommen, von denen einer den reinen Chromosomensatz der *C. tectorum* besaß, der zweite den haploiden Chromosomensatz von *C. tectorum* und einer weiteren Art, *C. parviflora*, und der dritte den reinen Satz der *C. alpina*. Das Eiplasma muß natürlich überall das gleiche *tectorum*-Plasma gewesen sein. Die Pflanze nun, bei der die Chromosomengarnitur der *C. alpina* in dem *tectorum*-Plasma lag (weil sie der Befruchtung des Bastardes durch *C. alpina* ihr Dasein verdankte), war nach NAWASCHIN in jeder Hinsicht eine reine *C. alpina*. Damit war also bewiesen, daß die Merkmale, die *C. alpina* von *C. tectorum* unterscheiden, und die

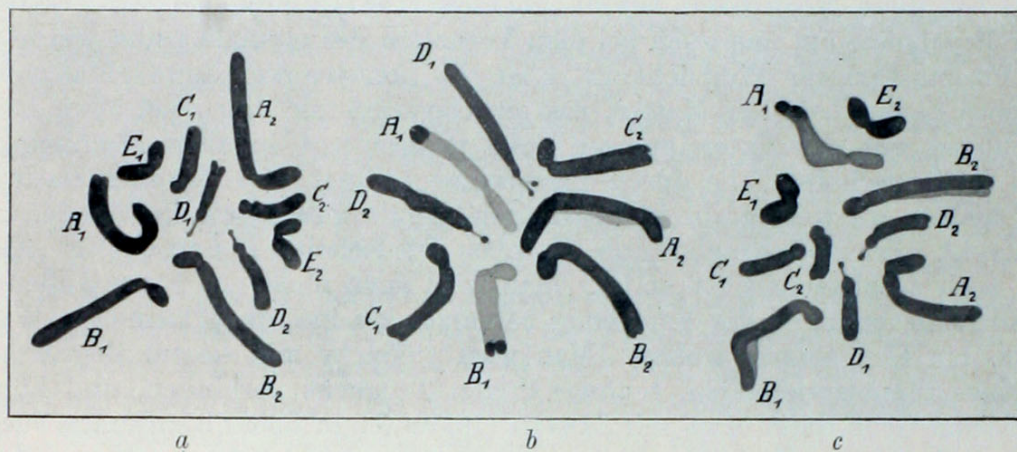


Abb. 58. Somatische Chromosomen von a = *Crepis alpina*, b = *Crepis tectorum*, c = reiner *alpina*-Kern der merogonisch entstandenen Pflanze. Vergr. ca. 2700. (Nach M. NAWASCHIN 1927.)

zum Teil schon selbst als Gattungsmerkmale aufgefaßt wurden (*C. alpina* = *Billotia alpina* SCHULTZ bip.), ausschließlich durch die Chromosomen bedingt sind.

Auffallend ist, daß der Bastard offenbar nur zweierlei Eizellen gebildet hatte, solche mit dem reinen *tectorum*-Genom und solche mit dem reinen *alpina*-Genom. M. NAWASCHIN stellt sich vor, daß wegen der weiten systematischen Verschiedenheit beider Arten alle Gameten mit gemischten Chromosomengarnituren (also mit Chromosomen von *alpina* und *tectorum*) absterben, und nur die wenigen mit dem reinen haploiden Chromosomensatz einer der beiden elterlichen Arten übrig blieben.

Dasselbe Endergebnis müßte sich, wenn auch nicht mit derselben Eleganz, durch wiederholte Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes mit ein und demselben Elter erzielen lassen<sup>1)</sup>, wenn immer die Individuen verwendet würden, die diesem Elter am ähnlichsten sind. Etwas derartiges ist wohl bei dem schon erwähnten Bastard zwischen dem Weibchen des gynodiözischen *Cirsium oleraceum* und dem zwittrigen *C. canum* der Fall (S. 116), nur daß sich hier gerade sehr scharf zeigt, daß eine Eigenschaft, die Weiblichkeit, nicht auf einem Gen im Kern weder direkt noch durch Nachwirkung beruhen kann.

1) Vgl. die inzwischen beschriebenen Versuche an *Epilobium* von MICHAELIS (S. 108).

## VII. Ein Versuch, das Zusammenwirken von Genom und Plasmon zu deuten

Wir haben eine ganze Reihe von Fällen kennen gelernt, wo das Plasma bei der Vererbung eine sehr auffällige Rolle spielt, auch wenn wir die direkte Übertragung und die Nachwirkungserscheinungen mit den dadurch bedingten, nicht dauernden Ernährungseinflüssen ausschließen. Es fragt sich nun, ob wir schon etwas darüber sagen können, worin die spezifische Wirkung des Plasmas besteht.

Zunächst könnten wir an Gene denken, die im Plasma lokalisiert wären. Wenn man unter „Gen“ bloß etwas versteht, dessen Vorhandensein in der Keimzelle die Ausbildung einer bestimmten Eigenschaft veranlaßt, so wird man in den geschilderten Fällen wirklich von Plasma-Genen sprechen dürfen. WINKLER (1924) hat diese Möglichkeit betont, HARDER (1927) nimmt sie zur Erklärung seiner Ergebnisse an, und auch bei dem Verhalten der Gynodiözisten würde uns ein „Plasma-Gen für Weiblichkeit“ über die Schwierigkeit hinweghelfen, daß sich eine Eigenschaft der Mutter, und anscheinend nur diese, bei allen Rückkreuzungen mit der Vatersippe so völlig unverändert in allen Nachkommen erhält. Eigenschaften, die durch Plasmagene bedingt sind, könnten natürlich nicht spalten, sie würden direkt übertragen, mindestens durch die Eizelle.

Es ist aber doch fraglich, ob die oben wiederholte Definition für „Gen“ nicht noch zu allgemein gefaßt ist. Man wird doch nicht das ganze außerhalb des Kerns liegende, an der Vererbung beteiligte Plasma, das Plasmon v. WETTSTEINS, ein Gen nennen wollen. Man wird vielmehr mit diesem Begriff auch den eines repräsentierenden, teilungsfähigen Teilchens verbinden, und könnte die Plasma-Gene dann etwa mit MEVES (1919a, b) in den Plastosomen suchen wollen (vgl. BELAR, dieses Handb.). Sie könnten, gleich denen im Kerne, durch Enzyme wirken, wie das besonders GOLDSCHMIDT auseinandergesetzt hat, ohne natürlich selbst Enzyme zu sein.

Natürlich dürfte eine Eigenschaft nicht nur durch ein solches Teilchen oder durch einige wenige bedingt und vertreten sein, sonst würde sie bei den Zellteilungen sofort verloren gehen. Es fehlt ja unseres Wissens jede Einrichtung im Plasma, die für eine geordnete Verteilung sorgen würde. Wenn wir auch Kernteilungsbilder kennen, wo wenigstens die Plastiden sich an den beiden Polen der Spindel ansammeln, so ist damit nicht viel gewonnen (z. B. bei *Selaginella Martensii* nach SCHWARZ, 1930). WINKLER weist deshalb auf die Möglichkeit hin, daß viele unter sich gleiche Teilchen für eine Eigenschaft vorhanden wären, Hunderte oder Tausende. Dann würde jede Zellhälfte nach der Teilung etwa gleich viel davon enthalten. Trotzdem müßten auch dann noch, wenn keine Regulation, etwa durch ungleich rasche Vermehrung mitwirkte, nach und nach vom Zufall bedingte wesentliche Zahlenunterschiede eintreten, und dadurch merkbare Unterschiede in der Ausbildung der Eigenschaft, da wahrscheinlich auch hier, wie bei den Kern-Genen, die Quantität eine Rolle spielen würde. Die Beobachtungen HARDERS würden dazu stimmen.

Wichtig wäre für solche Vorstellungen der Nachweis, daß (sich) das Plasma eines Individuums (das nicht durch Vermischung von Plasma verschiedener Sippen entstanden sein dürfte, wie bei den Versuchen HARDERS) in verschiedenen Nachkommen sich verschieden auswirken würde, so daß man zur Erklärung verschiedene Zufallskombinationen von Plasma-Genen annehmen müßte oder doch könnte. So lange es sich aber nur darum handelt, ob wir eine Sorte Plasma-Gene oder eine bestimmte Wirkung des Plasmas annehmen wollen, liegt es wohl näher, auf die Plasma-Gene zu verzichten und sich das Plasmon überhaupt als

etwas vorzustellen, das beim Zustandekommen aller Eigenschaften beteiligt ist, nur daß diese Beteiligung zunächst wenigstens, nicht oder nicht augenfällig im Vordergrund steht. Es wäre ein Cyto-Idioplasm, um den Ausdruck zu gebrauchen, den STRASBURGER geprägt hat, als er sich noch nicht für das Kernmonopol erklärt hatte.

Ich darf vielleicht an dieser Stelle auf eine Ansicht zurückgreifen, die ich vor langen Jahren geäußert habe (1901), und nicht alle die verschiedenen Vorstellungen, unter denen die ganz neuerdings von GOLDSCHMIDT sorgfältig ausgearbeitete besonders hervorzuheben ist, besprechen. Das würde uns hier viel zu weit führen. Es sei nur noch auf die Anschauungen hingewiesen, zu denen G. HABERLANDT (1926, 1927, 1930) neuerdings bei seiner Untersuchung der *Crataegomespili* von Bronvaux gekommen ist, und die sich mit den hier vorzutragenden weitgehend berühren.

Als ich mir kurz nach der Wiederentdeckung der MENDELSchen Gesetze das Zustandekommen der Merkmale überhaupt überlegte (1901), kam ich auf ein Zusammenwirken des Plasmas außerhalb und der „Anlagen“, der Gene, innerhalb des Kernes, genauer innerhalb der Chromosomen. Die Tatsache der freien Kombination der Gene verlangt ihre Selbständigkeit, oder wenigstens die Selbständigkeit der Chromosomen, in denen sie stecken. Dann schien es mir aber schwer verständlich, wie diese Gene selbst die festgelegte Folge bestimmen können, in der sie zur Entfaltung kommen. Die Berücksichtigung dieses Punktes hatte ja NÄGELI und WEISMANN veranlaßt, eine feste Bindung der Anlagen im Idioplasm anzunehmen, im Gegensatz zu den Pangen Darwins und DE VRIES'.

Ich suchte den Sitz der Gene, ohne feste Bindung, in dem Kern, speziell in den Chromosomen, und nahm daneben noch außerhalb des Kernes, im Plasma, einen „Mechanismus“ an, der für ihre Entfaltung sorgt. Die Gene können nun beliebig durcheinander gewürfelt werden, wie die bunten Glassplitterchen in einem Kaleidoskop. Da sind sie immer, sie entfalten sich nur an der richtigen Stelle, nämlich sobald in dem Plasma, im Mechanismus, die Bedingungen dafür erfüllt sind.

Ich gab damals folgendes Beispiel. MENDEL sah schon, daß bei seinen Erbsensippen mit der roten Blütenfarbe stets ein roter Fleck in der Blattachsel vererbt wird. „Beide Merkmale entstehen durch die Entfaltung derselben Anlage, der zur Anthozyanbildung (wir wissen jetzt, daß drei Faktoren daran beteiligt sind, das ist aber für uns hier ohne Bedeutung); daneben muß aber auch noch der Ort bestimmt sein, wo sie auftreten. Ich kann mir nun vorstellen, daß dieser Ort gegeben wird durch Entwicklungsvorgänge, die außerhalb des Kernes liegen; steckt dann in den Kernen die Anlage für die Ausbildung des roten Farbstoffes, so gibt es die roten Blumenblätter und die roten Flecken in den Blattachsen, fehlt sie, so bleiben die Blumenblätter weiß und die Blattachsen grün“. „Eine Konsequenz dieser Ansicht ist, daß der Entfaltungsmechanismus beim Kinde im wesentlichen der der Mutter sein wird.“

Ich habe seitdem für mich an dieser Vorstellung festgehalten, freilich ohne sie in einem Buche auszubauen. Nur ein späterer, kleiner Aufsatz über die Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung (1909) war dem Versuch eines experimentellen Nachweises gewidmet, daß der Sitz der mendelnden Anlagen im Kern zu suchen sei.

In den Vorlesungen habe ich einen Vergleich gebraucht, der das Verhalten von Plasma und Kern deutlich machen sollte, der aber, wie alle Vergleiche — vielleicht mehr als gewöhnliche Vergleiche — hinkt, nämlich des Plasmas mit einem Maschinengewehr und der Gene mit dessen Patronen. Das tertium comparationis ist, daß Gene und Patronen von außen zur Wirkung gebracht werden, daß sie



in bestimmter Reihenfolge und Zeitfolge daran kommen, und die Notwendigkeit, daß Gene und Patronen in den Mechanismus passen. Der Vergleich hinkt aber, wie schon gesagt, in mehrfacher Hinsicht, vor allem darin, daß die Reihenfolge der Patronen durch das Band, auf dem sie befestigt sind, und nicht durch das Gewehr bestimmt ist, und ebenso sehr darin, daß bei ihnen keine quantitative Beeinflussung der Wirkung von außen möglich ist, und es sich bei dem Einpassen der Patronen nur um ein Entweder — oder handelt.

Der Mechanismus — um bei diesem Worte zu bleiben — ist etwas spezifisches, also von Art zu Art verschieden. Im allgemeinen verlaufen die ihn bildenden Prozesse um so ähnlicher, je näher die Organismen verwandt sind; im einzelnen gehen seine Unterschiede offenbar nicht immer parallel den äußerlich erkennbaren Differenzen. Eine Charakterisierung der Rassen einer Art durch den gleichen, der Arten einer Gattung durch einen verschiedenen Ablauf scheint mir nicht durchführbar.

Man hat damals diese Ausführungen nur soweit berücksichtigt, daß man an dem Wort „Mechanismus“ Anstoß genommen hat. Er ist aber als eine Kette von chemischen Prozessen gedacht, von denen jeder den folgenden bedingt.

Erst GRÉGOIRE hat in jüngster Zeit (1925, 1928) eine ähnliche Ansicht entwickelt. Ja, er schätzt die Bedeutung des Plasma noch höher ein.

„Das Protoplasma ist es, was sich entwickelt und sich differenziert, und es ist es, worin auf allen Stadien der ontogenetischen Entwicklung die Fähigkeiten sitzen, die den Gang der Entwicklung und Differenzierung bestimmen. Die Aufgabe der Chromosomen während des Ablaufs der Ontogenese ist, dem Protoplasma gewisse Substanzen zu liefern, deren sich dann das Protoplasma selbst bedient, um seine normale Tätigkeit durchzuführen und sich in der Richtung (voie) zu entwickeln, in die es, Schritt für Schritt, seine eigentliche Natur und seine eigenen Tendenzen drängen. Die Chromosomen sind in keiner Hinsicht die Beherrscher der Arbeit des Protoplasma, sie sind seine Hilfsmittel.“

Wenn z. B. auf einem gewissen Entwicklungsstadium ein bestimmtes Hormon nötig ist, so bringt nach GRÉGOIRE das Plasma selbst es hervor, nicht der Kern, aus dem ein Chromosom, ein „Pyrenoplast“ nur einen Stoff liefert, der für die Bildung des Hormones nötig ist. In seinen weiteren Ausführungen spielt der „defekte“ Zustand der mendelnden Verlustmutanten eine wichtige Rolle. Er führt ihn auf eine Schädigung des ganzen Chromosoms zurück, nicht bloß auf den Ausfall eines Faktors. Hier wird man GRÉGOIRE nicht ohne Weiteres folgen können. Vergleicht man zum Beispiel das gewöhnliche Weidenröschen (*Epilobium angustifolium*) mit seiner anthokyanfreien (also weißblühenden) Verlustmutante, so ist — ich konnte mich davon selbst überzeugen — die Normalform sicher im Vorteil. Das kann aber sehr gut ausschließlich durch das Vorhandensein des Anthokyans bedingt sein. Es liegt ein Vorteil der Normalsippe, nicht eine Schädigung der Verlustsippe vor. Und andererseits kann eine Verlustmutante, z. B. eine kahle Sippe, gegenüber der dominierenden, behaarten Sippe, dort, wo beide zusammen vorkommen, numerisch dauernd sehr stark im Vorteil sein.

Es liegt kein Grund vor zur Annahme, daß das Plasma, so weit es hier in Frage kommt, irgend veränderlicher wäre, als der Kern mit seinen Chromosomen. Natürlich scheidet das Trophoplasma NÄGELIS, die ergastischen Stoffe im Plasma, um A. MEYERS Bezeichnung zu gebrauchen, von vornherein aus. Es handelt sich um das, was vor vielen Jahren STRASBURGER „Cyto-Idioplasma“ genannt hat. Daß es bei der Zellteilung halbiert wird und wieder auf das alte Volum heranwachsen muß, ist natürlich richtig; das müssen die Stoffe im Zellkern, speziell die der Chromosomen, ja aber genau ebenso tun.

Nun kehren wir zu unserem Ausgangspunkt, der Frage nach der mendelnden und nichtmendelnden Vererbung, zurück.

Wenn man zusammensucht, für was für Merkmale das Mendeln nachgewiesen worden ist, kommt man zu der Überzeugung, die auch schon von anderer Seite, z. B. von GOLDSCHMIDT, betont worden ist, daß jede Eigenschaft mendeln kann. Wir kennen es für grobmorphologische und anatomische, chemisch-physiologische und reizphysiologische Unterschiede, beim Menschen für körperliche und psychische. Ich kann nicht finden, daß es sich fast ohne Ausnahme um mehr oder weniger nebensächliche und äußerliche Besonderheiten handelt, und sehe auch keinen Grund zu der Annahme, daß der den Bastardeltern gemeinsame Grundstock von Genen sich anders verhalten dürfte. Es kann gut nur Sache des Zufalls sein, ob wir das Mendeln eines Merkmales nachweisen können.

GRÉGOIRE, der sich um die Cytologie so sehr verdient gemacht hat, vertritt freilich noch neuerdings die Ansicht, es gäbe zweierlei Eigenschaften „caractères oppositives“, die mendeln, und „caractères inoppositives ou typiques“, die nicht mendeln. Caractères oppositives sind solche, die eine „négation pure et simple“ zulassen, z. B. die Blütenfarbe oder Wuchshöhe, caractères inoppositives solche, bei denen die Negation keinen Sinn hat. Als Beispiel hierfür führt GRÉGOIRE die Blattnervatur an. Das handnervige oder streifenervige Blatt sei nicht die Negation des fiedernervigen. Und in der Tat kennen wir, meines Wissens, kein Merkmalspaar fiedernervig-streifenervig, das mendeln würde, — aber auch keinen Bastard zwischen zwei so verschiedenen Eltern, der nicht mendelte, sondern konstant wäre.

Nun kann man ja sagen: warten wir es erst ab, wie sich ein solcher Bastard verhält. Ich glaube aber, das ein solches Merkmalspaar überhaupt unmöglich, weil nicht richtig gebildet wäre. Schon gleich zu Anfang brachten mich die Bastarde zwischen Sippen der *Zea Mays* zur Überzeugung, daß die Merkmale der Eltern in Kategorien zu bringen seien, und daß sich die Merkmale derselben Kategorie nur mehr quantitativ, respektive graduell unterschieden, nicht mehr qualitativ. Es handle sich nur mehr um ein Mehr oder Weniger derselben Eigenschaft. Ich führte damals die Farbe des Endosperms der Maissorten als Beispiel für solche Kategorie an; sie geht von orange (f. *nana*) über orangegelb (f. *vulgata*) und hellgelb (f. *gilva*) bis gelblichweiß (f. *alba*). Mir scheint das den „oppositiven“ Eigenschaften GRÉGOIRES zu entsprechen. Und wenn oben gesagt wurde, daß jede Eigenschaft mendeln könne, so soll damit nicht gesagt sein, daß auch Eigenschaften, die verschiedenen Kategorien angehören, das tun. Fieder- und Streifenervatur gehören in solche verschiedene Kategorien. Wenn man aber erbliche Abänderungen einer bestimmten streifigen oder fiedrigen Nervatur vor sich hätte und zu Versuchen verwenden könnte, so würden sich Merkmalpaare bilden lassen, von denen ich mendeln erwarten würde.

Die Kritik, die GRÉGOIRE an dem Mendeln der Artbastarde (*Antirrhinum*, *Dianthus*, *Salix*) übt, geht wohl sicher zu weit. Aus der Tatsache, daß die exakte Zurückführung auf polymere Faktoren noch nicht geglückt ist, kann man doch noch nicht schließen, daß keine solchen Faktoren vorliegen. Ihr Nachweis ist auch wohl kaum ernstlich in Angriff genommen worden.

Sieht man genauer zu, so wird es wahrscheinlich, daß der mendelnde Unterschied gewöhnlich, vielleicht immer, quantitativer Natur ist. Es war das eine der ersten Erkenntnisse nach der Wiederentdeckung MENDELS (CORRENS 1902). Man kann sich vorstellen, daß die Gene im Kerne den Ablauf eines Prozesses im Plasma verändern, ihn beschleunigen, verlangsamen, hemmen. Diese Vorstellung hat ja GOLDSCHMIDT wiederholt, und in letzter Zeit besonders eingehend erörtert. Aber wird der Prozeß selbst durch ein mendelndes Gen hervorgerufen?

Beweise dafür scheinen mir zu fehlen und die Vorstellung scheint mir auch mit der, das Gen wirke durch Ausscheidung eines Enzyms, in Widerspruch zu stehen. Das Enzym braucht doch immer einen Stoff, auf den es wirkt, und zwar einen, zu dem es paßt, wie nach dem allbekannten Bilde EMIL FISCHERS der Schlüssel zum Schloß.

Ein lehrreiches Beispiel für diese nur modifizierende Wirkung der Gene bietet die Lebensdauer bei den Pflanzen. Die Entwicklung eines Individuums kann bei der einen Sippe so verlaufen, daß es im Jahre der Aussaat blüht, bei einer anderen so, daß es erst im zweiten Jahre blühreif wird. Wir wissen aus Bastardierungsversuchen, daß es sich dabei einfach um mendelnde Gene handeln kann (zuerst CORRENS 1904 für Sippen des *Hyoscyamus niger*). Sie verändern aber nur die Schnelligkeit, mit der die Entwicklung abläuft; die Entwicklung selbst ist an sich gegeben und durch kein Gen bedingt, wenn sie auch durch ein (direkt oder indirekt) letales Gen ganz unterbunden werden kann. Wenn nun Gene und Entwicklung nicht mehr völlig zueinander passen, können die reziproken Verbindungen verschieden ausfallen. Von *Barbarea vulgaris* gibt es z. B. eine in Gärten gezogene, sehr bekannte buntblättrige Sippe, über deren Vererbung wir nun durch DAHLGREN und I. ANDERSON unterrichtet sind. Ich selbst hatte sie vor vielen Jahren mit einer typisch grünen Sippe aus dem Freien bastardiert, die eine wesentlich langsamere Entwicklung besaß. Dabei stellte sich ein deutlicher Unterschied der reziproken Verbindungen heraus; die Bastarde richteten sich in ihrer Entwicklung deutlich mehr nach der Mutter.

Wie bei der Schnelligkeit in der Entwicklung, liegt die Sache bei den Unterschieden im Wuchs, mögen sie nun durch ein Gen oder durch eine ganze Reihe von solchen bedingt sein.

Nicht immer ist die Rolle von Plasmon und Genen so klar, wie in diesen Beispielen. Bei den Sippen unserer Blumen, die sich durch die Blütenfarbe oder den Chlorophyllgehalt unterscheiden, scheint sie mir aber noch durchsichtig genug. Eine echt erbliche Sippe mit weißen, nicht lebensfähigen Keimlingen bildet z. B. nicht deshalb kein Chlorophyll, weil sie dazu an sich nicht die Fähigkeit hätte, also nicht deshalb, weil ihr das Gen für Chlorophyllbildung fehlen würde, sondern weil die Chlorophyllbildung irgendwie durch ein Gen gehemmt wird durch einen Faktor, der indirekt letal<sup>1)</sup> ist. Man sieht das sehr hübsch daran, daß in vielen Fällen die Keimlinge mit dem letalen Faktor, wenn sie über die Erde kommen, noch ausgesprochen grün sind; sie bilden also zunächst noch Chlorophyll. Erst allmählich werden sie blasser und blasser und gehen ein. Ein solches Verhalten ist für die weißbunten Zustände des *Mesembryanthemum cordifolium*, des *Taraxacum officinale* und des *Senecio vulgaris* sehr charakteristisch; man kann die später eingehenden Keimlinge zunächst kaum von normalen unterscheiden (CORRENS 1919).

Die ganze Vorstellung scheint mir wenigstens einer weiteren Prüfung wert zu sein. Sie dreht freilich die Rolle von Genen und Plasma gerade um. Gewöhnlich spricht man von einer Beeinflussung der Genentfaltung durch das Plasma; wir nehmen ein Eingreifen der Gene in den Entwicklungsvorgang im Plasma an.

1) Es lassen sich direkt letale Faktoren und indirekt letale unterscheiden. Ein direkt letaler bringt z. B. bei *Urtica urens peraurea* die Embryonen so frühzeitig um, daß die Samenanlagen, in denen sie stecken, fast ausnahmslos nicht zu keimfähigen Achaenen werden. Ein indirekt letaler läßt z. B. bei *Mirabilis Jalapa f. aurea* die Früchte normal keimen, hindert dann aber die Chlorophyllbildung und läßt die Keimlinge verhungern. Im ersten Fall würde eine künstliche Ernährung der Embryonen, wenn sie technisch möglich wäre, am Endergebnis nichts ändern, im zweiten kann man durch Pfropfen auf eine normale Unterlage den Keimling bis zum Blühen und zur Fruchtbildung bringen.

Beide, Gen und Plasmon, sind dann gleich wichtig für das Zustandekommen der Eigenschaft, sie bilden zusammen den „Idiotypus“ und wir können den Terminus „Genotypus“ auf das durch Gene Repräsentierte beschränken. Man kann sich vorstellen, daß ein Merkmal ohne die Mitwirkung eines Genes zustande kommt, aber nicht ohne die des Plasmons.

### VIII. Zusammenfassung

Wir nehmen die mendelnde Vererbung im weitesten Sinne und fassen darunter alle Vererbungsvorgänge zusammen, bei denen Chromosomengarnitur und Reduktionsteilung eine Rolle spielen. Es kann also z. B. auch ein konstanter Bastard hierher gehören, wenn seine Unveränderlichkeit darauf beruht, daß die Chromosomen der Eltern nicht richtig konjugieren.

Bei der nichtmendelnden Vererbung halten wir scharf die direkte Übertragung und die Vererbung durch das Cytoidioplasma, das Plasmon FR. VON WETTSTEINS, auseinander.

Die direkte Übertragung hat einen weiten Spielraum. Er reicht von Stoffen, die indifferent sind und einmal in begrenzter Menge den Nachkommen mitgegeben werden, bis zu symbiontischen Organismen, die sich vermehren und dabei genetisch völlig unabhängig bleiben, schließlich nur äußerlich dem andern Symbionten angehängt werden.

Hierher gehört auch die Übertragung von Plastiden, speziell von Chloroplasten, in der Eizelle und in bestimmten Fällen auch mit dem Spermakern. Im allgemeinen hinsichtlich ihrer Eigenschaften ganz vom Chromosomensatz und dem Plasma abhängig, entziehen sich die Chloroplasten eben in gewissen Fällen (in Krankheitszuständen?) diesen Einflüssen. An der Tatsache der Übertragung auch mit dem Spermakern ist kaum zu zweifeln — wenigstens fehlt zur Zeit noch eine andere bessere Erklärung; die sich anknüpfenden entwicklungsmechanischen Fragen sind aber noch nicht restlos gelöst.

Auch ein labiler Zustand des Plasmas kann direkt wirksam, nur durch die Eizellen, übertragen werden. Er schlägt teils in den normalen, teils in einen dauernd anormalen um, der die Chloroplasten am Ergrünen verhindert. Der labile und die definitiven Zustände des Plasmas werden ebenfalls direkt übertragen.

Bei der Plasmawirkung scheiden wir alles aus, was als Nachwirkung einer früher vorhandenen Chromosomengarnitur aufgefaßt werden kann, damit auch alles, was einfach die Wirkung der größeren Menge ergastischer Stoffe im Eiplasma sein könnte. Dann bleibt der Einfluß des Plasmons übrig.

Um ihn zu untersuchen, müssen wir Bastardierungen ausführen. Es stehen uns zwei Wege offen. Wir können das Verhalten der Bastardchromosomengarnitur im Eiplasma des einen und des anderen Elters verfolgen (indem wir die reziproken Verbindungen  $A \times B$  und  $B \times A$  vergleichen). Oder wir können versuchen, die (haploide) Chromosomengarnitur des einen Elters (den Spermakern) in das Plasma des anderen Elters (in das kernlos gemachte Ei) zu bringen, z. B. die Männchen des Bastardes zwischen *Deilephia euphorbiae* und *Chaerocampa elpenor* nach LENZ (1926).

Den ersten Weg haben sowohl LEHMANN als RENNER und KUPPER bei höheren Pflanzen, FR. VON WETTSTEIN bei Laubmoosen, GOLDSCHMIDT bei Schmetterlingen eingeschlagen und die spezifische Beteiligung des Plasmas für eine Reihe von Bastarden und eine Anzahl von Eigenschaften nachgewiesen.

Man wird dort, wo reziproke Bastarde zwischen stark verschiedenen Arten oder gar Gattungen gleich ausfallen, den Schluß ziehen dürfen, daß hier das Plasma keine wesentliche Rolle spielen könne, ohne zu verallgemeinern. Ausschließlich eine Plasmonwirkung ist wohl die Ausbildung der Weibchen bei manchen Gynodiözisten. Bei den Laubmoosen konnte FR. VON WETTSTEIN sehr schön zeigen, wie mit dem abnehmenden Verwandtschaftsgrad der Eltern der Einfluß des Plasmons steigt.

Man wird aber mit der Annahme nicht fehlgehen, daß der Teil des Plasmas, der das Plasmon darstellt, stets bei dem Zustandekommen der Merkmale beteiligt ist, daß seine Wirkung jedoch nur sichtbar wird, wenn die Chromosomen-garnitur nicht mehr recht zu ihm paßt — wie sich die Folgen der Reduktions-teilung nur zeigen, wenn ein Bastard vorliegt.

Auf dem zweiten Wege hat man bei Objekten aus dem Tierreich bisher nur Resultate erhalten, die noch als Nachwirkungen des mütterlichen Chromosomen-satzes gedeutet werden konnten. Nur bei Pilzen ist es HARDER gelungen, neben solchen Nachwirkungen — und Wirkungen, die ausschließlich durch das Genom bedingt erscheinen — eine spezifische Wirkung des Plasmas nachzuweisen, das freilich nicht rein das des einen Elters, sondern ein schwankendes Gemisch der Plasmen beider Eltern war.

Wir halten das Vorkommen von Genen im Plasma für wenig wahrscheinlich, glauben vielmehr, daß das Plasmon ein Teil des Idioplasmas ist, der außerhalb des Kernes liegt. Wir stellen uns vor, daß sich hier die eigentlichen Entwickelungsvorgänge abspielen, in die die Gene des Chromosomensatzes nur quantitativ verändernd eingreifen, wenn auch oft außerordentlich stark. So bietet es z. B. keine Schwierigkeiten, wenn sich das Plasmon bei den verschiedenen Eigenschaften verschieden stark bemerkbar macht.

Damit wird die Bedeutung des Mendelismus nicht geschmälert. Er ist eben, trotz seines Namens, überhaupt keine Theorie, sondern eine Gruppe von Tatsachen, die vor jeder Deutung steht.

---

## Literaturverzeichnis

- AKAMINE, M., 1914: Über das Blühen des Reises und einige sich daran anknüpfende Erscheinungen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **2**, 339.
- ÅKERMAN, Å., 1921: Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *E. montanum*. Hereditas **2**, 99.
- , 1922: Untersuchungen über eine in direktem Sonnenlichte nicht lebensfähige Sippe von *Avena sativa*.. Hereditas **3**, 147.
- , 1929: Letalfaktorer hos havre och vete (Letale Faktoren bei Hafer und Weizen). Nordisk Jordbrugsforskning, Ber. IV. Kongr.
- , 1933: Untersuchungen über die Vererbung gelb- und weißgestreifter Blattfarbe beim Hafer. Botaniska Notiser **255**.
- ALLARD, H. A., 1915: Distribution of the virus of the mosaic disease in capsules, filaments, anthers, and pistils of affected tobacco plants. Journ. agric. research. **5**, 251.
- , 1919: The mendelian behaviour of aurea character in a cross between two varieties of *Nicotiana rustica*. Amer. Natur. **53**, 234.
- ANDERSON, E. G., 1922: Heritable characters of maize. XI. Fine-streaked leaves. Journ. of Hered. **13**, 91.
- , 1923: Maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gaz. **76**, 411.
- and W. H. EYSTER, 1927: Pericarp studies in maize III. The frequency of mutation in variegated maize pericarp. Genetics **13**, 111.
- ANDERSSON, J., 1923: The genetics of variegation in a fern. Journ. of Genet. **13**, 1.
- , 1924: Structural mosaics and inheritance of variegation in *Barbarea vulgaris*. Journ. of Genet. **14**.
- ANDERSSON-KOTTÖ, J., 1930: Variegation in three species of ferns (*Polystichum angulare*, *Lastraea atrata* and *Scolopendrium vulgare*). Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb. **56**, 115.
- , 1931: The genetics of ferns. Bibliographia Genetica **8**, 269.
- AUSEKLIS, H. and A. ZAMELIS, 1931: Ein schon von F<sub>1</sub> an konstanter Bastard — *Viola arteficioza* ANSEKL., erhalten durch Kreuzung von *Viola bosniaca* Form. ♀ mit *Viola arvensis* MURR ♂. Acta Hort. Bot. Univ. latv. **6**, 95.
- BAAR, HENRYK, 1913: Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens*. Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. **122**.
- BABCOCK, E. B. and M. NAVASHIN, 1930: The genus *Crepis*. Bibliogr. genetic. **6**, 1—90.
- BACH, F., 1929: Über Apfelxenien. Biol. Gener. **5**, 655.
- , 1928: Kreuzungsversuche mit Weißem Winter-Calville. Eine neue Apfelxenie. Gartenbauwissenschaft **1**.
- BALTZER, Fr., 1910: Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch. **5**.
- , 1917: Über die Entwicklung und Vererbung bei Bastarden. Verh. d. Schweiz. Naturf. Gesellsch. **99**. Jahrsvers., Zürich.
- , 1920: Über die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von *Triton*-Bastarden ohne mütterliches Kernmaterial. Verh. d. Schweiz. Naturf. Gesellsch. Neuenburg.
- , 1930: Über die Entwicklung des *Triton*-Merogons *Triton taeniatus* (♀) × *cristatus* ♂. Rev. suisse de zool. **37**, 325.
- und V. DE ROCHE, 1936: Über die Entwicklungsfähigkeit haploider *Triton alpestris*-Keime und über die Aufhebung der Entwicklungshemmung bei Geweben letaler bastardmerogonischer Kombinationen durch Transplantation in einem normalen Wirt. Rev. suisse zool. **43**, 18, 495.
- BATESON, W., 1907: Facts limiting the theory of heredity. Science, N. S. **26** (Scient. **2**, 162).
- , 1909: Mendels principles of Heredity. Cambridge.
- , 1926: Segregation: being the Joseph Leidy Memorial Lecture of the University of Pennsylvania. Journ. of Genet. **16**, 201.
- , SAUNDERS, E. R., and R. C. PUNNETT, 1905: *Lathyrus odoratus*. Rep. Evolut. Committee Roy. Soc. II, 80.

- BATESON, W. and C. PELLEW, 1915: On the genetics of „Rogues“ among culinary peas. *J. Gen.* **5**, 13.
- —, 1915: Note on an orderly dissimilarity in inheritance from different parts of a plant. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **89**, 174.
- —, 1917: The genetics of „Rogues“ among culinary peas. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **91**, 186.
- and GAIRDNER, A. E., 1921: Male sterility in flax, subject to two types of segregation. *Journ. of Genet.* **11**, 269.
- BAUR, E., 1904: Zur Ätiologie der infektiösen Panaschierung. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **22**, 453.
- , 1906: Weitere Mitteilungen über die infektiöse Chlorose der Malvaceen und über einige analoge Erscheinungen bei *Ligustrum* und *Laburnum*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **24**, 416.
- , 1906: Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. *Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin.*
- , 1907: Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum*, *Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **25**, 410. — 413
- , 1907: Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **25**, 442.
- , 1908: Über eine infektiöse Chlorose von *Evonymus japonicus*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **26a**, 711.
- , 1908: Die *Aurea*-Sippen von *Antirrhinum majus*. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. und Vererb.-Lehre* **1**, 124.
- , 1909: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale*. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **1**, 330.
- , 1910: Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **4**, 81.
- , 1910: Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **3**, 34.
- , 1911: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.
- , 1914: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 2. Aufl.
- , 1922: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. u. 6. Aufl. Berlin.
- , 1923: ref. K. L. NOACK, Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre* **31**, 192.
- , 1924: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. *Bibliotheca Genetica* **4**, 1.
- , 1930: Einführung in die Vererbungslehre. 7.—11. Aufl. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- BEADLE, G. W., 1929: Yellow stripe — a factor for chlorophyll deficiency in maize located in the Pr pr Chromosome. *Amer. Natur.* **63**, 189.
- , 1932: A gene for sticky chromosomes in *Zea Mays*. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **63**, 195.
- BECKER, G., 1931: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. *Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **60**, 17.
- BEER, R., 1921: Notes on the cytology and genetics of the *Genus Fuchsia*. *Journ. of Genet.* **11**, 213.
- BEIJER, J. J., 1932: Über die Knospenvariationen des *Coleus hybridus*. *Genetica* **14**.
- BEIJERINCK, M. W., 1898: Über ein Contagium vivum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter. *Verh. d. Kon. Akad. van Wet.*
- , 1904: *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe. *Rec. d. trav. botan. néerland.* **1**, 14.
- BĚLAŘ, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. *Hdb. d. Vererb. wiss. I B*, Gebr. Borntraeger, Berlin.
- BELIN, M., 1928: A propos de la transmission héréditaire de l'anaphylaxie. *Soc. Biol.* **II**, 1694.
- BELLING, I. and A. F. BLAKESLEE, 1927: The assortment of chromosomes in haploid *Daturas*. *Cellule* **37**, 350—361.
- BENL, G., 1934: Genanalyse bei *Zea Mays* I. *Zeitschr. f. Züchtung, Reihe A*, **19**, H. 2, 235.
- BERGGREN, S., 1879/80: Om Azollas prothallium och embryo. *Lund's Univ. Arsskrift* **16**.
- BIFFEN, R. H., 1905: Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. *Journ. agric. Science* **1**.
- , 1908: On the inheritance of strength in wheat. *Journ. agric. Science* **3**, 87.
- BLAKESLEE, A. F., 1921: A graft-infectious disease of *Datura* resembling vegetative mutation. *Journ. of Genet.* **11**, 17.
- , I. BELLING, M. E. FARNHAM and A. D. BERGNER, 1922: A haploid mutant in the jimson weed „*Datura Stramonium*“. *Science (N. Y.)* **55**, 646—648.

- BLAKESLEE, A. F., G. MORRISON and A. G. AVERY, 1927: Mutations in a haploid *Datura*. *J. Heredity* **18**, 193—199.
- BLARINGHEM, L., 1913: Influence du pollen visible sur l'organisme maternel; découverte de la xénie chez le blé. *Bull. Soc. Bot. France* **60**.
- , 1913: Phénomènes de xénie chez le blé. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris* **156**.
- , 1926: Sur l'hérédité de la panachure chez la Lunaire annuelle (*Lunaria annua* L.). *Rev. pathol. végét. et entom. agr.* **13**, 186.
- , 1935: Sur un nouveau cas d'hérédité unilatérale observé sur des hybrides de sauges (*Salvia nemorosa* × *S. Sclarea*). (Über einen neuen Fall einseitiger Vererbung bei *Salvia*-Bastarden.) *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris* **201**, 245.
- BLEIER, H., 1929: Karyologische Untersuchungen an Linsen-Wicken-Bastarden. *Genetica* **11**, 111.
- , 1931: Über Vererbung von Gattungsbastarden des Roggens (Aegilops-Roggen und Aegilops-Roggen-Weizenbastarde). *Zeitschr. f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung* **XVII**.
- BLUHM, A., 1930: Zum Problem „Alkohol und Nachkommenschaft“. *Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* **24**, 12—82.
- , 1932: Gibt es eine erworbene, auf die Nachkommenschaft übertragbare, spezifische Giftüberempfindlichkeit? *Biolog. Zentralbl.* **52**, 667—673.
- , 1933: Über erworbene, auf die Nachkommenschaft übertragbare, spezifische Giftüberempfindlichkeit. *Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* **27**, 353—361.
- , 1935: Über das Verhalten der Nachkommenschaft gegen Gift immunisierter Mäuseweibchen. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **70**, 512—517.
- BOLLINGER, O., 1877: Über Menschen- und Tierpocken, über den Ursprung der Kuhpocken und über intrauterine Vaccination. *VOLKMANN'S Samml. Klin. Vortr.* **116**.
- BÖNING, K., 1927: Die Mosaikkrankheit der Ackerbohne (*Vicia faba*). *Forsch. a. d. Gebiet d. Pflanzenkrankh.* **4**, 43.
- , 1927: Die Mosaikkrankheit der Rübe. *Forsch. a. d. Gebiet d. Pflanzenkrankh.* **3**, 81.
- BOVERI, TH., 1889: Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Merkmale. *Sitzber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München* **5**.
- , 1895: Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. *Arch. f. Entw.-Mech.* **2**, 394.
- , 1914: Über die Charaktere von Echinidenbastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Substanzen. *Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, N. F.* **43**.
- , 1918: Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. *Arch. f. Entw.-Mech.* **44**, 417.
- BOWEN, R. H., 1929: The distribution of the plastidome during mitosis in plerome-cells of *Ricinus*. *Cellule* **39**, 123.
- BOYCOTT, A. E. and C. DIVER, 1923: On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **95**, 207.
- , C. DIVER, S. HARDY and F. M. TURNER, 1929: The inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **104**, 152.
- BRAUN, H. u. K. HOFMEIER, 1929: Die Vererbungsfrage in der Lehre von der Immunität gegen Infektionskrankheiten. *Handb. d. pathog. Mikroorganismen I*, 3. Aufl.
- BRESLAVETZ, L., 1930: On the heredity transmitted by the plasma. *Journ. Soc. Botan. de Russie* **15**, 167 (Russ. mit kurz. engl. Resumé).
- , 1930: On the heredity transmitted by the plasma. *Journ. Soc. Botan. de Russie* **15**, 150 (Russ. mit kurz. engl. Resumé).
- , 1930: Spermatogenesis and fertilization process in some plants in connection with the question of heredity through the plasma. *Proc. U. S. S. R. Congress of Genet., Plant and Anim. Breed.* **2**, 181.
- BREWBAKER, H. E., 1926: Studies of self-fertilization in rye. *Univ. Minn. Agric. Exp. Sta. Techn. Bull.* **40**.
- BRIEGER, FR., 1929: Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*. *Züchter* **1**, 140.
- BRINK, R. A., 1925: Mendelian ratios and the gametophyte generation in angiosperms. *Genetics* **10**, 359.
- and J. H. MACGILLIVRAY, 1924: Segregation for the waxy character in maize pollen and differential development of the male gametophyte. *Amer. Journ. of Bot.* **11**, 465.
- BROTHERTON, JR., WILBER, 1919: The heredity of „Rogue“ types in garden peas (*Pisum sativum*). *Rep. Michigan Acad. Sci.* **21**, 263.
- , 1923: Further studies on the inheritance of „Rogue“ type in garden peas (*Pisum sativum*). *Journ. agric. res.* **24**, 815.



- BROWN, W. H., 1908: The nature of the embryosac of *Peperomia*. Bot. Gaz. **46**, 445.  
 —, 1910: The exchange of material between nucleus and cytoplasm in *Peperomia Sintenesii*. Bot. Gaz. **49**, 189.
- BROŽEK, A., 1923: Selektions- und Kreuzungs-Experimente mit albomakulaten (weißbunten) *Mimulus*-Rassen. Stud. fr. the Plant Physiol. Labor. of Charles University Prague **1**.  
 —, 1926: Inheritance in the Monkey flower. A genetic study of crosses between *Mimulus quinquevulnerus*, *M. tigrinus* and *M. tigrinoides*. Journ. of Her. **17**, 113.  
 —, 1931: Non-mendelian inheritance of variegation in *Mimulus*. Rep. of Proc. V. Intern. Bot. Congr. Cambridge **284**.
- BRUNSON, A. M., 1924: The inheritance of lethal pale green seedling character in maize. Cornell Univ. Agric. Exp. St. Mem. **72**.
- BUCHINGER, A., 1929: Osmotische Analyse eines Linsen-Wicken-Bastardes und dessen Eltern (Versuch einer Erklärung der Patroclinie). Genetica **11**, 387.  
 —, 1930: Die Zusammenhänge zwischen Saugkraft und plasmatischer Vererbung. Genetica **12**, 539.  
 —, 1932: Eine weißgestreifte (buntblättrige) Roggenpflanze. Österr. Bot. Zeitschr. **81**, 60.
- BUCHNER, P., 1921: Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. Berlin 1930. II. Aufl.
- BUNTEN, I., 1930: A preliminary report on the chromosome complement of „rabbiteared rogues“ in culinary peas (*Pisum sativum* L.). Amer. Journ. of Bot. **17**, 139.
- BURCKHARDT, A., 1879: Zur intrauterinen Vaccination. Deutsch. Arch. f. Klin. Med. **24**, 506.
- BUXTON, B. H. and W. C. T. MERTON, 1928: Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. Journ. of Genet. **19**, 269.  
 — and C. D. DARLINGTON, 1932: Crosses between *Digitalis purpurea* and *Digitalis ambigua* New Phytologist **31**, 225.  
 — and S. O. S. DARK, 1934: Hybrids of *Digitalis dubia* and *D. Mertonensis* with various other species. Journ. of Genet. **29**, 109.
- CANDOLLE, A. P. DE, 1835: Vorlesungen über die Botanik, III. Teil. Physiologie, 2. Bd. Übers. von JOH. RÖPER. Stuttgart und Tübingen.
- CARVER, W. A., 1927: A genetic study of certain chlorophyll deficiencies in maize. Genetics **12**, 415.
- CASPARY, R., 1869: Die Nuphar der Vogesen und des Schwarzwaldes. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle **11**, 181.
- CASTLE, W. E., 1910: The effect of selection upon mendelian characters manifested in one sex only. Journ. Exp. Zool. **8**, 185.  
 —, 1934: Possible cytoplasmic as well as chromosomal control of sex in haploid males. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **20**, 101—102.  
 —, 1934: Body size in reciprocal hybrids in rabbit crosses. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **20**, 651.
- CAVAZZA, F., 1931: I caratteri dei discendenti da „ibridi di specie“ normalmente infecondi per incompleta gametogenesi. Arch. zool. ital. **16**, 371.  
 —, 1931: Einige Beobachtungen über Artkreuzungen. Arch. zool. ital. **16**.  
 —, 1931: Studi sull'ibridismo di specie. Sulla fecondità delle mule e sui caratteri dei discendenti. Pt. II. Arch. zool. ital. **15**, 499—548.
- CHAPIN, W. S., 1914: Heredity in chimaeras. Journ. of Hered. **5**, 533.
- CHATTAWAY, M. M. and R. SNOW, 1929: The genetics of a variegated primrose. Journ. of Genet. **21**, 81.
- CHITTENDEN, R. J., 1925: Studies in variegation, II. Hydrangea and Pelargonium, with notes on certain chimerical arrangements which involve sterility. Journ. of Gen. **16**, 43.  
 —, 1927: Cytoplasmic inheritance in flax. Journ. of Hered. **18**, 337.  
 —, 1927: Vegetative Segregation. Bibliogr. genet. **3**, 355.  
 — and C. PELLEW, 1927: A suggested interpretation in certain cases of anisogeny. Nature **1927**.
- CHIZAKI, H., 1933: On the occurrence of haploid plants in *Triticum monococcum*. Proc. Crop. Sc. Soc. Japan **5**, 267.  
 —, 1934: Another new haploid plant in *Triticum monococcum*. Bot. Mag. Tokyo **48**, 621.
- CHMIELEWSKY, V., 1890: Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der *Spirogyra*-Arten. Bot. Ztg. Sp. **773**.
- CHODAT, R., 1919: La panachure et les chimères dans le genre Funkia. C. R. Soc. phys. et d'hist. natur. de Genève, **36**, 81.
- CHRISTIE, W., 1922: Die Vererbung gelbgestreifter Blattfarbe bei Hafer. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **27**, 134.
- CLARK, F. H., 1932: Inheritance of white sheath in maize. Journ. of Hered. **23**, 235.

- CLARK, S. E., 1927: Self-fertilization in timothy. *Sci. agric.* **7**, 409.
- CLAUSEN, J., 1926: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. *Hered.* **8**, 1.
- , 1927: Non-mendelian inheritance in *Viola*. *Hered.* **9**, 245.
- , 1930: Inheritance of variegation and of black flower colour in *Viola tricolor* L. *Hered.* **13**, 341.
- CLAUSEN, R. E. and M. C. MANN, 1924: Inheritance in *Nicotiana Tabacum* V. *Proc. Nat. Acad. of Sc.* **10**, 121.
- and W. E. LAMMERTS, 1929: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. X. Haploid and diploid merogony. *Amer. Natur.* **63**, 279.
- COKER, W. C., 1903: On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. *Bot. Gaz.* **36**, 1—140.
- COLLINS, E. J., 1922: Variegation and its inheritance in *Chlorophytum elatum* and *C. comosum*. *Journ. of Genet.* **12**, 1.
- COLLINS, G. N., 1909: A new type of Indian corn from China. *U. S. Dep. Agric. Bureau of Plant Industr. Bull.* **161**.
- and J. H. KEMPTON, 1913: Effects of cross-pollination on the size of seed in maize. *U. S. Dep. Agric. Bureau of Plant Industr. Circul.* **124**.
- —, 1913: Inheritance of waxy endosperm in hybrids with sweet corn. *U. S. Dep. of Agric. Bur. of Plant Industr. Circul.* **120**.
- —, 1914: Inheritance of endosperm texture in sweet  $\times$  waxy hybrids of maize. *Amer. Natur.* **48**, 584.
- —, 1916: Patrogenesis. *Journ. of Hered.* **7**, 106.
- —, 1920: Heritable characters of maize. I. Lineate leaves. *Journ. of Hered.* **11**, 3.
- COLLINS, J. L., 1927: A low temperature type of albinism in barley. *Journ. of Hered.* **18**, 331.
- CONKLIN, E. G., 1915: *Heredity and environment*. 2nd Edit. Princeton.
- CONNER, A. B. and R. E. KARPER, 1924: Chlorophyll deficiencies in Sorghum. *Journ. of Hered.* **15**, 377.
- COOPER, D. C., 1935: Microsporogenesis and the development of the male gametes in *Portulaca oleracea*. *Amer. Journ. of Bot.* **22**, 453.
- CORRENS, C., 1900: Über Leukoyenbastarde. *Bot. Centralbl.* **84**, 97 (Ges.-Abh. 25).
- , 1900: Gregor Mendels „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. *Bot. Ztg.* **58**, II, 229.
- , 1900: Über Leukoyenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. *Bot. Centralbl.* **84**, 97—113 (Ges.-Abh. 25—41).
- , 1901: Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. *Bibl. Botan.* **53** (Ges. Abh. 65).
- , 1902: Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. *Bot. Ztg.* **60**, II, 65.
- , 1904: Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **22**, 517 (Ges. Abh. 408).
- , 1908/09: Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **1**, 291.
- , 1909: Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **1**, 291.
- , 1910: Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **28**, 418.
- , 1912: Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin, Unveränd. Neudruck **19**.
- , 1916: Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. *Sitzungsber. Pr. Ak. Wiss.* **20**, 448—477.
- , 1919: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albivariabilis* und *chlorina*. *Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. Phys.-math. Kl.* **585** (Ges. Abh. 965).
- , 1919: II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. *Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. Phys.-math. Kl.* **820** (Ges. Abh. 989).
- , 1920: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III. *Veronica gentianoides albocincta*. IV. Die *albomarmorata*- und *albopulverea*-Sippen. V. *Mercurialis annua versicolor* u. *xantha*. *Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch.* **6**, 212 (Ges. Abh. 1024).
- , 1920: Pathologie und Vererbung bei Pflanzen und einige Schlüsse daraus für die vergleichende Pathologie. *Mediz. Klinik* **364** (Ges. Abh. 1060).
- , 1922: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VI. Einige neue Fälle von *albo-maculatio*. VII. Über die *peraurea*-Sippe der *Urtica urens*. *Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch.* **33**, 460.

- CORRENS C., 1928: Über nicht mendelnde Vererbung. Verh. V. Internat. Kongr. Vererbungswiss. Berlin I, 131 (Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Suppl. I).
- , 1931: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VIII—XI. Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1931, 10/11, 203.
- , 1931: Über einige Fälle von Buntblättrigkeit. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 59, 274.
- CORRENS-KAPPERT, H., 1936: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen von C. Correns †. XII. *Petunia hybrida* form. *albomutabilis*. Sonderausgabe Sitzber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin, Phys.-math. Kl. III.
- CRAMPTON, H. E., 1894: Reversal of cleavage in a sinistral Gastropod. Ann. N. Y. Acad. of Sci. 167.
- DAHLGREN, K. V. O., 1920: Vortrag, Botan. Sekt. Naturvetensk. Studentsällsk. Uppsala 13. Mai 1919. Svensk Botan. Tidskr. 14.
- , 1921: Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen *Barbarea vulgaris*. Hereditas 2, 88.
- , 1923: *Geranium bohemicum* L. × *G. bohemicum* \**deprehensum* ERIK ALMQU., ein grünweiß-marmorierter Bastard. Hereditas 4, 239.
- , 1925: Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. und seiner Unterart \**deprehensum* ERIK ALMQU. Hereditas 6, 237.
- , 1927: Eine Sektorialchimäre vom Apfel. Hereditas 9, 335.
- , 1927: Die Befruchtungserscheinungen der Angiospermen. Hereditas 10, 169.
- DALE, E. E., 1930: Maternal inheritance in a chlorophyll variegation in *Capsicum*. Pap. Mich. Acad. Sc., Arts and Letters 13, 5.
- DARBISHIRE, A. D., 1908: On the result of crossing round with wrinkled peas, with especial reference to their starch grains. Proc. Roy. Soc. 80, B, 122.
- , 1911: Breeding and the mendelian discovery. London.
- DARLINGTON, C. D., 1929: Variegation and albinism in *Vicia faba*. Journ. of Genet. 21, 161.
- DARROW, G. M. and G. F. WALDO, 1933: Pseudogamy in blackberry crosses, so-called "false seedlings" produced in hybrids between European and American varieties. Journ. of Hered. 24, 313.
- DAVIS, B. M. and C. G. KULKARNI, 1930: The cytology and genetics of a haploid spot from *Oenothera franciscana*. Genetics 15, 55—80.
- DELAGE, Y., 1899: Études sur la mérogonie. Arch. Zool. exp. et gén. Ser. 3, T. 7.
- DELLINGSHAUSEN, M. v., 1935: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. V. Permeabilitätsstudien an zwei genetisch verschiedenen Plasmen. Planta 23, 604—622.
- , 1936: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. VIII. Planta 25, 2, 282.
- DEMEREK, M., 1921: Heritable characters of maize. X. Zebra-striped leaves. Journ. of Hered. 12, 406.
- , 1923: Inheritance of white seedlings in maize. Genetics 8, 561.
- , 1924: A case of pollen dimorphism in maize. Amer. Journ. of Bot. 11, 461.
- , 1924: Genetic relations of five factor pairs for virescent seedlings in maize. Cornell Agric. Exp. Sta. Mem. 84.
- , 1925: Inheritance of pale green seedlings in maize. Genetics 10, 318.
- , 1926: Notes on linkages in maize. Amer. Natur. 60, 172.
- , 1926: Heritable characters of maize. XXV. Piebald seedlings. Journ. of Hered. 17, 301.
- , 1927: A second case of maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gaz. 84, N. 2, 139.
- , 1930: Behaviour of two mutable genes of *Delphinium Ajacis*. Abstr. V. Intern. Bot. Congr. Cambridge.
- DIEUDONNÉ, A., 1911: Immunität, Schutzimpfung und Serumtherapie. Leipzig.
- DIVER, C., A. E. BOYCOTT and S. GARSTANG, 1925: The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. Journ. of Genet. 15, 113.
- DOBZHANSKY, TH., 1935: Maternal effect as a cause of the difference between the reciprocal crosses in *Drosophila pseudoobscura*. (Der „Maternaleffekt“ als eine Ursache des Unterschiedes zwischen den reziproken Kreuzungen bei *Drosophila pseudoobscura*.) Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 21, 443.
- DÖRRIES-RÜGER, K., 1929: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. I. Teilungsgeschwindigkeit. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 52, 390.
- DRIESCH, H., 1898: Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. 7, 65.

- EAST, E. M., 1916: Inheritance in crosses between *Nicotiana Langsdorfii* and *Nicotiana glauca*. *Genetics* **1**, 311.
- , 1928: Heredity in the genus *Fragaria* with special reference to the false hybrids of Millardet. *Verh. d. V. Internat. Kongr. f. Vererb.-Wissensch.* Bd. I, 625.
- , 1930: The origin of the plants of maternal type which occur in connection with interspecific hybridizations. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* **16**, 377.
- , 1934: The nucleus-plasma problem. *The Amer. Natural.* **68**, 289.
- and H. K. HAYES, 1911: Inheritance in maize. *Conn. agric. exper. station, Bull.* 167.
- EHRlich, P., 1892: Über Immunität durch Vererbung und Säugung. *Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankh.* **12**, 183.
- EMERSON, R. A., 1912: The inheritance of certain forms of chlorophyll reduction in corn leaves. *Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Stat.* **25**, 89.
- , 1914: The inheritance of a recurring somatic variegation in variegated ears. *Amer. Natur.* **48**, 87.
- , 1917: Genetic studies of variegated pericarp in maize. *Genetics* **2**, 1.
- , 1922: Relative frequency of dominant somatic mutations in homozygous and in heterozygous variegated pericarp (Abstract). *Anat. Rec.* **23**, 90.
- , 1922: The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. *Amer. Natur.* **56**, 64.
- , G. W. BEADLE, and A. C. FRASER, 1935: A summary of linkage studies in maize. *Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Memoir* 180.
- EMERSON, St. H., 1929: The reduction division in a haploid *Oenothera*. *Cellule* **39**, 159—165.
- ENGLER und PRANTL, 1888: Die natürlichen Pflanzenfamilien. *Engelmann, Leipzig*, 1888, 1. Aufl.
- ERNST, A., 1918: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. *Jena.*
- EYSTER, W. H., 1922: Inheritance of zigzag culms in maize. *Genetics* **7**, 559.
- , 1924: Heritable characters of maize. XIX. Polkadot leaves. *Journ. of Hered.* **15**, 397.
- , 1924: A genetic analysis of variegation. *Genetics* **9**, 372.
- , 1925: Mosaic pericarp in maize. *Genetics* **10**, 179.
- , 1926: The effect of environment on variegation patterns in maize pericarp. *Genetics* **11**, 372.
- , 1926: Chromosome VIII in maize. *Science* **64**, 22.
- , 1928: The mechanism of variegations. *Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Suppl. I*, 666.
- , 1929: Five new genes in chromosome I in maize. *Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **49**, 105.
- , 1929: Variation in size of plastids in genetic strains of *Zea Mays*. *Science, N. S.* **69**, 48.
- , 1929: The bearing of variegations on the nature of the gene. *Proc. Intern. Congr. Plant Sc.* **1**, 923.
- , 1933: Linkage studies in maize. *Amer. Natur.* **67**, 75.
- , 1934: *Genetics of Zea Mays*. *Bibliographia Genetica XI*, 187.
- EULER, H. v. und B. BERGMANN, 1933: Chromatophoren-Degeneration in Laubblättern von chlorophylldefekten Gersten-Mutanten. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **51**, 283.
- , D. BURSTRÖM u. H. HELLSTRÖM, 1933: Über die Konstanz des Chlorophyllgehalts in drei Chlorophyll-Mutanten. *Hereditas* **18**, 225.
- , und B. SJÖMAN, 1933: Dipeptid-Spaltung in keimenden Chlorophyll-Mutanten der Gerste. *Biochem. Zeitschr.* **264**, 237.
- FARENHOLTZ, H., 1927: Über Rassen- und Artkreuzungen in der Gattung *Hypericum*. *Festschrift Schauinsland Bremen*, 23.
- FEDERLEY, H., 1911: Vererbungsstudien an der Lepidoptereingattung *Pygaera*. *Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol.* **8**, 281.
- , 1922: Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. *Hereditas* **3**, 125.
- , 1914: Referat über Toyama 1912 u. 1913. *Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **12**, 247.
- , 1929: Über subletale und disharmonische Chromosomen-Kombinationen. *Hereditas* **12**, 271.
- FERDINANDSEN, C. und Ö. WINGE, 1930: A heritable blotch leaf in oats. *Hereditas* **13**, 164.
- FERGUSON, M. C., 1913: Included cytoplasm in fertilization. *Bot. Gaz.* **56**, 501.
- FEY, LEO, 1929: Untersuchungen zur Phänanalyse des Artbastardes *Primula variabilis* GONPIL (*Pr. veris* L. EM. HUDSON × *Pr. vulgaris* HUDSON, der Elternarten, und von *Primula elatior* [L.] SCHREBER). *Arch. d. Julius-Klaus-Stiftung* **3** (1927/28, Heft 3/4, ausgegeb. 1929), 299.

- FIGDOR, W., 1914: Über die panaschierten und dimorphen Laubblätter einer Kulturform der *Funkia lancifolia* SPR. Sitzber. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **123**, 1.
- FILZER, P., 1926: Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. **41**, 139.
- FINN, W. W., 1925: Male cells in angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti*. Bot. Gaz. **80**, 1—24.
- , 1928: Spermazellen bei *Vinca minor* und *V. herbacea*. Ber. Dt. Bot. Ges. **46**, 235—246.
- , u. RUDENKO, T., 1930: Spermatogenesis and Befruchtung bei einigen Oobrancheaceae. Bull. Jardin Bot. Kieff, Livr. 11.
- FISCHBACH, C., 1933: Untersuchungen an den beiden heterostylen Leinarten *Linum hirsutum* und *L. viscosum* und ihren Bastarden. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **65**, 180.
- FOCKE, W. O., 1881: Die Pflanzen-Mischlinge; ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Berlin.
- FRUWIRTH, C., 1920: Wicke mit linsenförmigen Samen. Z. f. Pflanzenzüchtg. VII, 356.
- , 1923: Eine auffallende Linsen-Wicken-Bastardierung. Genetica **5**.
- FUJII, KENJIRO and YOSHINARI KUWADA, 1916: On the composition of factorial formula for zygotes in the study of inheritance of seed characters of *Zea Mays* L. with note on seed pigments. Bot. Mag. Tokyo **30**, 83.
- FUNAOKA, SEIGO, 1924: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie panaschiertes Blätter. Biol. Zentralbl. **44**, 343.
- FUNK, G., 1930: Über die Variation der Nachkommen zweier panaschiertes Ulmen. Mitt. Deutsch. Dendrolog. Ges. **42**, 325.
- GÄRTNER, C. F. v., 1849: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.
- GÄUMANN, E., 1926: Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena.
- GAGE, S. H. u. S. P., 1908: Sudan III deposited in the egg and transmitted to the chick. Science, N. S. **28**, 494.
- , 1909: Coloration of the milk in lactating animals and staining of the growing adipose tissue in the suckling young. Anat. Record **3**, 203.
- GAINES, E. F. and F. J. STEVENSON, 1922: Rye-wheat and wheat-rye hybrids. Journ. of Hered. **2**.
- and H. C. AASE, 1926: A haploid wheat plant. Amer. Journ. of Bot. **13**, 373.
- GAIRDNER, A. E. 1929: Male-sterility in flax. II. A case of reciprocal crosses differing in  $F_2$ . Journ. of Genet. **21**, 117.
- GAIRDNER, A. and J. B. S. HALDANE, 1929: A case of balanced lethal factors in *Antirrhinum majus*. Journ. of Genet. **21**, 315.
- GARBER, R. and M. HOOVER, 1927: Another chlorophyll mutation in maize. Journ. of Hered. **18**, 543.
- GARD, M., 1903: Études anatomiques sur les vignes et leurs hybrides artificiels. Thèse, Bordeaux.
- , 1910: Recherches sur les hybrides artificiels de cistes obtenus par M. ED. BORNET I. Ann. Sc. Natur. Botan. 9<sup>e</sup> Sér. **12**, 71.
- , 1912, II. Beihefte z. Bot. Centralbl. Abt. II, **29**, 306.
- GASSNER, G., 1915: Über einen Fall von Weißblättrigkeit durch Kältewirkung. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **33**, 478.
- GAST, A., 1879: Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Impfung. Schmidts Jahrb. d. ges. Mediz. **183**, 201.
- GATES, R. R., 1929: A haploid *Oenothera*. Nature **124**, 948.
- GEITH, K., 1924: Experimentell-systematische Untersuchungen an der Gattung *Epilobium* L. Botan. Arch. **6**, 123.
- , 1924: Experimentell-systematische Untersuchungen an der Gattung *Epilobium*. Botan. Arch. **6**, 123.
- GERNERT, W. B., 1912: The analysis of characters in corn and their behaviour in transmission. Thesis f. the degree of Ph. D. University of Illinois.
- GERTZ, O., 1919: Panachering hos *Mercurialis*. Bot. Notiser **1**, 153.
- GIARD, A., 1899: Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. Cinquantenaire de la Société de Biologie **654**.
- , 1903: Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Compt. rend. hebdom. d. séanc. de la Société de Biologie **55**, 779.
- GOEBEL, K., 1918: Organographie der Pflanzen II, 2. Jena.
- GOLDSCHMIDT, R., 1913: Zuchtversuche mit Enten I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **IX**, 161.
- , 1917: A preliminary report on some genetic facts concerning evolution. Amer. Natur. **51**.
- , 1920: Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vortr. u. Aufs. über Entwicklungsmech. d. Organism., herausg. v. W. Roux. Berlin.

- GOLDSCHMIDT, R., 1920: Untersuchungen über Intersexualität, I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **23**.
- , 1922: Untersuchungen über Intersexualität. II. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **29**.
- , 1923: Untersuchungen über Intersexualität. III. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **31**.
- , 1924: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. I. R. Arch. f. Entw.-Mech. **101**, 92.
- , 1927: Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin. Julius Springer 1927.
- , 1929: Untersuchungen über Intersexualität. IV. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **49**, 169.
- , 1930: Untersuchungen über Intersexualität. V. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **56**.
- , 1932: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II. Roux Arch. **116**.
- , 1932: Genetik der geographischen Variation. Proc. VIth Internat. Congress of Genetics I, 173—184.
- , 1933: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. VI. Die geographische Variation der Entwicklungsgeschwindigkeit und des Größenwachstums. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen **130**, 2, 266.
- , 1933: Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. VII. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen **130**, 3/4, 562.
- , 1933: Protoplasmatische Vererbung. „Scientia“ Févr. 1933.
- , 1934: The influence of the cytoplasm upon gene-controlled heredity. The Amer. Natural. **68**, 5.
- , 1934: Untersuchungen über Intersexualität. VI. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **67**, 1—40.
- , 1934: Lymantria. Bibliographia Genetica **11**, 1.
- GOLDSCHMIDT, V., 1928: Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes. Ein Beitrag zur Frage der parasitären Spezialisierung. Zeitschr. f. Botan. **21**, 1.
- GOODSPEED, TH. H. and P. AVERY, 1929: The occurrence of a glutinosa haplont. Proc. nat. Acad. Sci. USA **15**, 502.
- GOURGENOV, M., 1928: Fertilization in *Phelipaea ramosa*. Festschr. S. Nawaschin 157—168.
- GRAZE, H. und G. SCHLENKER, 1936: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. III. Vergleichende Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt bei verschiedenen Biotypen von *Epilobium hirsutum*. Jahrb. wiss. Bot. **82**, 687—695.
- GRÉGOIRE, V., 1925: Les limites du mendélisme et le rôle des chromosomes dans l'hérédité. Revue des Questions scientifiques, juillet.
- , 1928: Génétique et cytologie. Bull. Acad. Royale de Belgique, Cl. d. Sc. 5<sup>e</sup> sér. **13**, 856.
- GREGORY, R. P., 1903: On the seed characters of *Pisum sativum*. New Phytol. **2**, 226.
- , 1915: On variegation in *Primula sinensis*. Journ. of Genet. **4**, 305.
- GUIGNARD, L., 1891: Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. nat. Bot. **14**.
- GUSTAFSON, A., 1930: Kastrierungen und Pseudogamie bei *Rubus*. Bot. Notiser **477**.
- , 1935: Studies on the mechanism of Parthenogenesis. Hereditas **21**, 1.
- HAAAN, H. DE, 1933: Inheritance of chlorophyll deficiencies. Bibliographia Genetica **X**, 357.
- HAASE-BESSELL, 1916: *Digitalis*-Studien I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **16**, 293.
- , 1921: *Digitalis*-Studien II. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **27**, 1.
- , 1926: *Digitalis*-Studien III. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **47**, 1.
- , 1932: *Digitalis*-Studien IV. Beih. z. Bot. Centralbl. (Festschrift Drude) **49**, Erg.-Bd., 129.
- HABERLANDT, G., 1926: Über den Blattbau von *Crataegomespili* von Bronvaux und ihrer Eltern. Sitzgsber. Pr. Ak. Wiss. **17**, 170.
- , 1927: Sind die *Crataegomespili* von Bronvaux Verschmelzungspfpfbastarde oder Periklinalchimären? Biol. Zbl. **47**, 3, 129.
- , 1930: Das Wesen der *Crataegomespili*. Sitzgsber. Pr. Ak. Wiss. Phys.-Math. Kl. **20**, 3.
- HADORN, E., 1930: Über die Organentwicklung in bastard-merogonischen Transplantaten bei *Triton*. Rev. suisse de zool. **37**, 333.
- , 1936: Übertragung von Artmerkmalen durch das entkernte Eiplasma beim merogonischen *Triton*-Bastard, *palmatus*-Plasma  $\times$  *cristatus*-Kern. Verh. D. Zool. Ges. **97**.
- HADŽI, J., 1906: Vorversuche zur Biologie von *Hydra*. Arch. f. Entw.-Mech. **22**.
- HAECKER, V., 1912: Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.
- HÄMMERLING, J., 1931: Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. Biol. Zentralbl. **51**, 11, 633.

- HÄMMERLING, J., 1932: Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. Biol. Zentralbl. **52**, 1, 42.
- , 1934: Über formbildende Substanzen bei *Acetabularia mediterranea*, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. R. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen **131**, 1, 1.
- , 1934: Entwicklungsphysiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge *Acetabularia*. Naturwiss., Jahrg. **22**, Heft 50, 829.
- , 1934: Regenerationsversuche an kernhaltigen und kernlosen Zellteilen von *Acetabularia Wettsteinii*. Biol. Zentralbl. **54**, 11/12, 650.
- , 1934: Über Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit bei *Acetabularia*. R. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen **132**, 2/3, 424.
- HÄFFNER, K., v., 1925: Untersuchungen über die Symbiose von *Dalyellia viridis* und *Chlorohydra viridissima* mit Chlorellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. **126**.
- HAGIWARA, T., 1920: On the coupling of two leaf-characters in the japanese morning glory. Bot. Mag. **34**.
- , 1926: Genetic studies of leaf character in morning glories. V. On some mutants and their genetic behavior. (Jap.) Bot. Mag. **40**, 226.
- HÄKANSSON, A., 1924: Beiträge zur Zytologie eines *Epilobium*-Bastardes. Bot. Notiser. 269.
- HALLQUIST, C., 1923: Gametenelimination bei der Spaltung einer zwerghaften und chlorophylldefekten Gerstensippe. Hered. **4**, 191.
- , 1924: Chlorophyllmutanten bei Gerste. Ihre Entstehung und primären Spaltungen. Hered. **5**.
- HAMANN, O., 1882: Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **37**, 457.
- HAMMARLUND, C., 1924: Über einen Fall von Koppelung und freier Kombination bei Erbsen. Hered. **4**, 235.
- HARA, SIROKU, 1929: A propos des albinos chez l'orge. Journ. Sc. Agric. Soc. Japan **318**, 217.
- HARDER, R., 1927: Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. Zeitschr. f. Botan. **19**, 337.
- , 1928: Vererbung von Anlagen durch das Zellplasma. Die mediz. Welt, Berlin, Nr. 44.
- , 1928: Die Rolle des Zellplasmas bei der Übertragung von Eigenschaften. Die mediz. Welt, Berlin, Nr. 40.
- , 1929: Forschung und Schule. Über den Anteil des Kerns und des Plasmas an der Vererbung. Unterrichtsbl. f. Math. u. Naturwiss. Berlin, **35**, 11.
- HARLAND, S. C., 1929: The genetics of cotton. Part II. The inheritance of pollen colour in new world cottons. Journ. of Genet. **20**, 387.
- , 1932: The genetics of *Gossypium*. Bibliographia Genetica **9**, 107.
- , 1932: The genetics of cotton. Part. VI. The inheritance of chlorophyll deficiencies in new world cottons. Journ. of Genet. **25**, 271.
- HARRISON, J. W., 1926: Polyploidy and sex chromosomes. Nature **117**, 270.
- HARTMANN, M. und C. SCHILLING, 1917: Die pathogenen Protozoen. Berlin.
- HARTSEN, F. A. v., 1867: Eine merkwürdige Hybridenbildung. Bot. Ztg. **25**, 379.
- HAUSSKNECHT, C., 1884: Monographie der Gattung *Epilobium*. G. FISCHER, Jena, 1884.
- HAYES, H. K., 1917: Inheritance of mosaic pericarp pattern color in maize. Genetics **2**, 261.
- , 1932: Heritable characters in maize. Journ. of Hered. **23**, 415.
- and E. M. EAST, 1915: Further experiments on inheritance in maize. Conn. Agric. Exper. Stat. Bull. **188**.
- and H. D. BARKER, 1922: The effect of self-fertilization in timothy. Journ. Amer. Soc. Agron. **14**, 289.
- and H. E. BREWBAKER, 1924: Frequency of mutations for chlorophyll-deficient seedlings in maize. Journ. of Hered. **15**, 497.
- HERBST, C., 1914: Vererbungsstudien. X. Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern. Arch. f. Entw.-Mech. **39**, 617.
- HERBST, W., 1935: Über Kreuzungen in der Gattung *Hypericum* mit besonderer Berücksichtigung der Buntblättrigkeit. Flora **129**, Heft 3, 235.
- HERRIG, FR., 1919: Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **37**, 450.
- HERRMANN, O. 1929: Vererbung der erworbenen Immunität durch das Keimplasma. Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. I, **112**, 460.
- HERSH, A. H. and E. WARD, 1932: The effect of temperature on wing size in reciprocal heterozygotes of vestigial in *Drosophila melanogaster*. J. Exper. Zool. **61**, 223.
- HERTWIG, G. u. P., 1914: Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. mikrosk. Anat. **84**.
- HERTWIG, G., 1918: Kreuzungsversuche an Amphibien. Wahre und falsche Bastarde. Arch. mikrosk. Anat. **91**.

- HERTWIG, G., 1922: Die Bedeutung des Kernes für das Wachstum und die Differenzierung der Zelle. Verh. d. anat. Ges. Anat. Anz. 55.
- , 1929: Ungleichartige Ergebnisse reziproker Kreuzungen und ihre Ursachen. Sitzber. u. Abh. d. Naturf. Ges. zu Rostock, III. Folge, 2, 113.
- , 1930: Kern- und Zellgrößenunterschiede der Eltern als Ursache des verschiedenen Ausfalls reziproker Kröten-Kreuzungen. Zeitschr. f. Anat. u. Entw.-Geschichte 72, 718.
- HERTWIG, O. und R., 1887: Über die Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jen. Zt. Naturwiss. 37.
- HERTWIG, P., 1923: Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibieneiern. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Mech. 100, 41.
- , 1936: Artbastarde bei Tieren. Hdb. d. Vererbwiss. II B, Borntraeger.
- HERTZSCH, W., 1927: Beiträge zur infektiösen Chlorose. Zeitschr. f. Botan. 20, 65.
- HILDEBRAND, F., 1868: Einige Experimente und Beobachtungen . . . 2. über den direkten Einfluß fremden Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten Frucht. Bot. Ztg. 322.
- , 1912: Über einen Bastardapfel und eine Bastardbirne. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 30, 595.
- HILL, J. B., 1925: Cotyledon form and size in reciprocal hybrids between species of *Digitalis*. Bot. Gaz. 80, 84.
- , 1929: Matrocliny in flower size in reciprocal F<sub>1</sub> hybrids between *Digitalis lutea* and *Digitalis purpurea*. Bot. Gaz. 87, 548.
- HINDERER, G., 1936: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. II. Wuchsstoff und Wachstum bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden. J. Wiss. Bot. 82, 669.
- HIORTH, G., 1930: Genetische Versuche mit *Collinsia bicolor*. Zeitschr. für indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 55, 127.
- HISAMUNE, T., 1930: Über das Zahlenverhältnis der aus den perennierenden weißgestreiften Reissippen („Shimaine“) entstehenden weißen, grünen und weißgestreiften Nachkommen. Nôgyô Kenkyû, Zeitschr. f. Landw. Studien 15, 290.
- HÖRSTADIUS, S., 1932: Heterosperme Merogone mit Speziesmerkmalen. (Vorl. Mitteil.) Naturwiss. 20, 21, 363.
- HOLDEFLEISS, F., 1911: Versuche über Xenienbildung und Vererbungsgesetze bei der Kreuzung von Hühnern. Ber. a. d. physiol. Labor. u. d. Versuchsanst. d. landw. Inst. d. Univ. Halle, Heft 20, 1—20.
- , 1913: Die Beziehungen zwischen der Pflanzen- und Tierzüchtung in ihren Arbeitsmethoden und gemeinsamen Aufgaben in Anschluß an Vererbungsversuche mit Mais und Hühnern. 25. Flugschr. d. Deutsch. Ges. f. Züchtungsk.
- HOLLINGSHEAD, L., 1928: A preliminary note on the occurrence of haploids in *Crepis*. Amer. Natur. 62, 283.
- HONECKER, L., 1925: Chlorophylldefekte bei Gerste. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 10, 172.
- , Chlorophylldefekte bei Sommergerste. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 11, 204.
- HONING, J. A., 1927: Erbliehkeitsuntersuchungen an Tabak. Genetica, 9, H. 1/2, 1.
- , 1930: Nucleus and plasma in the heredity of the need of light for germination in *Nicotiana* seeds. Genetica 12, 441—468.
- , 1932: Plasmatische Einflüsse auf Spaltungsverhältnisse. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 62, 93—95.
- HURST, C. CH., 1899: Experiments on hybridisation and cross-breeding. Gard. Chronicle, 3. ser., 26, 55.
- , 1903: Recent experiments in the hybridisation of Orchids. Gard. Chronicle 34, 226.
- , 1904: Experiments in the heredity of peas. Journ. Roy. Hort. Soc. 28, 483 (Exp. in Genetics, 1925, 150.)
- HUTCHISON, C. B., 1922: The linkage of certain aleurone and endosperm factors in maize and their relation to other linkage groups. Corn. Univ. Agric. Exp. Stat. Mem. 60, 1421.
- , 1922: Heritable variations in maize. Journ. Amer. Soc. Agron. 14, 73.
- ICHIJIMA, K., 1926: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics 11, 590.
- , 1930: Studies on the genetics of *Fragaria*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 55, 300.
- IKENO, S., 1917: A note on my paper on some variegated races of *Capsicum annuum*. Journ. of Genet. 6, 315.
- , 1917: Studies on the hybrids of *Capsicum annuum*. II. On some variegated races. Journ. of Genet. 6, 201.
- , 1917: Variegation in *Plantago*. Genetics 2, 390.
- , 1918: On hybridisation of some species of *Salix*, I. Journ. of Genet. 8, 35.
- , 1922: II. Ann. of Botan. 36, 175.



- IKENO, S., 1927: Eine Monographie über die Erbliehkeitsforschungen bei der Reispflanze. *Bibliogr. Genet.* **3**, 245.
- , 1927: Eine Monographie der Erbliehkeitsforschungen an den Plantaginaceen. *Bibliographia Genetica* **3**, 313.
- , 1930: Studien über einen eigentümlichen Fall der infektiösen Buntblättrigkeit. *Planta* **11**, 359.
- IMAI, Y., 1924: Genetic studies in morning glories. X. On the behavior of defect leaf and Gejigeji-variegation. *Bot. Mag. Tok.* **59**.
- , 1924: Genetic studies in morning glories. XI. On the variegated and the heart leaf linkage group in *Pharbitis Nil*. *Bot. Mag. Tok.* **193**.
- , 1924: Genetic studies in morning glories. XII. On the Sulama and Otafuku leaves. *Bot. Mag. Tok.* **227**.
- , 1924: Genetic studies in morning glories. XIII. On the behavior of the Sosa leaf and the phenomenal mutation in *Pharbitis Nil*. *Bot. Mag. Tok.* **38**, 185.
- , 1924: Genetic studies in the morning glories. XIV. On the factors rolling up the leaves in *Pharbitis Nil* with special reference to the behavior of the puncted leaves and the linked characters. *Bot. Mag. Tok.* **38**, 233.
- , 1924: Behavior of defect leaf and Gejigeji variegation in *Pharbitis*. X. *Bot. Mag.* **38**, 59.
- , 1927: A genetic study of green-variegated yellow leaves in the japanese morning glory. *Journ. of Genet.* **17**, 329.
- , 1927: Experiments with a pear-leafed and fasciated strain of the japanese morning glory. *Journ. of Genet.* **18**, 275.
- , 1927: The vegetative and seminal variations observed in the japanese morning glory, with special reference to its evolution under cultivation. *Journ. Colleg. Agr. Imp. Univ. Tokyo* **9**, 223.
- , 1928: A consideration of variegation. *Genetics* **13**, 544.
- , 1929: The segregation of albescent seedlings and the mutation to defective seeds in a pedigree of the japanese morning glory. *Amer. Natur.* **63**, 151.
- , 1930: Studies on yellow-inconstant, a mutating character of *Pharbitis Nil*. *Journ. of Genet.* **22**, 191.
- , 1930: Description of the genes found in *Pharbitis Nil*. *Genetica* **12**, 297.
- , 1934: The duplication system in the doubling of *Malus Halliana* and *Prunus serrulata*. *Journ. Agric. Tokyo* **XIII**, **1**, 1.
- , 1934: An unstable line of *Oryza sativa* that throws out albinos. *Jap. Journ. of Genet.*, **X**, **1**, 89.
- , 1934: An apparently simple inheritance of variegation in *Polygonum orientale*. *Journ. of Genet.* **29**, 147.
- , 1935: Variation in the rate of recurring plastid mutations in *Hordeum vulgare* caused by differences in the sowing time. *Genet.* **20**, 36.
- , 1935: Variegated flowers and their derivatives by bud variation. *Journ. of Genet.* **30**, 1.
- , 1935: Recurrent reversible mutations in the duskish allelomorphs of *Pharbitis Nil*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **68**, **2**, 242.
- , 1935: The structure of albomarginata and medioalbinata forms. *Journ. of Genet.* **31**, 53.
- , 1935: Chlorophyll deficiencies in *Oryza sativa*, induced by X-rays. *Jap. Journ. of Genet.* **11**, 157.
- , 1936: Chlorophyll variegations due to mutable genes and plastids. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **71**, 1.
- ISHIKAWA, M., 1918: Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. of Botan.* **32**, 279.
- IWANOWSKI, D., 1903: Über die Mosaikkrankheit der Tabakpflanze. *Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.* **13**, 1.
- JENKIN, T. J., 1928: Inheritance in *Lolium perenne* L. I. Seedling characters, lethal and yellow-tipped albino. *Journ. of Genet.* **19**, 391.
- , 1928: II. A second pair of lethal factors. *Journ. of Genet.* **19**, 403.
- JENKINS, M. T., 1924: Heritable characters in maize XX, Jojap striping, a chlorophyll defect. *Journ. of Hered.* **15**, 467.
- , 1926: A second gene producing golden plant color in maize. *Amer. Natur.* **60**, 484.
- , 1927: A factor for yellow-green chlorophyll color in maize and its linkage relations. *Genetics* **12**, 492.
- JOHANNSEN, W., 1906: Does hybridisation increase fluctuating variability? *Rep. Conf. on Genet.* **98**. London.
- , 1909: Elemente der exakten Erbliehkeitslehre. Jena.

- JOHANNSEN, W., 1909: Über Knospenmutation bei *Phaseolus*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **1**, 1.
- JOHANSEN, D. A., 1934: Haploids in *Hordeum vulgare*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **20**, 98.
- JOLLOS, V., 1931: Genetik und Evolutionsproblem. Vhdl. Dt. Zool. Ges. 1931, 252.
- , 1935: Studien zum Evolutionsproblem. Biol. Zbl. **55**, 390.
- , und T. PETERFI, 1923: Furchung von Axolotleiern ohne Beteiligung des Kernes. Biol. Zentralbl. **43**, 286.
- JONES, D. F. and P. C. MANGELSDORF, 1925: The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. Paper given at the Kansas City meeting of the A. A. A. S. Dez.
- JONES, W. N., 1912: Species hybrids of *Digitalis*. Journ. of Genet. **2**, 71.
- , 1928: Species hybrids in *Digitalis*. Journ. of Genet. **20**, 217.
- , 1934: Plant chimaeras and graft hybrids. London 1934.
- JØRGENSEN, C. A., 1928: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genet. **19**, 133.
- JUCCI, C., 1930: La distribuzione del pigmento negli strati del bozzolo degli incroci reciproci (F<sub>1</sub>) tra due razze di bachi da seta, Oro cinese e Giallo indigeno. Rendic. R. Acc. naz. d. Lincei, Ser. 6, **11**, 909.
- , 1930: Esperimenti sulla eredità materna. Influenza del carattere dello spermio sulla capacità di sviluppo dell' uovo nei bachi da seta. Studi sassar. **8**, 243. (Ref. Ber. wiss. Biol. **15**, 360.)
- , 1930: Sul colore del bozzolo e la migrazione dei pigmenti dal sangue alla seta nella F<sub>1</sub> di incroci reciproci tra le razze di bachi (B. m.) Oro cinese, Gialla Indigena e Bianca giapponese. Atti R. Acc. nat. dei Lincei, Ser. VI, Rendic. **12**, 186.
- JUEL, H. O., 1907: Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal. Ser. **4**, 2.
- KAJANUS, B., 1913: Über einige vegetative Anomalien bei *Trifolium pratense*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **9**, 111.
- , 1913: Über einige vegetative Anomalien bei *Trifolium pratense* L. II. Gelbbuntheit. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **9**, 130.
- , 1913: Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der Beta- und Brassica-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **1**, 125.
- , 1918: Über eine konstant gelbbunte *Pisum*-Rasse. Bot. Not. **83**.
- , 1921: Zur Genetik des Chlorophylls von *Festuca elatior*. Botan. Not.
- , 1923: Genetische Studien an *Pisum*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **9**, 1.
- , 1924: Über eine Kreuzung zwischen grünblättrigem und gelbblättrigem Tabak. Hered. **5**, 84.
- , 1927: Die Ergebnisse der genetischen Weizenforschung. Bibl. Genet. **3**, 141.
- KAKIZAKI, Y., 1925: A preliminary report of crossing experiments with cruciferous plants with especial reference to sexual compatibility and matroclinous hybrids. Jap. Journ. Genet. **3**, 49.
- KALT, B., 1916: Ein Beitrag zur Kenntnis chlorophyllloser Getreidepflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **4**.
- KANITZ, A., 1872: Anfrage wegen der Bastardfrucht von *Lycopersicum esculentum* und *Cap-sicum annuum*. Österr. Bot. Ztg. **162**.
- KANNA, B., 1929: On a mutable strain of *Celosia cristata*. Bot. Mag. **43**, 407.
- KAPPERT, H., 1915: Untersuchungen an Mark-, Kneifel- und Zuckerböden und ihren Bastarden. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **13**, 1.
- , 1920: Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte-runzlige Samenoberfläche bei der Erbse. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **24**, 185.
- , 1923: Über ein neues einfach mendelndes Merkmal bei der Erbse. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **41**, 43.
- KARPER, R. E., 1934: Maternal inheritance of chlorophyll in *Sorghum*. Journ. of Hered. **25**, 49.
- and A. B. CONNER, 1931: Inheritance of chlorophyll characters in *Sorghum*. Genetics **16**, 291.
- KATAYAMA, Y., 1934: Haploid formation in X-rays in *Triticum monococcum*. Cytologia **5**, 235.
- , 1935: Karyological comparisons of haploid plants from octoploid *Aegilotriticum* and diploid wheat. Japan. Journ. Bot. **7**, 349.
- KEMPTON, J. H., 1921: Heritable characters of maize. VIII. White sheaths. J. Hered. **12**.
- KIESSELBACH, T. A. and N. F. PETERSEN, 1925: The occurrence of starch and erythro-dextrin in maize and their segregation in the pollen of hybrids. Genetics **10**, 86.
- , 1926: The segregation of carbohydrates in crosses between waxy and starchy types of Maize. Genetics **11**, 407.

- KIESSLING, C., 1912: Über eine Mutation in einer reinen Linie von *Hordeum distichum*. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **8**, 48.
- , 1914: Selektions- und Bastardierungsversuche mit weißbunten Pferdebohnen. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. **2**, 313.
- , 1918: Über eine Mutation in einer reinen Linie von *Hordeum distichum* L. II. Bastardierungsversuche. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, **19**, 145.
- , 1918: Einige besondere Fälle von chlorophylldefekten Gersten. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, **19**, 160.
- KIHARA, H. und Y. KATAYAMA, 1932: Über das Vorkommen von haploiden Pflanzen bei *Triticum monococcum*. Kwagaku **2**, 408.
- KIRK, L. E., 1927: Self-fertilization in relation to forage crop improvement. Sci agric. **8**, 1.
- KLEBAHN, H., 1925: Weitere Beobachtungen über Oenotheren aus Nordwestdeutschland. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **39**, 8.
- KNIEP, H., 1928: Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena.
- , 1929: Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliogr. Genet. **5**, 371.
- KÖHLER, O., 1914: Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesondere über den Einfluß des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. Br. **20**.
- , 1916: Die ausführl. Mitteil. gleichen Titels. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **15**, 1.
- KÖHLER, K., 1929: Über reziprok verschiedene Bastarde in der Gattung *Epilobium*. Zeitschrift für induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **49**, 242.
- KOFOID, C. A., 1894: On some laws of cleavage in *Limax*. Proc. Am. Acad. of Art and Sci. **29**, 180.
- KONDÔ, M., M. TAKEDA und S. FUJIMOTO, 1925: Untersuchungen über die weißgestreifte Reispflanze (*shimaine*). Journ. Scient. Agric. Society, Nr. 277, 443 (japanisch).
- , 1927: Ber. d. Ôhara Inst. f. landw. Forsch. **3**, 291.
- KOPEĆ, S., 1922: Quelques observations sur l'hérédité de la couleur des œufs de poules. Mém. de l'Inst. Nat. Polon. d'Economie rurale à Pulawy, **3**.
- , 1926: An experimental study on *Xenia* in the domestic fowl. Journ. of Genet. **16**, 269—286.
- , 1926: An experimental study on *Xenia* in the domestic fowl. Journ. of Genet. **14**, 269. Dort sind (mir unzugängliche) frühere Arbeiten des Verf. (1922, 1924, 1926) angeführt.
- KOSSWIG, C., 1935: Idiotypus und Geschlecht. Z. f. ind. Abst. u. Vererbgl. **70**.
- , 1935: Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. V. Ein X-(Z-)Chromosom als Y-Chromosom in fremdem Erbgut. Roux' Arch. f. Entwickl. Mech. d. Organismen **133**.
- , 1935: Die Kreuzung zweier XX- bzw. XY-Geschlechter miteinander und der Ersatz eines Y-Chromosoms einer Art durch das X-Chromosom einer anderen. Der Züchter **7**.
- , 1935: Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. VI. Über polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung. Roux' Arch. f. Entw. Mech. d. Organismen **133**.
- , 1936: Nicht homologe Heterochromosomen bei nächstverwandten Arten (Kreuzung von *Platipeecilus maculatus* und *Pl. xiphidium*). Biol. Zbl. **56**.
- KOSTOFF, D., 1929: An androgenetic *Nicotiana* haploid. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anatom. **9**, 640.
- , 1934: A haploid plant of *Nicotiana sylvestris*. Nature I, 949.
- , 1935: Studies on polyploid plants. VIII. Chromosome conjugation in the haploids and its genetical significance. (Russ. u. engl. Zusammenfassung.) C. R. d. l'Acad. d. Sci. d. l' U. S. S. R. **1**, 330.
- KOZELKA, A. W., 1929: The inheritance of natural immunity among animals. Journ. of Hered. **20**, 519.
- KRÄNZLIN, G., 1908: Anatomische und farbstoffanalytische Untersuchungen an panaschierten Pflanzen. Dissert. Berlin.
- KRISTOFFERSON, K. B., 1920: Om icke mendlande nedärving. Nord. Jordbruksforsk. **2**.
- , 1923: Crossing in *Melanium* violets. Hered. **4**.
- , 1924: Contributions to the genetics of *Brassica oleracea*. Hered. **5**, 297.
- , 1927: Contribution to the genetics of *Brassica oleracea*. Hered. **9**.
- KRUMBHOLZ, G., 1925: Untersuchungen über die Scheckung der Oenotherenbastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **66**, 187.
- , 1930: Über Verschiedenheiten in der Embryonengröße einiger Oenotheren und ihrer reziproken Bastarde. Zeitschr. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **56**, 382—392.
- , 1932: Untersuchungen über das Vorkommen von Xenien und Metaxenien bei Äpfeln. Gartenbauwiss. **6**, 404.

- KUCKUCK, H., 1929: Xenienbildung bei Gerste. *Der Züchter* **1**, 14.  
 — und R. SCHICK, 1930: Die Erbfaktoren bei *Antirrhinum majus* und ihre Bezeichnung. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **56**, 51.
- KÜHN, A., 1928: Die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis* ASHMED, ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasmon. *Nachr. d. Gesellsch. der Wissensch. Göttingen, Math.-phys. Klasse*, 407 (10. Februar 1928).
- KÜSTER, E., 1919: Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. *Biol. Zbl.* **39**, 212—251.  
 —, 1925: *Pathologische Pflanzenanatomie*. 3. Aufl. Jena 1925.  
 —, 1926: Zur Ätiologie der Panaschierungen (kritisches Referat). *Zeitschr. f. Pflanzenkr.* **36**, 129.
- KUHN, E., 1930: Pseudogamie und Androgenesis bei Pflanzen. *Züchter* **2**, 124.
- KUTTER, 1877: Betrachtungen über Systematik und Oologie vom Standpunkt d. Selektionstheorie. 1. Teil. *CABANIS Journ. f. Ornith.* **25**, 396—422.  
 —, 1878: 2. Teil. *CABANIS Journ. f. Ornith.* **26**, 300—348.
- LAIBACH, F., 1931: Über Störungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Embryo bei Bastardierung. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **59**, 102.
- LANG, A., 1914: *Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900*. Jena.
- LAWRENCE, W. J. C., 1930: Mutation or segregation in the octoploid *Dahlia variabilis*. *Abstr. V. Intern. Bot. Congr. Cambridge*.
- LEFÈVRE, J., 1932: Sur un cas d'hérédité unilatérale présenté par le blé. *C. R. Acad. Sci. Paris* **194**, 561.
- LEHMANN, E., 1918: Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. *Zeitschr. f. Botan.* **10**, 497.  
 —, 1919: Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*, I. *Z. f. ind. Abst. u. Vererb.* **21**, 1.  
 —, 1919: Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **37**, 347.  
 —, 1920: Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **22**, 236.  
 —, 1921: Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*, II. *Z. f. ind. Abst. u. Vererb.* **27**, 161.  
 —, 1922: Über *Epilobien*bastarde. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **27**, 239.  
 —, 1924: Neuere Vererbungsversuche mit *Epilobien* und ihr Verhältnis zu den *Oenothera*-Problemen. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **33**, 263.  
 —, 1924: Über Sterilitätserscheinungen bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden. *Biol. Zentralbl.* **44**, 243.  
 —, 1925: Die Gattung *Epilobium*. *Bibliogr. Genet.* **1**, 363.  
 —, 1925: Über Kreuzungsversuche mit *Epilobium*-Arten (III). *Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb.-Lehre* **37**, 1/2, 1.  
 —, 1926: Über reziproke Bastarde. *Proc. Intern. Congress Plant Sciences, Ithaca, 1926* (erschien 1929).  
 —, 1928: Selbststerilität, Heterostylie. *Handb. d. Vererbungswissenschaft*, Gebr. Borntraeger, Berlin, Bd. II, 1.  
 —, 1928: Reziprok verschiedene Bastarde in ihrer Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. *Tübinger naturwiss. Abhandl.*, Heft 11.  
 —, 1929: Über reziproke Bastarde. *Proc. Intern. Congr. Plant Sci.* **1**, 787.  
 —, 1931: Der Anteil von Kern und Plasma an den reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. *Zeitschr. Züchtung, A.* **17**, 157—172.  
 —, 1935: Der Anteil von Kern und Plasma an der Vererbung, dargestellt an reziproken *Epilobium*-Bastarden. *Proc. 6. Intern. Bot. Congr. Amsterdam* **2**, 60.  
 — und J. SCHWEMMLE, 1927: Genetische Untersuchungen in der Gattung *Epilobium*. *Bibliotheca Botanica* **95**, 1—156.  
 — und O. SCHNITZLER, 1932: Hemmungsgene und taube Samen in *Epilobium*-Kreuzungen. (Vorl. Mitt.) *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **50**, 185.  
 — (I), G. HINDERER (II), H. GRAZE und G. SCHLENKER (III), 1936: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden (I—III). *Jahrb. wiss. Botanik* **82**, 5, 657.
- LEMOINE, J., 1869: *Journ. d. l. soc. imp. et centr. d'horticult. d. France*, 2. sér. **3**, 47.
- LENZ, F., 1926: Mitteilungen über Art- und Gattungsbastarde bei Schmetterlingen. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **41**, 113.
- LESLY, M. M. and H. B. FROST, 1928: Two extreme „small“ *Matthiola* plants: a haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. *Amer. Naturalist* **62**, 22—33.
- LIDFORSS, B., 1905: Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*, I. *Arkiv f. Botan.* **4** (ganz schwedisch).

- LIDFORSS, B., 1907: Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*, II. Arkiv f. Botan. **6**.  
 —, 1909: Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. Zeitschr. f. Bot. **1**, 458.  
 —, 1914: Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **12**, 1.
- LILIENFELD, F. A., 1922: Vererbungsstudien an *Dianthus barbatus* L. I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **28**, 205.  
 —, 1924: Badania nad dziedzičnością u gwoździka *Dianthus barbatus* L. Ciagdalszy. (Poln. mit deutsch. Zusammenfassung.) Act. Soc. Botan. Polon. **2**.  
 —, 1928: Über einen Fall nichtmendelnder Vererbung. Verh. d. V. Intern. Kongr. f. Vererb.-Wissensch. 1927, II, 1016.  
 —, 1929: Vererbungsversuche mit schlitzblättrigen Sippen von *Malva parviflora* I. Die Laciniatasippe. Bibliotheca Genetica **13**.
- LINDEMUTH, H., 1872: Impfversuche mit buntblättrigen Malvaceen. Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg **32**.  
 —, 1878: Über vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landw. Jahrb. **10**.  
 —, 1907: Studien über die sogenannte Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen. Preuß. Landw. Jahrb.
- LINDSTROM, E. W., 1918: Chlorophyll inheritance in maize. Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Mem. **13**.  
 —, 1920: Chlorophyll factors of maize, their distribution on the chromosomes and relation to the problem of inbreeding. Journ. Hered. **11**, 269.  
 —, 1921: Concerning the inheritance of green and yellow pigments in maize seedlings. Genetics **6**, 91.  
 —, 1923: Genetical research with maize. Genetica **5**, 327.  
 —, 1924: Complementary genes for chlorophyll development in maize and their linkage relations. Genetics **9**, 302.  
 —, 1929: A haploid mutant in the tomato. J. Hered. **20**, 23—30.  
 —, 1930—31: The genetics of maize. Bull. Torrey Bot. Club **57**, 221.
- LITTLE, C. C., 1933: The existence of non-chromosomal influence in the incidence of mammary tumors in mice. Science. (N. Y.) **78**, 465—466.
- LOCK, R. H., 1909: A preliminary survey of species crosses in the genus *Nicotiana* from the Mendelian standpoint. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya **4**, 195.
- LODEWIJKS, J. A., 1911: Erbliehkeitsversuche mit Tabak, I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **5**, 139.
- LONGLEY, A. E., 1924: Chromosomes in maize and maize relatives. Journ. Agric. Res. **28**, 673.  
 —, 1926: Chromosomes and their significance in strawberry classification. Journ. Agr. Res. **32**, 559.
- LOPRIORE, G., 1905: Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook. Ber. Dt. Bot. Ges. **23**, 335—346.
- LOTSY, J. P., 1904: Über die Begriffe „Biaiomorphose“, „Biaioetamorphose“, „x-generation“ und „2 x-generation“. Rec. d. trav. botan. néerland. **1**, 219.  
 —, 1916: Evolution by means of hybridization. Hague 1916.  
 —, 1920: Cucurbita-strijd vragen. De soortquaestie. — Het gedrag na Kruising. — Phäthenogenese? II. Eigen onderzoekingen. Genetica **2**, 1.
- LOUI, J., v., 1930: Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Frage der Individualität der Plastiden. Planta **12**, 191.
- LOWE, E. J., 1890: Rep. Sci. Committee R. Hort. Soc. Gard. Chron. **3** Ser. **8**, 539.
- LUXENBURGOWA, A., 1925: Zur Frage der Anwesenheit von Plastiden in den generativen Zellen. Act. Soc. Botan. Polon. **2**, 228.
- MACARTHUR, J. W., 1928: A spontaneous tomato chimera. Journ. of Hered. **19**, 331.  
 —, 1928: Linkage studies with the tomato. II. Three linkage groups. Genetics **13**, 410.
- MCCRACKEN, J., 1909: Heredity of the race-characters univoltinism and bivoltinism in the silkworm (*Bombyx mori*), a case of non-mendelian inheritance. Journ. Exp. Zool. **7**, 747.
- MCCRAY, F. A., 1932: Another haploid *Nicotiana tabacum* plant. Bot. Gaz. **93**, 227.
- MCDOWELL, E. C., 1935: Maternal influence in the inheritance of spontaneous mouse leukemia. (Abstr.) Amer. Natur. **69**, 68.
- MACFARLANE, J. M., 1892: A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Trans. Roy. Soc. Edinb. **37**, 203.  
 —, 1900: Observations on some hybrids between *Drosera filiformis* and *D. intermedia*. Journ. Roy. Hort. Soc. **24**, 241. (Vorher in den Public. of the University of Pennsylvania.)

- MADGE, M. A. P., 1929: Spermatogenesis and fertilization in the cleistogamous flower of *Viola odorata* var. *praecox* GREGORY. Ann. of Bot. **43**, 545.
- MANGELSDORF, A. I. and E. M. EAST, 1927: Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics **12**, 307—339.
- MARK, R., 1930: Untersuchungen an Bastarden zwischen Kanarien und Wildfinken. Zeitschr. f. wiss. Zool. **137**, 476.
- MASSEY, K., 1928.: The development of the leaves in certain periclinally variegated plants. Journ. of Genet. **19**, 357.
- MATSSON, R., 1912: Till frågan om rosornas befruktning. Svensk Bot. Tidskr. **6**.
- MAYER, A., 1886: Über die Mosaik-Krankheit des Tabaks. Landw. Versuchsstat. **32**, 451.
- MEEHAN, T., 1891: On the varying characters of hybrids. Gard. Chron. 3 Ser. **10**, 109.
- MEISTER, N. and N. A. TJUMJAKOFF, 1928: Rye-wheat hybrids from reciprocal crosses. Journ. of Genet. **20**, 233.
- MELCHERS, G., 1935: Über reziprok verschiedene Merkmalsausbildung in der F<sub>1</sub> der Kreuzung *Saxifraga adscendens* L. × *S. tridactylites* L. unter Berücksichtigung des Entwicklungsstadiums. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **69**, 263.
- MENDEL, G., 1869: Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Verh. Naturf. Ver. Brünn. **8**, 26.
- MEVES, F., 1918: Die Plastosomentheorie der Vererbung. Arch. mikrosk. Anat. **92**, II. Abt., 41.
- , 1918: Eine neue Stütze für die Plastosomentheorie der Vererbung. (Vorl. Mitt.) Anat. Anz. **50**.
- MICHAELIS, P., 1925: Zur Cytologie und Embryoentwicklung von *Epilobium*. Ber. D. Bot. Ges. **43**, 2, 61.
- , 1929: Über den Einfluß von Kern und Plasma auf die Vererbung. Biol. Zentralbl. **49**, 302.
- , 1931: Zur Kenntnis einiger *Digitalis*-Bastarde. Biol. Zentralbl. **51**, 124.
- , 1931: Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität reziprok verschiedener *Epilobium*-Bastarde. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **49**, (96).
- , 1931: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. I. Untersuchungen zur Tetradenanalyse. Planta **14**, 566—582.
- , 1932: Über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma bei den reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **62**, 95—102.
- , 1933: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. I. Teil. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **65**, 1—71.
- , 1933: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. II. Teil. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **65**, 353—411.
- , 1934: Weitere Untersuchungen über das Problem der Plasmavererbung. Der Züchter, **6**, 11/12, 303.
- , 1935: Erhöhte Wachstumsintensität und Pilzresistenz durch Plasmavererbung sowie über die Bedeutung des Plasmas bei Kreuzungsschwierigkeiten. Der Züchter **7**, 74—77.
- , 1935: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Planta **23**, 486.
- , 1935: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. IV. Der Einfluß des Plasmons auf Verzweigung und Pilzresistenz. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **53**, 143.
- und M. v. DELLINGSHAUSEN, 1935: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. VII. Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflussung der Pollenfertilität unter besonderer Berücksichtigung der Plasmonwirkung. Jahrb. wiss. Bot. **82**, 45—64.
- und E. WERTZ, 1935: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. VI. Vergleichende Untersuchungen über das Plasma von *Epilobium hirsutum*, *E. luteum*, *E. montanum* und *E. roseum*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **70**, 1, 138.
- MIEHE, H. 1916: Über die Knospensymbiose bei *Ardisia crispa*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **34**, 576.
- MILES, F. C., 1915: A genetic and cytological study of certain types of albinism in maize. Journ. of Genet. **4**, 193.
- MILLARDET, A., 1894: Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Bordeaux.
- , 1901: Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de viticulture, N° du 21 Xbre.
- MITRA, S. K. and P. M. GAUGULI, 1934: Inheritance of albino and white striped characters in rice. Indian Journ. Agr. Sci. **4**, 537.

- MIYAKE, K. and Y. IMAI, 1934: Chlorophyll deficiencies in the Japanese morning glory. Journ. Coll. Agric. Tokyo XIII, 1, 27.
- —, 1935: Maternal transmission of mutated plastids in the Japanese morning glory. Bot. Gaz. **96**, 571.
- MIYAZAWA, B., 1929: On the inheritance of „Matsushima“-variegation in the Japanese morning glory. (Jap.) Jap. Journ. Genet. **4**, 167.
- , 1932: On the Matusima-variegation in the Japanese morning glory. Bull. Miyazaki Coll. Agric. and Forestry **4**, 111.
- MOENKHAUS, W. J., 1904: The development of the hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Amer. Journ. of Anat. **3**, 29.
- MOLISCH, H., 1901: Über die Panaschüre des Kohls. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **19**, 32.
- MORGAN, T. H., 1919: The physical basis of heredity. Philadelphia 1919.
- and A. TYLER, 1930: The point of entrance of the spermatozoon in relation to the orientation of the embryo in eggs with spiral cleavage. Biol. Bull. **58**, 59.
- MORINAGA, T., 1932: The chlorophyll deficiencies in rice. Bot. Mag. Tok. **46**, 202. Referat in Jap. Journ. of Bot. **6**, (44) (1933).
- and E. FUKUSHIMA, 1932: Some observations on the microsporogenesis of the haploid plant of rice. Proc. Imp. Acad. Tokyo **8**, 403.
- —, 1934: Studies on the haploid plant of *Oryza sativa*. Jap. Journ. of Bot. **7**, 75.
- MORITZ, O., und H. VOM BERG, 1931: Serologische Studien über das Linswickenproblem. Biol. Zentralbl. **51**, 290.
- MORREN, E., 1865: Hérité de la panachure (variegatio). Bull. Acad. Roy. de Belgique **34**, 2. sér. 224.
- , 1869: Contagion de la panachure (variegatio). Bull. Acad. roy. de Belgique **28**, 2. sér. 434.
- MORRIS, M., 1914: The behaviour of the chromatin in hybrids between *Fundulus* and *Ctenolabrus*. Journ. Exp. Zool. **16**.
- MÜHLDOERF, A., 1930: Über die Stärke in pflanzlichen Spermien. Bot. Arch. **30**, 167.
- , 1930: Berichtigungen und Ergänzungen unserer Kenntnisse über die Morphologie und Histologie pflanzlicher Spermien. Biol. Generalis **6**, 457.
- MÜLLER, F., Blumenau, 1893: Mischlinge von *Ruellia formosa* und *silvaccola*. Abh. d. Naturw. Ver. Bremen **12**, 379.
- , 1897: Ein Versuch mit Doppelbestäubung. Flora **83**, Gesammelte Schriften **1**, 1403 (1915).
- MÜNTZING, A., 1928: Mendelnde Pollenfarbe bei *Lamium hybridum* VILL. Hereditas **11**, 284.
- MUNERATI, O., 1928: L'hérité de l'albinisme en *Beta vulgaris* L. Verh. V. Intern. Kongr. f. Vererb.-Wiss. 1927. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Suppl.-Bd. **2**, 1137.
- MURRAY, W. S. and C. C. LITTLE, 1935: The genetics of mammary incidence in mice. Journ. of Genet. **20**, 466—496.
- NACHTSHEIM, H., 1922: Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung. 1. Jahresvers. d. Deutsch. Gesellsch. f. Vererb.-Wiss. 1921. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **27**, 249.
- NÄGELI, C., 1866: Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Botan. Mitt. **2**, 187; Sitzber. d. k. b. Akad. d. Wiss. in München, 16. Dez. 1865.
- , 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, R. Oldenbourg.
- NAKAMURA, S., 1933: Haploide Reispflanzen. Japan. Journ. of Genet. **8**, 223.
- NAMIKAWA, S. and J. KAWAKAMI, 1934: On the occurrence of the haploid, triploid and tetraploid plants in twin seedlings of common wheat. Proc. Imp. Acad. (Tokyo) **10**, 668.
- NATHUSIUS, W. v., 1868: Über die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Zeitschr. f. wiss. Zool. **18**, 225—270.
- , 1879: Betrachtungen über die Selektionstheorie vom Standpunkt der Oologie. CABANIS Journ. f. Ornith. **27**, 225—261.
- NATTAN-LARRIER, L., P. LÉPINE et L. RICHARD, 1928: Transmission héréditaire de l'anaphylaxie. Soc. Biol. II, 1224.
- NAWASCHIN, M., 1927: Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **45**, 115.
- NAWASCHIN, S. u. V. FINN, 1913: Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. Mem. ac. sci. St. Petersburg (8) **31**, Nr. 9.

- NEFF, D. J. and O. E. WHITE, 1927: Inheritance studies in *Pisum*. VI. Multiple allelomorphism and the inheritance of green and yellow foliage and pod color. Amer. Journ. of Bot. **14**, 379.
- NĚMEC, B., 1912: Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. internat. Ac. Sci. d. Boh.
- NEWMAN, H. H., 1908: The process of heredity as exhibited by the development of *Fundulus* hybrids. Journ. Exp. Zool. **5**, 504.
- , 1910: Further studies in the process of heredity in *Fundulus* hybrids. I. The influence of spermatozoon on the rate and character of early cleavage. Journ. Exp. Zool. **8**, 143.
- NEWTON, W. C. F., 1931: Genetical experiments with *Silene Otites* and related species. Journ. of Genet. **24**, 109.
- and C. PELLEW, 1929: *Primula Kewensis* and its derivatives. Journ. of Genet. **20**, 405.
- NIJDAM, F. E., 1932: Kruisingen met *Trifolium pratense* L. Genetica **14**, 161.
- NILSSON, HERIBERT, N., 1912: Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **8**, 89.
- NILSSON-EHLE, H., 1913: Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophyll-eigenschaft bei den Getreidearten. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **9**, 289.
- , 1920: Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. Hered. **1**, 277.
- , 1922: Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbinheiten bei Gerste. Hered. **3**, 191.
- NIXON, ROY W., 1927: The direct effect of pollen on the fruit of the date palm. Journ. Agric. Research.
- , 1928: Immediate influence of pollen in determining the size and time of ripening of the fruit of the date palm. Journ. of Hered. **19**, 241.
- NOACK, K. L., 1922: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jahrb. f. wiss. Bot. **61**, 459.
- , 1924: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verhandl. d. Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F. **49**, 45.
- , 1925: Weitere Untersuchungen über das Wesen der Buntblättrigkeit bei *Pelargonium*. Verhandl. d. Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F. **50**, 47.
- , 1930: Untersuchungen über die Entstehung von Schecken und Chimären bei bunten Pflanzen. V. Internat. Bot. Congr. Abstr. of Communic. 132.
- , 1930: Untersuchungen an *Pelargonium zonale* „Freak of nature“. Zeitschr. f. Bot. **23**, 309.
- , 1931: Über eine buntblättrige Form von *Borrago officinalis*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **58**, Heft 3/4, 372.
- , 1931: Über *Hypericum*-Kreuzungen. I. Die Panaschüre der Bastarde zwischen *Hypericum acutum* MOENCH und *Hypericum montanum* L. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **59**, Heft 1, 77.
- , 1932: Über *Hypericum*-Kreuzungen. II. Beobachtungen an *Hypericum*-Artbastarden. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **50**, 256.
- , 1932: Über *Hypericum*-Kreuzungen. III. Rassen- und Artkreuzungen mit einem buntblättrigen *Hypericum acutum*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **63**, Heft 3, 232.
- , 1934: Über *Hypericum*-Kreuzungen. IV. Die Bastarde zwischen *Hypericum acutum* MOENCH, *montanum* L., *quadrangulum* L., *hirsutum* L. und *pulchrum* L. Zeitschr. f. Bot. **28**, 1.
- NOBBE, F., unter Mitwirkung von E. SCHMID, L. HILTNER und Dr. L. RICHTER, 1888: Untersuchungen über den Einfluß der Kreuzbefruchtung auf die Nachkommenschaft. Landw. Versuchsstat. **35**, 148.
- NOGUCHI, Y., 1928: Cytological studies on a case of pseudogamy in the genus *Brassica*. Proc. Imp. Ac. Tokyo **4**, 617.
- , 1932: Studies on the species crosses of Japanese *Rhododendron*. I. On the crossability between various species and the cotyledon color of F<sub>1</sub> seedlings. Jap. Journ. Bot. **6**, 103.
- OBERREUTER, M., 1925: Untersuchung der Pollensterilität bei reziprok verschiedenen *Epi-lobium*-Bastarden. Ber. D. Bot. Ges. **43**, 2, 47.
- OKURA, E., 1933: A haploid plant in *Portulaca grandiflora* Hook. Japan. Journ. Genetics 1933, **8**, 251. (Japan. mit engl. Zusammenfassung.)
- OTTO, R., 1930: Sind die Jungen mit Ricin immunisierter Mäuseväter giftüberempfindlich? Zeitschr. f. Hyg. **111**, 644—658.
- OWEN, F. V., 1927: Inheritance studies in soybeans. I. Cotyledon color. Genetics **12**, 441.
- PACE, LULA, 1912: *Parnassia* and some allied genera. Bot. Gaz. **54**, 306.
- , 1913: Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz. **56**, 376.



- PARKER, M. C., 1933: The inheritance of a yellow-spot character in the bean. *Journ. of Hered.* **24**, 481.
- , 1934: Inheritance of a leaf variegation in the common bean. *Journ. of Hered.* **25**, 165.
- PARNELL, F. R., 1921: Note on the detection of segregation by examination of the pollen of rice. *Journ. of Genet.* **11**, 209.
- PASCHER, A., 1929: Studien über Symbiosen. I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzellern. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **71**, 386.
- PEARL, R. and J. M. BARTLETT, 1912: The Mendelian inheritance of certain chemical characters in maize. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **6**, 1.
- PEAT, J. E., 1928: Genetic studies in *Ricinus communis*. *Journ. of Genet.* **19**, 373.
- PEKLO, J., 1914: Studie o inaktivaci fotosyntetické assimilace a tvorby chlorophyllu. *Rozpr. České Akad. Prazě* **23**.
- , 1916: O některých nových nůšeních pšeničných. *Zemědělský Archiv*. **7**.
- PELLEW, C., 1917: Types of segregation. *Journ. of Genet.* **6**, 317.
- , 1925: A note on the inheritance of egg-colour in the silkworm. *Journ. of Genet.* **15**, 233.
- , 1929: The genetics of unlike reciprocal hybrids. *Biol. rev. Cambridge phil. Soc.* **4**, 209.
- and FL. M. DURHAM, 1916: The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis*, and its allies. *Journ. of Genet.* **5**, 159.
- , and A. SVERDRUP, 1923: New observations on the genetics of peas (*Pisum sativum*). *Journ. of Genet.* **13**, 125.
- PERSIDSKY, D., 1926: Zur Embryologie der *Orobanche cumana* WALLR. und der *O. ramosa* L. *Bull. jard. bot. Kieff* **4**, 6—10.
- PETROW, A. V., 1924—25: Experiments on the influence of selfpollination and crosspollination on the forming and the variation of the apple fruit. *Bull. appl. Bot. a. Plantbr.* **14**.
- PINNEY, E., 1918: A study of the relation of the behavior of the chromatin to development and heredity in teleost hybrids. *Journ. Morph.* **31**, 225.
- PIPER, C. V. and W. J. MORSE, 1923: The soybean. New York.
- PLATE, L., 1913: Vererbungslehre. Jena.
- PLESTER, W., 1912: Kohlensäureassimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art, die sich durch die Blattfärbung unterscheiden. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.* **11**, 249.
- PODDUBUAJA-AMOLDI, W. H., 1933a: Künstliche Kultur und cytologische Untersuchung des Pollenschlauchs von *Senecio platanifolius* BENTH. *Planta* **19**, 299.
- , 1933b: Spermazellen in der Familie der *Dipsococcae*. *Planta* **21**, 381.
- POPOFF, A., 1935: Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Potentilla*. *Planta* **24**.
- PRINGSHEIM, E. G. and W. SCHWARZ, 1933: Das Auftreten weißbunter (panaschierter) Pflanzen in der Natur. *Flora, N. F.* **28**, 111.
- PROSKOWETZ, E. v., 1891: Über die Vererblichkeit der Weißblättrigkeit bei der Zuckerrübe. *Ö.-U. Zeitschr. f. Zuckerindustr. u. Landw.* **20**, II., 149.
- PUNNETT, R. C., 1927: Mendelism, VII Ed. London.
- and BAILEY, 1920: Genetic studies in poultry. II. Inheritance of egg-colour and broodiness. *Journ. of Genet.* **10**.
- QUACKENBUSH, L. S., 1910: Unisexual broods of *Drosophila*. *Science n. s.* **32**, 183—185.
- RANDOLPH, L. F., 1922: Cytology of chlorophyll types of maize. *Bot. Gaz.* **73**, 337.
- RASMUSON, H., 1914: Über Vererbung bei *Vitis*. *Mitteil. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwiss. Jahresber. f. 1913*.
- , 1916: Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **17**.
- , 1917: Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **17**, 1.
- , 1919: Genetische Untersuchungen in der Gattung *Godetia*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **37**, 399.
- , 1920: Die Hauptergebnisse von einigen genetischen Versuchen mit verschiedenen Formen von *Tropaeolum*, *Clarkia* und *Impatiens*. *Hered.* **1**, 270.
- , 1920: On some hybridisation experiments with varieties of *Collinsia species*. *Hered.* **1**, 178.
- , 1920: Über einige genetische Versuche mit *Papaver Rhoeas* und *Papaver laevigatum*. *Hered.* **1**, 107.
- RASMUSON, J., 1920: Mendelnde Chlorophyllfaktoren bei *Allium Cepa*. *Hered.* **1**, 128.
- REDFIELD, H., 1924: A case of maternal inheritance in *Drosophila*. *Amer. Natur.* **58**, 566.
- , 1926: The maternal inheritance of a sex-limited lethal effect in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **11**, 482.
- RENNER, O., 1919: Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von *Oenothera*-Bastarden. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **36**, 446.

- RENNER, O., 1922: Eiplasma und Pollenschlauchplasma bei den Oenotheren. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **27**, 235.
- , 1924: Die Scheckung der *Oenothera*-Bastarde. Biol. Zentralbl. **44**, 309.
- , 1924: Vererbung bei Artbastarden. 3. Jahresvers. d. deutsch. Gesellsch. f. Vererb.-Wiss. 1923. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **33**, 317.
- , 1925: Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibliotheca Genet. **9**.
- , 1927: Über eine aus *Oenothera suaveolens* durch Bastardierung gewonnene homozygotische *lutescens*-Form. Hered. **9**, 69.
- , 1929: Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererb.-Wiss. Bd. 2, Berlin.
- , 1934: Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Math.-phys. Kl. d. Sächs. Akad. d. Wiss. Leipzig **86**, 241.
- , 1936: Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora, N. F. **30**, 2. Heft.
- , 1936: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. Flora, N. F. Bd. **30**, 454.
- und W. KUPPER, 1921: Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **39**, 201.
- RHOADES, M., 1931: Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea Mays*. Sci. **73**, 340.
- , 1933: The cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea Mays*. Journ. of Genet. **27**, 71.
- RICHARDSON, C. W., 1920: Some notes on *Fragaria*. Journ. of Genet. **10**, 39.
- , 1923: Notes on *Fragaria*. J. of Genetics **13**, 147.
- RIDDLE, O., 1910: Studies with Sudan III in metabolism and inheritance. Journ. Exper. Zool. **8**.
- RIEDE, W., 1929: Eine durch klimatische Faktoren ausgelöste zytoidioplasmatische Veränderung bei *Phaseolus vulgaris*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **14**, 501.
- RISCHKOW, V., 1927: Die Verbreitung des Chlorophylls und der Peroxydasegehalt der Epidermis buntblättriger Pflanzen. Biol. Zentralbl. **47**, 449.
- , 1927: Neue Daten über geäderte Panaschierung bei *Evonymus japonicus* und *Evon. radicans*. Biol. Zentralbl. **47**, 752.
- , 1930: Über die Kontinuität der Plastiden. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. **12**, 294.
- RISCHKOV, V., 1930: Panaschierung und allgemeine biologische Fragen. Arb. Bot. Kab. Centr. Moorversuchsstat. Minsk **1**, 15.
- , 1930: Das Problem der Buntblättrigkeit in der derzeitigen Literatur. Trudy prikl. Bot. gen. i. selekt. **22**, N. 5, 523.
- , 1931: Materialien zur Kenntnis der Periklinalchimären. Biol. Zentralbl. **51**, 677.
- , 1933: Mutationen und Krankheiten des Chlorophyllkernes. Moskau 1933.
- , 1933: Einige genetische, cytologische und physiologische Daten über den *Status albamaculatus*. Genetica **15**, 343.
- und M. BULANOWA, 1931: Über sterile Kulturen von Albinos. Planta **12**, 144.
- RÖSLER, P., 1928: Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Planta **5**, 28.
- ROSEN, D., 1933: On a form of *Geum urbanum* L.  $\times$  *G. rivale* L. with occasional white-green leaves. Hereditas **18**, 81.
- , 1935: *Geum urbanum* L.  $\times$  *G. rivale* L. Weitere Untersuchungen über eine Form, deren Blätter durch Kälte weißbunt werden. Hereditas **20**, 331.
- ROSENBERG, O., 1906: Erbliehkeitsgesetze und Chromosomen. Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellman. Uppsala.
- ROSLER, P., 1923: Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Inaug. Diss. Leipzig.
- ROTH, L., 1927: Untersuchungen über die periklinal bunten Rassen von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **45**, 125.
- RUDENKO, T., 1929: Bildung der Spermazellen bei *Scrophularia nodosa* L. und *S. alata* GILIB. bei der Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch. Bull. Jard. Bot. Kieff **9**, 18—30.
- , 1930: Male cells of Scrophulariaceae. Spermatogenesis and fertilization by *Lathraea squamaria* L. Bull. jard. bot. Kieff **11**, 41—55.
- RUHLAND, W. und K. WETZEL, 1924: Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **42**, 3.
- RUTTLE, M. L., 1928: Chromosome number and morphology. II. Diploidy and partial diploidy in root tips of *Tabacum* haploids. Univ. of California Publ. Bot. II, 213—231.
- RYGG, L. G. and S. M. DARROW, 1932: Paternal and maternal inheritance in *Fragaria*. Science. (N. Y.) 269.
- RYTZ, W., 1929: Über das Wesen der Panaschierung bei Pflanzen. Schweiz. Zeitschr. f. Obst- u. Gartenbau 1929, 331.

- SAUERMANN, O., 1889: Über die Wirkung organischer Farbstoffe auf das Gefieder der Vögel bei stomachaler Darreichung. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. 543.
- SAUNDERS, E. R., 1928: *Matthiola*. Bibliogr. Genet. 4, 141.
- , 1930: The heredity mechanism in *Nolana*. Abstr. V. Intern. Bot. Congr. Cambridge, Section G., 202.
- , 1934: The history, origin and characters of certain interspecific hybrids in *Nolana* and their relation to *Nolana paradoxa*. Journ. of Genet. 29, 387—419.
- SAWYER, M. L., 1917: Pollen-tube and spermatogenesis in *Iris*. Bot. Gaz. 64.
- SCHAFFNIT, E., 1926: Zur Erforschung der Mosaikkrankheiten. Angew. Botan. 8, 304.
- , 1927: Panaschierung und Mosaikkrankheit. Forsch. a. d. Gebiet d. Pflanzenkrankh. 4, 16.
- und H. WEBER, 1927: Über das Vorkommen von intrazellulären Körpern in den Geweben mosaikkranker Rüben. Forsch. a. d. Gebiet d. Pflanzenkrankh. 4, 23.
- SCHERZ, W., 1927: Beiträge zur Genetik der Buntblättrigkeit. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 45, 1.
- SCHICK, R. und H. STUBBE, 1932: Die Gene von *Antirrhinum majus* II. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 62, 249.
- SCHIEMANN, E., 1931: Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Bot. Abhandlg. 18.
- SCHIMPER, A. F. W., 1883: Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 41.
- SCHLENKER, G. und G. MITTMANN, 1936: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von *Epilobium*-Bastarden. Jahrb. f. wiss. Bot. 83, 2, 315.
- SCHLÖSSER, L. A., 1934: Zur Frage der Genomstabilisierung bei Heteroploiden. Biol. Zbl. 54, 436.
- , 1935: Die experimentelle Herstellung einer peraeura-grünen Periklinalechimäre und ihre Bedeutung für das Determinationsproblem. Zeitschr. für indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 8, 222.
- , 1935: Beitrag zu einer physiologischen Theorie der plasmatischen Vererbung. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 69, 159—192.
- SCHNARF, K., 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen.
- SCHNITZLER, O., 1933: Untersuchungen über reziprok verschiedene Bastarde in der Gattung *Epilobium*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 63, 305.
- SCHÜRHOFF, P. N., 1919: Zur Phylogenie des Angiospermen-Embryosackes. Ber. Dt. Bot. Ges. 37, 160—168.
- , 1925: Zur Zytologie von *Saxifraga*. Jahrb. f. wiss. Bot. 64.
- SCHWANITZ, F., 1932: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. V. Protonemaregeneration aus Blättchen, Chloroplastengröße, Chloroplastenzahl, assimilatorische Relation. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 62, 232.
- SCHWARZ, W., 1930: Über die Ursachen und das Zustandekommen der Panaschierung bei einer Form der *Selaginella Martensii* SPRING. fol. var. (Zugleich ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden.) Protoplasma 10, 427.
- , 1930: Über die Entwicklungsmechanik der Panaschierungen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 48, 1. Gen.-Vers.-H. [105].
- SCHWEMMLE, J., 1924: Zur Kenntnis der reziproken Bastarde zwischen *Epilobium parviflorum* und *roseum*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 34, 145.
- , 1935: Die Rolle des Plasmas für die Vererbung. „Der Erbarzt“, Nr. 12, 179.
- SEARS, P. B. and E. METCALF, 1926: The behaviour of pollen starch in a *Geranium* and its bud sport. Journ. of Genet. 17, 33.
- SHATTUCK, C. H., 1905: A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gaz. 40, 209—223.
- SHOEMAKER, D. N., 1905: On the development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gaz. 39, 245—266.
- SHULL, G. H., 1913: Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 31, (40).
- SIRKS, M. J., 1925: The inheritance of seedweight in the gardenbean I. Genetica 7, 119.
- , 1927: De nawerking van prenatale invloed op de ontwikkeling der planten. Bot. Jaarboek Dodonae 20, 57.
- , 1929: Über einen Fall vererbbarer Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls beim Roggen (*Secale cereale*). Genetica 11, 375.
- , 1929: Growth and inheritance of leaf-dimensions in the broad-bean (*Vicia Faba* L.). Proc. Kon. Akad. Amsterdam 32, 1066.
- , 1931: Plasmatic influences upon the inheritance in *Vicia Faba*. I. The elimination of a whole linkage-group in the plasm of *Vicia Faba* MINOR. Proc. Kon. Akad. Amsterdam 34, 1057.
- , 1931: Plasmatic influences upon the inheritance in *Vicia Faba*. II. Different plasmatic reactions upon identical genotypes. Proc. Kon. Akad. Amsterdam 34, 1164.

- SIRKS, M. J., 1932: Plasmatic influences upon the inheritance in *Vicia Faba*. III. The elimination of a definite factor (variegated) as caused by the type of plasm. Proc. Kon. Akad. Amsterdam, Afd. Natuurk. **34**, 1340.
- , 1932: Beiträge zu einer genotypischen Analyse der Ackerbohne, *Vicia Faba* L. *Genetica* **13**, 209.
- SITOWSKI, L., 1905: Biologische Beobachtungen über Motten. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-naturw. Kl. 534.
- , 1910: Experimentelle Untersuchungen über vitale Färbungen der Mikrolepidopterenraupen. Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, math.-naturw. Cl., Reihe B. 775.
- SKALINSKA, M., 1927: Sur les causes d'une disjonction non typique des hybrides entre différentes espèces du genre *Aquilegia*. (Über die Ursachen einer atypischen Spaltung der Bastarde zwischen verschiedenen Arten der Gattung *Aquilegia*.) Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **96**, 18, 1485.
- , 1928: Sur les causes d'une disjonction non typique des hybrides du genre *Aquilegia*. Acta Societatis Botanicorum Poloniae V, 2, 141.
- , 1929: Das Problem des Nichterscheinens des väterlichen Typus in der Spaltung der partiell sterilen *Aquilegia*-Species-Bastarde. Acta Soc. Bot. Polon., VI, 2, 138.
- , 1930: A new case of unlike reciprocal hybrids in *Aquilegia*. Vth Internat. Botan. Congress, Cambridge (Section G, Genetics and Cytology). Abstracts of Communications 154.
- , 1930: On the significance of the cytoplasm in matroclinous hybrids of *Aquilegia*. Acta Biologiae Experimentalis V, 1, 1.
- SMITH, LANGLEY, 1915: Variegation in *Pelargonium*. Journ. Roy. Hort. Soc. **41**, XXXVI.
- SMITH, W. K. and Y. B. HARRINGTON, 1929: Wheat albinos. Journ. of Hered. **20**, 19.
- SÓ, M. and Y. IMAI, 1918: On the Xenia in the barley. Bot. Mag. Tokyo **32**, 205.
- — and YASUFUSA TERASAWA, 1919: On the non-mendelian inheritance of *Raphanus sativa*. Bot. Mag. Tokyo **33**, 21. (Japanisch ohne Resumé in anderer Sprache.)
- , 1921: On the inheritance of variegation of barley. Japan. Journ. Genet. **1**, 21 (japanisch).
- SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, 1907: Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Ztg. **65**, I, 45.
- SPEMANN, H., 1924: Vererbung und Entwicklungsmechanik. 3. Jahresvers. d. Deutsch. Gesellsch. f. Vererb.-Wiss. 1923. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **33**, 272.
- SSACHAROFF, G. P., 1930: Vorläufige Ergebnisse einer Beobachtung über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **55**, 145.
- STAHL, E., 1877: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. II. Über die Bedeutung der Hymenialgonidien.
- STANDFUSS, M., 1896: Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge. Jena.
- STAPLEDON, R. G., 1925: Selection work on herbage plants. Rept. Proc. Imp. Botan. Confer. Cambridge.
- STEHLIK, V., 1921: Beitrag zum Studium der Abnormitäten bei der Zuckerrübe. Die Weißblättrigkeit (*Albicatio*). Zeitschr. f. Zuckerind. d. tschechoslow. Rep. **45**, 48, 409.
- STERN, C., 1935: The behavior of unstable genic loci. An hypothesis. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **21**, 202—208.
- STOMPS, T. J., 1920: Über zwei Typen von Weißbrandbunt bei *Oenothera biennis*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **22**, 261.
- , 1923: Erbllichkeit und Chromosomen. Jena.
- , 1929/1930: Über Parthenogenesis infolge Fremdbefruchtung bei *Oenothera*. Ber. üb. d. 7. Jahresvers. d. Deutsch. Gesellsch. f. Vererb.-Wiss. 1929, 243.
- STRASBURGER, E., 1909: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena.
- STROMAN, G. N., 1924: Genetic relations of chlorophyll and anthocyanin seedling characters in maize. *Genetics* **9**, 91.
- , 1924: The inheritance of certain chlorophyll characters in maize. *Genetics* **9**, 493.
- , and C. H. MAHONEY, 1925: Heritable chlorophyll deficiencies in seedling cotton. Texas Agr. Exp. Stat. Bull. **333**.
- STUBBE, H., 1933: Labile Gene. *Bibliographia Genetica* X, 299—355.
- , 1935: Das Merkmal *Acorrugata*, eine willkürlich auslösbare, dominante und labile Genmutation von *Antirrhinum majus* L. Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Klasse, N. F., Gruppe VI, Bd. 2.
- , 1935: Über den Einfluß artfremden Plasmas auf die Konstanz der Gene. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **70**, 161.
- STUMMER, A. und F. FRIMMEL, 1929: Beiträge zur Genetik des Weinstockes. II. Vererbung der Panaschüre. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung A **15**, 431.
- STURTEVANT, A. H., 1915: The behavior of the chromosomes as studies through linkage. Zs. indukt. Abst. Vererb. **13**.

- STURTEVANT, A. H., 1920: Genetic studies in *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **5**, 488.
- , 1923: Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. *Science*, n. ser. **58**, 269.
- SUESSENGUTH, K., 1923: Über die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* Hook. *Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch.* **41**, 16.
- SVERDRUP, A., 1927: Linkage and independant inheritance in *Pisum sativum*. *Journ. of Genet.* **17**, 221.
- SWINGLE, W. T., 1928: Metaxenia in the date palm, possibly a hormone action by the embryo or endosperm. *Journ. of Hered.* **19**, 241.
- SZABUNIEWICS, B., 1929: Über die Anpassung des *Paramaecium caudatum* an höhere Temperatur und über Vererbung dieser Anpassung. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **52**, 414.
- TÄCKHOLM, G.: Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Horti. Bergiani* **7**.
- TAKAGI, FUMI, 1929: On the inheritance of some characters in *Glycine Soja*, Bentham (Soy-Bean). *Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ.* 4 ser. **4**, 577.
- TAKEZAKI, Y., 1922: Lectures in crop breeding. Tokyo (japanisch).
- , 1923: Vorlesungen über die Verbesserung landw. Kulturpflanzen auf experim. Grundlage. (Zikken Saku motu Kairyô Kôgi.) Tokyo (japanisch).
- TAMMES, T., 1911: Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. *Rec. trav. botan. néerland.* **8**, 201.
- , 1922: Genetic analysis, schemes of co-operation and multiple allelomorphs of *Linum usitatissimum*. *Journ. of Genet.* **12**, 19.
- TANAKA, Y., 1919: Lectures on heredity in the silkworm. Tokyo, Meibundo (japanisch).
- , 1924: Maternal inheritance in *Bombyx mori*. *Genet.* **9**, 479.
- TAVČAR, A., 1926: Die Vererbung der Samendimensionen von *Phaseolus vulgaris* L. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **40**, 83.
- TERAO, H., 1918: Maternal inheritance in the soy-bean. *Amer. Natur.* **52**, 51.
- and NAGAHARU U, 1929: A vegetative mutation and maternal inheritance of a white-margined variegation in *Petunia*. (Japan. mit engl. Zusammenfassung.) *Japan. Journ. Genet.* **4**, 86.
- and SADAÔ NAKATOMI, 1929: On the inheritance of chlorophyll colorations of cotyledons and seed-coats in the soy-bean. (Japan. mit engl. Zusammenfassung.) *Japan. Journ. Genet.* **4**, 79.
- TERESAWA, Y., 1922: Vererbungsversuche über eine mosaikfarbige Sippe von *Celosia cristata*. *Bot. Mag.* **36**, 75.
- THOMAS, R. HAIG, 1913: *Nicotiana* crosses. C. R. IV Conf. intern. de Génétique, Paris 1911. 450.
- THOMPSON, W. P., 1930: Causes of difference in success of reciprocal interspecific crosses. *Amer. Natur.* **64**, 407.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1933: Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. III. Röntgenmutationen in entgegengesetzten Richtungen am forked-Locus von *Drosophila melanogaster*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **64**, 173—175.
- , 1933: Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. IV. Röntgenmutationen in verschiedenen Richtungen am white-Locus von *Drosophila melanogaster*. *Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **65**, 278—292.
- , 1935: Über „mütterliche Vererbung“ bei *Drosophila*. *Naturwiss.* **23**, 494.
- TIRELLI, M., 1933: Studi sperimentali sul meccanismo dell eredità ooplasmatica. *Boll. Zool.* **4**, 163.
- TISCHLER, G., 1921/22: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Bd. II, 505, Hdb. d. Pflanzenanatomie Berlin, Gebr. Borntraeger.
- TJEBBES, K. en H. N. KOOIMAN, 1919: Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, III Albinism. *Genetica* **1**, 323.
- , 1919: Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, III Albinism. *Genetica* **1**, 532.
- TOLLENAAR, D. en H. A. MIDDELBURG, 1930: Grondslagen en resultaten der tegenwoordige veredeling bij de Vorstenlandsche Tabak (with summary: Principles and results of recent tobaccobreeding in the Vorstenlanden). *Meded. Proefst. Vorstenl. Tabak* **63**.
- TOURNOIS, J., 1911: Formations d'embryons chez le Houblon par l'action du pollen du Chauvre. *C. R. Ac. Sci. Paris V*, **153**, 1160.
- , 1914: Études sur la sexualité du Houblon. *Ann. d. sc. nat.* **19**, 49.
- TOXOPEUS, H. J., 1927: Erblchkeitsuntersuchungen an *Nigella damascena* L. *Genetica* **9**, 341.
- TOYAMA, K., 1912: On certain characteristics of the silk-worm, which are apparently non-mendelian. *Biol. Zentralbl.* **32**, 593.

- TOYAMA, K., 1913: Maternal inheritance and Mendelism. (First Contribution.) Journ. of Genet. **2**, 351.
- TRELEASE, W., 1908: Variegation in the *Agaveae*. Wiesner-Festschrift 332.
- TREVOR CLARKE, M., 1866: On a certain phenomenon of hybridism observed in the genus *Matthiola*. Gard. Chronicle 588.
- TROW, A. H., 1917: On „albinism“ in *Senecio vulgaris* L. Journ. of Genet. **6**, 65.
- TSCHERMAK, A. v., 1910: Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Umschau **14**, 764—766.
- , 1910: Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Biol. Zentralbl. **30**, 641.
- , 1912: Über Abänderung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Urania (Wien) **5**, 2—4.
- , 1912: Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Arch. f. d. ges. Physiol. **148**.
- , 1915: Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbenänderung (Farbxenien und Färbungstelegonie). Biol. Zentralbl. **35**, 46—63.
- , 1915: Gibt es eine Nachwirkung hybrider Befruchtung — sogenannte Telegonie? Deutsch. landw. Presse **54**.
- , 1915: Über die Wirkung von Bastardierung auf die Vogeleischale. Xenodochie und Telegonie. Prag. Med. Wochenschr. **40**, 22.
- , 1917: Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzung von Hühnerrassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlageschwächung oder Genasthenie). Biol. Zentralbl. **37**, 217—277.
- TSCHERMAK, E., 1901: Ausgabe von G. Mendels „Versuche über Pflanzenhybriden“ in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften **121**, 55, Engelmann, Leipzig.
- , 1906: Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. (II. Mitteil.) Kreuzungsstudien am Roggen. Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchswesen i. Österreich.
- , 1922: Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **28**, 23.
- , 1928: Einige Bastardierungsergebnisse an Linsen und Ackerbohnen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse, Abt. I, **137**, 171.
- , 1931: Über Xenien bei Leguminosen. Zeitschr. f. Züchter, R. A. Pflanzenzüchtung **16**, 73—81.
- , 1935: Über hybridogene Pseudoparthenogenesis. „Der Züchter“ **7**, 137.
- TSCHERNOYAROW, M., 1915: Les nouvelles données dans l'embryologie du *Myosurus minimus* L. Mém. soc. nat. Kiew. **24**, 95—170.
- , 1935: Über Jungfernzeugung nach Artkreuzung (hybridogene Parthenogenesis). Forschungen u. Fortschritte **11**, 413.
- TSINEN, SOU, JOU, 1924: Recherches sur l'histologie des plantes panachées et sur le mécanisme cytologique de la panachure. Thèse, Nancy.
- U, NAGAHARU, 1932: On the reappearance of haploid in the Japanese morning glory. Jap. Journ. of Bot. **6**, 225.
- , 1932: On the appearance of a haploid in the Japanese morning glory, *Pharbitis Nil*, Chois. Jap. Journ. Genet. **6**, 203.
- UDA, HAJIME, 1923: On „maternal inheritance“. Genetics **8**, 322.
- UFER, M., 1936: Erblchkeitsuntersuchungen an Freak of nature. Ein Beitrag zur Frage der nicht-mendelnden Vererbung chlorophylldefekter Formen von *Pelargonium*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **71**, 281.
- UMEYA, YOSITIRÔ, 1925: On the experiments of ovarian transplantation and blood transfusion in the silkworm, with special reference to the alteration of voltinism. Jap. Journ. Genet. **3**, 178.
- URBAN, J., 1873: Prodrömus einer Monographie der Gattung *Medicago* L. Verh. d. Botan. Ver. f. Brandenburg **15**, 1. Der allgem. Teil, S. 2—35, erschien auch gesondert als Inaug.-Diss.
- , 1873: Über Keimung, Blüten- und Fruchtbildung bei der Gattung *Medicago*. Inaug.-Diss. Berlin.
- VASSILJEV, B. J., 1936: A haploid plant of *durum* wheat, *Triticum durum* DESF. C. r. d. l'Acad. d. Sciences d. l' U. S. S. R. **1**, V, 243.
- VEATCH, COLLINS and C. M. WOODWORTH, 1930: Genetic relations of cotyledon color types of soybeans. Journ. Amer. Soc. Agronom. **22**, 700.
- VESTERGAARD, H. A. B., 1914: Jagttagelser vedrörende bladgröntlöse Bygplanter. Tidsskr. f. Planteavl. **21**.

- VÖCHTING, H., 1904: Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 144.
- VRIES, H. DE, 1901: Die Mutationstheorie. I. Bd. Leipzig.
- WALLER, A. E., 1917: Xenia and other influences following fertilization. Ohio Journ. of Sci. **17**.
- WALTHER, AD. R., 1914: Über den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrb. **46**, 80—104.
- WARREN, VON C., 1924: Inheritance of egg size in *Drosophila melanogaster*. Genetics **9**, 41.
- WARREN, E., 1919: The pure line hypothesis and the inheritance of small variations. South Afric. Journ. Sci. **15**, 535.
- , 1932: A fertile mule. Nature **129**, 130.
- WATANABE, K., 1918: Studies on voltinism in the silkworm. First contribution. Rep. Seric. Exp. Stat. **3**, 397 (japanisch).
- , 1919: Second contribution. Rep. Seric. Exp. Stat. **4**, 87 (japanisch).
- WATKINS, A. E., 1927: Genetic and cytological studies in wheat. III. Journ. of Genet. **18**, 375.
- WEESE, J., 1924: Zur Kenntnis der Anatomie der Samen eines Linsen-Wickenbastardes. Mitteil. d. bot. Inst. d. techn. Hochsch. Wien.
- WEISS, F. E., 1934: Variegated foliage. Proc. Linn. Soc. London **145**, 135.
- WELLENSIEK, S. J., 1925: Genetic monograph on *Pisum*. Bibliogr. Genet. **2**, 343.
- WELLINGTON, R., 1913: Natural and artificial parthenogenesis in the genus *Nicotiana*. Amer. Natur. **47**, 279.
- WELSFORD, E. J., 1914: Genesis of male nuclei in *Lilium*. Ann. Bot. **28**.
- WETTSTEIN, F. v., 1924: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **33**, 1.
- , 1926: Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. d. Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-physik. Kl. 250. Sitzung v. 25. Febr. 1927.
- , 1928: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. II. Biblioth. Genet. **10**.
- , 1928: Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **46**, (32).
- , 1930: Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung. II. Nachr. d. Gesellsch. d. Wiss. z. Göttingen, Math.-phys. Kl. **2**, 109.
- WEXELSEN, H., 1932: Segregations in red clover (*Trifolium pratense* L.). Hereditas **16**, 219.
- WHITE, O. E., 1917: Studies of inheritance in *Pisum*. II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. Proc. Amer. Phil. Soc. **56**, 487.
- , 1917: Inheritance studies in *Pisum*. IV. Interrelation of the genetic factors of *Pisum*. Journ. Agr. Res. **11**, 167.
- and D. J. NEFF, 1926: The genetic analysis of peas (*Pisum*). Brooklyn Bot. Gard. Rec. **15**, 60.
- WICHLER, G., 1913: Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *Dianthus deltooides* nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen der Gattung *Dianthus*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **10**, 177.
- WIEBE, G. A., 1924: Albinism in barley. Journ. of Hered. **15**, 221.
- WIEGAND, A., 1874: Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. I. Braunschweig.
- WIEGMANN, A. F., 1828: Über Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. Braunschweig.
- WILSON, JOHN H., 1906: Infertile hybrids. 3. Intern. Conf. on Genetics. London.
- WINGARD, S. A., 1927: The immediate effect of cross-pollination on the size and shape of bean seed. Genetics **12**, 115.
- WINGE, Ö., 1914: The pollination and fertilisation processes in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* WEB. et ZUCC. C. R. Laborat. Carlsberg **11**, Nr. 1.
- , 1917: The chromosomes. Their numbers and general importance. C. R. d. trav. d. Laborat. de Carlsberg **13**, 131.
- , 1919: On the non-mendelian inheritance in variegated plants. C. R. d. trav. d. Laborat. de Carlsberg **14**, 1.
- , 1923: On sex-chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. C. R. Laborat. Carlsberg **15**, Nr. 5.
- , 1931: X- and Y-linked gene in *Melandrium*. Hereditas **15**, 127.
- WINKLER, H., 1908: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rec. botan. **2**.
- , 1924: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. 3. Jahresvers. d. deutsch. Gesellsch. f. Vererb.-Wiss. 1923. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **33**, 238.
- WISSELINGH, C. VAN, 1920: Über Variabilität und Erblichkeit. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **22**, 65.

- WOODWORTH, C. M., 1921: Inheritance of cotyledon, seed-coat, hilum and pubescence colors in soy-beans. *Genetics* **6**, 487.
- , 1928: Relative infrequency of soy-bean varieties having only one factor for yellow cotyledons. *Genetics* **13**, 453.
- WORSLEY, A., 1906: Hybrids among the *Amaryllidae* and *Cactaceae*, with some notes on variation in the *Gesneraceae* and the genus *Senecio*. Rep. 3. Intern. Conf. on Genetics 405. London.
- WYLIE, R. B., 1923: Sperms of *Vallisneria spiralis*. *Bot. Gaz.* **75**.
- YAMAGUCHI, Y., 1918: Beitrag zur Kenntnis der Xenien bei *Oryza sativa* L. *Bot. Mag. Tokyo* **32**, 83.
- YAMASAKI, Y., 1934: The haploid plant of common wheat, *Triticum vulgare* Host. *Cytologia* **5**, 305.
- YASUDA, SADAŌ and TOSHIO KITAMUNA, 1930: A metaxenia-like phenomenon found in some plants of *Solanaceae* (Preliminary Report). *Jap. Journ. Genet.* **6**, 3—4.
- YASUI, KONO, 1920: Genetical studies in Japanese morning glory. I. The inheritance of albinism and purple color in the stem and leaves. *Bot. Mag. Tokyo* **34**, 141.
- , 1929: Studies on the maternal inheritance of plastid characters in *Hosta japonica* ASCHERS. et GRAEBN. f. *albomarginata* MAK. and its derivatives. *Cytologia* **1**, 192.
- YOUNG, M. S., 1907: The male gametophyte of *Dacrydium*. *Bot. Gaz.* **44**, 189—196.
- ZAMELIS, A., 1931: Über Entstehung neuer Sippen durch Monogenesis. (Vorl. Mitt.) *Acta Horti. Bot. Univ. latv. (Riga)* **6**, 193.
- und A. MELDERIS, 1931: Pseudogamie bei der selbststerilen *Veronica pinnata* L. infolge Bestäubung mit dem Pollen von *Veronica longifolia* L. *Acta Hort. Bot. Univ. latv.* **6**, 159.
- ZAPPAROLI, T. V., 1927: „Hernious“ seeds in maize, another hereditary endosperm character. *Journ. of Hered.* **18**, 461.
- ZEDERBAUER, E., 1926: Apfelxenien. *Fortschr. d. Landw.* **1**, 8.
- ZIMMERMANN, A., 1891: Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern. *Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle*, Heft II, 81.
- , 1893: Über zwei abnorme Embryonen von *Vicia Faba*. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **11**, 18.
- ZIRKLE, C., 1929: Development of normal and divergent plastid types in *Zea Mais*. *Bot. Gaz.* **88**, 186.
- ZOJA, L. u. R., 1891: Intorno ai plastiduli fucsinofili. *Mem. R. Ist. Lomb.* **16**, Cl. Sc. m. e. n. Milano.
-



