



Fig. 8. Verschiedene Blütenformen, die außer völlig normalen Blüten auf einer *variabilis*-Pflanze nebeneinander vorkommen.

Bibliotheca Genetica

herausgegeben von

Professor Dr. E. Baur

Band IV

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS WESEN, DIE ENTSTEHUNG UND DIE VERERBUNG VON RASSENUNTERSCHIEDEN BEI ANTIRRHINUM MAJUS

VON

Erwin Baur

1875-1933!

Mit 49 Textabbildungen, 3 Stammbaumtafeln und 5 farbigen Tafeln

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1924

INHALT

	Seite
Fragestellung	1
Material	2
Technik	4
Terminologie	5
Die Erbfaktoren	6
Kreuzungsbeispiele	42
Kreuzungsversuche mit wilden Sippen	89
Die Natur der Erbfaktoren	95
Die Entstehung der „Faktoren“	100
Die Häufigkeit der Mutationen	143
Die Rolle der Faktormutationen in der Evolution	145
Die dauernd mutierenden Sippen in ihrer Bedeutung für die Frage der Selektions- wirkung in reinen Linien und in Klonen	148
Die Entstehung von rezessiven Sproßsektoren auf heterozygoten Diplonten	153
Die von andern Autoren für <i>Antirrhinum</i> formulierten Erbfaktoren	155
Die Wirkung strengster Inzucht auf <i>Antirrhinum majus</i> und die verwandten Arten	156

Die Versuche, über die ich in den folgenden Kapiteln berichte, begannen im Jahre 1904 im kleinen Maßstabe und sind dann, an Umfang rasch zunehmend, bis heute durchgeführt worden. Abgesehen vom Jahre 1914, in dem ich nur wenige Aussaaten gemacht hatte, waren in jedem Sommer des letzten Jahrzehnts rund 25—50000 Pflanzen in Kultur, und bisher wurde von rund 8000 Einzelpflanzen die Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung sowie aus mehr oder weniger zahlreichen Kreuzungen herangezogen. Veröffentlicht habe ich bisher nur drei kurze Mitteilungen (Baur 1—3)¹⁾, ein Teil der Versuchsergebnisse ist aber bereits in meiner „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“ verwertet.

Fragestellung

Die Versuche sollten Auskunft geben über die folgenden Fragen:

1. Lassen sich tatsächlich die erblichen Rassenunterschiede innerhalb der Spezies *Antirrhinum majus* ganz oder fast ganz auf die verschiedenen Kombinationen von verhältnismäßig wenigen mendelnden Faktoren zurückführen?

2. Wieviel mendelnde Faktoren kommen in Betracht und nach welchen Gesetzmäßigkeiten erfolgt die Vererbung?

3. Wie und in welcher Häufigkeit entstehen erstmalig vererbbare Rassenunterschiede („Faktoren“)?

Die gestellten Fragen können heute im wesentlichen beantwortet werden.

Inzwischen ist dann an einem anderen in sehr vieler Hinsicht günstigeren Objekt, an *Drosophila*, von Morgan und seinen Mitarbeitern eine ähnliche umfangreiche Analyse in mustergültiger Weise durchgeführt worden, so daß sehr vieles, das in nachstehendem mitgeteilt ist, durchaus nicht mehr grundsätzlich neu ist. Andererseits aber zeigt sich doch ein geradezu erstaunlicher Parallelismus mit den Befunden der Morgan-Schule. Das ist um so wichtiger, als es sich hierbei doch um sehr verschiedenartige Organismen, eine Fliege und eine Blütenpflanze,

¹⁾ Literaturliste am Schluß der Abhandlung.

handelt. Am auffälligsten ist dieser Parallelismus in den Koppelungserscheinungen, auf die in dem zweiten Teil dieser Untersuchungen näher eingegangen werden wird.

Material

Als Versuchsmaterial dienten zunächst die kultivierten Rassen von *Antirrhinum majus*, später wurde eine Anzahl von wilden Sippen von *A. majus* sowie eine große Zahl anderer nicht kultivierter Arten der Gattung *Antirrhinum*, Sectio *Antirrhinastrum*, ebenfalls mituntersucht. Ich begann mit einigen wenigen, 1903 von Haage & Schmidt in Erfurt bezogenen Samenproben und suchte dann im Laufe der Jahre alles zusammen, was von Farben- und Formenrassen im Handel erhältlich war, und was ich von wildem Material, vor allem aus Spanien, bekommen konnte. Ich säte zu diesem Zweck alles aus, was unter den verschiedensten Namen im Handel auftauchte, und durchmusterte auch vielfach persönlich die Zuchtgärten der größeren Saatzuchtbetriebe Deutschlands. Samenmaterial der Wildformen erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit einer Reihe von Kollegen, vor allem bin ich den Herren Jahn, Mader, Magnus, Maynar, Ostefeld und Pascher zu großem Dank verpflichtet.

Ich kann im Rahmen dieser Mitteilung nicht näher auf die recht wenig geklärte Systematik der Gattung *Antirrhinum* eingehen, bemerke nur, daß die Arten der Sectio *Antirrhinastrum* sich mit den Arten der anderen Gattungssektionen nicht kreuzen lassen, wohl aber alle Arten der Sectio *Antirrhinastrum* untereinander.

Die Sectio *Antirrhinastrum* ist ausschließlich mediterran. Im Gebiete des östlichen Mittelmeeres bis nach Süd-Italien ist *Antirrhinum siculum* weit verbreitet. Von Mittel-Italien bis zum Golf von Lyon geht, anscheinend in einzelnen zerstreuten Standorten, die scharfumgrenzte Spezies *Antirrhinum tortuosum*. Um die Riviera herum, nach Norden bis zum Genfer See, nach Westen bis in die Pyrenäen vordringend, ist die ebenfalls gut abgegrenzte, aber doch in sich ziemlich vielförmige Spezies *Antirrhinum latifolium* weit verbreitet. In Spanien finden wir eine große Zahl von sehr stark verschiedenen Arten z. B. *Antirrhinum majus* mit sehr viel Unterarten, ferner *A. glutinosum*, *A. molle*, *A. semper-virens*, *A. hispanicum*, *A. Ibanyezii* sowie eine große Menge anderer noch nicht beschriebener wilder Spezies.

Die einzelnen spanischen Arten scheinen auf der Pyrenäenhalbinsel weit verbreitet zu sein und sich dabei in der Natur im allgemeinen rein

zu erhalten, während sie sich im Garten, nebeneinander kultiviert, sofort kreuzen. Ich habe z. B. ein und dieselbe sehr scharf charakterisierte wilde Spezies (unbeschriebene neue Art) einmal von Lissabon das andere Mal von Sevilla erhalten, die beiden Sippen sind nicht voneinander zu unterscheiden. *A. majus*, zu welcher Art alle unsere Kulturrasen gehören, kommt in sehr zahlreichen, mehr oder weniger verschiedenen Rassen in den Pyrenäen und im übrigen Spanien vor. Wie weit ursprünglich wilde Sippen von *A. majus* auch in Italien einheimisch sind, ist heute sehr schwer zu entscheiden. Möglich wäre jedenfalls, daß die vielen wilden italienischen Bestände von *A. majus* verwilderte Gartenpflanzen sind.

Abgesehen von *Antirrhinum siculum*, das sich nur sehr schwer mit den übrigen Arten kreuzen läßt, und dann nur teilweise fertile Bastarde ergibt, lassen sich, wie vorhin schon erwähnt, alle anderen von mir untersuchten Spezies der Sectio *Antirrhinastrum*, trotz ihrer sehr großen anatomischen und physiologischen Unterschiede ohne weiteres kreuzen und geben völlig fertile Bastarde, die durchweg Kompromißbildungen zwischen den Elternarten darstellen und in F_2 eine ungeheuer bunte Aufspaltung ergeben. Eine Vorstellung von einer solchen bunten F_2 -Generation mag der weiterhin von Lotsy (1) genauer untersuchte, ursprünglich von mir hergestellte Bastard *A. majus* \times *A. glutinosum* geben.

Die kultivierten Gartenrasen stammen offenbar im wesentlichen von *A. majus*. Daß Kreuzungen mit anderen Arten, speziell mit *A. latifolium* im größeren Umfange beteiligt sind, ist mir wenig wahrscheinlich, wie später noch näher begründet werden soll. Man erhält zwar aus jeder Kreuzung von *A. majus* mit einer anderen Spezies in F_2 eine fast unübersehbare Mannigfaltigkeit von Formen und Farben, aber gerade die Gartenrasen erhält man auf diesem Wege nicht. Die Gartenrasen beruhen vielmehr fast ausschließlich auf rezessiven Erbfaktoren, die in allen wilden Arten homozygotisch dominant enthalten sind.

Die Gartenrasen von *A. majus* zeigen zwar im allgemeinen Fremdbefruchtung durch Hummeln, Schmetterlinge u. a. Insekten, aber sie sind dabei ganz gut selbstfertil. Fremder Pollen befruchtet jedoch wesentlich rascher als eigener Pollen. Ich teile darüber später noch einige Versuche mit. Erzwungene fortgesetzte Selbstbestäubung führt zu einer je nach den einzelnen Sippen ungleich starken Schwächung (Inzuchtdegeneration), die sich in Schwachwüchsigkeit und teilweiser Sterilität äußert.

Von den wilden Arten, die normalerweise alle Fremdbefruchter sind, ist *A. siculum* auffällig gut selbstfertil und zeigt keine deutliche Inzuchtwirkung. Die übrigen Arten sind in sehr verschieden hohem Grade selbststeril. Z. B. ist *A. latifolium* im ersten Lebensjahre zunächst selbststeril, gegen den Herbst hin ergibt auch Selbstbestäubung keimfähige Samen. Die spanischen Arten sind zum Teil völlig selbststeril, ergeben auch im 2. und 3. Lebensjahr aus Selbstbefruchtungen niemals eine Samenbildung. Das gilt z. B. für die sehr gut charakterisierte Spezies *A. Ibanyezii*. Die wilden Sippen von *A. majus* sind ebenfalls teilweise völlig selbststeril, teilweise geben sie bei Selbstbestäubung eine geringe Anzahl von Samen. Stark geschädigt durch Inzucht werden alle.

Die Selbstfertilität der Gartenrassen von *A. majus* bringt für das Experiment sehr viele Vorteile mit sich. Das gleiche gilt auch für die große Zahl von Samen, 2—400, die man aus einer einzigen Blüte bekommt. Besonders für Rückkreuzungsversuche bedeutet das eine sehr große Erleichterung. Vorteilhaft ist ferner, daß man die einzelnen Pflanzen jahrelang am Leben erhalten und, wenn nötig, auch vegetativ unbegrenzt vermehren und fortpflanzen kann.

Der größte Nachteil, den *A. majus* für meine Versuche geboten hat, besteht darin, daß man in unserem Klima im Jahre nur eine Generation heranziehen kann und daß ferner die Pflanze im Freien unseren Winter meist nicht durchhält.

Technik

Die Technik der Vererbungsversuche ist sehr einfach. Kastrieren kann man die Blüte, so lange die Antheren noch geschlossen sind, d. h. bis unmittelbar vor dem Öffnen der Blüte. Zum Schutz gegen ungewollte Bestäubungen verwende ich Pergamintüten. Alle Pflanzen, die als Samenträger dienen sollen, werden „zu Stammpflanzen gemacht“, d. h. sie werden in Töpfen herangezogen, oder sie werden — auch noch während der Blütezeit! — erst zu diesem Zwecke eingetopft, was die Pflanzen sehr leicht ertragen.

Über meine Art der Buchführung genügt wohl die Angabe, daß jede Pflanze, von der überhaupt Nachkommenschaft gezogen wird, in ein Stammbuch (Kartothek) eingetragen wird und eine (fortlaufend durch alle Jahre!) „Stammbuchnummer“ erhält. Mit dieser Stammbuchnummer, z. B. „A. 2245“, werden also in diesen Mitteilungen die Pflanzen be-

zeichnet. Jede Saat erhält im „Saatbuch“ des betreffenden Jahres ein eigenes Blatt und eine Nummer. In dieses Saatbuch werden alle Beobachtungen eingetragen, die dann weiterhin im Laufe des Jahres mit den Pflanzen dieser Aussaat gemacht werden. Die Aussaaten werden bezeichnet z. B. als: „S. 21, 315“ d. h. Saat Nr. 315 des Jahres 1921.

Um gegen Schriftfehler u. dergl. geschützt zu sein, führe ich ganz konsequent durch, daß sowohl jede Stammpflanze wie jede Saat in allen Notizen, Etiketten usw. noch durch eine Kontrollzahl bezeichnet wird. Als diese Kontrollzahl dient für die Stammbuchnummern die Saatnummer, aus der die betreffende Pflanze stammt. Wenn also z. B. „A 2245“ stammt aus der Aussaat Nr. 554 des Jahres 1910 d. h. aus „S. 10, 554“ dann wird weiterhin diese Pflanze in allen Notizen und auf allen Etiketten immer durch die zwei Zahlen A. 2245, 554 gekennzeichnet. Passiert irgendein Schreibfehler, wird z. B., was sehr leicht geschehen kann, statt 2245 die Zahl 2254 geschrieben, so meldet sich dieser Fehler sofort, weil jetzt zwischen Hauptzahl und Kontrollzahl ein Widerspruch besteht, denn „A. 2254“ hat, da es aus einer ganz anderen Aussaat stammt, nicht die Kontrollzahl 554.

Die Auszählung von spaltenden Generationen erfolgt meist in der Weise, daß die gezählten Pflanzen aus dem Beet ausgerissen und beseitigt werden. Alle diese Arbeiten nahm und nehme ich fast ausnahmslos selbst vor.

Terminologie

Heißen wir den Teil einer Zelle, der die Arteigenheit bedingt, mit Naegeli „Idioplasma“, dann muß jedem Rassenunterschied irgend eine Verschiedenheit der Idioplasmen der beiden Rassen entsprechen. Die Verschiedenheit des Idioplasmas ist das Primäre, die am fertigen Organismus sichtbar werdenden Rassenunterschiede sind ganz sekundäre Folgeerscheinungen dieser primären Idioplasmaverschiedenheiten. Der fertige Organismus ist erst das Endglied einer langen Entwicklung, winzige Unterschiede im Anfangsstadium können weitgehende Unterschiede im späteren Entwicklungsstadium bedingen. Welcher Art die primären „idioplasmatischen“ Rassenunterschiede sind, wissen wir nur in ganz vereinzelt Fällen, wir können sie im allgemeinen nur umschreiben durch ihre Folgen, d. h. durch die an den Organen der fertigen Organismen erkennbaren erblichen Verschiedenheiten.

Eine sorgfältige Analyse der erblichen Unterschiede der fertigen Organismen läßt aber ganz bestimmte Schlußfolgerungen zu auf die primären, idioplasmatischen Grundunterschiede, die allen Verschiedenheiten der fertigen Organismen zugrunde liegen: Jede auf dem Wege der Bastardierung gewonnene Vererbungsanalyse irgend einer Tier- oder Pflanzenart ergibt, daß den äußerlich erkennbaren Rassenunterschieden die als „Erbeinheit“, „Faktor“, „Gen“ usw. bezeichneten primären Unterschiede zugrunde liegen müssen. Und der Gedanke liegt nahe genug, daß die verhältnismäßig wenigen „Faktoren“, auf deren verschiedene Kombinationen alle Unterschiede der fertigen Organismen sich zurückführen lassen, nichts anderes sind als eben die **idioplasmatischen Grundunterschiede**.

Eine Erbeinheit, ein Gen, ein Faktor ist also in dieser Vorstellungsweise kein körperliches Etwas, sondern irgend ein unbekannter **Unterschied** im Bau des Idioplasmas zweier Haplonten.

Weil sich mit dem Wort „Gen“ fast zwangsläufig bei den meisten Menschen immer die Vorstellung verknüpft, ein Gen sei ein bestimmtes, definierbares Idioplasmastückchen, gebrauche ich diesen Ausdruck nicht, sondern rede nur von „Grundunterschied“ oder von „Faktor“.

Die Erbfaktoren

Innerhalb der Spezies *Antirrhinum majus* besteht auf den ersten Blick ein ganz unabsehbarer Reichtum von Rassen, die sich in Blütenfarbe, Blütenform, Blattfarbe, Blattform, Behaarung, Wuchs, physiologischem Verhalten usw. unterscheiden. Schon im Handel sind Hunderte von Rassen erhältlich, ich selbst kenne viele Tausende.

Da es aussichtslos schien, alle überhaupt an der ganzen Pflanze vorkommenden Rassenunterschiede zu verfolgen, habe ich mich darauf beschränkt, nur Blütenfarbe, Blütenform, Blattfarbe und Blattform, diese aber lückenlos zu verfolgen. Das wichtigste Ergebnis ist zunächst, daß abgesehen von den albomaculata-Rassen **alle** überhaupt von mir in den langjährigen Kulturen und an Material aus den verschiedensten Bezugsquellen vorgefundenen Rassenunterschiede der Blütenfarbe, Blütenform, Blattfarbe und Blattform zurückführbar sind auf immer wieder andere Kombinationen einer Anzahl von „Faktoren“, die alle nach dem Spaltungsgesetz, allerdings mit vielen Störungen durch Koppelungen vererbt werden, und von denen im Nachstehenden eine Anzahl näher geschildert werden wird.

Ich bezeichnete die ersten von mir analysierten Faktoren durch ganz willkürlich gewählte Buchstaben, und nachdem das Alphabet aufgebraucht war, wendete ich für die Bezeichnung eines Faktors jeweils drei Buchstaben an. Die dominante Eigenschaftsbildung wird durch den großen Buchstaben, z. B. **A**, die rezessive durch den kleinen Buchstaben, z. B. **a**, ausgedrückt. Bei den Faktoren, die durch drei Buchstaben bezeichnet sind, heißt die dominante Eigenschaftsbildung dementsprechend z. B. **Cri**, die rezessive **cri**.

Ich gebe zunächst nachstehend eine Übersicht derjenigen Erbfaktoren, mit denen wir uns in dieser vorliegenden Mitteilung näher beschäftigen wollen, betone aber ausdrücklich, daß die Zahl der mir mehr oder weniger genau bekannten Erbfaktoren sehr viel größer ist:

- A.** Alle **aa**-Pflanzen bilden den durch ihre übrigen Faktoren ermöglichten roten Farbstoff als „sauerer“ Rot = eosinrot aus, während in den **Aa**- oder **AA**-Pflanzen das Rot die „alkalische“ Fuchsinfarbe hat. Das zeigt ohne weiteres ein Vergleich der Figuren 17 und 20 auf Tafel I. Die Fig. 20 stellt eine Blüte einer **aa**-Pflanze, Fig. 17 stellt eine Blüte von der entsprechenden, im übrigen gleichformeligen **AA**-Pflanze dar. **A** ist völlig dominant über **a**.

Im Handel sind **aa**-Pflanzen weitverbreitet.

Alle wilden Sippen von *A. majus* und alle mir bekannten übrigen Spezies von *Antirrhinastrum* sind **AA**. Die ersten **aa**-Pflanzen dürften wohl vor etwa 25 Jahren entstanden sein, genaues ist aber nicht mehr festzustellen.

Der Faktor **A** äußert sich überall, wo in den Pflanzen Anthozyan gebildet wird. Man kann dementsprechend schon an der Farbe der Unterseite der Cotyledonen erkennen, ob eine **aa**- oder eine **Aa**- bzw. eine **AA**-Pflanze vorliegt. Das zeigt auch ein Vergleich von Fig. 6 und Fig. 15 auf Tafel III. Fig. 15 ist die Blattunterseite einer **aa**-Pflanze, Fig. 6 einer **AA**-Pflanze. Im übrigen sind beide Pflanzen gleichformelig.

- B.** Alle **bb**-Individuen können weder Anthozyan noch denjenigen gelblichen Farbstoff erzeugen, welcher in einer, chemisch noch nicht näher bekannten Weise wahrscheinlich das Ausgangsmaterial für die Bildung der Anthozyane darstellt. Alle **bb**-Pflanzen haben dementsprechend eine reinweiße Blütenfarbe, Taf. I, Fig. 1 u. 2. Auch die Haare im Schlund der Blütenröhre, die bei allen anderen Rassen gelb gefärbt sind, sind bei den **bb**-Pflanzen völlig farblos. Gerade hierdurch sind weiße Pflanzen stets von ganz blaß

elfenbeinfarbigen mit Sicherheit unterscheidbar. Ebenso sind auch die Epidermiszellen stets frei von Anthozyan, auch wenn man Kulturbedingungen anwendet (sehr hell und dabei kühl), welche Anthozyanbildung sehr begünstigen. Außer in der Färbung äußert sich der Faktor **B** noch in anderer Weise: alle **bb**-Pflanzen sind im Vergleich mit solchen, die im übrigen die gleiche Erbformel haben, aber **BB** oder **Bb** sind, etwas schwächer im Wuchs, erreichen bei gleichen Kulturbedingungen nur etwa $\frac{4}{5}$ oder $\frac{5}{6}$ von deren Gewicht. Ferner sind die **bb**-Pflanzen deutlich anfälliger für *Pythium* und *Bothrytis*. Das Chlorophyll ist im allgemeinen etwas grüner gefärbt als in Pflanzen, welche **B** enthalten. Es scheint, daß irgend ein Teil des gelben Chlorophyllfarbstoffes fehlt¹⁾. Sehr auffällig ist ferner an den jungen Keimpflanzen von etwa 6—8 Wochen, d. h. nach Ausbildung der ersten zwei Blattpaare, daß die **bb**-Individuen einen leicht weißlichen, schwer beschreibbaren und auch nicht abbildbaren schmalen Saum am Blattrande erkennen lassen. Wenn man einige Übung hat, kann man vor allem an diesem weißen Saum aus einem Gemenge von Keimpflanzen die später weißblühenden mit Sicherheit herausuchen.

Alle diese „Eigenschaften“, weiße Farbe der Blüte, Fehlen des Anthozyans in den Laubblättern, anderer Ton des Blattgrüns, Anfälligkeit für viele Krankheiten usw. hängen offenbar entwicklungsmechanisch zusammen, gehen wohl alle in letzter Linie darauf zurück, daß den **bb**-Individuen die Fähigkeit abgeht, einen gewissen Stoff zu bilden, der das Ausgangsmaterial ist für Anthozyanbildung, Chlorophyllbildung und durch letztere wieder für die Wachstumsenergie und die Widerstandsfähigkeit gegen Parasiten.

BB-Pflanzen, die aber im übrigen **ebu ebu cc** und entweder **ff** oder **pal 1 pal 1** sind, haben eine ganz blaßgelbliche, von mir als mittelgelb bezeichnete Blütenfarbe, wie Fig. 5 und 6, Taf. I.

bb-Individuen gibt es lange im Handel, z. B. die als *A. majus niveum* bezeichneten Rassen.

Alle wilden Pflanzen von *A. majus* und alle von mir untersuchten Individuen der übrigen mit *A. majus* fertil kreuzbaren Arten (*A. latifolium*, *tortuosum*, *siculum*, *Ibanyezii*, *glutinosum*, *hispanicum* usw.) sind **BB**, geben also mit **bb** gekreuzt gefärbte F_1 und in F_2 eine Aufspaltung mit $\frac{1}{4}$ reinweiß blühenden Pflanzen.

¹⁾ Eine nähere chemische Untersuchung liegt noch nicht vor, wäre aber zweifellos eine dankbare Aufgabe.

Wo das erste **bb**-Individuum entstanden ist, kann heute nicht mehr festgestellt werden.

B ist völlig dominant über **b**. Ich bin jedenfalls trotz langjähriger Schulung des Blickes nicht instande, **Bb** von **BB**-Pflanzen mit im übrigen gleicher Erbformel zu unterscheiden.

- C. **C** wandelt die durch **B** und **ebu** ermöglichte mittelgelbe und ebenso die durch **B** und **Ebu** ermöglichte gelbe Farbe um in elfenbeinfarbig. Fig. 5 u. 6, Taf. I ist **BB ebu ebu ff cc**, d. h. mittelgelb. Fig. 7 u. 8, Taf. I ist **BB Ebu Ebu ff cc**, d. h. gelb. Fig. 3 u. 4, Taf. I ist **BB Ebu Ebu ff CC**, d. h. elfenbeinfarbig. Genau ebenso sieht auch eine Pflanze von der Formel **BB ebu ebu ff CC** aus.

Elfenbein und Mittelgelb sind transgredierend modifizierbar, also bei Spaltungen sehr schwer reinlich auszuzählen. **C** ist nur teilweise dominant über **c**. Das hat zur Folge, daß die Kreuzung **BB ebu ebu ff cc** (mittelgelb) \times **BB Ebu Ebu ff CC** (elfenbein) in F_1 elfenbeinfarbige Blüten mit einem etwas stärkeren gelblichen Einschlag ergibt, und daß in F_2 eine Spaltung erfolgt in gelb, mittelgelb und elfenbein, die aber alle drei fließend ineinander übergehen. Eine Auszählung ist praktisch nicht möglich, kann nur mittels einer zeitraubenden F_3 -Analyse durchgeführt werden.

cc-Sippen haben im Handel weite Verbreitung. Von den wilden Sippen haben sich alle bisher von mir untersuchten Stämme von *A. majus* als **CC** erwiesen, ebenso alle untersuchten Sippen von *A. Ibanyezii*, dagegen sind alle mir bekannten Sippen von *A. latifolium cc*.

In Pflanzen, welche entsprechend ihrer übrigen Erbformel eine rote Blütenfarbe haben, äußert sich der Faktor **C** ebenfalls sehr deutlich. In **cc**-Individuen hat der Ton der roten Farbe immer einen Stich ins gelblich-rote. Fig. 27 u. 28 auf Taf. I haben z. B. im übrigen die gleiche Erbformel, aber Fig. 27 hat **cc** und Fig. 28 **CC**. In der Nomenklatur der roten Farbe wird das weiterhin immer ausgedrückt als „rot auf elfenbein“ (meist rot a. e. geschrieben) für die **CC** bzw. **Cc**-Typen und „rot auf gelb“ (rot a. g.) für die **cc**-Typen.

- D. Alle **dd**-Pflanzen bilden rote Blütenfarbe nur in den Lippen der Blüte aus. Die Röhre ist völlig frei von Anthozyanen. Eine **dd**-Pflanze ist z. B. in Fig. 28, Taf. I abgebildet, **dd** sind ferner die Figuren 2, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 25, 27 auf Taf. V, die übrigen Figuren von Tafel V stellen **DD**-Pflanzen dar.

Die ersten **dd**-Pflanzen erzog ich s. Zt. aus einer als *A. majus* „Delila“ gekauften Handelssorte. Daher habe ich für alle **dd**-Pflanzen die Bezeichnung „Delila“ beibehalten. Ich spreche also von rot-Delila, fleischfarbig-Delila, rosarücken-Delila usw. und meine damit immer diese eben genannte Beschränkung der roten Farbe auf die Lippen der Blüte.

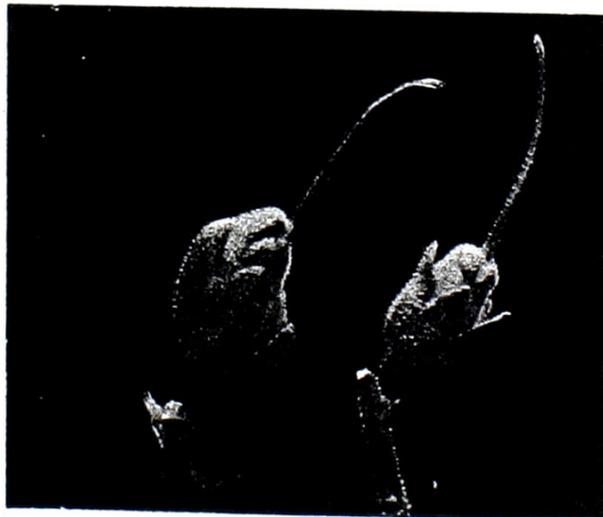
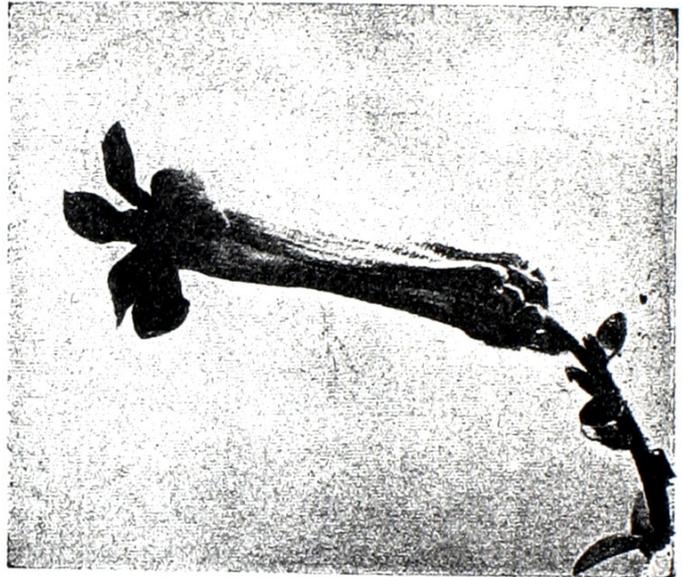


Fig. 1. Oben EE- und ee-Blüten. Unten die entsprechenden Früchte.

Der Faktor **d** äußert sich noch anderweitig. **dd**-Pflanzen bilden zwar in den Epidermiszellen der ganzen Blattspreite Anthozyan aus, aber die Epidermiszellen der Blattstiele und der Stengel sind anthozyanfrei. In Fig. 29 und Fig. 30 auf Taf. III sind nebeneinander Stengelglieder zweier im übrigen gleichformeligen Pflanzen abgebildet, von denen Fig. 29 **dd**, Fig. 30 **DD** ist. Man

kann hieraus den in vieler Hinsicht interessanten Schluß ziehen, daß entwicklungsmechanisch der **Röhrenteil der Blüte** der **Berindung der Internodien** entspricht, oder mit anderen Worten, daß der Rindenteil eines Internodiums noch dem Blatt angehört.

Alle **dd**-Pflanzen zeigen ferner auch in den Lippen eine blässere Farbe des Rot, als im übrigen entsprechende **DD**-Pflanzen. **D** ist völlig dominant über **d**.

dd-Sippen sind im Handel unter vielerlei Namen weitverbreitet. Alle wilden Sippen von *A. majus* sowohl, als alle übrigen wilden Arten sind **DD**.

- E.** Alle **ee**-Pflanzen bilden keine zygomorphen sondern **radiäre** Blüten aus. Die Blüten von Pflanzen, die im übrigen alle Faktoren für normale Blütenformen enthalten, dabei aber **ee** sind, stellen z. B. Fig. 1. 6, 7 usw. auf Taf. V dar. Ebenso wie die Blumenkrone ist auch der Fruchtknoten und der Kelch völlig radiär gebaut. Offenbar beruht die Eigentümlichkeit der **ee**-Pflanze darauf, daß hier alle 5 Blumenblätter so gebaut sind, wie in den **EE**-Pflanzen nur das mittlere Blumenblatt der Unterlippe. Ebenso wie die Blumenblätter ist auch der Fruchtknoten radiär gebaut (Textfigur 1).

Die **ee**-Pflanzen sind für Insektenbesuch schlecht geeignet und setzen deshalb ohne künstliche Bestäubung nur mangelhaft Samen an.

Alle meine **ee**-Pflanzen stammen von einer einzigen **Ee**-Pflanze ab, über deren Geschichte ich später noch weitere Angaben machen werde.

Alle wilden Sippen von *A. majus* und alle übrigen Arten sind **EE**. Im Handel sind **ee**-Sippen meines Wissens heute nicht, aber sie sind doch früher zeitweilig im Handel gewesen. Wahrscheinlich ist auch die pelorische Sippe, mit der Darwin einen Kreuzungsversuch anstellte, und an der er schon eine ganz typische Mendel-Spaltung beobachtete, ebenfalls **ee** gewesen.

- F.** Der Faktor **F** ist eine der Voraussetzungen für die Bildung eines roten Farbtones. **BB ff**-Pflanzen haben dementsprechend stets elfenbeinfarbige, mittelgelbe oder gelbe, aber niemals rote oder rötlich gefärbte Blüten. **ff**-Pflanzen können auch außerhalb der Blüten nirgends Anthozyan ausbilden.

ff-Pflanzen sind im Handel häufig. So sind die meisten im Handel als *A. majus luteum* und *A. majus album* gehenden Sorten **ff**. Die wilden Arten und auch alle wilden Sippen von *A. majus*, die ich kenne, sind **FF**.

F ist nur teilweise dominant über **f**. Jedenfalls sind die **Ff**-Individuen meist von den **FF**-Individuen durch ihre blässere Färbung unterscheidbar.

Welche rote Färbung die **F**-Individuen haben, hängt ab von den vielen übrigen Faktoren der roten Blütenfarbe, die im folgenden noch näher besprochen werden sollen.

Elfenbeinfarbige bzw. mittelgelbe und gelbe Rassen, die äußerlich von den **ff**-Rassen nicht unterscheidbar sind, können, wie wir später noch hören werden, genetisch auf sehr verschiedene Weise zustande kommen.

- G.** **G** bedingt, daß die durch die übrigen Faktoren ermöglichte irgendwie rote Färbung nicht homogen ist, sondern eigentümlich verwaschen, *picturatum*, wie der Gärtnerausdruck lautet. So ist zu der in Taf. I, Fig. 17 abgebildeten **gg**-Pflanze die entsprechende, im übrigen gleichformelige **GG**-Pflanze in Fig. 24, Taf. I abgebildet. Und ebenso gehören als entsprechende **gg**- bzw. **GG**-Typen jeweils zusammen Fig. 28 und Fig. 25 auf Taf. I.

Gg-Individuen sind im allgemeinen deutlich von **GG**-Individuen unterscheidbar, **Gg** ist etwa intermediär zwischen **GG** und **gg**.

GG-Sippen gibt es im Handel in großer Zahl. Die wilden Sippen von *A. majus*, die ich untersucht habe, und ebenso die untersuchten anderen Spezies sind teils **gg**, teils **GG**.

In **Gg**-Individuen entstehen auffällig häufig einzelne Zellen und daraus Gewebe-Sektoren, unter Umständen auch ganze Organe, welche **gg** sind. Ich komme hierauf später noch zurück. An **G** wurde s. Zt. einer der ersten Fälle von Faktorenkoppelung entdeckt. (**G** ist in dem Chromosom I lokalisiert, dicht bei **S** und ebenfalls noch benachbart dem Faktorenkomplex **Pal 1**, **Pal 2**, **Pal 3**, **Pal 4**, **J 1**, **J 2** und dem diesem Komplex eng benachbarten Faktor **X**¹⁾).

- H.** Alle **hh**-Pflanzen sind sterilis, d. h. haben völlig vergrünte Blüten. Zur Ausbildung kommen an der Sproßachse, die eigentlich Blüten tragen müßte, nur dichtgedrängte kelchblattartige Blättchen. Ein Zweigende einer sterilis-Pflanze, das einem Blütenstande homolog ist, stellt Fig. 12, Taf. IV dar. Eine ganze Pflanze ist in Textfigur 2 abgebildet. Die sterilis-Sippe kann also nur durch die

¹⁾ Ich komme auf diese ganze Frage der Koppelung, Chromosomentopographie usw. in dem später erscheinenden 2. Teil der Abhandlung eingehend zurück.

Heterozygoten weitergezogen werden. Die erste sterilis-Pflanze ist als Mutante in meinen Kulturen entstanden. Ich komme auf die Entstehungsgeschichte später noch zurück.

Alle Handelssorten und alle wilden Arten sind **HH**.

Gelegentlich entstehen bei sterilis-Pflanzen einzelne fertile Blüten. Über das Verhalten der Nachkommen dieser Blüten wird später gesondert berichtet.

Sterilis - Pflanzen kann man, da sie keine Blumenblätter entwickeln, nicht ansehen, ob sie **EE** oder **ee**, **PP** oder **pp** usw. sind.

J₁. **i₁i₁**-Pflanzen, die ihren übrigen Formeln nach rot wären, sind nicht rot, sondern zeigen nur verwaschene rote Fleckchen (Fig. 6, Taf. IV), sind maculosa in meiner Bezeichnungsweise.

Diese Fleckchen treten sehr deutlich hervor, wenn die Blüten sich bei niedriger Temperatur und stark beleuchtet entwickeln. Bei höherer Temperatur treten die Fleckchen nur andeutungsweise auf, die Blüten sehen fast rein elfenbeinfarbig bzw. gelb aus. Im Hochsommer ist es immer schwer, maculosa-Pflanzen von elfenbeinfarbigem bzw. gelben oder mittelgelben Pflanzen zu unterscheiden. Im Herbst dagegen ist der Unterschied sehr in die Augen fallend.

J₁J₁-Pflanzen, die aber im übrigen **i₂i₂** sind, sind gestreift, z. B. Fig. 2—3 und 5—7, Taf. II.

i₁i₁-Pflanzen sind in meinen Kulturen mehrfach als Mutanten entstanden. Von anderer Herkunft kenne ich sie nicht. Alle Handelsrassen und alle wilden Sippen und Arten sind **J₁J₁**.

J₁ ist unilokal mit **Pal 1**, **Pal 2**, **Pal 3**, **Pal 4** und **J₂**.

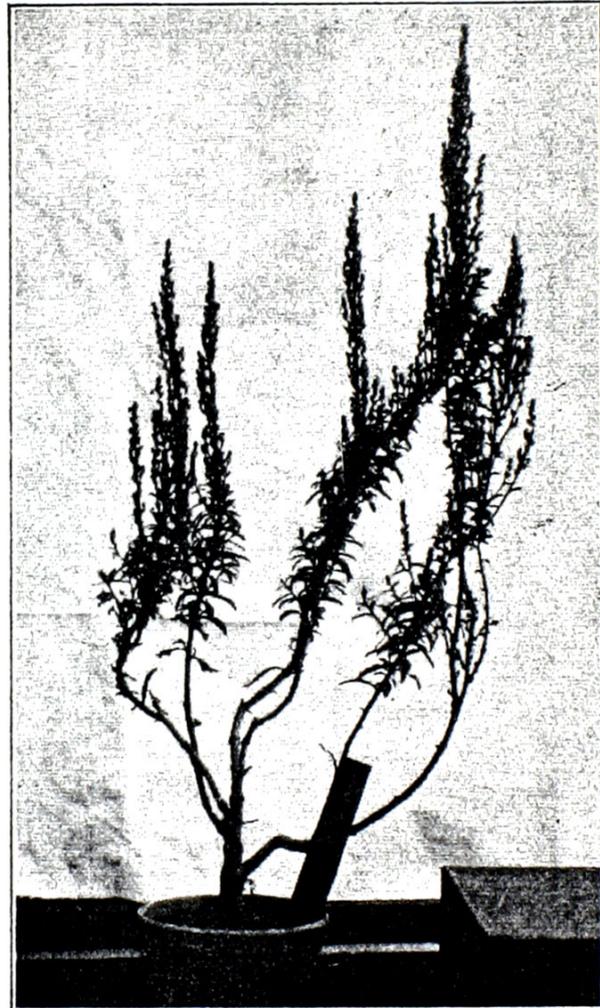


Fig. 2. Sterilis-Pflanze.

J₂. **i₂i₂**-Pflanzen, die der übrigen Formel nach rot sein könnten, sind, wie eben schon erwähnt worden ist, „gestreift“, d. h. sie sind gewissermaßen ursprünglich elfenbeinfarbig bzw. gelb oder mittelgelb gefärbt und in ihnen treten einzelne Zellen auf, welche rote Farbe produzieren können. Je nachdem, ob diese Differenzierung von „roten“ Zellen in einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium erfolgt, geht aus der einen Zelle ein größerer oder kleinerer Gewebekomplex (roter Fleck) oder, wenn es sich um eine Zelle im Vegetationspunkt handelt, ein größerer oder kleinerer Sproß-Sektor hervor, der rot gefärbt ist. Ich werde auf diese gestreiften Sippen, die auch sonst vielerlei Eigentümlichkeiten auf-

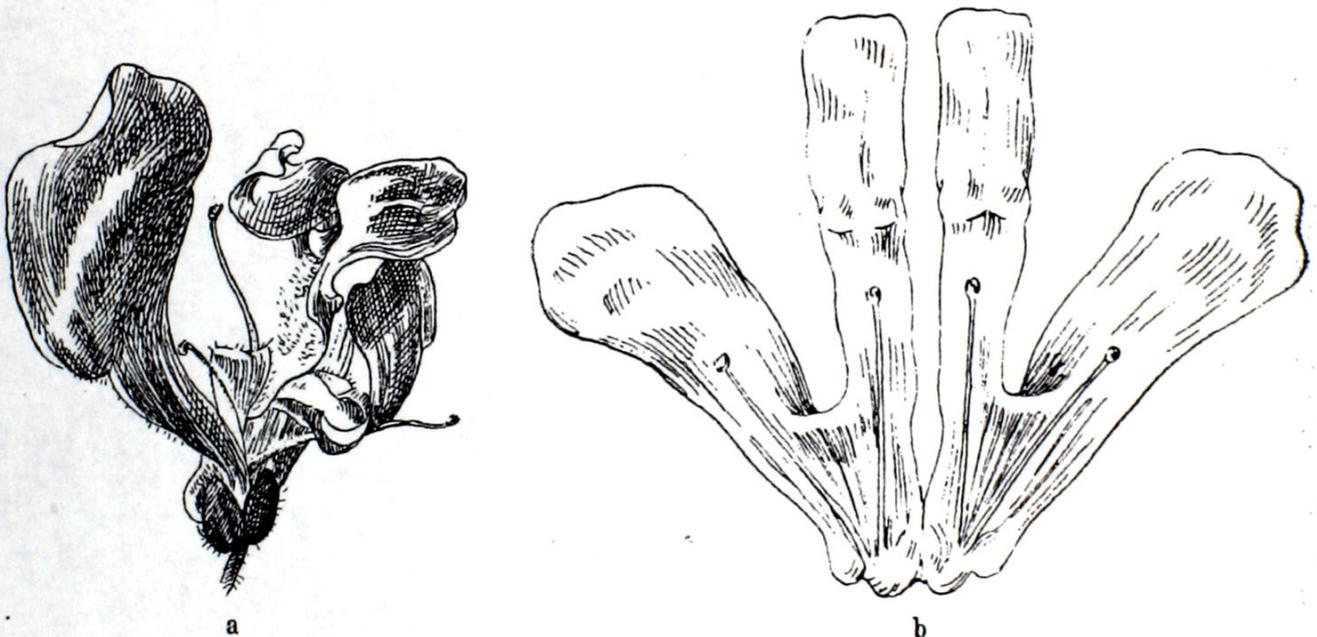


Fig. 3. a Blüte einer choripetala-Pflanze; b die Blumenkrone dieser Blüte flach ausgebreitet.

weisen, später des näheren zu sprechen kommen. **J₂J₂**-Pflanzen sind einfarbig rot, im einzelnen je ihrer übrigen Formel entsprechend, gefärbt.

i₂i₂-Rassen sind z. B. als *A. majus rubrostriatum* und unter anderen Namen im Handel weit verbreitet. Alle wilden Sippen sind **J₂J₂**.

K. Alle **kk**-Pflanzen sind choripetala, d. h. die Blumenblätter sind nur teilweise miteinander verwachsen. Blüten von **kk**-Pflanzen sind in Fig. 7, Taf. IV und in der Textfigur 3 abgebildet. Die einzelnen Blüten der gleichen Pflanze sind untereinander sehr stark verschieden. Choripetala-Pflanzen setzen ohne künstliche Bestäubung

sehr schlecht Samen an, weil der normale Bestäubungsmechanismus gestört ist.

Die erste choripetela-Pflanze ist als Mutante in meinen Kulturen entstanden. Näheres darüber später. Alle Handelsrassen und alle wilden Arten sind **KK**.

- L.** **L** ist ein Verdunkelungsfaktor der roten Farbe. Eine Pflanze, die ihren übrigen Formeln nach rot blühen sollte wie Fig. 28, Taf. I wird durch **L** eine sattschwarzrote Farbe bekommen wie Fig. 18, Taf. I¹⁾. Eine Pflanze, die im übrigen fleischfarbig blühen sollte wie Fig. 14, Taf. I, wird durch **L** sehr dunkelfleischfarbig (Fig. 12, Taf. II), das von dem nachher noch zu nennenden, genetisch in ganz anderer Weise entstehenden „Blaßrot“ (Fig. 15, Taf. I) dem Aussehen nach nicht sicher unterscheidbar ist.

ll-Pflanzen sind im Handel weitverbreitet. Die wilden Sippen von *A. majus* und alle von mir untersuchten Arten sind **ll**. Wo und wann die ersten **ll**-Pflanzen entstanden sind, ist unbekannt.

L ist nur teilweise dominant über **l**. Die F_1 -Pflanzen sind ziemlich genau intermediär gefärbt.

- M.** Alle **mm**-Pflanzen sind *globosa*. Sie bilden an Stelle einer Einzelblüte einen verzweigten Sproß, der in einer größeren oder kleineren Zahl von verbildeten Blüten endigt. Die Blüten enthalten meist einen vielkarpelligen Fruchtknoten mit unregelmäßigem, verbogenem Griffel und um ihn herum eine dichte Hülle von kelchblattähnlichen Blättchen. Das Ganze hat die Form eines gestauchten Tannzapfens. Die Textfiguren 4 u. 5 geben eine Vorstellung vom Bau dieser sonderbaren Blüte. Ganz ausnahmsweise entstehen auf den kelchblattähnlichen Schuppen einige mehr oder weniger verkümmerte Staubbeutel, die gelegentlich auch Pollen enthalten. Bei Befruchtung mit diesem Blütenstaub erweisen sich die *globosa*-Pflanzen als völlig konstant. Die **mm**-Pflanzen sind somit im allgemeinen weiblich, nur unter Hunderten von Pflanzen findet sich ab und zu eine, welche fertile Pollen in einer einzelnen Anthere entwickelt.

Mm-Pflanzen sind nicht von **MM**-Pflanzen zu unterscheiden.

Die *globosa*-Sippe ist bei mir durch Mutation in später noch näher zu schildernder Weise entstanden. Alle Handelsrassen und alle wilden *Antirrhinum* sind **MM**.

¹⁾ Fig. 28 ist außerdem aber **dd**, während 17 **DD** ist!

N. Alle **nn**-Pflanzen haben gelbe Cotyledonen und sterben etwa 8—10 Tage nach der Keimung an Hunger. Eine Aufpfropfung der jungen, nicht assimilationsfähigen Keimlinge ist mir bisher für längere Dauer noch nicht gelungen. **Nn**-Pflanzen sind aurea-farbig, haben gelbgrün gefärbte Blätter und sind weitverbreitete, beliebte Zierpflanzen. Die Fig. 9 u. 13 auf Taf. III stellen Blätter



Fig. 4. globosa-Pflanze.



Fig. 5. Teil eines globosa-Blütenstandes, der in der Achsel des Hochblattes L sitzende Sproß entspricht einer einzelnen Blüte einer **MM**-Sippe.

von zwei Pflanzen dar, die im übrigen gleichformelig sind, während Fig. 9 **NN**, Fig. 13 aber **Nn** ist. Die Aureafärbung ist sehr abhängig von der Intensität des Lichtes; warm und sehr sonnig stehende Pflanzen sind rein goldgelb, schattig stehende haben einen mehr grünen Ton. Da die aurea-Pflanzen stets Heterozygoten sind, können sie, was den Handelsgärtnern lange bekannt ist, nie als „samenbeständige“ Rassen gezogen werden, sondern spalten immer auf in 1 gelb: 2 aurea: 1 grün. Die wilden Rassen von *A. majus* und alle übrigen wilden Spezies sind **NN**.

- O.** Alle **oo**-Pflanzen sind *flexuosa*, haben die in Fig. 6c abgebildete Blütenform. **Oo**-Pflanzen sind deutlich von **OO**-Pflanzen dadurch zu unterscheiden, daß bei ihnen die Lippen eine Einkerbung haben, vergl. Fig. 6b.

Meine **oo**-Pflanzen stammen alle aus einer bei mir aufgetretenen Mutante. Alle mir bekannten wilden Sippen sind **OO**, ebenso die mir bekannten Handelsrassen¹⁾.

- P.** Alle **pp**-Pflanzen, die ihrer übrigen Formel nach an sich normale Blüten bilden könnten, haben nebeneinander radiäre und zygomorphe und intermediäre Blüten (vergl. Fig. 7a). Im einzelnen sind die Blüten ziemlich verschiedenartig, z. T. auch ziemlich stark verbildet. Fig. 8 gibt davon eine Vorstellung.

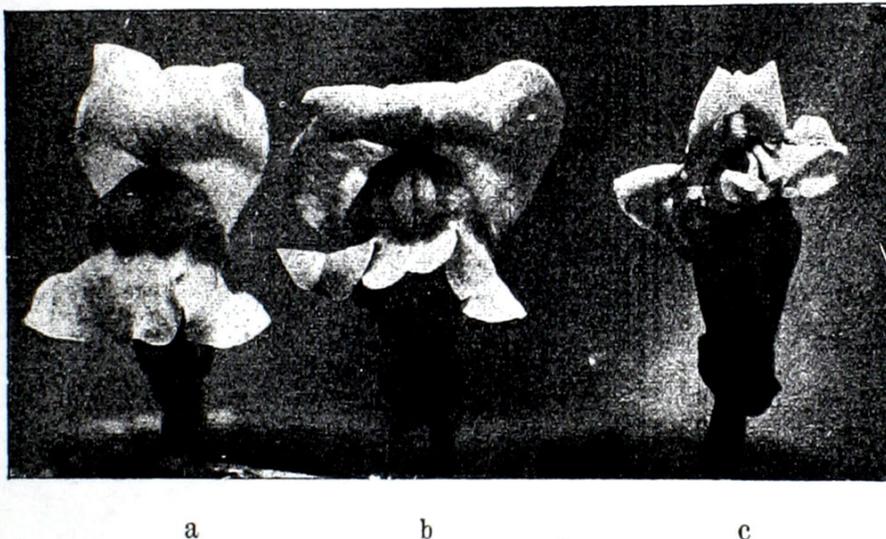


Fig. 6. Normale *a* und *flexuosa*-Pflanzen *c* und der Heterozygot *b* in der Mitte.

Ob man die Samen einer solchen „*variabilis*“-Pflanze aus einer selbstbefruchteten radiären oder einer selbstbefruchteten zygomorphen Blüte gewinnt, ist einerlei. Die Nachkommen haben immer wieder nebeneinander beiderlei Blütenformen.

Ob mehr zygomorphe oder radiäre Blüten ausgebildet werden, hängt von verschiedenen Ernährungseinflüssen ab. Im kritischen Stadium der Blütendifferenzierung ganz schlecht ernährte Pflanzen haben meist nur zygomorphe Blüten, aber die Zahl der radiären Blüten steigt keineswegs genau parallel mit zunehmend besserer

¹⁾ Bei einer aus Spanien bezogenen wilden *majus*-Sippe ist ebenfalls wohl durch Mutation diese Blütenform aufgetreten, ob sie genetisch mit der *flexuosa*-Sippe identisch ist, weiß ich noch nicht, ich habe noch keine Kreuzung von ihr mit meiner *flexuosa*-Sippe vorgenommen.

Ernährung. Die Beziehungen zwischen Ernährungslage und Blütenform sind offenbar viel verwickelter.



a

b

Fig. 7. a Zweig einer variabilis-Pflanze (pp).
b Zweig einer radialis-Pflanze (ee).

Alle meine pp-Pflanzen stammen ab von einer Sippe, die ich im Jahre 1909 aus dem Straßburger Botanischen Garten erhalten habe. Wo sie herkommt, weiß ich nicht, ich sah aber im Jahre 1911

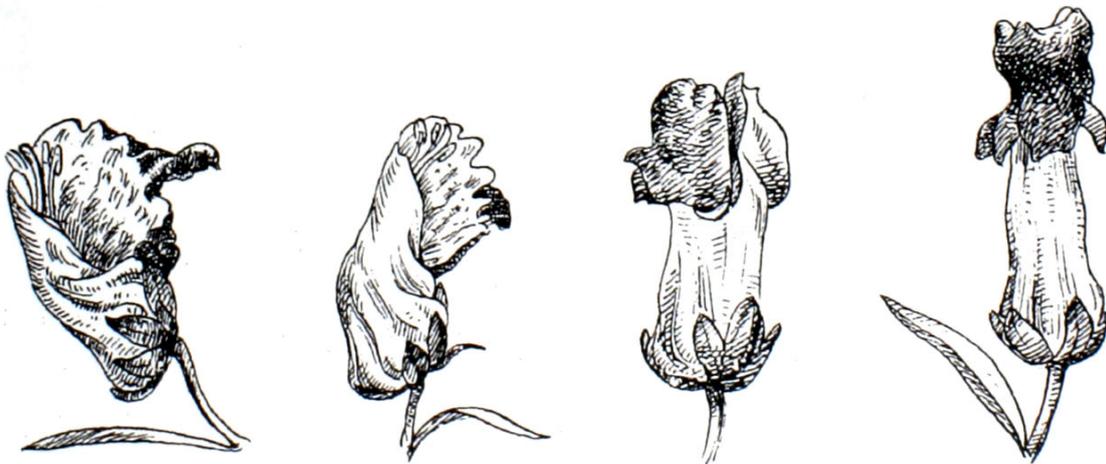


Fig. 8. Verschiedene Blütenformen, die außer völlig normalen Blüten auf einer variabilis-Pflanze nebeneinander vorkommen.

genau die gleiche Sippe auch im Botanischen Garten der Universität Wien. Alle übrigen mir bekannten Rassen, kultivierte und wilde, von *A. majus* und alle mir bekannten wilden Arten sind **PP**.

- Q.** Alle **qq**-Pflanzen haben die gleiche Blütenform, wie die **pp**-Pflanzen, sind also ebenfalls „variabilis“, nur mit dem geringen Unterschiede, daß meist nur völlig zygomorphe und völlig radiäre Blüten nebeneinander auf der gleichen Pflanze gebildet werden, intermediäre Blüten und monströse Blüten sind hier sehr selten.

PPqq-Pflanzen geben gekreuzt mit **ppQQ**-Pflanzen in F_1 völlig normale, d. h. ausschließlich zygomorph blühende Pflanzen und in F_2 die zu erwartende Spaltung in zygomorphe und variabilis-Pflanzen im Verhältnis von etwa 9 : 7.

Die ersten **qq**-Pflanzen entstanden in später noch näher zu schildernder Weise in meinen Kulturen. Alle anderen mir bekannten *Antirrhinum*-Arten sind **QQ**.

Die **qq**-Sippen sind nicht völlig konstant, sondern lassen gelegentlich rein radiäre Individuen und daraus weiterhin konstante, rein radiäre Sippen aus sich hervorgehen, wie später noch näher besprochen werden soll.

- R.** Alle **rr**-Pflanzen sind *albovirens*, keimen mit völlig weißen Cotyledonen. Nach einigen Tagen ergrünt das Hypocotyl und weiterhin ergrünen auch die Cotyledonen langsam von der Basis her. Das gleiche Verhalten zeigen auch alle übrigen Blätter, sie sind im jugendlichen Stadium weiß und grünen dann erst langsam nach. Eine ausgewachsene *albovirens*-Pflanze sieht auf den ersten Blick einheitlich blaßgrün aus, aber die ganz farblosen jüngsten Blättchen an den Sproßenden machen diese Pflanze sofort als *albovirens*-Individuum kenntlich. Junge und ausgewachsene *albovirens*-Blätter sind auf Taf. III, Fig. 20 u. 25 abgebildet.

Die *albovirens*-Pflanzen sind in ihrer Entwicklung sehr langsam und sind sehr empfindlich gegen grelles Sonnenlicht. Im ersten Lebensjahr kommen sie meist nicht zur Blüte, sie erliegen allen Schädigungen sehr viel eher als **RR**- und **Rr**-Pflanzen. **Rr**-Pflanzen sind von **RR**-Pflanzen äußerlich nicht unterscheidbar.

Die erste *albovirens*-Pflanze ist in meinen Kulturen als Mutante aufgetreten, alle übrigen mir bekannten *Antirrhinum*-Sippen sind **RR**.

- S₁.** **s₁s₁**-Pflanzen bilden die durch die übrige Erbformel bedingte rote Farbe nur auf der Außenseite, besonders auf der Oberlippe der Blüte und auch hier nur in stark abgeschwächter Weise aus. Ich

bezeichne diese Farbenverteilung als **rosarücken**, z. B. Fig. 9 u. 10, Taf. I.

S_1 ist völlig dominant über s_1 .

s_1s_1 -Sippen sind im Handel weitverbreitet. Die wilden Sippen von *A. majus* sind teils s_1s_1 , teils S_1S_1 . Alle mir bekannten Sippen von *A. latifolium* sind s_1s_1 . Die übrigen wilden Spezies habe ich daraufhin noch nicht untersucht.

- S₂.** Alle $S_1S_1s_2s_2$ -Pflanzen zeigen eine von mir als *coloratum* bezeichnete Verteilung der roten Blütenfarbe in den Blumenblättern. Diese Färbung ist etwa intermediär zwischen *rosarücken* und *picturatum* (also zwischen Fig. 9 u. 24, Taf. I). Im Handel sind *coloratum*-Sippen verbreitet. Wie sich hierin die wilden Arten verhalten, ist mir noch nicht bekannt.

S_2 ist unilocal mit S_1 . Jeder Gamet, der s_1 ist, ist auch gleichzeitig s_2 , d. h. s_1S_2 -Gameten gibt es nicht.

- T.** Alle *tt*-Pflanzen sind *perlutea*. Sie sind schon als Keimpflanzen daran erkenntlich, daß sie zwar intensiv grün gefärbt sind, daß aber gewissermaßen durch die grüne Farbe noch ein gelber Farbenton hindurchschimmert. Es liegt also nicht etwa ein abgeblaßtes gelbliches Grün, sondern ein sattdunkles Grün und dazu noch ein gelblicher Farbenton vor. Die Blätter der *perlutea*-Pflanzen sind ferner stark glänzend und in ihnen ist die Anthocyanbildung sehr viel schwächer, als es sonst der Erbformel der betreffenden Pflanze entspricht. Die Blätter sind wesentlich kleiner als an im übrigen gleichformeligen *TT*-Pflanzen. Auf Tafel III stellt Fig. 4 die Oberseite (oben) und Unterseite (unten) eines *TT*-Blattes und Fig. 8 die Oberseite und Unterseite eines genau entsprechenden und im übrigen gleichformeligen *tt*-Blattes dar. Auch die Blüten zeigen deutlich die charakteristisch stärkere Gelbfärbung, besonders die Röhre, die bei allen sonstigen Sippen nur an ganz bestimmten Stellen eine gelbe Farbe zeigt, ist hier überall gelb. Ebenso wie in den Blättern ist auch in der Blüte der *perlutea*-Pflanzen die Anthocyanbildung sehr stark gehemmt. Z. B. ist in Blüten von Pflanzen, die ihrer übrigen Formel nach fleischfarbige Blüten bilden müßten, keine Spur von roter Farbe erkennbar. Blüten von Pflanzen, die eigentlich „rot“ sein sollten, haben nur den Ton von „blaßrot“ usw. Auch die Form der Blüten wird durch den *perlutea*-Faktor beeinflusst, wie das durch die Textfigur 9 veranschaulicht wird. Die ganz extreme *perlutea*-Form

und verblaßte Farbe der Blüte zeigt ferner auch die Fig. 8, Taf. IV, die eine Pflanze darstellt, die ihrer sonstigen Formel nach dunkel fleischfarbig sein sollte.

Man hat den Eindruck, als ob der ganze Komplex der Eigenschaften, durch den sich die **tt**-Pflanzen von den **TT**-Pflanzen

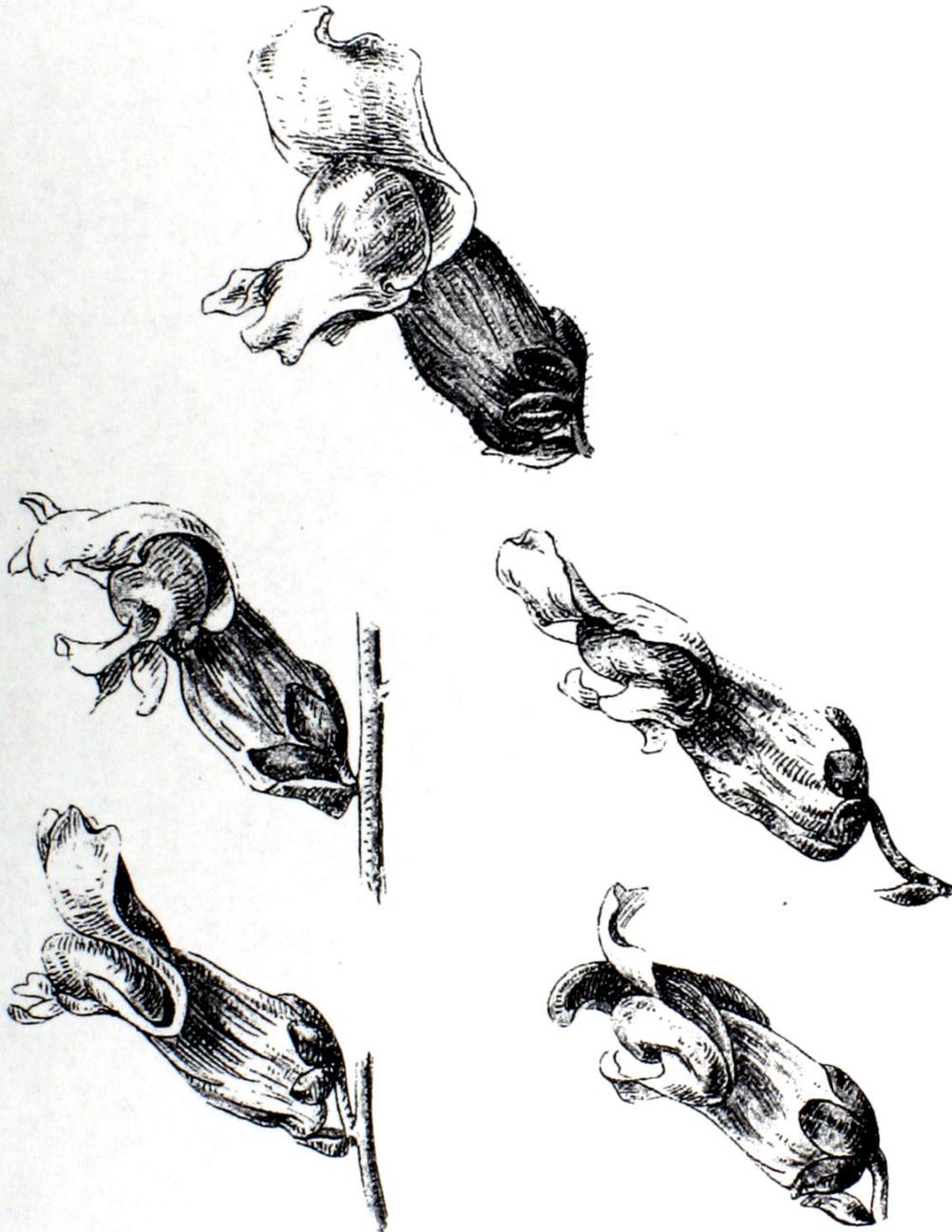


Fig. 9. Oben Blüte einer **TT**-Pflanze.
Darunter vier verschieden stark ausgeprägte Blütenformen von **tt**-Pflanzen.

unterscheiden, darauf beruht, daß sie einen der gelben Chlorophyll-Farbstoffe in ungewöhnlich großer Menge enthalten.

Über die Entstehung der ersten **tt**-Individuen soll später noch weiter berichtet werden. Alle Handelsrassen von *A. majus* sind

TT, und dasselbe gilt, soweit ich bis jetzt übersehen kann, von allen wilden Arten. **T** ist völlig dominant über **t**.

- U.** Alle **uu**-Pflanzen sind *graminifolia*, haben schmale grasartige Blätter, wie in Textfigur 10 und in Fig. 26, Taf. III dargestellt ist. Ebenso wie die Laubblätter sind auch alle anderen Blattorgane, z. B. Kelchblätter, Blumenblätter usw. stark verschmälert, das bedingt eine entsprechend veränderte Blütenform (Textfiguren 11 u. 12).

Daß in der Blüte sehr häufig die beiden Blumenblätter der Oberlippe nicht miteinander verwachsen sind (Textfigur 12b), hängt wohl auch unmittelbar mit ihrer Schmalheit zusammen. **Uu**-Pflanzen sind ziemlich intermediär zwischen den beiden homozygotischen Typen. Es gelingt meist ohne Mühe, in einer F_2 -Generation die **UU**-, **Uu**- und **uu**-Individuen getrennt auszuzählen.

Alle meine **uu**-Pflanzen stammen von zwei Individuen, die als Mutanten bei mir aufgetreten sind. Ich habe hierüber bereits kurz berichtet und komme später noch darauf zurück. Alle Handelsrassen und alle wilden Sippen sind **UU**. Das gilt auch für

die Arten, die ebenso schmalblättrig sind, wie die *graminifolia*-Sippen von *A. majus*. Die Schmalblättrigkeit dieser wilden Arten (*A. tortuosum* z. B.) ist also offenbar genetisch anderweitig bedingt, beruht auf anderen Erbfaktoren.

- V.** **V** bedingt eine starke Rotfärbung der Epidermis der Blumenblätter unmittelbar über den Gefäßbündeln. Diese Färbung entsteht aber nur in Pflanzen, welche die Faktoren **B₁F₁Pal₁Pal₂** und **X** aufweisen.

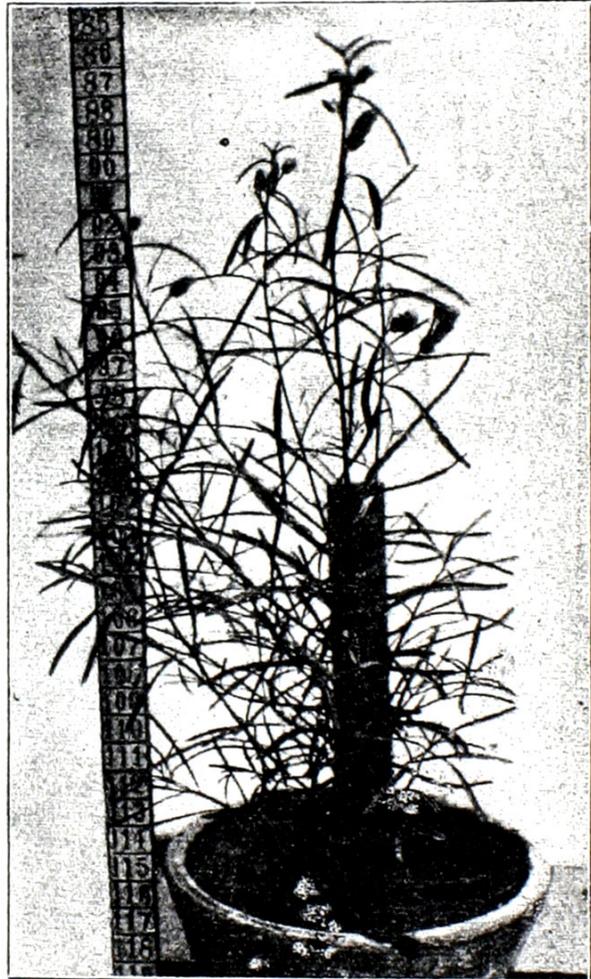


Fig. 10. *A. m. graminifolia*.

Eine Pflanze von der Formel $BB B_1 B_1 CC FF Pal_1 Pal_1 Pal_2 Pal_2 Pal_3 Pal_3 Pal_1 Pal_1 AA XX ss DD gg VV$ ist in Fig. 11 u. 12, Taf. I



Fig. 11. *A. majus*, links Normalform, rechts mut. *graminifolia*.

abgebildet. Ich bezeichne diese Färbung als rotgeadert a. e. g. Die Blüte einer im übrigen gleichformeligen *vv*-Pflanze ist rotrosarücken a. e. g. (Fig. 9 u. 10, Taf. I).

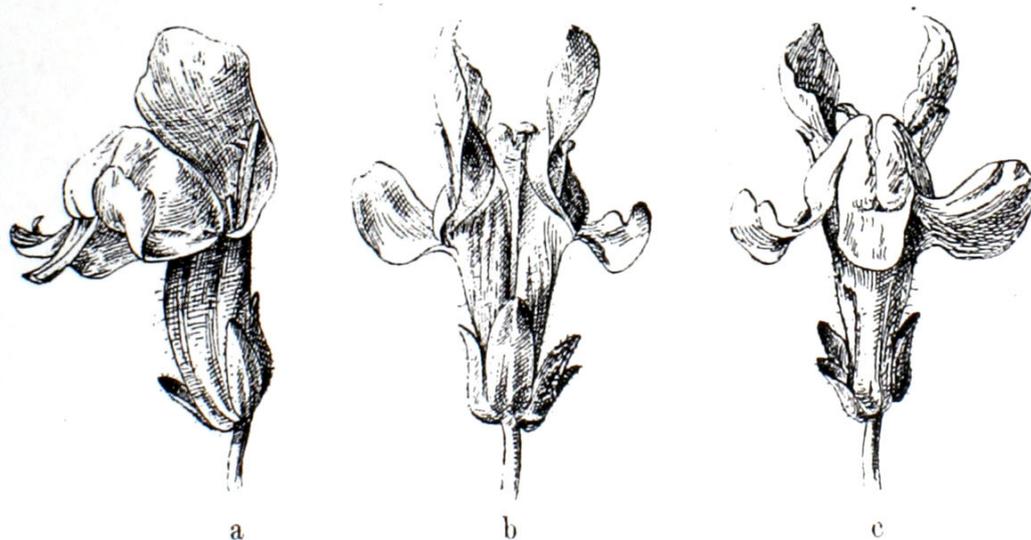


Fig. 12. Typische Blütenform von *graminifolia*. a von der Seite, b dorsal, c ventral gesehen.

In Pflanzen, die im übrigen homogen rot gefärbt sind (Faktor S), ist die dunklere Färbung der Adern nur im durchfallenden Licht

noch einigermaßen erkennbar. Nur in fleischfarbigen Blüten ist die Aderung auch dann leicht erkennbar (Fig. 13, Taf. I).

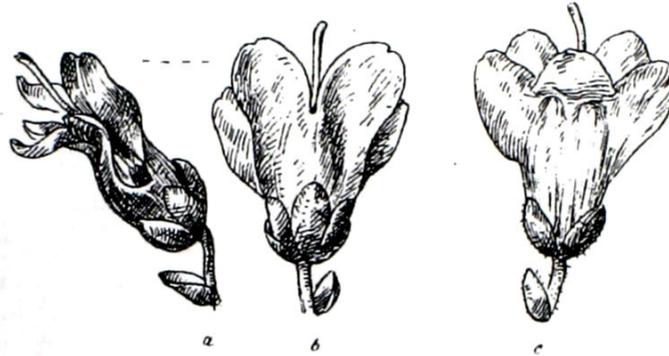


Fig. 13. Blüte einer nicotianoides-Pflanze. a lateral, b dorsal, c ventral gesehen.

V ist für das Auge völlig dominant über v. Die Handelsrassen sind teils VV, teils vv. Die wilden Sippen von *A. majus* sind

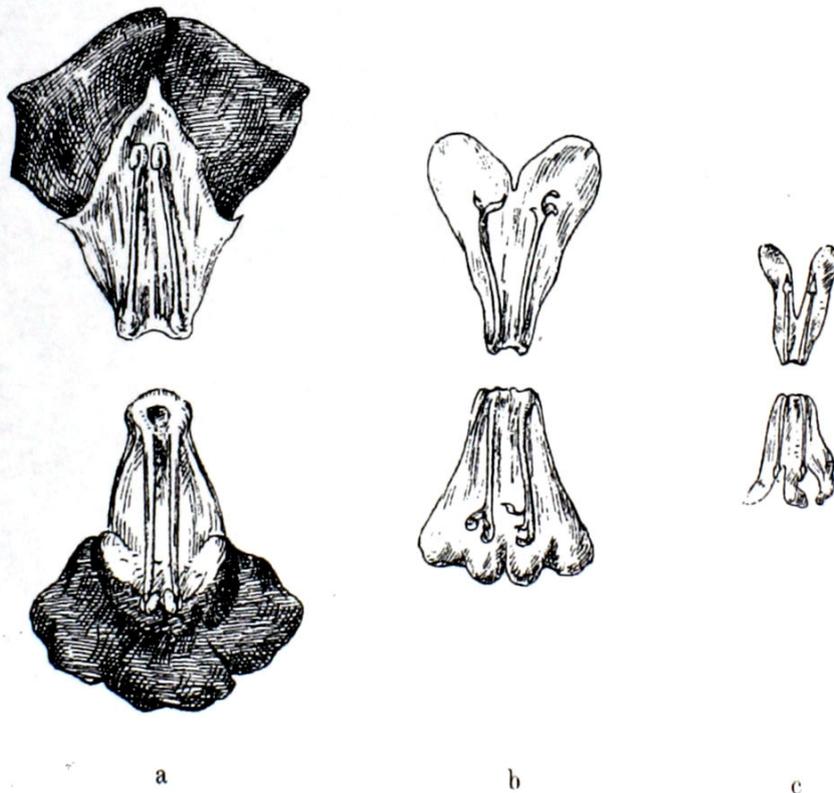


Fig. 14. Die beiden dorsalen und die drei ventralen Blumenblätter mit den davor stehenden Antheren einer normalen (a), einer nicotianoides (b) und einer ericoides-Pflanze bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.

ebenfalls teils VV, teils vv. Von den übrigen Arten ist *A. latifolium* VV. Weitere Arten habe ich daraufhin noch nicht untersucht.

Für Aderung gibt es noch einen zweiten Faktor, der allerdings eine wesentlich schwächere Aderung bedingt und der von **V** völlig unabhängig mendelt. Näher habe ich diesen Faktor aber bisher noch nicht untersucht.

W. **ww**-Pflanzen, die im übrigen alle Faktoren für normale zygomorphe Blütenformen haben, sind *nicotianoides*, d. h., zeigen eine starke Reduktion der Blumenblätter und haben fast stets sterile stark verbildete Antheren. Eine solche Blüte ist in Textfig. 13 und in Fig. 16, Taf. IV abgebildet, und Textfig. 14 zeigt nebeneinander die beiden dorsalen Blumenblätter einer **WW**- (a) und einer **ww**-Pflanze (b). Fruchtknoten und Narbe sind normal entwickelt und geben bei Bestäubung mit anderen Sippen reichlich Samen. Die Blumenblätter der **ww**-Pflanzen sind nicht nur in ihrer Form verändert, sondern zeigen auch eine ganz ausgesprochene „Vergrünung“, die durch die jeweilige Erbformel bedingte Anthocyanfärbung ist stark abgeblaßt und statt dessen enthalten die Blumenblätter wesentlich mehr Chlorophyll als sonst.

Wegen der sterilen Antheren kann diese Sippe im allgemeinen nur durch dauernde Kreuzung mit **WW** oder **Ww** weitergezogen werden. Aus selbstbefruchteten **Ww**-Individuen fallen ein Viertel **ww**-Nachkommen. Ganz ausnahmsweise nur bilden **ww**-Pflanzen einzelne fertile Antheren aus. Mit Hilfe der so erhältlichen Pollen kann man **ww**-Pflanzen befruchten und man erhält dann eine völlig einheitliche **ww**-Nachkommenschaft.

Auch diese *nicotianoides*-Sippe ist bei mir durch Mutation entstanden. Alle nicht von diesen Mutanten abstammenden Antirrhinumsippen, die ich kenne, sind **WW**. Das gilt auch besonders für alle mir bekannten wilden Arten.

In Verbindung mit anderen Blütenform-Mutanten gibt **w** z. T. sehr eigenartige Blütenformen. Eine **ww_{ee}**-Blüte (*radiär-nicotianoides*) ist in Fig. 14, Taf. IV und in Textfig. 15 abgebildet.



Fig. 15. Blütenstand einer **ww**-Pflanze (*radiär-nicotianoides*).

Hier äußert sich w neben der Farbänderung im wesentlichen durch eine starke Verkürzung der Röhre.

- X.** **xx**-Pflanzen bilden die durch ihre übrige Erbformel bedingte rote Farbe nur in einer kleinen Zone an der Basis der Blumenblätter aus, welche fast ganz durch Kelchzipfel verdeckt ist. Die übrige Blüte ist nicht rot gefärbt (Fig. 4, Taf. II). Ich bezeichne diese Farbenverteilung als „rot an Röhre“ (abgekürzt = r. a. R.).

X ist fast völlig dominant über **x**.

xx-Pflanzen erhält man als „Verunreinigung“ gelegentlich aus Handelssamen. Wilde **xx**-Sippen von *A. majus* und von anderen Spezies habe ich bisher noch nicht beobachtet.

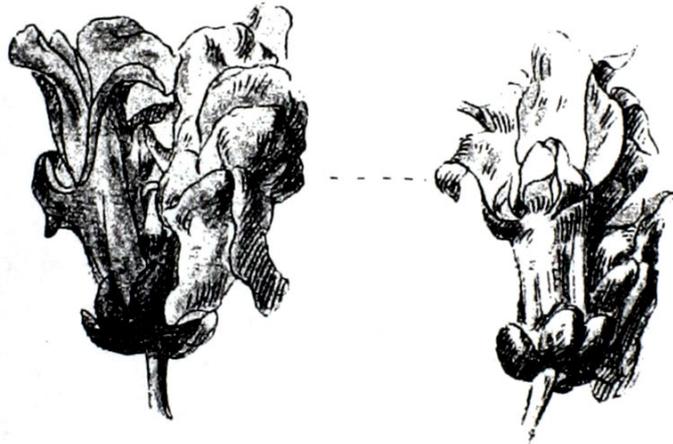


Fig. 16. Besonders stark verbildete Blüte einer monstrosa-Pflanze von zwei verschiedenen Seiten gesehen.

Pflanzen, die **xx** und außerdem auch s_1s_1 sind, blühen, auch wenn sie alle andern Faktoren für Farbstoffbildung enthalten, ohne rote Farbe, d. h. sie sind einfach elfenbeinfarbig, gelb oder mittelgelb.

xx-Pflanzen, die die übrigen Faktoren für Rot, einschließlich S_1 enthalten, die aber gleichzeitig **dd** sind (Delila-Faktor), die also eigentlich „rot an Röhre, Delila“ sind, sind ebenfalls elfenbein. Wir kennen somit nach dem bis hierher Besprochenen bereits drei genetisch verschiedene, äußerlich aber ganz ununterscheidbare Sorten von elfenbeinfarbigem bzw. mittelgelben und gelben Pflanzen.

1. Pflanzen, die kein Anthocyan bilden, weil sie **ff** sind.
2. Pflanzen, die kein Anthocyan bilden, weil sie zwar **F** enthalten, aber s_1s_1 **xx** sind.
3. Pflanzen, die **F** und S_1 enthalten, aber **xxdd** sind.

Wir werden später noch weitere Kategorien von solchen genetisch wiederum anderweitig bedingten elfenbeinfarbigem (gelb-mittelgelb) Pflanzen kennen lernen.

Y. Alle yy-Pflanzen sind „monstrosa“.

Diese Sippe hat in der Jugend zunächst ganz normalen Wuchs und fast normale Blüten, aber im Alter von 2 Monaten zeigen die

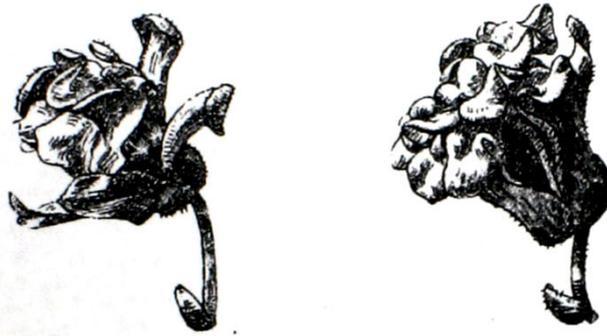


Fig. 17. Blüte einer wwyy-Pflanze von vorn und von der Seite.

Zweige Andeutung von Verbänderung und von Zwangsdrehung, und die Blüten sind in allen Abstufungen von fast völlig normal bis stark monströs verbildet. Eine extrem ausgebildete monstrosa-

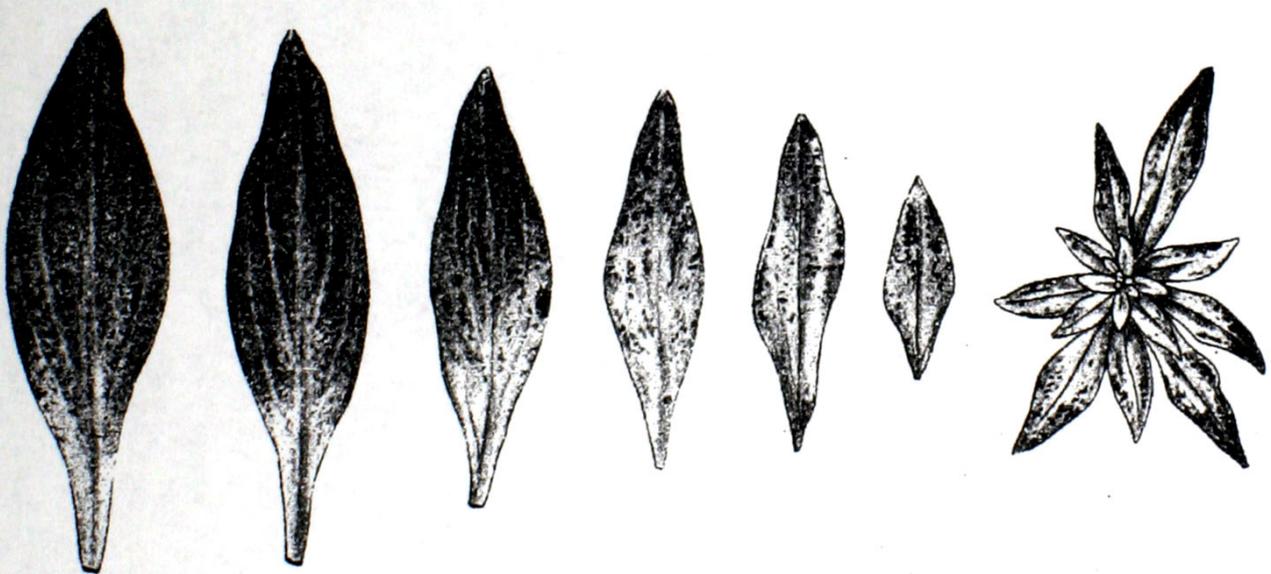


Fig. 18.

Sproßspitze und Blätter in den verschiedenen Altersstufen einer albobstriata-Pflanze.

Blüte ist in Textfigur 16 abgebildet. Ich betone aber ausdrücklich, daß gerade die große Variabilität der Blüten von fast völlig normal bis stark monstrosa typisch für diese Sippe ist. Für den Erbgang ist es völlig einerlei, ob die Samen von normalen oder stark monstrosa-Blüten gesammelt sind. Es gilt hier das gleiche,

was für die *variabilis*-Sippe bereits früher, Seite 17, ausgeführt wurde.

Die Blüte einer Pflanze, die gleichzeitig *monstrosa* und *nicotianoides* ist, stellt Fig. 17 und Fig. 15 Taf. IV dar.

Alle meine *monstrosa*-Pflanzen stammen von einer in meinen Kulturen aufgetretenen Mutante ab.

- Alle wilden Sippen von *A. majus* und den übrigen Arten sind **YY**.
Z. **zz**-Pflanzen sind gewissermaßen in bezug auf einen wesentlichen Chlorophyll-Faktor analog den i_1i_2 -Pflanzen. **zz**-Individuen sind grüngefleckt auf weißem Grund, und zwar ist die ganze Pflanze in dieser Weise mosaikartig gescheckt (Fig. 17 u. 18 Taf. III).

Diese Scheckung kommt in der Weise zustande, daß die ganz jungen Organe zunächst ganz weiß sind. Im Entwicklungsstadium, wo Blätter der **ZZ**-Pflanzen bereits völlig ergrünt sind, sind die Blätter der **zz**-Pflanzen noch völlig weiß. Danach treten dann in dem weißen Gewebe einzelne Zellen auf, welche grüne Chromatophoren enthalten. Aus diesen einzelnen Zellen werden im Laufe der Entwicklung Zellgruppen und dadurch makroskopisch erkennbare grüne Flecken. Diese Flecken dehnen sich dann später im Stadium der Streckung viel mehr aus, als das benachbarte farblose Gewebe, so daß, wenn die Flecken dicht stehen, die erwachsenen Blätter auf den ersten Blick rein grün aussehen können. Die Blattentwicklung einer solchen Pflanze ist in der Textfigur 18 dargestellt.

Das Auftreten der ersten grünen Zellen erfolgt nicht immer in dem gleichen Entwicklungsstadium des Blattes. Es kann vorkommen, daß schon in sehr jugendlichen Blättern einzelne grüne Zellen auftreten, dann entstehen große grüne Flecken. Ja, gelegentlich entstehen offenbar auch schon im Vegetationspunkte grüne Zellen und daraus dann rein grüne Sproß-Sektoren oder ganz grüne Sprosse.

Es kommt auch vor, daß das Entstehen der grünen Zellen erst in einem wesentlich späteren Stadium der Blattentwicklung erfolgt, dann sind die Blätter auf weißem Grund grünesprenkelt.

Als Extrem kommt auch vor, daß die grünen Zellen erst kurz vor der endgültigen Differenzierung des Blattes entstehen, dann ist das Blatt, oberflächlich betrachtet, weiß und man kann nur bei sehr genauer Untersuchung mit starker Lupe winzige grüne Pünktchen darauf erkennen. Sprosse mit derartigen Blättern sind

nicht selbständig lebensfähig, sie können nur leben, wenn sie auf starken grünen Pflanzen sitzen und von diesen mit ernährt werden.

Der Zeitpunkt, in welchem die Entstehung der grünen Initialzellen vor sich geht, ist, wie gesagt, im einzelnen verschieden. Wenn ein Sproß einmal einen von diesen Typen aufweist, dann behält er ihn auch im allgemeinen in seinem weiteren Zuwachs bei. Mit anderen Worten: es ist die Art der Scheckung — ob große Flecken, d. h. „frühe Differenzierung der Initialzellen“, oder kleine Flecken, d. h. „späte Differenzierung der Initialzellen“ — bei vegetativer Fortpflanzung bis zu einem gewissen Grade erblich. Das gleiche gilt auch für die Häufigkeit, in der die Flecken entstehen. Eine gewisse vage Erblichkeit des Zeitpunktes und der Häufigkeit der Entstehung der ersten grünen Zellen ist auch bei Fortpflanzung durch Samen erkennbar. Ich werde auf diese Fragen später noch ausführlich zu sprechen kommen.

Die erste **zz**-Pflanze entstand als Mutante in meinen Kulturen. Alle nicht von ihr abstammenden, mir bekannten Pflanzen sind **ZZ**.

Aus Samen von **zz**-Pflanzen gehen stets gescheckte und dazu in verschieden hohem Prozentsatz rein grüne Pflanzen hervor. Grüne Sprossen auf **zz**-Pflanzen erweisen sich als **Zz**.

Es liegt also eine weitgehende Ähnlichkeit vor mit der Vererbung der Blütenstreifung (Faktor J_2) und mit der Vererbung der Buntblättrigkeit der von (Correns 1) untersuchten *Mirabilis Jalapa*.

Acr. **acracr**-Pflanzen sind acroxantha haben gelbspitzige Blätter (Fig. 11 Taf. III) deutlich ist die Blaßfärbung der Blattspitzen nur an jungen Pflanzen. Alle wilden Sippen und alle Handelsrassen sind **AcrAcr**. Die erste **Acracracr**-Pflanze ist bei mir als Mutante aufgetreten.

Alb. Alle **alb alb**-Pflanzen sind albina d. h. völlig chlorophyllfrei und sterben nach wenigen Tagen. **Alb alb**-Pflanzen sind rein grün. Die Sippe kann nur durch die Heterozygoten weitergezogen werden. Die Heterozygoten spalten stets ein Viertel rein weißer Keimlinge ab.

Individuen, die ein Viertel weißer Keimlinge abspalten, sind in meinen Kulturen mehrfach aufgetreten, auch bei Sippen von *Antirrhinum latifolium*. Ich habe alle diese albina-Sippen nicht weiter untersucht, es ist aber nicht ohne weiteres anzunehmen, daß sie alle miteinander genetisch identisch seien.

Bre. Alle **brebre**-Pflanzen sind „brevis“ d. h. sterile Zwerge, sie sind in allen Teilen nur etwa halb so groß wie entsprechende **Bre-**

Pflanzen. Die Antheren enthalten nur verkümmerte taube Pollenkörner, die Fruchtknoten entwickeln sich auch bei Bestäubung mit fertilem Pollen anderer Gruppen nicht weiter.

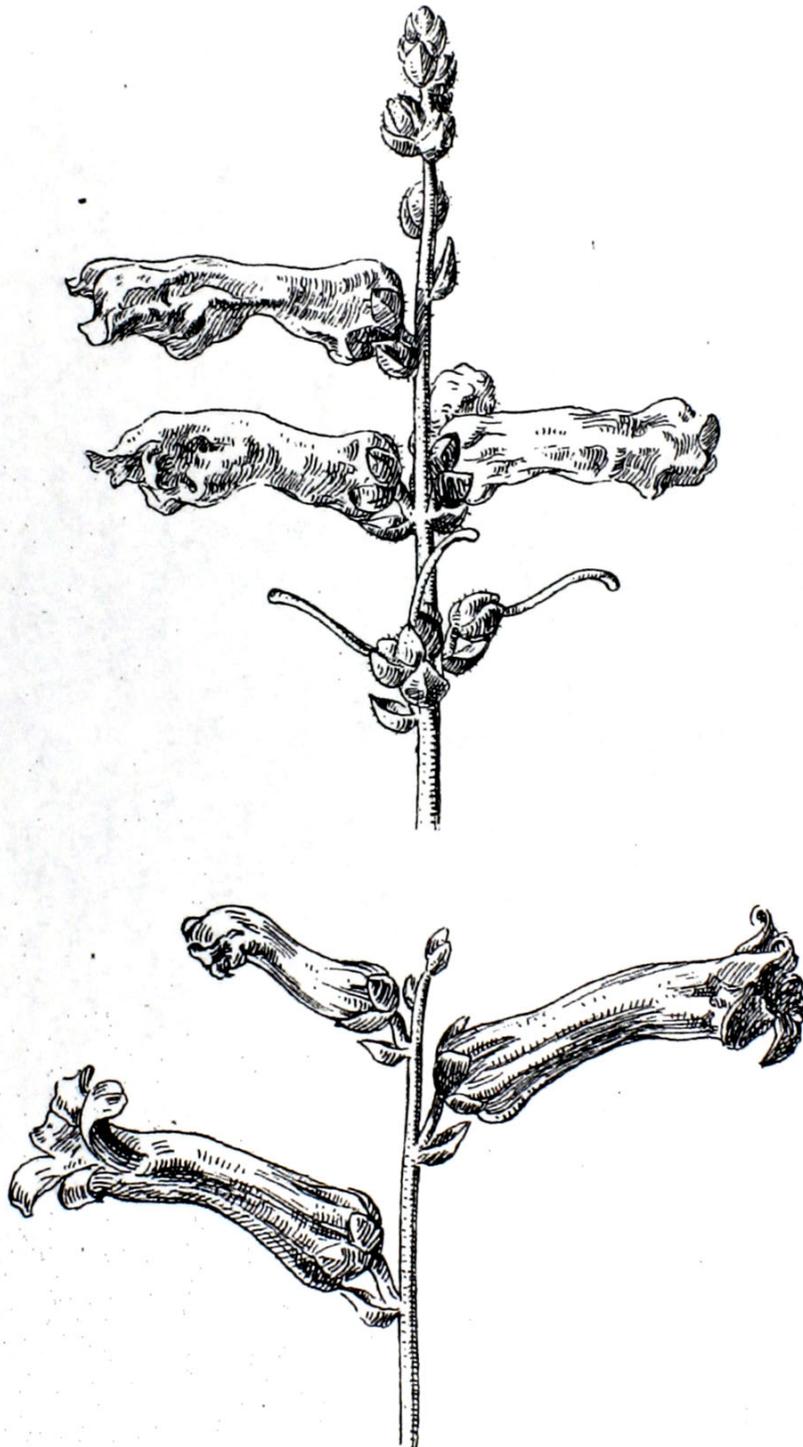


Fig. 19. Zwei ee-Sippen, die obere ist gleichzeitig noch chlchl (chlorantha), die untere ist ChlChl.

Chl. Alle **chlchl**-Pflanzen sind *chlorantha*, haben etwas reduzierte Blütenlippen und die Blüten sind auf der Außenseite der Oberlippe grünlich gefärbt. Eine *chlorantha*-Blüte ist z. B. in Fig. 13, Taf. IV abgebildet. In *ee*-Pflanzen (radiär) äußert sich die *Chlorantha*-Eigenschaft außer in der Blütenfarbe und Blütenform auch darin, daß die Blüten nahezu rechtwinklig von der Achse abstehen (Textfig. 19).

Chlorantha ist eine meiner ersten Mutanten. Alle Handelssorten und alle mir bekannten Wildformen und wilden Arten sind **Chl Chl**.



Fig. 20. Einander entsprechende Zweige einer glattblättrigen (*cricri*) Pflanze (a) und einer *crispa* (*Cricri*) Pflanze b.

Cor. corcor-Pflanzen haben auf der Außenseite der Blüten hörnchenartige Auswüchse (*cornuta*), außerdem ist meist die Röhre der Blüte stark verengt. Oft ist auch der Fruchtknoten sehr schmal und mehr oder weniger steril. Einige Blüten von *cornuta*-Pflanzen sind in den Fig. 5, 9 und 17, Taf. IV abgebildet. Der Grad der Ausbildung dieses Merkmals ist sehr verschieden, im allgemeinen haben jugendliche Pflanzen fast ganz normale Blüten und erst die späteren Blüten sind deutlich gehörnt. Eine Zählung von Spaltungs-

generationen, bei denen auch das *cornuta*-Merkmal mitgezählt werden soll, kann meist nicht vor August vorgenommen werden. (Das gleiche gilt übrigens auch bei Zählungen, in welchen *monstrosa*, *rhinantoides* und *maculosa* eine Rolle spielen.)

Cornuta ist eine bei mir aufgetretene Mutation. Alle Handelsorten und alle Wildformen sind **CorCor**.

Corcor zeigt häufig gegen Schluß der Vegetationsperiode eine gewisse Neigung zur Hörnchenbildung, d. h. die Dominanz ist unvollkommen.

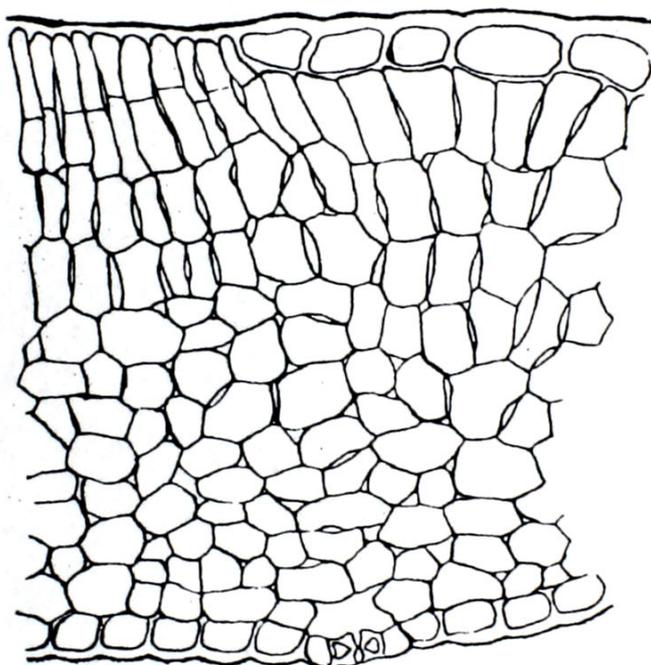


Fig. 21. Querschnitt durch ein *crispa*-Blatt an einer Epidermislucke.

Cri. Alle Handelsrassen und alle mir bekannten wilden Arten sind **cricri**. Die erste **Cricri**-Pflanze trat als Mutante in meinen Kulturen auf. **Cricri**-Pflanzen sind schon als Keimlinge in den ersten Tagen erkennbar. Die Cotyledonen sind eigenartig hantelförmig eingeschnürt. Die Blätter der älteren Pflanzen (Figur 21 u. 22, Taf. III und Textfigur 20) sind unregelmäßig wellig (*crispa*) und zeigen einzelne vertrocknete Stellen. Der anatomische Bau der Laubblätter von *Crispa*-Pflanzen ist sehr eigenartig (Textfigur 21). Es fehlt stellenweise die Epidermis, und die Palisadenschicht liegt frei. Ob dieser Zustand dadurch zustande kommt, daß von vornherein die Epidermis netzartig durchlocht ist oder ob stellenweise die Dermatogenzellen Palisadencharakter annehmen, weiß ich noch nicht, das muß erst

noch durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aufgeklärt werden.

Die *crispa*-Pflanzen sind schwächer als normale, blühen aber gut. Die Blüten zeigen nichts Besonderes.

Cri ist ein Letalfaktor. Alle *crispa*-Pflanzen sind **Cri cri**, also Heterozygoten, sie geben bei Selbstbefruchtungen eine Nachkommenschaft von 2 *crispa* : 1 glattblättrig.

In welchem Entwicklungsstadium die **Cri Cri**-Pflanzen zugrunde gehen, weiß ich noch nicht, jedenfalls aber vor der Samenreife. Der Faktor **Cri** zeigt eine Besonderheit ferner in bezug auf den Faktor **N**, der ebenfalls ein Letal-Faktor ist. Aus der Kreuzung **Cri cri NN** (grün *crispa*) **cri cri Nn** (aurea glatt) sollten in F1 nach der Theorie hervorgehen:

25 0/0	Pflanzen	Nn Cri cri	= aurea-crispa
25 0/0	„	Nn cri cri	= aurea-glatt
25 0/0	„	NN Cri cri	= grün-crispa
25 0/0	„	NN cri cri	= grün-glatt.

Aber die erstgenannte Kategorie tritt nicht auf, vielmehr entstehen 50 0/0 aurea-glatt, 25 0/0 grün-crispa, 25 0/0 grün-glatt. Wie diese Störung zustande kommt, weiß ich noch nicht, Versuche hierüber sind noch im Gange.

Ebu. **Ebu** (*eburnea*) ist gewissermaßen ein Verstärkungsfaktor für **B**. Pflanzen mit der Formel **BB ebu ebu cc ff** haben, wie schon gesagt, blaßgelblich gefärbte Blüten, sind mittelgelb (Fig. 5 u. 6, Taf. I). Dagegen haben Pflanzen mit der Formel **BB Ebu Ebu cc ff** eine intensive gelbe Blütenfarbe (Fig. 7 u. 8, Taf. I). In anderer Weise zeigt sich kein Unterschied zwischen **Ebu** und **ebu**-Pflanzen.

ebu ebu-Pflanzen sind unter den Handelsrassen weitverbreitet. Kreuzungen mit wilden Sippen liegen noch nicht in genügendem Umfange vor. *A. latifolium* ist aber z. B. sicher **Ebu Ebu**. **Ebu** ist dominant über **ebu**.

Mittelgelb und Gelb sind transgredierend modifizierbar. Schattig stehende Pflanzen von der Formel **BB Ebu Ebu cc ff** (gelb) sind nicht von sonnig stehenden **BB ebu ebu cc ff**-Pflanzen zu unterscheiden. Ebenso ist es auch häufig sehr schwierig Mittelgelb von Elfenbein zu unterscheiden. Und infolgedessen bekommt man aus der Kreuzung von **BB Ebu Ebu CC ff** (elfenbein) **BB ebu ebu cc ff** (mittelgelb) in F1 elfenbeinfarbige Pflanzen und in F2 eine fließend ineinander übergehende Reihe von elfenbein-mittelgelb-gelb. Wegen

dieser schwierigen Unterscheidbarkeit der drei Farben elfenbein, mittelgelb, gelb habe ich in den nachstehend angeführten Kreuzungsbeispielen die Faktoren **Ebu** und **C** gar nicht berücksichtigt, es wären sonst immer umfangreiche F_3 -Analysen erforderlich gewesen.

Eri. Alle **erieri**-Pflanzen sind *ericoides*, d. h. sie haben sehr stark reduzierte Blumenblätter und ausnahmslos sterile Antheren. Eine Vorstellung von der eigenartigen Form der Blütenblätter geben die Textfiguren 22 und 14c (S. 24) wohl ohne weiteres. Auch hier ist das Gynaeceum völlig normal und funktionsfähig. *Ericoides* ist ebenfalls eine meiner Mutanten. Alle nicht von dieser Mutante abstammenden mir bekannten *Antirrhinum* sind **EriEri**.

Eri ist völlig dominant über **eri**.

Fas. **fasfas**-Pflanzen sind *fasciata*, d. h. breit verbändert (Fig. 23). Die Verbänderung ist stark abhängig von Ernährungseinflüssen und dementsprechend stark variabel. In jeder Nachkommenschaft von Geselbsteten *fasciata*-Pflanzen finden sich alle Übergänge von breitverbändert bis ganz unverbändert. Selektion nach verbändert bzw. unverbändert ist innerhalb einer homozygotischen **fas fas**-Sippe ohne Erfolg, der Sippencharakter bleibt bestehen.

Meine **fas fas**-Pflanzen stammen alle von einer bei mir aufgetretenen Mutante ab. Außer dieser Sippe sind häufig verbänderte Sippen als Mutanten entstanden. Das Auftreten von verbänderten Individuen, die dann weiterhin mehr oder weniger verbänderte Sippen aus sich hervorgehen lassen, ist einer der häufigsten Mutationsvorgänge bei *Antirrhinum*. Genetisch sind aber diese verschieden verbänderten Sippen, trotzdem sie äußerlich nicht unterscheidbar sind, offenbar verschieden. Ich habe aber hierüber noch nicht genügendes Versuchsmaterial vorliegen. Ich weiß nur, daß wenigstens eine meiner anderen verbänderten Sippen nicht genetisch mit der *fasciata*-Sippe identisch ist, sondern auf einem anderen Faktor beruht. Die verbänderten Sippen sind, weil das rezessive Merkmal so ungemein stark modifizierbar ist, für experimentelles Arbeiten sehr unbequem.

Flav. Alle **flavflav**-Pflanzen sind *flavescens*. Alle **flavflav**-Pflanzen sind blaßgrün und entwickeln sich nur sehr langsam. Alle wilden Sippen und die Handelsrassen sind **FlavFlav**. Die ersten **flavflav**-Pflanzen sind bei mir als Mutanten entstanden.

Gli. **gli gli**-Pflanzen sind *globifera*, sehen sehr ähnlich aus wie *globosa*. Bei *globifera* steht an Stelle einer Einzelblüte ein einzelnes



Fig. 22. Blütenstand einer ericoides-Pflanze.

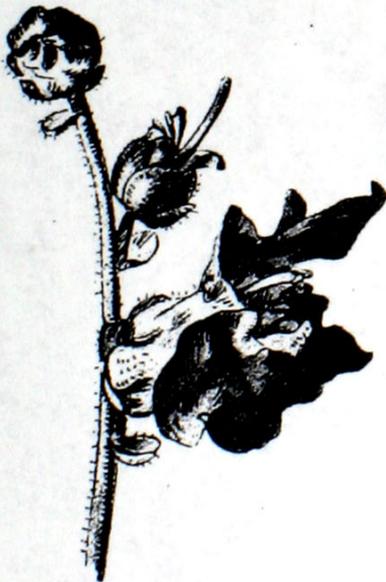


Fig. 23. Teilweise zu normal zurückgeschlagene Blüte einer globifera-Pflanze.

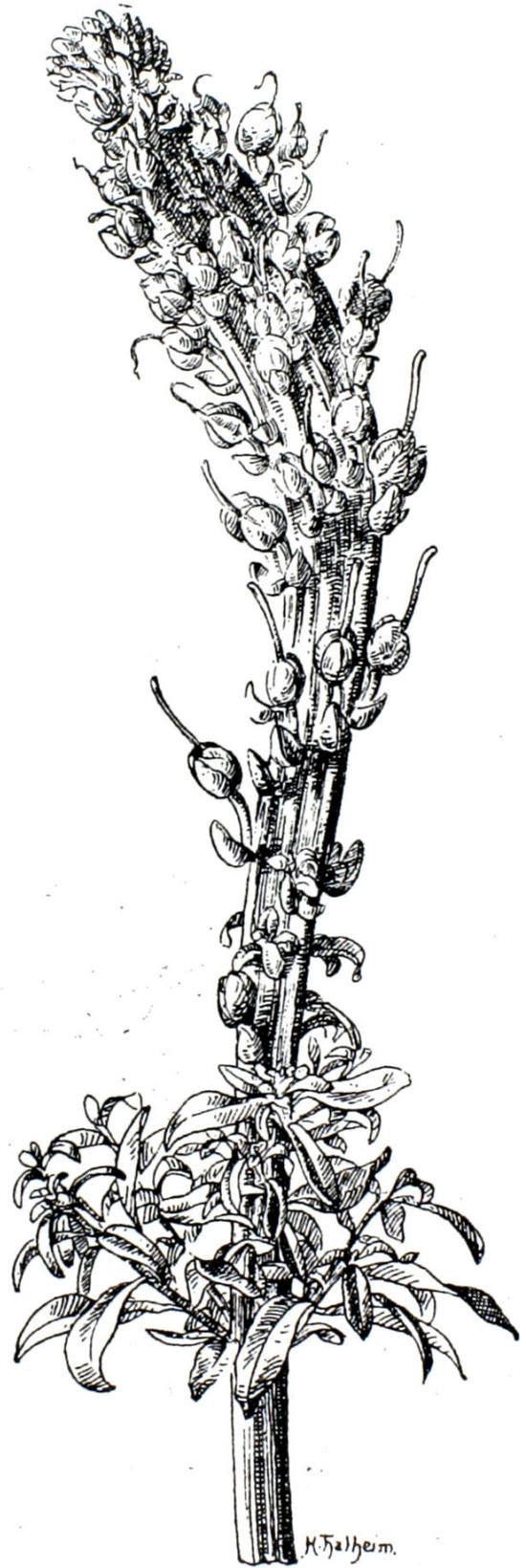


Fig. 24. Blütenstand einer fasciata-Pflanze.

mit kelchblattartigen Schuppen bedecktes blütenartiges Gebilde, ähnlich wie diejenigen, die wir bei *globosa* schon kennen gelernt haben. Derartige *globifera*-Blüten sind in Taf. IV, Fig. 1 abgebildet.

Globifera-Individuen sind rein weiblich, ich habe jedenfalls bis jetzt trotz eifriger Nachforschung an *globifera*-Blüten noch nie Antheren oder antherenartige Gebilde gefunden.

Die erste *globifera*-Pflanze ist bei mir als Mutante aufgetreten. Alle Handelsrassen und alle wilden Sippen sind **Gli Gli**.

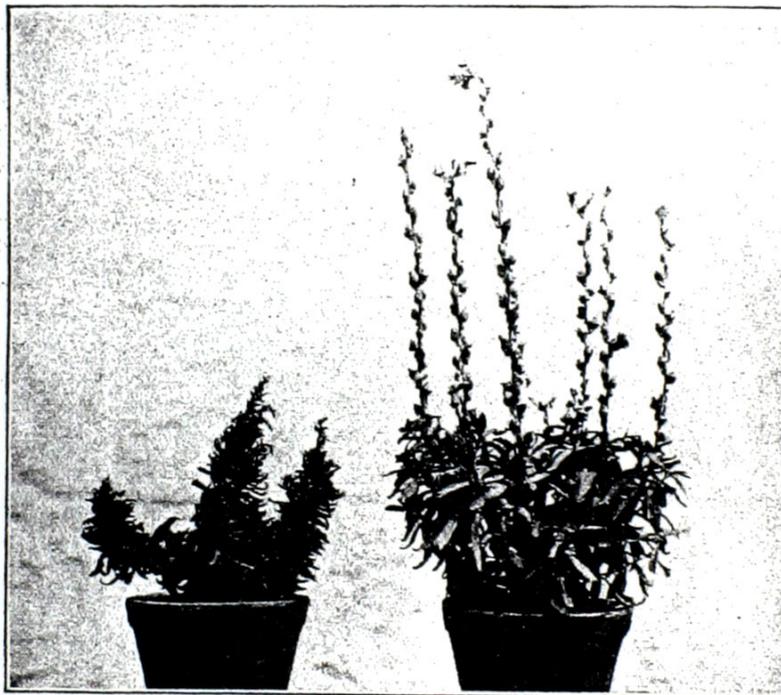


Fig. 25. *gracilis*-Pflanze (links) neben GraGra-Schwesterpflanze (Ausgangssippe).

Gli ist völlig dominant über **gli**.

Da die Sippe keine Antheren bildet, kann sie nur durch Rückkreuzung mit **Gligli**-Pflanzen weitergezogen werden.

Eine Eigentümlichkeit aller *globifera*-Pflanzen ist, daß sie vegetativ nach der normalen Form, d. h. nach **GliGli** zurückmutieren. Bei allen **gligli**-Individuen treten früher oder später einzelne Sektoren oder Äste auf, welche allerlei Mittelbildungen zwischen *globifera*- und normalen Blüten (Textfig. 23 und Taf. IV, Fig. 2, 10 u. 11) und ferner aber auch einzelne völlig normale Blüten entwickeln. Diese letztgenannten Blüten geben bei Selbstbefruchtung eine konstant normale Nachkommenschaft, die auch

in weiteren Generationen konstant bleibt und auch nicht eine leise Andeutung von dem globifera-Charakter zeigt. Es schlagen also die **gigli**-Pflanzen auf vegetativem Wege zu **GliGli**-Pflanzen zurück. Auch bei sexueller Fortpflanzung von **gigli**-Pflanzen erfolgt dieser Rückschlag. Man bekommt nämlich sehr oft bei der Kreuzung von **gigli** \times **GliGli**, d. h. bei der Bestäubung von globifera-Blüten mit Pollen von homozygotisch normalen Pflanzen einzelne Pflanzen, welche weiterhin bei Selbstbefruchtung sich nicht als **Gigli**-Pflanzen erweisen, sondern als **GliGli**, d. h. eine völlig einheitliche normale Nachkommenschaft ergeben.

Gra Die **gragra**-Pflanzen sind „gracilis“, d. h. sie sind kleiner und zierlicher gebaut als im übrigen gleichformelige Typen. Besonders die Blätter sind deutlich schmal, die Internodien etwas verkürzt. Eine **gragra**-Pflanze ist in Textfig. 25 neben einer genau gleich alten, gleich behandelten und abgesehen von **Gra** völlig gleichformeligen Vergleichspflanze abgebildet. Die Blüten der gracilis-Pflanzen sind nicht kleiner als die von normalen Pflanzen und sind auch völlig fertil.

Lut. **lutlut**-Pflanzen sind lutea, haben gelbe Cotyledonen, **Lutlut**-Individuen spalten ein Viertel Nachkommen mit rein gelben Cotyledonen ab. Die Heterozygoten selbst sind von homozygot grünen nicht zu unterscheiden. Auch mit dieser Sippe habe ich bisher umfangreichere Untersuchungen nicht vorgenommen.

Luv. Die **luvluv**-Pflanzen sind luteovirens, d. h. sie keimen mit gelben Cotyledonen und ergrünen dann erst, ganz so, wie wir es für die albovirens-Sippe gehört haben. Auch in ihrem ganzen übrigen Verhalten sind sie den albovirens-Pflanzen fast völlig entsprechend. Sie sind sehr stark hinfällig, langsam in der Entwicklung und sehr empfindlich für grelles Licht. Erwachsene luteovirens-Pflanzen sind an den gelblich grünen Blättern und an den gelben Sproßenden leicht erkennbar. Taf. III, Fig. 23 u. 28 stellen Blätter einer luteovirens-Pflanze dar.

Die erste luteovirens-Pflanze ist in meinen Kulturen als Mutante entstanden. Alle Handelssorten und alle wilden Sippen sind **LuvLuv**.

Luv ist völlig dominant über **luv**.

Mar. **marmar**-Pflanzen sind marmorata, haben grün-blaßgrün marmorierte Blätter (Taf. III Fig. 14). An älteren Pflanzen ist die Marmorierung oft schwer erkennbar. Alle Handelsrassen und die

wilden Sippen sind **MarMar**. Die erste **Marmar**-Pflanze ist bei mir als **Mutante** entstanden.

Pal₁. **Pal₁** ist ebenso wie **F** eine wichtige Voraussetzung für die Entstehung irgend eines roten Farbstoffes. Alle **pal₁pal₁**-Pflanzen sind, auch wenn sie **B** und **F** enthalten, nicht rot gefärbt, sondern elfenbein, mittelgelb oder gelb, stellen somit eine vierte genetisch verschiedene Kategorie von elfenbeinfarbigen Pflanzen dar (vgl. S. 26). Nur Pflanzen, welche sowohl **F** wie **Pal₁** in der Formel haben, können irgend welche rote Farbe ausbilden. **pal₁pal₁**-Pflanzen kommen im Handel vor. Ein kleiner Teil der als *A. majus luteum* und *A. majus album* im Handel erhältlichen Sorten ist **pal₁pal₁**. Alle wilden Sippen von *A. majus* und alle mir bekannten wilden Arten von *Antirrhinastrum* sind **Pal₁Pal₁**.

pal₁pal₁-Pflanzen sind in meinen Kulturen auch durch Mutation entstanden.

Pal₁pal₁-Pflanzen sind meist deutlich von **Pal₁Pal₁**-Pflanzen unterscheidbar. Es liegt also nur teilweise Dominanz von **Pal₁** über **pal₁** vor.

Pflanzen, welche **BBEbuEbuCCFFPal₁Pal₁** und dazu **pal₂pal₂** in der Formel haben, sind imstande, eine ganz blasse, von mir als „blaß fleischfarbig“ bezeichnete rötliche Färbung zu erzeugen. Die rote Farbe ist so blaß, daß bei flüchtiger Betrachtung die Blüte für elfenbeinfarbig gehalten werden kann, und an Pflanzen, die in einem einigermaßen warmen Gewächshaus gezogen werden, ist von roter Farbe überhaupt nichts zu erkennen. Pflanzen dieser Formel, die **dd** sind, sehen auch im Freien ganz rein elfenbeinfarbig aus. Wir hätten also hier eine 5. Kategorie von genetisch verschiedenen elfenbeinfarbigen Pflanzen. Eine 6. Kategorie wird dargestellt durch die Formel **BBEbuEbuCCFFPal₁Pal₁pal₂pal₂aa**, d. h. blaßfleischfarbig mit eosinrot als Farbenton. Das ganz blasse Eosinrot ist überhaupt mit dem Auge nicht erkennbar.

Pal₂. **Pal₂** ist ein Verstärkungsfaktor für die durch **Pal₁** erzeugte schwach rötliche Farbe. Pflanzen von der Formel **BBEbuEbuCCFFPal₁Pal₁Pal₂Pal₂pal₃pal₃** sind „fleischfarbig“. Taf. I, Fig. 14.

Pal₂ ist dominant über **pal₂**. Blaßfleischfarbige Pflanzen (**pal₂pal₂**) habe ich bisher aus Handelssamen noch nie erhalten. Alle meine **pal₂pal₂**-Pflanzen sind bei mir durch Mutation entstanden. Die wilden Sippen und Arten sind **Pal₂Pal₂**.

Pflanzen von der Formel **BB EbuEbu CC FF Pal₁Pal₁ Pal₂Pal₂ pal₃pal₃** und **dd** sind „fleischfarbig delila“ und sehen ebenfalls elfenbeinfarbig aus, zeigen nur, wenn sie sehr kühl und hell gehalten werden, eine schwache Spur von rötlicher Farbe in den Blumenblättern. Damit ist also eine 7. genetisch andersartige Kategorie von elfenbeinfarbigen Pflanzen gegeben.

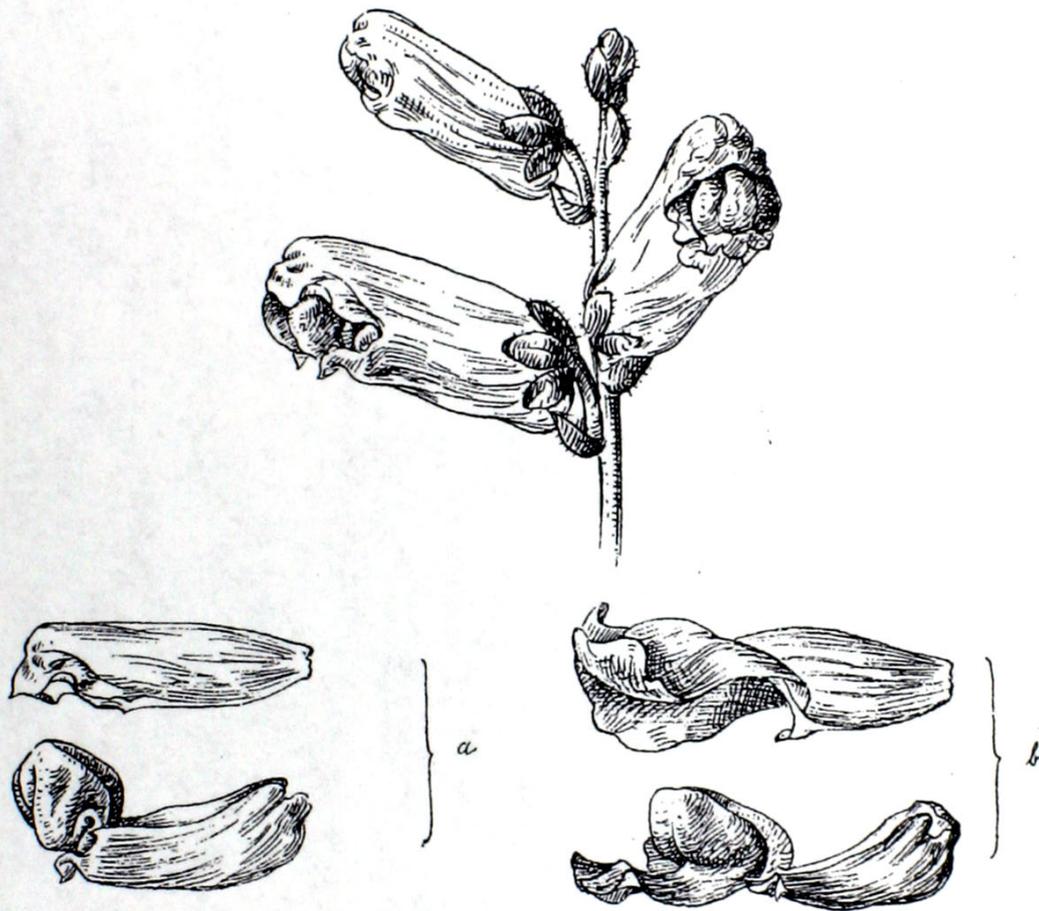


Fig. 26. Blüten von *A. rhinantoides*.
Unten zum Vergleich eine seitlich aufgeschnittene Blüte von *rhinantoides* (a)
und von der Normalform (b).

Pal₃. **Pal₃** ist ein weiterer Verstärkungsfaktor. Er wandelt in Pflanzen, welche **Pal₁** und **Pal₂** sind, das Fleischfarbig um in Bläßrot (Fig. 15, Taf. I). **pal₃pal₃**-Pflanzen sind im Handel unter der Bezeichnung fleischfarbig oder unter der Bezeichnung rosa weit verbreitet. Alle Wildformen sind **Pal₃Pal₃**. Pflanzen von der Formel **BB EbuEbu CC FF Pal₁Pal₁ Pal₂Pal₂ Pal₃Pal₃ pal₄pal₄** sind „bläßrot“.

Pal₄. **Pal₄** ist ein weiterer Verstärkungsfaktor. Er wandelt das durch **Pal₁Pal₂Pal₃** bedingte Bläßrot um in das typische Rot (Taf. I, Fig. 28). **Pal₄** ist dominant über **Pal₃**. Im Handel kommen

pal₄pal₄-Pflanzen nicht vor. Ebenso sind alle mir bekannten wilden Sippen **Pal₄Pal₄**. Alle meine eigenen **pal₄pal₄**-Sippen gehen auf bei mir entstandene Mutanten zurück.

Pal₁ X Pal₂ Pal₃ Pal₄ J₁ J₂ bilden in dieser Reihenfolge eine Serie unilokaler Faktoren. Wenn eine Pflanze z. B. **pal₃** ist, dann enthält sie auch die in dieser Reihenfolge rechts von **pal₃** stehenden

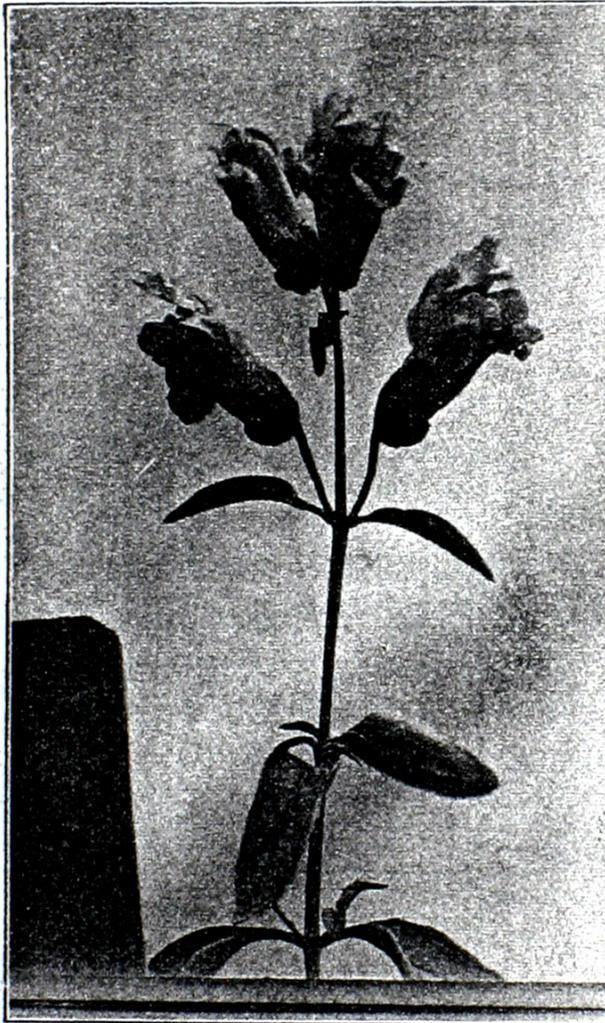


Fig. 27. *A. m. reflexa*.

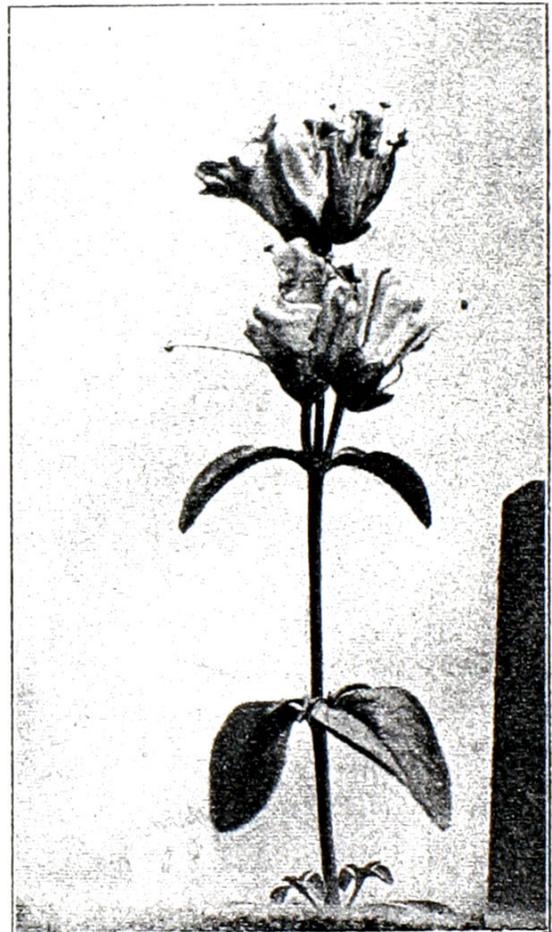


Fig. 28. *A. m. reflexa-flexuosa*.

Faktoren in der rezessiven Form. Es ist also z. B. **pal₁** immer auch gleichzeitig **xpal₂pal₃pal₄i₁** und **i₂**. Andererseits ist eine Pflanze, die z. B. **Pal₃** ist, immer auch **Pal₁ X** und **Pal₂**, d. h. die Faktoren, die in dieser Serie links von einem großgeschriebenen Faktor stehen, sind ebenfalls „groß“ zu schreiben.

Rhi. Alle **rhi**-Pflanzen sind rhinantoides, haben an älteren¹⁾ Sprossen die in Fig. 26 dargestellte Blütenform. Diese Form beruht darauf,

¹⁾ alt heißt hier: von der Wurzel durch eine größere Zahl Internodien entfernt.

daß die freien Teile der Blumenblätter, und zwar sowohl der Ober- wie der Unterlippe, besonders stark aber der Oberlippe, eine Wachstumshemmung zeigen. Das geht sehr schön aus der Fig. 26a u. b hervor, wo nebeneinander eine rhinantoides und eine normale Blüte abgebildet sind.

Rhinantoides ist eine meiner ältesten Mutanten. Alle Handelsrassen und die mir bekannten Sippen sind **RhiRhi**.

Ref. refref-Pflanzen (Fig. 27) sind sehr ähnlich wie **oo**-Pflanzen. Die beiden Faktoren sind gleichsinnig und unabhängig voneinander. **oorefref**-Pflanzen zeigen dementsprechend die Blütenmißbildung in ganz besonders krasser Weise (Fig. 28). Eine Kreuzung **oorefref** × **OORefRef** gibt in F₂ das zu erwartende Bild, d. h. eine lange Reihe von verschiedenen Formen von völlig normal bis zu ganz extrem struppig in allen Übergängen.

Außer den ebengenannten 40 Erbfaktoren kenne ich bei *Antirrhinum* noch eine sehr große Anzahl weiterer. Durchweg sind es Faktoren, die in den meisten Sippen homozygotisch dominant vorkommen und die homozygotisch rezessiv irgend eine Besonderheit bedingen. Diese Faktoren sind entweder bisher nur mangelhaft untersucht oder zu weiteren Untersuchungen wenig geeignet, weil sie z. B. sehr stark modifizierbare Eigenschaften bedingen oder aber andere Unbequemlichkeiten haben. Ich habe deswegen vorläufig zu einer genaueren Durcharbeitung zunächst die ebengenannten 40 Faktoren herausgegriffen.

Für F_2 war nach der Formel zu erwarten, daß die in der folgenden Tabelle Spalte 1 genannten verschiedenerlei Gameten und dementsprechend die in Spalte 2 aufgeführten äußerlich unterscheidbaren Kategorien von F_2 -Pflanzen auftreten müssen.

Gameten-typen	F_2 -Typen	Theoret. Verhältnis
E Pal ₁ ¹⁾ F	rot zygomorph	27
E Pal ₁ f	mittelgelb zyg.	9
E pal ₁ F	desgl.	9
E pal ₁ f	desgl.	3
e Pal ₁ F	rot radiär	9
e Pal ₁ f	mittelgelb radiär	3
e pal ₁ F	desgl.	3
e pal ₁ f	desgl.	1

d. h.

F_2 -Typen	Theoret. Verhältnis		Ge-funden
rot zygomorph	27	45,9	44
rot radiär	9	15,3	13
mittelgelb zyg.	21	35,7	40
mittelgelb radiär	7	11,9	10

Ein Blick auf die kleine Tabelle rechts zeigt, daß der Befund mit der Erwartung völlig übereinstimmt, auch die Zahlen stimmen gut, wie ein Vergleich der beiden letzten Spalten der kleinen Tabelle ergibt.

Beispiel 2

A. 2330 × A. 2245
 gelb-zygomorph rot auf elfenbein ganz mit Aderung radiär

A. 2330 war $\frac{c d E g i_1 i_2 l v x cri pal_1 pal_2 pal_3 pal_4}{c d E g i_1 i_2 l v x cri pal_1 pal_2 pal_3 pal_4}$

A. 2245 war $\frac{D e g l cri}{D e g l cri}$

F_1 war väterl. Gamet $C D e g l J_1 J_2 V X cri Pal_1 Pal_2 Pal_3 Pal_4$
 mütterl. Gamet $c d E g l i_1 i_2 v x cri pal_1 pal_2 pal_3 pal_4$

Der Bastard war also heterozygot in 11 Faktoren, von denen aber 7 unilokal sind. Die F_1 -Pflanzen (S. 13. 454, Stammpflanze A. 2831) waren der Formel entsprechend rot auf elfenbein, ganz, mit Aderung, zygomorph.

¹⁾ Da die Faktoren Pal₁—Pal₄, J₁, J₂ und X unilokal sind, steht in der Tabelle Pal₁ für die ganze großgeschriebene Buchstabenreihe und pal₁ für die ganze kleingeschriebene Reihe.

Für F_2 war zu erwarten, daß die in der folgenden Tabelle, Spalte I genannten verschiedenerlei Gameten und dementsprechend die in Spalte II aufgeführten äußerlich unterscheidbaren Kategorien von F_2 -Pflanzen auftreten müssen, dabei ist der Faktor C außer Berücksichtigung geblieben, weil die Unterscheidung von elfenbein und gelb in den rot gefärbten nicht immer sicher durchführbar ist.

	I	II	III	IV
	Gametentypen	F_2 -Typen	Theoret. Verhältnis	Gefunden (S. 15. 136)
1	D X ¹⁾ E V	rot zygomorph mit Aderung	81	46
2	D X E v	rot zygomorph ohne Aderung	27	21
3	D X e V	rot radiär mit Aderung	27	24
4	D X e v	rot radiär ohne Aderung	9	
5	D x E V	elfenbein zygomorph	27	27
6	D x E v	elfenbein zygomorph	9	
7	D x e V	elfenbein radiär	9	10
8	D x e v	elfenbein radiär	3	
9	d X E V	rot Delila zygomorph mit Aderung	27	15
10	d X E v	rot Delila zygomorph ohne Aderung	9	3
11	d X e V	rot Delila radiär mit Aderung	9	6
12	d X e v	rot Delila radiär ohne Aderung	3	

¹⁾ Auch hier steht X wieder für die ganze unilokale Serie $Pal_1 X Pal_2 Pal_3 Pal_4 J_1 J_2$ und x für die Serie $pal_1 x pal_2 pal_3 pal_4 i_1 i_2$.

I		II	III	IV
Gametentypen		F ₂ -Typen	Theoret. Verhältnis	Gefunden (S. 15. 136)
13	d x E V	elfenbein zygomorph	9	in Reihe 5 und 6 mit aufgeführt
14	d x E v	elfenbein zygomorph	3	
15	d x e V	elfenbein radiär	3	in Reihe 7 und 8 mit aufgeführt
16	d x e v	elfenbein radiär	1	

d. h. kürzer zusammengefaßt:

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden (S. 15. 136)
rot zygomorph mit Aderung . . .	81 = 48,6	46
rot zygomorph ohne Aderung . . .	27 = 16,2	21
rot radiär mit und ohne Aderung . .	36 = 21,6	24
elfenbein zygomorph	48 = 28,8	27
elfenbein radiär	16 = 9,6	10
rot Delila zygomorph mit Aderung .	27 = 16,2	15
rot Delila zygomorph ohne Aderung .	9 = 5,4	3
rot Delila radiär mit und ohne Aderung	12 = 7,2	6

Die erwarteten Kategorien sind danach alle gefunden worden. Die Zahlen liegen alle noch innerhalb der Fehlergrenzen.

Beispiel 3

A. 227 × A. 216
 geadert auf elfenbein ganz¹⁾ picturatum auf mittelgelb ganz²⁾

A. 227 war $\frac{C F g s_1 s_2 cri Ebu}{c f g s_1 s_2 cri Ebu}$

A. 216 war $\frac{c cri ebu}{c cri ebu}$

¹⁾ Wie Fig. 11 Tafel I.

²⁾ Wie Fig. 24 Tafel I.

A. 2247 war $\frac{c \text{ cri } \text{ebu}}{c \text{ cri } \text{ebu}}$

A. 2244 war $\frac{g \text{ i}_1 \text{ i}_2 \text{ l } s_1 \text{ s}_2 \text{ v } x \text{ cri } \text{pal}_2 \text{ pal}_3 \text{ pal}_4}{g \text{ J}_1 \text{ J}_2 \text{ l } s_1 \text{ s}_2 \text{ v } X \text{ cri } \text{Pal}_2 \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4}$

Die Bastarde S. 13. 402 waren alle picturatum a. e. g., sie konnten die beiden nachstehenden Formeln haben:

entweder:

1. väterlicher Gamet $C \text{ g } i_1 \text{ i}_2 \text{ l } s_1 \text{ s}_2 \text{ v } x \text{ cri } \text{Ebu } \text{pal}_2 \text{ pal}_3 \text{ pal}_4$
 mütterlicher Gamet $c \text{ G } J_1 \text{ J}_2 \text{ L } S_1 \text{ S}_2 \text{ V } X \text{ cri } \text{ebu } \text{Pal}_2 \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4$

oder:

2. väterlicher Gamet $C \text{ g } J_1 \text{ J}_2 \text{ l } s_1 \text{ s}_2 \text{ v } X \text{ cri } \text{Ebu } \text{Pal}_2 \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4$
 mütterlicher Gamet $c \text{ G } J_1 \text{ J}_2 \text{ L } S_1 \text{ S}_2 \text{ V } X \text{ cri } \text{ebu } \text{Pal}_2 \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4$

Das als Stammpflanze herausgegriffene Individuum A. 2782 hatte seiner Spaltung nach die Formel 1 und mußte dieser Formel entsprechend nach der in nachstehender Tabelle analysierten Weise aufspalten, wenn man wieder **S** und **G** als sehr eng gekoppelt in Rechnung stellt und **L**¹⁾, **C** und **Ebu** außer Betracht läßt:

Gameten-typen	F ₂ -Typen	F ₂ -Spaltung ohne Koppelung G X	F ₂ -Spaltung mit Koppelung G X, wenn n = 3	Gefunden (S. 15. 129 und S. 16. 97)
G X V ²⁾	picturatum	27	164 = 104,96	108
G X v	picturatum	9		
G x V	rot an Röhre	9	28 = 17,92	19
G x v	rot an Röhre	3		
g X V	geadert	9 = 3,51	21 = 13,44	17
g X v	rosarücken	3 = 1,17	7 = 4,48	5
g x V	elfenbein	3	36 = 23,04	15
g x v	elfenbein	1		

¹⁾ L und I lassen sich in Pflanzen, welche geadert oder rosarücken sind (s₁ s₁ s₂ s₂), ebenso in xx-Pflanzen (rot an Röhre) nicht sicher unterscheiden.

²⁾ Es steht wiederum **G** für die Serie S₁S₂G und **g** für die Serie s₁s₂g sowie **X** für XJ₁J₂Pal₂Pal₃Pal₄ und **x** für x i₁i₂pal₂pal₃pal₄.

Wie ein Vergleich der beiden Zahlenreihen ganz rechts in der Tabelle zeigt, stimmen die gefundenen Zahlen gut mit dem Postulat überein, wenn die Koppelung $G S_1 S_2$ mit $X Pal_2 Pal_3 Pal_4 J_1 J_2$ hier mit $n = 3$ in Rechnung gestellt wird. Auf die Variationen dieser Koppelung wird später zurückzukommen sein.

Beispiel 5

A. 2244¹⁾ × A. 2242²⁾
 rosarücken auf elfenbein rot an Röhre auf elfenbein

A. 2244 war $\frac{g i_1 i_2 l s v x cri pal_2 pal_3 pal_4}{g J_1 J_2 l s v X cri Pal_2 Pal_3 Pal_4}$

A. 2242 war $\frac{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}$

Die Bastarde konnten die beiden nachstehenden Formeln haben, entweder:

1. väterlicher Gamet $\frac{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}{g J_1 J_2 l s v X cri Pal_2 Pal_3 Pal_4}$
- mütterlicher Gamet $\frac{g J_1 J_2 l s v X cri Pal_2 Pal_3 Pal_4}{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}$

oder:

2. väterlicher Gamet $\frac{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}{g i_1 i_2 l s v x cri pal_2 pal_3 pal_4}$
- mütterlicher Gamet $\frac{g i_1 i_2 l s v x cri pal_2 pal_3 pal_4}{G i_1 i_2 l S V x cri pal_2 pal_3 pal_4}$

F_1 -Pflanzen der Formel 1) mußten picturatum auf elfenbein gefärbt sein, F_1 -Pflanzen der Formel 2) mußten rot an Röhre auf elfenbein gefärbt sein. Zu erwarten waren von jeder Kategorie 50%. Gefunden wurden (in S. 13. 347) 10 Pflanzen rot an Röhre und 13 picturatum. F_2 wurde von zwei picturatum-Pflanzen (A. 2917 und A. 2697) gezogen (Formel 1).

Diese Bastarde mußten ihrer Formel entsprechend die in der folgenden Tabelle (S. 49) analysierte F_2 -Spaltung ergeben.

Wie ein Blick auf Spalte VII zeigt, wurden zwar die erwarteten Typen gefunden, aber mit dem einfachen F_2 -Verhältnis, Spalte III, das ohne Koppelung zu erwarten wäre, stimmen die gefundenen Zahlen sehr schlecht. Die Aufklärung ergibt der Umstand, daß S und G mit x bzw. sg mit x mäßig gekoppelt sind ($n = 6$). Berechnet man für diesen Koppelungswert die F_2 -Zahlen, so kommen wir zu einer sehr weitgehenden Übereinstimmung zwischen den theoretischen und den gefundenen Zahlen, wie ein Vergleich der Spalten IV und VII zeigt.

¹⁾ Wie Fig. 9 und 10 Taf. I.

²⁾ Wie Fig. 4 Taf. II.

I	II	III	IV	V	VI	VII
Gameten- typen	F ₂ -Typen	F ₂ -Spaltung ohne Koppelung	F ₂ -Spaltung mit Koppelung, wenn $n = 6^2$)	gefunden in F ₂ von:		
				A. 2697	A. 2917	Sa.
G ¹)XV	picturatum	27	99 = 188,1	86	86	172
G X v	picturatum	9 } 36 = 208,8				
G x V	rot an Röhre	9	48 = 91,2	46	47	93
G x v	rot an Röhre	3 } 12 = 69,6				
gXV	geadert	9 = 52,2	36 = 68,4	40	37	77
gXv	rosarücken	3 = 17,4	12 = 22,8	14	15	29
g x V	elfenbein	3	1 = 1,9	2	0	2
g x v	elfenbein	1 } 4 = 23,2				
				Sa. 373		

Die Kreuzung wurde auch reziprok ausgeführt und F₁ (in S. 13. 372) war ebenfalls rot-an-Röhre und rot picturatum im Verhältnis von 7 picturatum: 8 rot-an-Röhre. Aus dieser F₁-Generation wurde von der Pflanze A. 2919 durch Selbstbefruchtung die F₂-Generation herangezogen. A. 2919 war picturatum a. e. g. Die Zusammensetzung der F₂-Generation zeigt die nachstehende Tabelle.

F ₂ -Typen	Gefunden	Berechnete Spaltung mit Koppelung, wenn $n = 6$
picturatum	26	99 = 30,69
rot an Röhre	15	48 = 16,88
geadert	14	36 = 12,66
rosarücken	5	12 = 4,22
elfenbein	1	1 = 0,31

¹) Es steht wieder G für die Serie S₁ S₂ G und X für die Serie X Pal₂ Pal₃ Pal₄ J₁ J₂.

²) Hier ist für die gleiche Koppelung, für welche in Beispiel 4 mit $n = 3$ gerechnet war (S. 47), mit $n = 6$ gerechnet. Auf diese Koppelungsvariationen komme ich, wie vorhin schon gesagt, später noch zurück.

Beispiel 7

A. 2243 × A. 2330
 geadert auf gelb, zygomorph, ganz gelb zygomorph

A. 2243 war: $\frac{c\ g\ l\ s_1\ s_2\ cri}{c\ g\ l\ s_1\ s_2\ cri}$

A. 2330 war: $\frac{c\ d\ g\ i_1\ i_2\ l\ v\ x\ cri\ pal_1\ pal_2\ pal_3\ pal_4}{c\ d\ g\ i_1\ i_2\ l\ v\ x\ cri\ pal_1\ pal_2\ pal_3\ pal_4}$

F₁ war dementsprechend:

väterlicher Gamet (2330) $c\ d\ g\ i_1\ i_2\ l\ S_1\ S_2\ v\ x\ pal_1\ pal_2\ pal_3\ pal_4$
 mütterlicher Gamet (2243) $c\ D\ g\ J_1\ J_2\ l\ s_1\ s_2\ V\ X\ Pal_1\ Pal_2\ Pal_3\ Pal_4$

Diese Bastarde mußten somit alle „rot auf gelb, ganz mit Aderung“ gefärbt sein, was auch der Fall war (S. 13. 366). Die F₂-Spaltung ist in folgender Tabelle analysiert:

Gametentypen	F ₂ -Typen	Gefunden in S. 15. 106 S. 16. 93	
Pal ₁ ¹⁾ S ₁ V D	rot ganz mit Aderung	70	} 109
Pal ₁ S ₁ V d	rot Delila mit Aderung	21	
Pal ₁ S ₁ v D	rot ganz ohne Aderung	13	
Pal ₁ S ₁ v d	rot Delila ohne Aderung	5	
Pal ₁ s ₁ V D	geadert ganz	35	} 51
Pal ₁ s ₁ V d	geadert Delila	7	
Pal ₁ s ₁ v D	rosarücken ganz	7	
Pal ₁ s ₁ v d	rosarücken Delila	2	
pal ₁ S ₁ V D	} gelb	32	32
pal ₁ S ₁ V d			
pal ₁ S ₁ v D			
pal ₁ S ₁ v d			
pal ₁ s ₁ V D			
pal ₁ s ₁ V d			
pal ₁ s ₁ v D			
pal ₁ s ₁ v d			

¹⁾ Pal₁ bzw. pal₁ stehen wieder für die entsprechende ganze Serie.

Die Bastarde (S. 13. 359) waren alle *picturatum* auf gelb ganz gefärbt, ihre Formel mußte sein:

$$\begin{array}{l} \text{väterlicher Gamet (2237)} \quad \underline{c \ d \ f \ G \ l \ S_1 \ S_2 \ v \ cri \ ebu} \\ \text{mütterlicher Gamet (2243)} \quad \underline{c \ D \ F \ g \ l \ s_1 \ s_2 \ V \ cri \ Ebu} \end{array}$$

Entsprechend **Ebuebu** erfolgte in F_2 eine Spaltung nach gelb und mittelgelb. Läßt man sie wegen der schwierigen Abgrenzbarkeit von gelb und mittelgelb auch hier außer Betracht, so müßte der Bastard die in der vorstehenden Tabelle (S. 52) Spalte I aufgeführten Gameten bilden und in F_2 die in Spalte II aufgeführten Typen geben.

Außer den nach dieser Berechnung zu erwartenden Typen traten in F_2 , wie in der untersten Reihe aufgeführt, sechs rot mit Aderung gefärbte Pflanzen auf. Sie stellen die, wenn auch selten, so doch in größeren F_2 -Generationen regelmäßig auftretenden Individuen dar, welche auf einem Chromomeren-Austausch beruhen, der **S** und **G** trennt (*crossing-over*). Die Koppelung von **S** mit **G** ist ja, wie schon mehrfach betont, zwar ziemlich fest, aber nicht absolut. Weiter fällt auf, daß die Zahl der Delilas zu klein ist. Das rührt von der leichten Koppelung von **F** mit **D** her. Zieht man auch diesen Umstand in Rechnung (Spalte IV), dann stimmen die gefundenen Zahlen mit den theoretischen völlig überein.

Beispiel 9

A. 2242 × A. 2245
 rot-an-Röhre auf mittelgelb zygomorph rot mit Aderung radiär

$$\text{A. 2242 war: } \frac{c \ i_1 \ i_2 \ l \ x \ pal_2 \ pal_3 \ cri \ cur \ ebu}{c \ i_1 \ i_2 \ l \ x \ pal_2 \ pal_3 \ cri \ cur \ ebu}$$

$$\text{A. 2245 war: } \frac{e \ g \ l \ cri}{e \ g \ l \ cri}$$

Die Bastarde S. 13. 348 waren alle *picturatum* auf elfenbein g. zygomorph und mußten die Formel haben

$$\frac{C \ E \ J_1 \ J_2 \ g \ l \ X \ Pal_2 \ Pal_3 \ cri \ Cur \ Ebu}{c \ e \ i_1 \ i_2 \ G \ l \ x \ pal_2 \ pal_3 \ cri \ cur \ ebu}$$

Diese Bastarde (Stammpflanze A. 2699) mußten entsprechend der nachstehenden Tabelle aufspalten. Hierbei ist **C** und **Ebu** wieder nicht berücksichtigt und ebenso auch **Cur** nicht. Auch die Spaltung hinsichtlich *curvata* und nicht *curvata* ist sehr schwer reinlich auszuzählen.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis ohne Koppelung		Theoretisches Verhältnis bei Koppelung X-G und n = 6		Ge- funden S. 17. 331
X ¹)EG	picturatum zygomorph	27	d. h. 62,91	297	d. h. 56,43	60
X E g	rot zygomorph	9	" 20,97	144	" 17,36	25
X e G	picturatum radiär	9	" 20,97	99	" 18,81	16
X e g	rot radiär	3	" 6,99	48	" 9,12	11
x E G	rot an Röhre zygomorph	12	" 27,96	147	" 27,93	24
x E g						
x e G	rot an Röhre radiär	4	" 9,32	49	" 9,31	13
x e g						

Ein Vergleich der letzten beiden Spalten zeigt, daß die gefundenen Zahlen völlig mit den theoretisch erwarteten übereinstimmen.

Beispiel 10

A. 2241	×	A. 2330
mittelgelb zygomorph		gelb zygomorph
A. 2241 war:		
	$\frac{c d f g l v c r i e b u}{c d f g l v c r i e b u}$	
A. 2330 war:		
	$\frac{c d g i_1 i_2 l v x c r i p a l_1 p a l_2 p a l_3 p a l_4}{c d g i_1 i_2 l v x c r i p a l_1 p a l_2 p a l_3 p a l_4}$	

Die Bastarde in S. 13 338 waren alle rot Delila, und zwar war das Rot ziemlich blaß, wie es für FfPal₁pal₁-Individuen typisch ist. Die Formel der Bastarde war:

väterl. Gamet (2330) $c d F g i_1 i_2 l v x c r i E b u p a l_1 p a l_2 p a l_3 p a l_4$
 mütterl. Gamet (2241) $c d f g J_1 J_2 l v X c r i e b u P a l_1 P a l_2 P a l_3 P a l_4$

Die Analyse der Spaltung dieser Bastarde gibt die nachstehende Tabelle.

Gameten- Typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis		Gefunden S. 15. 83
FPal ₁	rot Delila	9	d. h. 129,6	117
Fpal ₁	gelbbezw. mittelgelb	7	" 100,8	113
fPal ₁	desgl.			
fpal ₁	desgl.			

¹) X steht wieder für die Reihe X J₁ J₂ Pal₂ Pal₃ und x für x i₁ i₂ pal₂ pal₃.

Beispiel 11

A. 2241 × A. 2244
 mittelgelb zygomorph rosarücken a. e. zygomorph

A. 2241 war: $\frac{c d f g l v cri ebu}{c d f g l v cri ebu}$

A. 2244 war: $\frac{g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri pal_2 pal_3 pal_4}{g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Pal_2 Pal_3 Pal_4}$

Danach waren zwei Kategorien von F₁-Bastarden möglich:

entweder

1. väterl. Gamet (2244) $\frac{C D F g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri Ebu pal_2 pal_3 pal_4}{c d f g J_1 J_2 l S_1 S_2 v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4}$
 mütterl. Gamet (2241)

oder

2. väterl. Gamet (2244) $\frac{C D F g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Ebu pal_2 pal_3 pal_4}{c d f g J_1 J_2 l S_1 S_2 v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4}$
 mütterl. Gamet (2241)

Äußerlich mußten die Bastarde beider Kategorien gleich sein, nämlich alle rot a. e. g. gefärbt. Die aus F₁ herausgegriffene Stamm-pflanze (A. 2749) erwies sich als von der Formel Nr. 2 und gab die nachstehend analysierte Spaltung.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis ohne Koppelung		Theoretisches Verhältnis mit Koppelung FD n = 2		Gefunden S. 15. 74 und S. 17. 330
FS ₁ D ¹⁾	rot ganz	27	d. h. 54	66	d. h. 59,4	19 + 65 = 84
FS ₁ d	rot Delila	9	" 18	15	" 13,5	3 + 17 = 20
Fs ₁ D	rosarücken	9	" 18	22	" 19,8	4 + 14 = 18
Fs ₁ d	rosarücken Delila	3	" 6	5	" 4,5	1 + 4 = 5
fS ₁ D	elfenbein bzw. gelb und mittelgelb	9	16 " 32	36	" 32,4	9 + 21 = 30
fS ₁ d	desgl.	3				
fs ₁ D	desgl.	3				
fs ₁ d	desgl.	1				

Sa. 127

Auch hier wieder fällt auf, daß unter den gefärbten zu wenige dd-Pflanzen vorhanden sind. Das rührt von der vorhin schon genannten

¹⁾ S₁ steht für S₁S₂ und s₁ für s₁s₂.

Koppelung **FD** her. Stellt man sie in Rechnung, so ergibt sich, wie ein Vergleich der letzten beiden Spalten zeigt, eine etwas bessere Übereinstimmung zwischen Theorie und Befund.

Sowohl von den rot wie von den rosarücken gefärbten Pflanzen hatte ein Teil ganz blasse Aderung. Das rührt daher, daß A. 2241 einen mit **V** gleichsinnigen, allerdings sehr viel schwächer wirkenden zweiten Aderungsfaktor enthält, den ich aber noch nicht weiter untersucht habe. Dieser zweite Aderungsfaktor ist für die Analyse sehr wenig geeignet, weil zunächst die Aderung sehr blaß ist und in rot gefärbten Blüten überhaupt kaum erkannt werden kann und weil ferner die Dominanz sehr wenig ausgesprochen ist, so daß ganz rezessive Pflanzen, heterozygot- und homozygot-dominante Pflanzen eine vollkommen kontinuierliche Reihe ergeben, die jede Zählung unmöglich macht.

Beispiel 12

A. 2241	×	A. 2235
mittelgelb zygomorph		elfenbein zygomorph
A. 2241 war:	$\frac{c \ d \ f \ g \ l \ v \ cri \ ebu}{c \ d \ f \ g \ l \ v \ cri \ ebu}$	
A. 2235 war:	$\frac{d \ g \ i_1 \ i_2 \ l \ s_1 \ s_2 \ v \ x \ cri \ Ebu \ pal_2 \ pal_3 \ pal_4}{d \ g \ i_1 \ i_2 \ l \ s_1 \ s_2 \ v \ x \ cri \ Ebu \ pal_2 \ pal_3 \ pal_4}$	

Die Bastarde (S. 13. 323) waren alle rot a. e. delila, ihre Formel mußte sein

väterl. Gamet (2235) $C \ d \ F \ g \ i_1 \ i_2 \ l \ s_1 \ s_2 \ v \ x \ cri \ Ebu \ pal_2 \ pal_3 \ pal_4$
 mütterl. Gamet (2241) $c \ d \ f \ g \ J_1 \ J_2 \ l \ S_1 \ S_2 \ v \ X \ cri \ ebu \ Pal_2 \ Pal_3 \ Pal_4$

Entsprechend den Faktoren **EbebuCc** trat in F_2 (S. 15. 69) eine Spaltung in gelb, mittelgelb und elfenbein auf, doch war eine Zählung auch hier wegen der Transgression der Typen nicht möglich. Die Analyse der Spaltung, ohne Berücksichtigung dieser beiden Faktoren, gibt die nachstehende Tabelle (S. 57).

In der Tabelle ist die stets vorhandene Koppelung der Gruppe $S_1 S_2$ mit der Gruppe $XJ_1 J_2 Pal_2 Pal_3 Pal_4$ bereits in Rechnung gestellt. Wie die kleine, verkürzte Tabelle rechts zeigt, stimmt der Befund völlig mit der Erwartung.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoret. Verhältnis mit Koppelung SX ₁ n = 5
FS ₁ X ¹⁾	rot Delila	291
FS ₁ x	elfenbein ²⁾ (= rot an Röhre Delila)	33
F s ₁ X	rosarücken Delila	33
F s ₁ x	elfenbein	75
fS ₁ X	desgl.	97
fS ₁ x	desgl.	11
f s ₁ X	desgl.	11
f s ₁ x	desgl.	25

F ₂ -Typen	Theoret. Verhältnis	Ge- funden in S. 15. 69
rot Delila	291 = 52,4	57
rosarücken Delila	33 = 5,9	7
elfenbein p. p.	252 = 45,4	41
		Sa. 105

d. h.

Beispiel 13

A. 2241
mittelgelb zygomorph

×

A. 2238
weiß zygomorph

A. 2241 war: $\frac{c d f g l v cri ebu}{c d f g l v cri ebu}$

A. 2238 war: $\frac{b c g i_1 i_2 l v cri Ebu pal_3 pal_4}{b c g i_1 i_2 l v cri Ebu pal_3 pal_4}$

Die Bastarde (S. 13. 324) waren alle rot a. mittelgelb, ganz. Ihre Formel mußte sein:

väterlicher Gamet (2238) $b c D F g i_1 i_2 l v cri Ebu pal_3 pal_4$
mütterlicher Gamet (2241) $B c d f g J_1 J_2 l v cri ebu Pal_3 Pal_4$

Die hieraus entnommene Stammpflanze A. 2745 gab dementsprechend die in der nachstehenden Tabelle (S. 58) analysierte Aufspaltung. Auch hier sind wieder die Faktoren C und Ebu nicht berechnet, die zu erwartende Spaltung hinsichtlich dieser Faktoren war aber auch hier erfolgt.

Daß hier auffällig wenig weiße Pflanzen gefunden wurden, rührt daher, daß die bb-Pflanzen besonders hinfällig sind. Die theoretisch erwartete Zahl von bb-Individuen findet man nur, wenn man schon die ganz jungen Keimpflanzen durchzählt und das ist, weil Erkennung der bb-Individuen als Keimlinge Schwierigkeiten macht, nur ausnahmsweise

¹⁾ Es steht S₁ für S₁S₂, s₁ für s₁s₂ und X für XJ₁J₂Pal₃Pal₄, x für xi₁i₂pal₃pal₄.
²⁾ bzw. gelb und mittelgelb.

Die Bastarde mußten demnach zweierlei Formeln haben:

1. väterl. Gamet (2241) $c d f g J_1 J_2 l v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4$
 mütterl. Gamet (2228) $c D F G i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4$
2. väterl. Gamet (2241) $c d f g J_1 J_2 l v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4$
 mütterl. Gamet (2228) $c d f G i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 Pal_4$

Die F₂-Spaltung ist in der nachstehenden Tabelle analysiert, und zwar wurde eine Pflanze (A. 2544) der Formel 2 (dd) als Stammpflanze gewählt.

Die Vererbung der Aderung (Faktor V) wird hierbei nicht berücksichtigt. Es erfolgte zwar ganz deutlich erkennbar eine Aufspaltung, wie sie bei zwei gleichsinnigen Aderungsfaktoren (V und der 2. Aderungsfaktor aus A. 2241, vergl. S. 56) zu erwarten war. Eine reinliche Auszählung war aber aus den vorhin schon genannten Gründen nicht möglich. Daß die hier zu erwartenden „rot an Röhre Delila“ gefärbten Typen äußerlich rein elfenbeinfarbig bzw. gelb oder mittelgelb sind, ist früher bereits ausgeführt.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoret. Verhältnis Koppelung GX mit n = 5 an- genommen
FGX ¹⁾	picturatum Delila	219
FGx	elfenbein p. p. ²⁾ (rot an Röhre Delila)	105
FgX	rot Delila	105
Fgx	elfenbein (rot an Röhre Delila)	3
fGX	elfenbein p. p.	73
fGx	desgl.	35
fgX	desgl.	35
fgx	desgl.	1

d. h.

F ₂ -Typen	Theoret. Verhältnis	Ge- funden in S. 15. 11
picturat. Delila	219 = 67,9	70
rot Delila	105 = 32,5	29
elfenbein pp.	252 = 78,1	80
		Sa. 179

¹⁾ X steht wieder für X Pal₂ Pal₃ Pal₄ J₁ J₂ usw.

²⁾ elfenbein gelb und mittelgelb.

Die gleiche Kreuzung wurde auch reziprok ausgeführt, d. h.

A. 2241 × A. 2228
mittelgelb zygomorph rot an Röhre auf mittelgelb, ganz, zygomorph

F₁ war identisch mit F₁ der eben besprochenen Kreuzung und bestand ebenfalls aus **Dd**- und **dd**-Pflanzen. F₂ wurde hier aus einer **Dd**-Pflanze gezogen und gab die folgende Spaltung (S. 15. 64):

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoret. Ver- hältnis
DFGX	picturatum ganz	1606
DFGx	rot an Röhre	770
DfgX	rot ganz	770
DFGx	rot an Röhre	22
DfGX	elfenbein p. p.	365
Dfgx	desgl.	175
DfGX	desgl.	175
Dfgx	desgl.	5
dFGX	picturatum Delila	365
dFGx	elfenbein p. p. (rot an Röhre Delila)	175
dFgX	rot Delila	175
dFgx	elfenbein p. p. (rot an Röhre Delila)	5
dFGX	elfenbein p. p.	292
dFGx	desgl.	140
dfgX	desgl.	140
dfgx	desgl.	4

d. h.

F ₂ -Typen	Theoreti- sches Verhältnis	Ge- funden in S. 15. 64
picturatum ganz	1606 = 32,1	40
picturatum Delila	365 = 7,3	9
rot ganz	770 = 15,4	10
rot Delila	175 = 3,5	4
rot an Röhre	792 = 15,8	13
elfenbein	1476 = 29,5	30

Bei der Berechnung des theoretischen F₂-Verhältnisses ist eine Koppelung **Gx** mit $n = 6$ und eine Koppelung **DF** mit $n = 2$ in Rechnung gestellt.

Einfachheit halber alle zusammen mit den elfenbeinfarbigem gezählt. Zählt man die entsprechenden theoretischen Zahlen ebenfalls zusammen, so ergibt sich, wie die nachstehende Tabelle zeigt, zunächst auch noch keine gute Übereinstimmung. Es finden sich weit über die Fehlerwahrscheinlichkeit hinaus zu viele rotgeaderte (24 statt 9,27). Dies erklärt sich aber leicht dadurch, daß auch die Abgrenzung von rotgeadert und geadert mit fleischfarbig als Farbenton ($s_1 s_2 V Pal_3 Pal_4$ von $s_1 s_2 V pal_3 pal_4$) sehr schwierig ist. Einzelne zufällig dunkel modifizierte Individuen von „fleischfarbig geadert“ sind wahrscheinlich als „rotgeadert“ gezählt worden, ebenso wahrscheinlich auch einige „fleischfarbig rosarücken“ gefärbte als „rosarücken“ (mit „rot“ als Farbenton).

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 15. 55
picturatum Delila	109,41	92
geadert Delila	9,27	24
rosarücken Delila	3,09	5
fleischfarbig picturatum Delila, fleischfarbig geadert Delila, fleischfarbig rosarücken Delila und elfenbein	94,73	96

Beispiel 16

A. 2237 × A. 2244
mittelgelb zygomorph rosarücken a. e. g. zygomorph

A. 2237 war: $\frac{c d f l v cri ebu}{c d f l v cri ebu}$

A. 2244 war: $\frac{g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri pal_3 pal_4}{g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Pal_3 Pal_4}$

Die F₁-Bastarde (S. 13. 284) mußten entsprechend der Formel von A. 2244 in zwei Kategorien vorhanden sein, nämlich

1. väterl. Gamet (2244) $C D F g J_1 J_2 l s_1 s_2 v x cri Ebu pal_3 pal_4$
mütterl. Gamet (2237) $c d f g J_1 J_2 l S_1 S_2 V X cri ebu Pal_3 Pal_4$
2. väterl. Gamet (2244) $C D F g i_1 i_2 l s_1 s_2 v X cri Ebu Pal_3 Pal_4$
mütterl. Gamet (2237) $c d f g J_1 J_2 l S_1 S_2 V X cri ebu Pal_3 Pal_4$

Äußerlich sind diese beiden Kategorien nicht unterscheidbar, sie mußten beide picturatum auf elfenbein ganz gefärbt sein. Das war auch der Fall, S. 13. 284 war einheitlich picturatum auf elfenbein ganz. Die

aus dieser F_1 -Generation zur Anzucht von F_2 ausgewählte Stammpflanze A. 2738 hatte, wie ihre Aufspaltung in S. 15. 53 und S. 16. 77 ergab, die unter 1. genannte Formel.

Die nachstehende Tabelle analysiert die Aufspaltung:

Gameten- typen	F_2 -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung FD $n = 2$ und SX $n = 5$	Gameten- typen	F_2 -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung FD $n = 2$ und SX $n = 5$
$FS_1 \times D$	picturatum ganz	2134 = 85,36	$fS_1 \times D$	elfenbein gelb und mittelgelb	1296 = 51,84
$FS_1 \times d$	picturatum Delila	485 = 19,40	$fS_1 \times d$		
$FS_1 \times D$	rot an Röhre	242 = 9,68	$fS_1 \times D$		
$FS_1 \times d$	elfenbein, gelb und mittelgelb (rot an Röhre Delila!)	55 = 2,20	$fS_1 \times d$		
$Fs_1 \times D$	rosarücken ganz	242 = 9,68	$fs_1 \times D$		
$Fs_1 \times d$	rosarücken Delila	55 = 2,20	$fs_1 \times d$		
$Fs_1 \times D$	elfenbein gelb und mittelgelb	550 = 22,00	$fs_1 \times D$		
$Fs_1 \times d$	desgl.	125 = 5,00	$fs_1 \times d$		

d. h. in abgekürzter Form zusammengefaßt:

F_2 -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in		
		S. 15. 53	S. 16. 77	Sa.
picturatum ganz	85,36	23	51	74
picturatum Delila	19,40	14	20	34
rot an Röhre ganz	9,68	1	5	6
rosarücken ganz	9,68	4	9	13
rosarücken Delila	2,20	0	1	1
elfenbein, gelb und mittelgelb .	51,04	33	45	78

Hier liegt irgend eine Störung von Ganz : Delila vor. Da in zwei verschiedenen Aussaaten (jede aus einer andern geselbsteten Frucht!) das ungewöhnliche Verhältnis 23 ganz : 14 Delila bzw. 51 ganz : 20 Delila statt 22 : 5 (FD-Koppelung, $n = 2!$) gefunden wurde, kann kein Zufall vorliegen. Eine Erklärung für diese Störung kann ich nicht geben.

Beispiel 17

A. 2237 \times A. 2228
 mittelgelb zygomorph rot an Röhre auf mittelgelb, ganz, zygomorph

A. 2237 war: $\frac{c d f l v cri ebu}{c d f l v cri ebu}$

A. 2228 war: $\frac{c D i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}{c d i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}$

F₁ konnte demnach zweierlei Formeln haben:

- väterlicher Gamet (2228) $c D F i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4$
 mütterlicher Gamet (2237) $c d f J_1 J_2 l v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4$
- väterlicher Gamet (2228) $c d F i_1 i_2 l V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4$
 mütterlicher Gamet (2237) $c d f J_1 J_2 l v X cri ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4$

Es mußte danach die Hälfte der F₁-Pflanzen picturatum ganz, die andere Hälfte picturatum Delila sein. Das war auch in S. 13. 279 der Fall. Zur Stammpflanze wurde eine **Dd**-Pflanze A. 2672 (Formel 2) gewählt, deren Aufspaltung (S. 16. 76) in der folgenden Tabelle analysiert ist.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung FD und $n = 2$	Gefunden in S. 16. 76
FDX	picturatum ganz	66 = 30,36	29
FD x	rot an Röhre ganz	22 = 10,12	4
F d X	picturatum Delila	15 = 6,90	8
F d x	} mittelgelb	41 = 18,86	25
fDX			
fD x			
f d X			
f d x			

Die im Versuch gefundenen Zahlen sind zu klein, als daß bestimmte Schlüsse aus der teilweise schlechten Übereinstimmung der berechneten und gefundenen Zahlen gezogen werden könnten.

Beispiel 18

A. 2235 \times A. 2245
 elfenbein zygomorph rot auf elfenbein mit Aderung radiär

A. 2235 war: $\frac{d g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri pal_1 pal_2 pal_3 pal_4}{d g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri pal_1 pal_2 pal_3 pal_4}$
 A. 2245 war: $\frac{e g l cri}{e g l cri}$

F₁ mußte die Formel haben:

väterl. Gamet (2245) **D e g J₁ J₂ l S₁ S₂ V X cri Pal₁ Pal₂ Pal₃ Pal₄**

mütterl. Gamet (2235) **d E g i₁ i₂ l s₁ s₂ v x cri pal₁ pal₂ pal₃ pal₄**

und rot a. e. g. zygomorph mit Aderung sein. Das war auch in S. 13. 272 der Fall. Die hieraus entnommene Stammpflanze A. 2666 gab in S. 15. 46 die in der folgenden Tabelle analysierte Spaltung.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppe- lung XS n = 5	Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppe- lung XS n = 5
XSVED ¹⁾	rot mit Aderung zygomorph ganz	2619	XsVeD	geadert radiär ganz	99
XSVE d	rot mit Aderung zygomorph Delila	873	XsV e d	geadert radiär Delila	33
XSV eD	rot mit Aderung radiär ganz	873	XsvED	rosarücken zygo- morph ganz	99
XSV e d	rot mit Aderung radiär Delila	291	Xsv Ed	rosarücken zygo- morph Delila	33
XSvED	rot ohne Aderung zygomorph ganz	873	Xsv eD	rosarücken radiär ganz	33
XSv e d	rot ohne Aderung zygomorph Delila	291	Xsv e d	rosarücken radiär Delia	11
XSV eD	rot ohne Aderung radiär ganz	291	xSVED	rot a. Röhre zygomorph ganz	297
XSV e d	rot ohne Aderung radiär Delila	97	xSVE d	rot a. Röhre zygomorph Delila	99
XsVED	geadert zygo- morph ganz	297	xSV eD	rot a. Röhre radiär ganz	99
XsVE d	geadert zygo- morph Delila	99	xSV e d	rot a. Röhre radiär Delila	33

¹⁾ X bzw. x stehen wieder für die betreffenden unilokalen Reihen, ebenso stehen S für S₁S₂ und s für s₁s₂.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppe- lung XS n = 5	Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppe- lung XS n = 5
xSvED	rot a. Röhre zygomorph ganz	99	xsvED	elfenbein radiär	225
xSvEd	rot a. Röhre zygomorph Delila	33	xsvEd	desgl.	75
xSved	rot a. Röhre radiär ganz	33	xsvED	elfenbein zygo- morph	225
xSved	rot a. Röhre radiär Delila	11	xsvEd	desgl.	75
xsvED	elfenbein zygo- morph	675	xsvED	elfenbein radiär	75
xsvEd	desgl.	225	xsvEd	desgl.	25

Zieht man in Betracht, daß alle rot an Röhre Delila-Pflanzen rein elfenbeinfarbig sind sowie, daß in roten radiären Pflanzen die Aderung nicht erkennbar ist, so ergeben sich die nachstehenden Kategorien von F₂-Pflanzen in den beigefügten theoretischen Häufigkeitsverhältnissen (s. nebenstehende Tabelle (S. 67)).

Wie ein Vergleich der beiden letzten Spalten zeigt, stimmen die gefundenen Zahlen ganz überraschend gut mit den berechneten überein.

Eine elfenbeinfarbig zygomorphe Pflanze aus dieser Generation war eine Mutante in der Blütenform und zwar meine erste choripetala-Pflanze.

Beispiel 19

A. 2234
rot a. g. g. aureablättrig

×

A. 2231
geadert a. g. g.

A. 2234 war: $\frac{cglNvcri}{cglnvcri}$

A. 2231 war: $\frac{cgl s_1 s_2 cri}{cgl s_1 s_2 cri}$

F ₂ -Kategorien	Theoretische Häufigkeitsverhältnisse	Gefunden in S. 15.
rot mit Aderung zygomorph ganz .	2619 = 43,479	39
„ „ „ „ Delila .	873 = 14,493	15
„ ohne „ „ ganz .	873 = 14,493	16
„ „ „ „ Delila .	291 = 4,831	5
„ mit und ohne Aderung radiär ganz	1164 = 19,323	16
„ „ „ „ „ „ Delila	388 = 6,441	3
geadert zygomorph ganz	297 = 4,932	7
„ „ Delila	99 = 1,644	4
„ radiär ganz	99 = 1,644	3
„ „ Delila	33 = 0,548	1
rosarücken zygomorph ganz	99 = 1,644	5
„ „ Delila	33 = 0,548	2
„ radiär ganz	33 = 0,548	1
„ „ Delila	11 = 0,183	0
rot a. Röhre zygomorph ganz	396 = 6,573	7
„ „ „ radiär ganz	132 = 2,191	3
elfenbein zygomorph	1332 = 22,110	21
„ radiär	444 = 7,370	5
Sa.	9216	153

F₁ mußte die Formel haben:

teils väterlicher Gamet (2231) $\underline{c\ g\ l\ N\ s_1\ s_2\ V\ cri}$
 mütterlicher Gamet (2234) $\underline{c\ g\ l\ N\ S_1\ S_2\ v\ cri}$
 teils väterlicher Gamet (2231) $\underline{c\ g\ l\ N\ s_1\ s_2\ V\ cri}$
 mütterlicher Gamet (2234) $\underline{c\ g\ l\ n\ S_1\ S_2\ v\ cri}$

Tatsächlich war auch dementsprechend die Hälfte der F₁-Pflanzen (S. 13. 258) grünblättrig, die andere Hälfte aureablättrig. Alle waren rot auf gelb ganz mit Aderung. Zur Anzucht von F₂ wurde eine grüne (NN-Pflanze) gewählt (A. 2647). Diese Pflanze gab die nachstehend analysierte F₂-Spaltung (S. 15. 35).

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden
S V	rot mit Aderung auf gelb ganz	9 = 29,7	28
S v	rot ohne Aderung auf gelb ganz	3 = 9,9	10
s V	geadert auf gelb ganz	3 = 9,9	12
s v	rosarücken auf gelb ganz	1 = 3,3	2

Beispiel 20

A. 2230 × A. 2228
gelb zygomorph rot an Röhre a. mittelgelb ganz

A. 2230 war: $\frac{c f g s_1 s_2 cri}{c f g s_1 s_2 cri}$

A. 2228 war: $\frac{c D i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}{c d i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}$

F₁ mußte demnach in zwei Kategorien vorhanden sein, nämlich:

teils väterl. Gamet (2228) $\frac{c D F G i_1 i_2 l S_1 S_2 x cri ebu pal_3 pal_4}{c D f g J_1 J_2 l s_1 s_2 X cri Ebu Pal_3 Pal_4}$
mütterl. Gamet (2230)

teils väterl. Gamet (2228) $\frac{c d F G i_1 i_2 l S_1 S_2 x cri ebu pal_3 pal_4}{c D f g J_1 J_2 l s_1 s_2 X cri Ebu Pal_3 Pal_4}$
mütterl. Gamet (2230)

Äußerlich mußten beide Kategorien picturatum ganz gefärbt sein, was sie auch alle waren. Die zur Heranzucht von F₂ herausgegriffene Pflanze A. 2561 erwies sich als von der Formel 1 (DD). Die Spaltung ist nachstehend analysiert. Auch hier sind C und Ebu außer Betracht geblieben. In F₂ erfolgte zwar der Formel entsprechend eine Aufspaltung in elfenbein, gelb und mittelgelb bzw. die entsprechenden dazu noch rot gefärbten Kategorien. Eine Auszählung nach elfenbein, gelb und mittelgelb ist aber aus den mehrfach genannten Gründen auch hier nicht vorgenommen worden.

Die Übereinstimmung zwischen berechneten und gefundenen Zahlen ist hier nicht gut, es besteht ein starkes Minus an elfenbein p. p. und ein entsprechendes Plus an geadert. Da in andern entsprechenden Kreuzungen bisher nie eine gleichartige Abweichung von den erwarteten Zahlen sich gezeigt hat, vermute ich, daß hier in dieser F₂-Generation nur eine ungewöhnlich große Streuung vorliegt.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis, Koppelung SGX mit n = 5 angesetzt	Gefunden
FSG X	picturatum	219 = 120,45	121
FSG x	rot an Röhre	105 = 57,75	55
F sg X	geadert	105 = 57,75	80
F sg x	elfenbein pp.	3 = 1,65	63
fSG X	desgl.	73 = 40,15	
fSG x	desgl.	35 = 19,25	
f sg X	desgl.	35 = 19,25	
f sg x	desgl.	1 = 0,55	

Beispiel 21

A. 2232 × A. 2230
 fleischfarbig delila gelb zygomorph

A. 2232 war: $\frac{A d g i_1 i_2 v cri pal_3 pal_4}{a d g i_1 i_2 v cri pal_3 pal_4}$

A. 2230 war: $\frac{c f g l s_1 s_2 cri}{c f g l s_1 s_2 cri}$

- F₁ mußte demnach wieder in zwei Kategorien auftreten, nämlich
- väterlicher Gamet (2230) $\frac{A c D f g J_1 J_2 l s_1 s_2 V cri Pal_3 Pal_4}{a C d F g i_1 i_2 L S_1 S_2 v cri pal_3 pal_4}$
 mütterlicher Gamet (2232)
 - väterlicher Gamet (2230) $\frac{A c D f g J_1 J_2 l s_1 s_1 V cri Pal_3 Pal_4}{a C d F g i_1 i_2 L S_2 S_2 v cri pal_3 pal_4}$
 mütterlicher Gamet (2232)

Äußerlich konnten beide nicht unterscheidbar sein. Sämtliche F₁-Pflanzen waren (in S. 20. 233) dunkelrot auf elfenbein ganz mit Aderung. Die zur Heranzucht von F₂ isolierte und geselbstete Pflanze A. 2734 hatte, wie ihre Aufspaltung ergab, die Formel Nr. 2, ihre Spaltung ist in der nachstehenden Tabelle analysiert. Der Faktor **L** ist, da die Auszählung sehr große Schwierigkeiten macht, nicht berücksichtigt, dagegen ist hier **C** mit berechnet, und auch bei der F₂-Untersuchung ist daraufhin ausgezählt worden. Die Spaltung wird hier kompliziert durch zwei übereinander greifende Koppelungen. Zunächst ist s₁ s₂ gekoppelt mit **Pal₃ Pal₄** und außerdem aber auch, allerdings nur leicht, **Adf**.

Da im Verhältnis zu der sehr bunten Aufspaltung die F₂-Zahlen sehr klein sind, habe ich die — sehr umständliche — Berücksichtigung dieser beiden Koppelungen bei der Berechnung des theoretischen F₂-Verhältnisses (Spalte II) unterlassen.

I	II	III	I	II	III
Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis
ACDFSVPal ₃	rot mit Aderung auf elfenbein, ganz	2187	aCDFSVPal ₃	eosinrot mit Aderung auf elfenbein ganz	729
ACDFSVPal ₃	fleischfarbig mit Aderung a. elfenbein, ganz	729	aCDFSVPal ₃	fleischfarbig mit Aderung a. elfenbein, ganz	243
ACDFSvPal ₃	rot ohne Aderung auf elfenbein, ganz	729	aCDFSvPal ₃	eosinrot ohne Aderung a. elfenbein, ganz	243
ACDFSvpal ₃	fleischfarbig ohne Ader. a. elfenbein, ganz	243	aCDFSvpal ₃	fleischfarbig ohne Ader. a. elfenbein, ganz	81
ACDFsVPal ₃	geadert auf elfenbein, ganz	729	aCDFsVPal ₃	eosin geadert auf elfenbein, ganz	243
ACDFsVpal ₃	fleischfarbig geadert auf elfenbein, ganz	243	aCDFsVpal ₃	fleischfarbig geadert auf elfenbein, ganz	81
ACDFsvPal ₃	rosarücken auf elfenbein, ganz	243	aCDFsvPal ₃	eosin rosarücken auf elfenbein, ganz	81
ACDFsvpal ₃	elfenbein	81	aCDFsvpal ₃	elfenbein	27
ACDfSVPal ₃	desgl.	729	aCDfSVPal ₃	desgl.	243
ACDfSVpal ₃	desgl.	243	aCDfSVpal ₃	desgl.	81
ACDfSvPal ₃	desgl.	243	aCDfSvPal ₃	desgl.	81
ACDfSvpal ₃	desgl.	81	aCDfSvpal ₃	desgl.	27
ACDfsVPal ₃	desgl.	243	aCDfsVPal ₃	desgl.	81
ACDfsVpal ₃	desgl.	81	aCDfsVpal ₃	desgl.	27
ACDfsvPal ₃	desgl.	81	aCDfsvPal ₃	desgl.	27
ACDfsvpal ₃	desgl.	27	aCDfsvpal ₃	desgl.	9
ACdFSVPal ₃	rot mit Aderung auf elfenbein Delila	729	aCdFSVPal ₃	eosinrot mit Aderung auf elfenbein Delila	243
ACdFSVpal ₃	elfenbein	243	aCdFSVpal ₃	elfenbein	81
ACdFSvPal ₃	rot ohne Aderung auf elfenbein Delila	243	aCdFSvPal ₃	eosinrot ohne Aderung a. elfenbein Delila	81
ACdFSvpal ₃	elfenbein	81	aCdFSvpal ₃	elfenbein	27
ACdFsVPal ₃	geadert auf elfenbein Delila	243	aCdFsVPal ₃	eosin-geadert auf elfenbein Delila	81
ACdFsVpal ₃	elfenbein	81	aCdFsVpal ₃	elfenbein	27

I	II	III	I	II	III
Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis
ACdFs v Pal ₃	rosarücken auf elfenbein Delila	81	aCdFs v Pal ₃	eosin-rosarücken auf elfenbein Delila	27
ACdFs v pal ₃	elfenbein	27	aCdFs v pal ₃	elfenbein	9
ACdfSV Pal ₃	desgl.	243	aCd f S V Pal ₃	desgl.	81
ACdfSV pal ₃	desgl.	81	aCd f S V pal ₃	desgl.	27
ACdfS v Pal ₃	desgl.	81	aCd f S v Pal ₃	desgl.	27
ACdfS v pal ₃	desgl.	27	aCd f S v pal ₃	desgl.	9
ACdf s V Pal ₃	desgl.	81	aCd f s V Pal ₃	desgl.	27
ACdf s V pal ₃	desgl.	27	aCd f s V pal ₃	desgl.	9
ACdf s v Pal ₃	desgl.	27	aCd f s v Pal ₃	desgl.	9
ACdf s v pal ₃	desgl.	9	aCd f s v pal ₃	desgl.	3
A c D F S V Pal ₃	rot mit Aderung auf gelb, ganz	729	a c D F S V Pal ₃	eosinrot mit Aderung auf gelb, ganz	243
A c D F S V pal ₃	fleischfarbig mit Aderung auf gelb, ganz	243	a c D F S V pal ₃	fleischfarbig mit Aderung auf gelb, ganz	81
A c D F S v Pal ₃	rot ohne Aderung auf gelb, ganz	243	a c D F S v Pal ₃	eosinrot ohne Aderung auf gelb, ganz	81
A c D F S v pal ₃	fleischfarbig ohne Aderung auf gelb, ganz	81	a c D F S v pal ₃	fleischfarbig ohne Aderung auf gelb, ganz	27
A c D F s V Pal ₃	geadert auf gelb, ganz	243	a.c D F s V Pal ₃	eosin-geadert auf gelb, ganz	81
A c D F s V pal ₃	fleischfarbig geadert auf gelb, ganz	81	a c D F s V pal ₃	fleischfarbig geadert auf gelb, ganz	27
A c D F s v Pal ₃	rosarücken auf gelb, ganz	81	a c D F s v Pal ₃	eosin-rosarücken auf gelb, ganz	27
A c D F s v pal ₃	gelb	27	a c D F s v pal ₃	gelb	9
A c D f S V Pal ₃	desgl.	243	a c D f S V Pal ₃	desgl.	81
A c D f S V pal ₃	desgl.	81	a c D f S V pal ₃	desgl.	27
A c D f S v Pal ₃	desgl.	81	a c D f S v Pal ₃	desgl.	27
A c D f S v pal ₃	desgl.	27	a c D f S v pal ₃	desgl.	9
A c D f s V Pal ₃	desgl.	81	a c D f s V Pal ₃	desgl.	27
A c D f s V pal ₃	desgl.	27	a c D f s V pal ₃	desgl.	9

I	II	III	I	II	III
Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis
A c D f s v Pal ₃	gelb	27	a c D f s v Pal ₃	gelb	9
A c D f s v pal ₃	desgl.	9	a c D f s v pal ₃	desgl.	3
A c d F S V Pal ₃	rot mit Aderung auf gelb Delila	243	a c d F S V Pal ₃	eosinrot mit Aderung auf gelb Delila	81
A c d F S V pal ₃	gelb	81	a c d F S V pal ₃	gelb	27
A c d F S v Pal ₃	rot ohne Aderung auf gelb Delila	81	a c d F S v Pal ₃	eosinrot ohne Aderung auf gelb Delila	27
A c d F S v pal ₃	gelb	27	a c d F S v pal ₃	gelb	9
A c d F s V Pal ₃	geadert auf gelb Delila	81	a c d F s V Pal ₃	eosin-geadert auf gelb Delila	27
A c d F s V pal ₃	gelb	27	a c d F s V pal ₃	gelb	9
A c d F s v Pal ₃	rosarücken auf gelb Delila	27	a c d F s v Pal ₃	eosin-rosarücken auf gelb Delila	9
A c d F s v pal ₃	gelb	9	a c d F s v pal ₃	gelb	3
A c d f S V Pal ₃	desgl.	81	a c d f S V Pal ₃	desgl.	27
A c d f S V pal ₃	desgl.	27	a c d f S V pal ₃	desgl.	9
A c d f S v Pal ₃	desgl.	27	a c d f S v Pal ₃	desgl.	9
A c d f S v pal ₃	desgl.	9	a c d f S v pal ₃	desgl.	3
A c d f s V Pal ₃	desgl.	27	a c d f s V Pal ₃	desgl.	9
A c d f s V pal ₃	desgl.	9	a c d f s V pal ₃	desgl.	3
A c d f s v Pal ₃	desgl.	9	a c d f s v Pal ₃	desgl.	3
A c d f s v pal ₃	desgl.	3	a c d f s v pal ₃	desgl.	1

Von den 128 F₂-Kategorien sind, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, sehr viele elfenbeinfarbig bzw. gelb, und auch von den blaß gefärbten Kategorien ist es nicht möglich, alle gegeneinander scharf abzugrenzen. So ist es vor allem nicht möglich, die fuchsin-fleischfarbigen von den eosin-fleischfarbigen zu unterscheiden. Es mußten also die betreffenden Kategorien einfach als „fleischfarbig“ zusammen gezählt werden. Ferner sind die fleischfarbig-Delila gefärbten Kategorien nicht

sicher von elfenbeinfarbigen bzw. gelben Pflanzen zu unterscheiden. Das gleiche gilt für die fleischfarbig-rosarücken gefärbten ($p_3 p_3 s_1 s_1 s_2 s_2$). Sie wurden deshalb ebenfalls mit elfenbein bzw. gelb zusammen gezählt. Führt man alle diese Zusammenzählungen aus, wie es in der obestehenden Tabelle geschehen ist, und faßt die gleichaussehenden Kategorien zusammen, so ist zu erwarten:

F_2 -Kategorien	Theoretisches Verhältnis	Gefunden
rot mit Aderung auf elfenbein ganz	2187	50
fleischfarbig mit Aderung auf elfenbein ganz	972	18
rot ohne Aderung auf elfenbein ganz	729	10
fleischfarbig ohne Aderung auf elfenbein ganz	324	7
geadert auf elfenbein ganz	729	5
fleischfarbig geadert auf elfenbein ganz	324	1
rosarücken auf elfenbein ganz	243	0
rot mit Aderung auf elfenbein Delila	729	14
rot ohne Aderung auf elfenbein Delila	243	5
geadert auf elfenbein Delila	243	1
rosarücken auf elfenbein Delila	81	0
elfenbein	3756	59
rot mit Aderung auf gelb ganz	729	14
fleischfarbig mit Aderung auf gelb ganz	324	8
rot ohne Aderung auf gelb ganz	243	5
fleischfarbig ohne Aderung auf gelb ganz	108	1
geadert auf gelb ganz	243	1
fleischfarbig geadert auf gelb ganz	108	0
rosarücken auf gelb ganz	81	1
rot mit Aderung auf gelb Delila	243	5
rot ohne Aderung auf gelb Delila	81	2
geadert auf gelb Delila	81	0
rosarücken auf gelb Delila	27	0
gelb	1252	21
eosinrot mit Aderung auf elfenbein ganz	729	6

F ₂ -Kategorien	Theoretisches Verhältnis	Gefunden
eosinrot ohne Aderung auf elfenbein ganz	243	0
eosin-geadert auf elfenbein ganz	243	0
eosin-rosarücken auf elfenbein ganz	81	1
eosin mit Aderung auf elfenbein Delila	243	0
eosin ohne Aderung auf elfenbein Delila	81	0
eosin-geadert auf elfenbein Delila	81	0
eosin-rosarücken auf elfenbein Delila	27	0
eosinrot mit Aderung auf gelb ganz	243	4
eosinrot ohne Aderung auf gelb ganz	81	1
eosin-geadert auf gelb ganz	81	1
eosin-rosarücken auf gelb ganz	27	0
eosinrot mit Aderung auf gelb Delila	81	1
eosinrot ohne Aderung auf gelb Delila	27	0
eosin-geadert auf gelb Delila	27	0
eosin-rosarücken auf gelb Delila	9	0

Zieht man die beiden Koppelungen noch in Betracht, dann wird die Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund besser. Irgendwelche weitere Schlüsse lassen sich bei der geringen Individuenanzahl der F₂-Generation nicht ziehen.

Die Unterscheidung der einzelnen Kategorien ist in einer solchen Generation sehr schwierig. Fleischfarbig mit Fuchsin und mit Eosin als Farbenton sind überhaupt nicht auseinanderzuhalten, wie schon gesagt wurde, aber auch die Unterscheidung von geadert und fleischfarbig-geadert ($s_1 s_2 V Pal_3 Pal_4$ und $s_1 s_2 V pal_3 pal_4$) ist einwandfrei nur auf dem Wege der F₃-Analyse möglich. Ferner sind heterozygotisch rot Ff und homozygotisch fleischfarbig schon sehr ähnlich, und es kann gelegentlich schwer sein zu entscheiden, ob eine dunkel modifizierte fleischfarbige oder eine hell modifizierte heterozygotisch rote Blüte vorliegt.

Der erste Eindruck eines solchen Beetes ist jedenfalls der eines fließenden Übergangs einer Kategorie in die andere, in Wirklichkeit erfolgt aber eine ganz reinliche Aufspaltung.

Beispiel 22

A. 2228	×	A. 2244
rot-an-Röhre a. mittelgelb ganz		rosarücken a. e. g.
A. 2228 war:		
	$\frac{\mathbf{c D i_1 i_2 l x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}}{\mathbf{c d i_1 i_2 l x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}}$	
A. 2244 war:		
	$\frac{\mathbf{g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri pal_2 pal_3 pal_4}}{\mathbf{g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Pal_2 Pal_3 Pal_4}}$	

Von F₁-Pflanzen mußten demnach die folgenden Kategorien vorhanden sein:

1. väterl. Gamet (2244) $\mathbf{C D g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri Ebu pal_2 pal_3 pal_4}$
 mütterl. Gamet (2228) $\mathbf{c D G i_1 i_2 l S_1 S_2 V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}$
2. väterl. Gamet (2244) $\mathbf{C D g i_1 i_2 l s_1 s_2 v x cri Ebu pal_2 pal_3 pal_4}$
 mütterl. Gamet (2228) $\mathbf{c d G i_1 i_2 l S_1 S_2 V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}$
3. väterl. Gamet (2244) $\mathbf{C D g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4}$
 mütterl. Gamet (2228) $\mathbf{c D G i_1 i_2 l S_1 S_2 V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}$
4. väterl. Gamet (2244) $\mathbf{C D g J_1 J_2 l s_1 s_2 v X cri Ebu Pal_2 Pal_3 Pal_4}$
 mütterl. Gamet (2228) $\mathbf{c d G i_1 i_2 l S_1 S_2 V x cri ebu pal_2 pal_3 pal_4}$

Dementsprechend war zu erwarten, daß die F₁-Generation je zur Hälfte picturatum auf elfenbein ganz (Kategorie 3 und 4) und rot an Röhre auf elfenbein ganz (Kategorie 1 und 2) sei. Das war auch in S. 13. 145. der Fall. Ferner war zu erwarten, daß die eine Hälfte der F₁-Pflanzen DD (Kategorie 1 und 3) die andere Hälfte Dd (Kategorie 2 und 4) sein mußte. Das war aber äußerlich nicht erkennbar.

Die F₂-Generation wurde aus einer picturatum a. e. g. gefärbten Pflanze, A. 2545, herangezogen, die sich als Dd erwies, d. h. zur Kategorie 4 gehörte. Die Spaltung ist in der folgenden Tabelle (S. 76) analysiert.

Eine Kreuzung mit den gleichen P₁-Sippen, und zwar den Pflanzen A. 5544 (aus der Sippe 2228) und A. 5585 (aus der Sippe 2244) wurde 1918 nochmals ausgeführt. F₁ in S. 19. 368 bestand wiederum aus zwei Typen, picturatum a. e. ganz und rot-an-Röhre a. e. ganz. Die Stamm-pflanze hieraus, A. 6289, war picturatum und gab in zwei Aussaaten (S. 20. 407 und S. 22. 462) die nachstehend analysierte Spaltung, war danach also gleichformelig mit A. 2545.

Gametentypen ¹⁾	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis in F ₂ bei Koppelung SX und n = 5
S X V D	picturatum ganz	657
S X V d	picturatum Delila	219
S X v D	picturatum ganz	219
S X v d	picturatum Delila	73
S x V D	rot an Röhre ganz	315
S x V d	elfenbein p. p.	105
S x v D	rot an Röhre ganz	105
S x v d	elfenbein p. p.	35
s X V D	geadert ganz	315
s X V d	geadert Delila	105
s X v D	rosarücken ganz	105
s X v d	rosarücken Delila	35
s x V D	elfenbein p. p.	9
s x V d	desgl.	3
s x v D	desgl.	3
s x v d	desgl.	1

Für F₂ ist somit zu erwarten:

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 15, 12
picturatum ganz	876 = 67,44	64
picturatum Delila	292 = 22,48	22
geadert ganz	315 = 24,21	25
geadert Delila	105 = 8,07	10
rosarücken ganz	105 = 8,07	6
rosarücken Delila	35 = 2,69	3
rot an Röhre ganz	420 = 32,34	41
elfenbein p. p.	156 = 10,92	7
Sa.	2304	178

¹⁾ Es steht wieder S für S₁ S₂ G und s für s₁ s₂ g sowie X für X Pal₂ Pal₃ Pal₄ und x für x pal₂ pal₃ pal₄.

teils 1. väterlicher Gamet (2238) **b D g i₁ i₂ l v X cri Pal₃ Pal₄**
 mütterlicher Gamet (2228) **B D G i₁ i₂ l V x cri Pal₃ Pal₄**

teils 2. ebenso, aber $\frac{D}{d}$

Beide Kategorien mußten gestreift picturatum sein. F₁ (S. 13, 193) war auch einheitlich so gefärbt.

Die herausgegriffene Stammpflanze (A. 2543) war **DD** (Formel 1). Die Spaltung (S. 15. 10) ist nachstehend analysiert.

Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung g X und n = 5
B G X	gestreift picturatum	219
B G x	rot an Röhre	73
B g X	gestreift	105
B g x	rot an Röhre	35
b G X	weiß	105
b G x	desgl.	35
b g X	desgl.	3
b g x	desgl.	1

Da picturatum und nicht-picturatum in den gestreiften Pflanzen, besonders wenn die Streifen klein sind, nicht scharf getrennt werden können, wurden die beiden Kategorien zusammen gezählt. Tut man das auch für die theoretischen Zahlen, so ergeben sich die nachstehend genannten Häufigkeiten der einzelnen Typen.

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 15, 10
gestreift	324 = 46,6	60
rot an Röhre	108 = 15,5	20
weiß	144 = 25,2	21

Die Übereinstimmung des Befundes mit den erwarteten Zahlen ist genügend, wenn man auch hier wieder berücksichtigt, daß die **bb**-Pflanzen im Jugendstadium in größerer Zahl sterben als die **BB**- und **Bb**-Pflanzen.

Beispiel 25

A. 2228 \times A. 2237
 rot-an-Röhre auf mittelgelb zygomorph \times mittelgelb zygomorph

A. 2228 war: $\frac{c D i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}{c d i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}$

A. 2237 war: $\frac{c d f l v cri ebu}{c d f l v cri ebu}$

F₁ mußte sein

teils 1. väterlicher Gamet 2237 $c d f J_1 J_2 l v X cri ebu Pal_3 Pal_4$

mütterlicher Gamet 2228 $c D F i_1 i_2 l V x cri ebu pal_3 pal_4$

teils 2. ebenso, aber $\frac{d}{d}$

d. h. 50% picturatum auf mittelgelb ganz und 50% picturatum auf mittelgelb Delila. Das war auch in S. 13, 192 der Fall. Die herausgegriffene F₁-Pflanze A. 2542 war **Dd**. Sie spaltete (C und Ebu nicht berücksichtigt) in nachstehender Weise auf:

Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung DF mit $n = 2$
D F X	picturatum ganz	66
D F x	rot an Röhre ganz	22
D f X	mittelgelb	15
D f x	desgl.	5
d F X	picturatum Delila	15
d F x	mittelgelb	5
d f X	desgl.	12
d f x	desgl.	4

Das heißt, es war zu erwarten:

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 15, 9
picturatum ganz	66 = 40,9	39
picturatum Delila	15 = 9,3	12
rot an Röhre ganz	22 = 13,6	12
mittelgelb	41 = 25,4	26

Beispiel 26

A. 2228

A. 2234

rot an Röhre auf mittelgelb zygomorph × rot auf gelb aureablättrig

A. 2228 war: $\frac{c D i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}{c d i_1 i_2 l x cri ebu pal_3 pal_4}$

A. 2234 war: $\frac{c g J_1 J_2 l N v cri}{c g J_1 J_2 l n v cri}$

F₁ mußte sein:

1. 25% väterl. Gamet (2234) $\frac{c D g J_1 J_2 l N v X cri Ebu Pal_3 Pal_4}{c D G i_1 i_2 l N V x cri ebu pal_3 pal_4}$
 mütterl. Gamet (2228)
2. 25% ebenso wie 1 aber $\frac{D N}{d N}$
3. 25% ebenso wie 1 aber $\frac{D n}{D N}$
4. 25% ebenso wie 1 aber $\frac{D n}{d N}$

Die F₁-Pflanzen waren, wie zu erwarten war, aureafarbig und grünblättrig im ungefähren Verhältnis 1 : 1. Eine Zählung wurde nicht vorgenommen. Alle waren picturatum auf gelb ganz. Die herausgegriffene (grünblättrige) F₁-Pflanze A. 2541 erwies sich als **DD**, gehörte also in Kategorie 1. Die Spaltung ist nachstehend analysiert, **C** und **Ebu** sind wieder nicht berücksichtigt.

Gametentypen ¹⁾	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis bei Koppelung gX und n = 5
G X V	picturatum	219
G X v	desgl.	73
G x V	rot an Röhre	105
G x v	desgl.	35
g X V	rot mit Aderung	105
g X v	rot ohne Aderung	35
g x V	rot an Röhre	3
g x v	desgl.	1

¹⁾ X steht wieder für X Pal₃ Pal₄ usw.

d. h., es war zu erwarten:

F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 15. 8 und S. 16. 62
picturatum	292 = 64,24	64
rot mit Aderung	105 = 22,10	21
rot ohne Aderung	135 = 7,70	9
rot an Röhre	144 = 31,68	33

Beispiel 27

A. 6684 × A. 6692
 weiß zygomorph rot mit Aderung radiär

A. 6684 war: $\frac{a b g i_1 i_2 l v cri pal_3 pal_4}{a b g i_1 i_2 l v cri pal_3 pal_4}$

A. 6692 war: $\frac{e g l cri}{e g l cri}$

Gametentypen	F ₂ -Typen	Theoretisches Verhältnis	Gefunden in S. 22, 148
BEA Pal ₃	fuchsinrot zygomorph	81 = 70,2	70
BEA pal ₃	fuchsin-fleischfarbig zygomorph	27 = 23,4	18
BEa Pal ₃	eosinrot zygomorph	27 = 23,4	24
BEa pal ₃	eosin-fleischfarbig zygomorph	9 = 7,8	14
BeA Pal ₃	fuchsinrot radiär	27 = 23,4	33
BeA pal ₃	fuchsin-fleischfarbig radiär	9 = 7,8	7
Bea Pal ₃	eosinrot radiär	9 = 7,8	10
Bea pal ₃	eosin-fleischfarbig radiär	3 = 2,6	3
bEA Pal ₃	weiß zygomorph	48 = 41,1	33
bEA pal ₃			
bEa Pal ₃			
bEa pal ₃			
beA Pal ₃	weiß radiär	16 = 13,7	9
beA pal ₃			
bea Pal ₃			
bea pal ₃			

Die Bastarde mußten die Formel haben:

väterlicher Gamet 6692 $\frac{A B e g J_1 J_2 l V cri Pal_3 Pal_4}{}$
 mütterlicher Gamet 6684 $\frac{a b E g i_1 i_2 l v cri pal_3 pal_4}{}$

Sie waren dementsprechend (S. 21, 262) alle rot zygomorph mit Aderung. Die Spaltung ist in der vorstehenden Tabelle (Seite 82) analysiert (F_2 von A. 7150).

Da hier keine elfenbeinfarbigen Pflanzen auftraten, konnten ausnahmsweise die eosin-fleischfarbigen Pflanzen reinlich ausgezählt werden, die an sich ja sonst von elfenbeinfarbigen nicht sicher unterscheidbar sind.

Beispiel 28

Dieses Beispiel, das schon anderweitig (Einführung, 5. u. 6. Auflage, S. 120) veröffentlicht ist, unterscheidet sich von den bisher besprochenen dadurch, daß nicht bloß eine Kreuzung vorliegt, sondern daß mit zwei homozygotischen Ausgangssippen mehrfach Kreuzungen vorgenommen und analysiert worden sind. Da überall die Formeln der P_1 -Pflanzen und dementsprechend der weitere Befund in F_1 und in F_2 völlig übereinstimmend sind, teile ich der Kürze halber gleich summarisch für alle Kreuzungen das Ergebnis mit.

Es wurden gekreuzt (Taf. V, Fig. 1): eine Sippe rot auf elfenbein radiär mit Aderung, ganz, von der Formel: $\frac{e g l cri}{e g l cri}$ und eine zweite Sippe eosin rosarücken auf elfenbein zygomorph, Delila (Taf. V, Fig. 2) von der Formel: $\frac{a d g l s_1 s_2 v cri}{a d g l s_1 s_2 v cri}$. Die Bastarde wurden in den beiden reziproken Wegen erzeugt, sie waren alle fuchsinrot auf elfenbein, zygomorph, ganz (Taf. V, Fig. 3) und ließen im durchfallenden Lichte deutlich eine dunkle Aderung erkennen; ihre Formel war:

$$\frac{A D e g l S_1 S_2 V cri}{a d E g l s_1 s_2 v cri}$$

Dieser Formel entsprechend mußten sie in der in der folgenden Tabelle analysierten Weise aufspalten:

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Abge- bildet auf Taf. V als Fig. Nr.	Theoretisches Ver- hältnis ohne Berück- sichtigung der schwachen Koppe- lung A D	Theo- retisch zu erwarten für 632 Pflanzen	Ge- funden
SAVED	Fuchsinrot mit Aderung zygomorph ganz	4	$243 (+ 81) = 324$	200,88	199
SAVE d	Fuchsinrot mit Aderung zygomorph Delila	5	$81 (+ 27) = 108$	66,96	64
SAVeD	Fuchsinrot mit Aderung radiär ganz	6	$81 (+ 27) = 108$	66,96	81
SAVe d	Fuchsinrot mit Aderung radiär Delila	7	$27 (+ 9) = 36$	22,32	35
SAvED	Fuchsinrot ohne Aderung zygomorph ganz		Zusammengerechnet mit den entsprechen- den geaderten Kate- gorien, weil die Aus- zählung von rot mit Aderung und rot ohne Aderung un- sicher ist		
SAvE d	Fuchsinrot ohne Aderung zygomorph Delila				
SAv eD	Fuchsinrot ohne Aderung radiär ganz				
SAv e d	Fuchsinrot ohne Aderung radiär Delila				
SaVED	Eosinrot mit Aderung zygomorph ganz	8	$81 (+ 27) = 108$	66,46	77
SaVE d	Eosinrot mit Aderung zygomorph Delila	9	$27 (+ 9) = 36$	22,32	23
SaVeD	Eosinrot mit Aderung radiär ganz	10	$27 (+ 9) = 36$	22,32	15
SaVe d	Eosinrot mit Aderung radiär Delila	11	$9 (+ 3) = 12$	7,44	8
SavED	Eosinrot ohne Aderung zygomorph ganz		Ebenfalls zusammen- gezählt mit den ent- sprechenden Katego- rien mit Aderung		
SavE d	Eosinrot ohne Aderung zygomorph Delila				
Sav eD	Eosinrot ohne Aderung radiär ganz				
Sav e d	Eosinrot ohne Aderung radiär Delila				
sAVED	Fuchsin geadert zygo- morph ganz	12	81	50,22	33

Zu übertragen | 535

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Abge- bildet auf Taf. V als Fig. Nr.	Theoretisches Ver- hältnis ohne Berück- sichtigung der schwachen Koppe- lung A D	Theo- retisch zu erwarten für 632 Pflanzen	Ge- funden
				Übertrag	535
s A V E d	Fuchsin geadert zygo- morph Delila	13	27	16,74	17
s A V e D	Fuchsin geadert radiär ganz	14	27	16,74	24
s A V e d	Fuchsin geadert radiär Delila	15	9	5,58	3
s A v E D	Fuchsin rosarücken zygomorph ganz	20	27	16,74	21
s A v E d	Fuchsin rosarücken zygomorph Delila	21	9	5,58	5
s A v e D	Fuchsin rosarücken radiär ganz	22	9	5,58	1
s A v e d	Fuchsin rosarücken radiär Delila	23	3	1,86	1
s a V E D	Eosin geadert zygo- morph ganz	16	27	16,74	8
s a V E d	Eosin geadert zygo- morph Delila	17	9	5,58	7
s a V e D	Eosin geadert radiär ganz	18	9	5,58	1
s a V e d	Eosin geadert radiär Delila	19	3	1,86	1
s a v E D	Eosin rosarücken zygo- morph ganz	24	9	5,58	3
s a v E d	Eosin rosarücken zygo- morph Delila	25	3	1,86	2
s a v e D	Eosin rosarücken radiär ganz	26	3	1,86	2
s a v e d	Eosin rosarücken radiär Delila	27	1	0,62	1
				Sa.	632

Die (allerdings nur schwache) Koppelung **A D** macht sich in dieser großen F₂-Generation nicht bemerkbar. Aber derartige schwache Koppelungen sind ja im allgemeinen überhaupt nur auf dem Wege einer Rückkreuzung mit der doppelt rezessiven Sippe deutlich erkennbar.

Die gleichen beiden P₁-Sippen sind 1921 noch einmal gekreuzt worden und es wurde eine F₂-Generation daraus 1923 herangezogen. Bei der Analyse dieser Generation blieb der Faktor V ganz außer Berücksichtigung. In der folgenden Tabelle ist das Ergebnis mitgeteilt und in den letzten beiden Spalten sind die Zahlen aus dem eben besprochenen ersten Versuch (Tabelle S. 84/85) mit hinzugezählt.

Gameten- typen	F ₂ -Typen	Gefunden 1923 ²⁾	Gefunden im vorher besproche- nen Ver- such	In Sa. gefunden	Theoretisch zu erwarten
S A E D	Fuchsinrot ¹⁾ zygomorph ganz	298	199	497	81 = 469,8
S A E d	Fuchsinrot zygomorph Delila	101	64	165	27 = 156,6
S A e D	Fuchsinrot radiär ganz	119	81	200	27 = 156,6
S A e d	Fuchsinrot radiär Delila	34	35	69	9 = 52,2
S a E D	Eosinrot zygomorph ganz	86	77	163	27 = 156,6
S a E d	Eosinrot zygomorph Delila	34	23	57	9 = 52,2
S a e D	Eosinrot radiär ganz	33	15	48	9 = 52,2
S a e d	Eosinrot radiär Delila	13	8	21	3 = 17,4
s A E D	Fuchsin rosarücken u. Fuchsin geadert zygomorph ganz	48	54	102	27 = 156,6
s A E d	Fuchsin rosarücken u. Fuchsin geadert zygomorph Delila	28	22	50	9 = 52,2
s A e D	Fuchsin rosarücken u. Fuchsin geadert radiär ganz	22	25	47	9 = 52,2
s A e d	Fuchsin rosarücken u. Fuchsin geadert radiär ganz	14	4	18	3 = 17,4
s a E D	Eosin rosarücken und Eosin geadert zygomorph ganz	11	11	22	9 = 52,2
s a E d	Eosin rosarücken und Eosin geadert zygomorph Delila	10	9	19	3 = 17,4
s a e D	Eosin rosarücken und Eosin geadert radiär ganz	8	3	11	3 = 17,4
s a e d	Eosin rosarücken und Eosin geadert radiär Delila	3	2	5	1 = 5,8
				Sa.	1494

¹⁾ Mit und ohne Aderung.

²⁾ Die Analyse der Spaltung hat Frl. Dr. P. HERTWIG ausgeführt.

Ein Vergleich der beiden letzten Spalten zeigt, daß die gefundenen Zahlen z. T. schlecht mit den erwarteten übereinstimmen. Woran das hier liegt, ist vorläufig nicht zu entscheiden.

Diese Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, wie mit Hilfe einer großen Zahl systematisch durchgeführter Kreuzungsversuche sich die Erbfaktoren herauschälen lassen und wie dann mit Hilfe der einmal erkannten Faktoren das ganze Spiel der Kombinationen verständlich wird.

Ich habe absichtlich für die Beispiele solche Fälle gewählt, in denen im wesentlichen Faktoren mitspielen, welche, wie die Faktoren **F, G, S, X** usw., nicht ohne weiteres als solche erkannt werden können, weil jede als einheitliches Merkmal erscheinende Färbung erst das Ergebnis des Zusammenwirkens einer ganzen Reihe solcher Faktoren ist.

Insofern liegen die Dinge bei *Antirrhinum* etwas anders als bei *Drosophila*, wo im allgemeinen jeder einzelne Faktor sofort als solcher in die Augen springt.

Derartige gut erkennbare Erbfaktoren gibt es natürlich auch bei *Antirrhinum*. Hierher gehören z. B. die Faktoren **E, H, J, M, Y, W, U, Gli, Cri** usw. Auch diese Faktoren ergeben in Kombinationen mit anderen Faktoren eine große Zahl von Typen, aber man kann hier sofort jeder Pflanze ansehen, ob sie z. B. **e e** oder **m m** oder **gli gli** ist oder nicht.

Kreuzungsbeispiele für diese sofort in die Augen springenden Faktoren werde ich erst in dem später erscheinenden zweiten Teil dieser Abhandlung, der die Chromosomentopographie behandelt, mitteilen. Alle diese Faktoren mendeln, d. h. aus der Kreuzung **MM** × **mm** entsteht eine **Mm**-Pflanze und in F_2 ist ein Viertel der Pflanzen **mm**. Das alles für die einzelnen Faktoren durch Beispiele zu belegen ist wohl überflüssig. Ausgeführt sind diese Kreuzungen aber von mir alle, und zwar jeweils in großer Zahl.

Im ganzen habe ich Kreuzungen, wie die hier als Beispiele geschilderten, etwa 1000 ausgeführt. Ich darf aber wohl darauf verzichten, das ganze sehr umfangreiche Material zu veröffentlichen. Das Gesamtergebnis aller dieser Versuche ist jedenfalls ganz eindeutig: alle die zahllosen, in Blütenfarbe und Blütenform, Blattfarbe und Blattform erblich verschiedenen Sippen der Spezies *Antirrhinum majus* stellen sich als Kombinationen der hier geschilderten und einer Anzahl weiterer mendelnder Erbfaktoren dar. Der einzige nicht mendelnde erbliche Sippenunterschied innerhalb der Art *Antirrhinum majus*, den ich in den langjährigen Versuchen gefunden habe, betrifft die Buntblättrigkeit des

A. majus albovariegatum. Sie wird rein mütterlich vererbt, ganz wie die von CORRENS untersuchte Buntblättrigkeit von *Mirabilis Jalapa* albovariegata. Ich werde auf diese Vererbung in einer besonderen Veröffentlichung noch zu sprechen kommen.

Diese Feststellung scheint mir grundsätzlich wichtig. Es ist zwar schon lange — freilich mehr als eine Art Glaubenssache — die Auffassung weit verbreitet, daß innerhalb einer Spezies fast alle erblichen Unterschiede nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden. Bisher lag aber eine systematische Durchforschung einer formenreichen Spezies noch nicht vor. Der Nachweis der Richtigkeit dieser Ansicht, mindestens für *A. majus*, dürfte durch meine Versuche jetzt wohl erbracht sein.

Man könnte vielleicht den Einwand erheben, daß ich ja doch nur einen Teil der Eigenschaften berücksichtigt habe. Ich glaube aber nicht, daß der Einwand berechtigt ist. Wir haben keine Ursache anzunehmen, daß Sippenunterschiede in Farbe und Bau der Blüten und der Blätter sich anders verhalten sollten, als alle anderen Sippenverschiedenheiten. Ferner habe ich im Laufe der Untersuchungen, freilich ohne eine Faktorenanalyse dafür vorzunehmen, auch auf alle anderen Sippenverschiedenheiten morphologischer und physiologischer Art geachtet und habe immer danach gefahndet, ob sich Sippenunterschiede fänden, die offensichtlich nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden. Auf Grund dieser sehr umfangreichen Beobachtung und langjährigen Erfahrungen bin ich jedenfalls fest davon überzeugt, daß auch für alle anderen Sippenunterschiede das gleiche gilt, wie für die hier genauer analysierten Unterschiede in Farbe und Form von Blättern und Blüten. Es würde die Arbeit von etwa 10 weiteren Jahren kosten, auch für alle diese anderen überhaupt erkennbaren Charaktere die Erbformeln in gleicher Weise im einzelnen herauszuarbeiten. Ich habe zu dieser mir gänzlich überflüssig erscheinenden Arbeit aber keine Lust.

Im ganzen müssen wohl wenigstens etwa 300 Erbfaktoren dem ganzen bunten Spiel der Kulturrassen von *A. majus* zugrunde liegen, wenn man nur die Sippenunterschiede berücksichtigt, die ein einigermaßen geschultes Auge ohne weiteres erkennen kann.

Diese zuletzt gemachte Einschränkung darf ich wohl besonders betonen. Außer den für ein geübtes Auge rasch erkennbaren morphologischen und physiologischen erblichen Unterschieden spielen innerhalb des Formenkreises der Kulturrassen von *A. majus* auch erbliche Sippenunterschiede mit, welche zunächst sehr wenig auffallen, das sind z. B. kleine Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit der Entwicklung — eine

Sippe blüht 90, eine andere 95, eine andere 100 Tage nach der Aussaat, völlig gleiche Bedingungen vorausgesetzt — oder kleine Verschiedenheiten gegen die Nachteile des Überwinterns im Kalthaus, kleine Verschiedenheiten in der Empfindlichkeit gegen Inzucht, kleine Verschiedenheiten in der gegenseitigen Stellung der Antheren zu den Narben usw. usw. Auch alle diese kleinen, im Vererbungsversuch sehr schwer faßbaren Sippenunterschiede werden genau ebenso vererbt, wie die hier behandelten gröbereren Sippenunterschiede. Zu diesem Schluß zwingen mich alle meine Beobachtungen. Wenn man auch alle diese wenig auffälligen Sippenunterschiede berücksichtigt, dann würde man wohl noch einige 100 Erbfaktoren mehr herausarbeiten können, so daß wir also doch wohl mit einer Gesamtsumme von wenigstens 1000 Erbfaktoren rechnen müssen, in denen die einzelnen Sippen der Spezies *A. majus* untereinander verschieden sind.

Kreuzungsversuche mit wilden Sippen

Außer mit Kulturrassen von *A. majus* habe ich auch mit einer großen Zahl Sippen wilder Arten Kreuzungen vorgenommen, und zwar wurde von mehreren wilden Arten, z. B. *A. latifolium*, einmal zunächst von zwei verschiedenen Standorten stammende und mehr oder weniger deutlich verschiedene Sippen untereinander gekreuzt. Es wurden ferner in sehr großem Umfange Kreuzungen zwischen den verschiedenen wilden Spezies ausgeführt. Und endlich, es wurden die wilden Sippen und Arten auch mit Kulturrassen von *A. majus* gekreuzt.

Über diese Versuche, die mir sehr viel Zeit und Arbeit gekostet haben, müßte ich entweder eine sehr ausführliche buchmäßige Beschreibung mit einem großen Material von farbigen Bildern publizieren, oder aber ich fasse ihre wesentlichen Ergebnisse nur ganz kurz und knapp zusammen. Ein Mittelweg ist nicht gangbar. Ich wähle den letztgenannten Weg. Wer diese Fragen und die Richtigkeit meiner Schlußfolgerung prüfen will, der kann leicht derartige Kreuzungen selbst vornehmen und bekommt so ein anschauliches Material, besser als die besten Bilder und Versuchsbeschreibungen es je geben könnten. Ich bin jederzeit bereit, Samenmaterial von wilden Arten abzugeben.

A. Kreuzungen wilder Sippen und wilder Arten untereinander

1. Kreuzung zweier Sippen einer wilden Spezies

Die Kreuzung zweier konstanter und einheitlicher Sippen einer wilden Art, z. B. *A. latifolium*, Sippe von Nizza, gekreuzt mit einer

Sippe von Mentone, gibt stets eine F_1 -Generation, welche in einzelnen Eigenschaften mehr oder weniger intermediär zwischen den beiden Rassen ist, in anderen eine Dominanz des Typus des einen oder des anderen Elters zeigt.

Die beiden reziproken Wege, auf denen sich eine jede Rassen- oder Spezieskreuzung in der Sektio *Antirrhinastrum* (ausschließlich *A. siculum*¹⁾) ausführen läßt, geben völlig identische F_1 -Bastarde, die sich auch in F_2 gleich verhalten.

In F_2 erfolgt stets eine äußerst verwickelte Aufspaltung, d. h. auch wenn die zwei gekreuzten „natürlichen“ Sippen einer wilden Spezies nur sehr wenig äußerlich verschieden sind, so liegt dieser geringen Verschiedenheit doch stets eine sehr große Zahl von Erbfaktoren zugrunde. Das ist ein ganz grundsätzlicher Unterschied gegenüber den Kreuzungen zweier Kultursippen untereinander. Bei Kultursippen liegen im allgemeinen den oft sehr auffälligen Sippenunterschieden nur wenige Erbfaktoren zugrunde.

Man betrachte einmal die Kreuzung zweier Gartenrassen, etwa *A. majus graminifolia*, eosin-picturatum, Delila, radiär × breitblättrig, fuchsinrot, ganz zygomorph (aa dd ee GG uu × AA DD EE gg UU), wir haben hier sehr starke äußere Verschiedenheiten, aber nur fünf Erbfaktoren!

Und man betrachte dann die Kreuzung zweier Lokalrassen von *A. latifolium*. Bei diesen Lokalrassen haben wir nur ganz geringfügige Verschiedenheiten in der Behaarung, ganz geringe Unterschiede im Verzweigungstyp usw., aber diesen geringen Verschiedenheiten liegen ganz regelmäßig sehr viele Erbfaktoren zugrunde, in unserem Beispiel der Kreuzung *A. latifolium* Nizza × *A. latifolium* Mentone **mindestens** etwa 10—20, mit andern Worten: die Bastarde zweier „natürlicher“ Rassen spalten stets ganz auffällig kompliziert.

Diese Regel, daß den äußerlich oft nur ganz geringfügigen Unterschieden zweier Sippen einer wilden Art sehr viele „kleine“ Erbfaktoren zugrunde liegen, ist nach meiner Erfahrung innerhalb der Gattung *Antirrhinum* allgemein gültig.

Diese Feststellung ist von Wichtigkeit für die Frage der Speziesbildung, ich komme später noch näher hierauf zurück.

¹⁾ *A. siculum*“ nimmt sicher eine Sonderstellung ein, sowohl seiner geographischen Verbreitung nach, wie auch hinsichtlich seines Verhaltens bei Kreuzungen. Es bildet gewissermaßen mit seinen Unterarten aus dem Gebiet des östlichen Mittelmeeres eine eigene Gattungssektion „*Orientalis*“ für sich.

2. Kreuzung wilder Arten untereinander

Ganz entsprechend dem Befund bei diesen Sippenkreuzungen innerhalb einer wilden Spezies ist auch das Ergebnis von Kreuzungen verschiedener Arten innerhalb der Sektion *Antirrhinastrum* (ausschließlich *A. siculum*) untereinander. Ich habe in großen F_2 -Generationen verfolgt die Kreuzung *A. latifolium* \times *Ibanyezii* und reziprok, *A. latifolium* \times Spezies Cordoba und reziprok, *A. latifolium* \times *A. tortuosum* und reziprok. Außerdem wurden von mehreren anderen Spezieskreuzungen F_2 in kleinerem Umfange ebenfalls gezogen.

F_1 stellt stets eine Art Kompromißtyp dar, d. h. zeigt in mancher Hinsicht mehr oder weniger deutliche Dominanz der einen in anderer Hinsicht + — Dominanz der andren P_1 -Spezies, und ist in vieler Hinsicht mehr oder weniger intermediär. Die beiden reziproken Wege der Kreuzung haben für F_1 sowohl wie für F_2 genau das gleiche Ergebnis.

F_2 bietet in jedem einzelnen Fall das Bild einer geradezu maßlosen Farben- und Formenmannigfaltigkeit; auch unter Tausenden von Individuen sind kaum zwei gleiche zu finden. Trotzdem sieht das für Spaltungsvorgänge etwas geschulte Auge sofort, daß es sich im wesentlichen, wahrscheinlich aber fast ausschließlich, nur um eine, allerdings sehr verwickelte, Spaltung mit sehr vielen Erbfaktoren handelt.

Ich habe zweimal versucht, eine Analyse durchzuführen. Beide Versuche scheiterten aber daran, daß die zu den betreffenden Versuchen benutzten wilden Arten, *A. latifolium*, *A. Ibanyezii* und *A. Spezies Cordoba*, mehr oder weniger selbststeril waren, und daß deshalb dasselbe auch von einem Teil der F_2 -Individuen galt. Ohne F_3 - und F_4 -Analyse, die von geselbsteten F_2 -Individuen ausgeht, ist aber mit einer derartig komplizierten Spaltung nicht fertig zu werden. Es dürfte jedoch wohl möglich sein, eine Kreuzung zwischen dem ganz selbstfertilen *A. majus* und dem nur schwach selbststerilen *A. tortuosum* soweit zu analysieren, daß ein sicherer Schluß möglich ist, in wievielen Erbfaktoren die beiden verschieden sind und ob außerdem auch noch nicht faktorielle Unterschiede eine Rolle spielen.

B. Kreuzung wilder Arten mit Kultursippen von *A. majus*

F_1 zeigt auch hier in einzelnen Merkmalen Dominanz des einen, in anderen Merkmalen Dominanz des anderen Elters und in wieder anderen Merkmalen ist die F_1 -Generation + — intermediär. Die beiden

reziproken Wege, auf denen eine solche Kreuzung ausgeführt werden kann, haben ausnahmslos dasselbe Ergebnis, abgesehen von dem Verhalten des albo-variegata-Merkmales.

In F_2 erfolgt stets eine ebenso ungeheuer bunte Aufspaltung, wie bei der Kreuzung zweier wilder Sippen untereinander.

In großen F_2 -Generationen von je mehr als 1000 Pflanzen habe ich die Kreuzung der nachstehenden Arten mit *A. majus* untersucht: *A. latifolium*, *A. Ibanyezii*, *A. tortuosum*, *A. glutinosum*, *A. sempervirens*, *A. Spezies Cordoba*¹⁾, *A. Spezies Cintra*¹⁾, *A. Spezies Casabomela*¹⁾; das Bild ist überall das gleiche wie bei den obengenannten Artkreuzungen, eine Aufspaltung, die wohl auf mehr als 100 Erbfaktoren zurückgeführt werden muß und die bisher jeder genauen Analyse gespottet hat. Aber es handelt sich doch ganz sicher eben um eine Aufspaltung in zahllose Kombinationstypen und ich habe bisher nichts finden können, was ohne weiteres mit einer nur durch Koppelungen komplizierten Mendel-Spaltung unvereinbar wäre.

Dabei ist wesentlich, daß alle wilden Arten hinsichtlich der meisten Erbfaktoren, welche rezessiv die Kulturrassen bedingen, homozygotisch dominant sind. So sind alle die genannten Arten: **AA, BB, DD, EE, FF, HH, J₁J₁, J₂J₂, KK, MM, NN, OO, PP, QQ, RR, SS, TT, UU, WW, XX, YY, ZZ, Alb Alb, Bre Bre, Chlo Chlo, Cor Cor, Eri Eri, FasFas, Gli Gli, Gra Gra, Lut Lut, Luv Luv, Pal₁ Pal₁, Pal₂ Pal₂, Pal₃ Pal₃, Pal₄ Pal₄, Ref Ref, Curv Curv**, nur in den Faktoren **G, S, V** und **C** sind die wilden Spezies teils dominant, teils rezessiv homozygotisch, in **Cri** sind sie alle rezessiv homozygotisch.

Kreuzt man eine der wilden Spezies mit einer in einem oder mehreren Faktoren rezessiven *majus*-Sippe, hinsichtlich welcher die betreffende Spezies dominant homozygotisch ist, dann erfolgt hinsichtlich dieser Faktoren in F_2 eine ganz reinliche Aufspaltung. Z. B. bei der Kreuzung *A. majus aa* (eosinrot) mit *A. latifolium* hat F_1 Fuchsin als Farbton und in F_2 hat genau ein Viertel aller Pflanzen Eosinrot als Farbton, aber **dazu** erfolgt die übrige bunte Aufspaltung. Man bekommt also die unübersehbare Reihe von Färbungs- und Zeichnungstypen, welche für F_2 einer *majus-latifolium*-Kreuzung bezeichnend ist, in zwei Serien, einer fuchsinroten und einer eosinroten. Ebenso verhalten sich die Faktoren **B, D, M, Gli** usw. Nur ausnahmsweise spaltet der rezessive Typ in unverständlichem Zahlenverhältnis heraus. So be-

¹⁾ Alles unbeschriebene, endemische Arten von der Pyrenäenhalbinsel, vorläufig benannt nach ihrer Herkunft.

kommt man z. B. in F_2 von Kreuzung *majus* \times *latifolium* und reziprok und ebenso von *majus* \times *Ibanyezii* und reziprok, wenn der *majus*-Elter *ee* war, nicht 25, sondern ziemlich genau 50% radiäre Pflanzen.

Im einzelnen gab, um zunächst einige Beispiele für normale Spaltungen zu bringen, die Kreuzung von A. 550 (*latifolium* von Mentone) \times A. 277 (*A. majus*) mit der Formel $\frac{d\ g\ cri}{d\ g\ cri}$ in F_1 die charakteristische Kompromißbildung mit „ganz“ gefärbten Blüten und ohne *picturatum*-Charakter (*A. latifolium* ist **DD** und **gg**).

Eine F_1 -Pflanze aus dieser Kreuzung (A. 952) gab aus Selbstbefruchtung 202 „ganz“ und 63 „delila“. Zwei „ganz“ gefärbte F_2 -Pflanzen gaben wieder aus Selbstbefruchtung bei der Aufspaltung 14 „ganz“ : 5 „delila“ bzw. 28 „ganz“ : 12 „delila“. Alle drei Pflanzen zusammengerechnet spalten also in 244 „ganz“ : 80 „delila“, d. h. fast genau im theoretischen Verhältnis 3 : 1.

Weitere Beispiele für derartiges störungsloses Herausmendeln rezessiver *majus*-Faktoren aus Spezieskreuzungen hier ausführlich zu besprechen, ist wohl überflüssig.

Demgegenüber gab aber die folgende Kreuzung, bei welcher der *majus*-Elter *ee* war, die vorhin genannte Störung:

Es wurde gekreuzt A. 550 (*A. latifolium* Mentone) mit A. 494 (*A. majus* $\frac{e\ g\ l\ cri}{e\ g\ l\ cri}$). F_1 war wieder die typische Kompromißbildung, alle Pflanzen hatten zygomorphe Blüten. Aus einer selbstbefruchteten Pflanze, A. 960, erfolgte dann in S. 12, 99 eine Spaltung in 132 zygomorph : 128 radiär. Alle radiären Pflanzen dieser Generation, die weiter untersucht wurden, erwiesen sich als konstant radiär, wie zu erwarten war. Von 6 zygomorphen F_2 -Pflanzen erwies sich eine als **EE**, die anderen fünf ergaben aus Selbstbefruchtung folgende Nachkommenschaft:

	zygomorph	radiär
A. 2005	27	12
A. 2008	16	22
A. 2021	20	15
A. 2029	25	26
A. 2031	24	25
Sa.	112	100

Also auch die F_2 -Pflanzen¹⁾, die Ee sind, spalten hier wieder etwa 50% ee -Pflanzen heraus. Das wurde auch in allen anderen ähnlichen Kreuzungen gefunden.

Die Feststellung, daß die wilden Arten untereinander durchweg in sehr vielen Erbfaktoren verschieden sind und ferner, daß sie fast ausnahmslos homozygotisch dominant gerade in den Faktoren sind, welche in rezessiver Form im wesentlichen das große Sortiment unserer Kulturrassen bedingen, scheint mir von besonderem Interesse; ich komme später darauf noch zurück. Die Frage, ob und wie weit neben mendelnden Verschiedenheiten auch noch mendelnde Rassen- und Speziesunterschiede der Sectio *Antirrhinastrum* eine Rolle spielen, ist vorläufig nicht völlig sicher zu beantworten. Gefunden habe ich bisher keine solcher Unterschiede. Dagegen ist es mir mehrfach gelungen, aus Kreuzungen von einer *majus*-Sippe mit einer wilden Art, z. B. *A. Ibanyezii*, Sippen zu isolieren, welche völlig wieder den Typus der wilden väterlichen Spezies (*Ibanyezii*) hatten, dazu aber **gli gli** oder ee usw. waren, d. h. einen rezessiven aus der *majus*-Sippe stammenden Faktor aufwiesen. Daß dieses möglich ist, spricht sehr dafür, daß wir es hier im wesentlichen mit mendelnden Faktoren zu tun haben.

Die beiden reziproken Wege, auf denen sich eine jede Spezieskreuzung in der Sectio *Antirrhinastrum* ausführen läßt (mit Ausschluß von *A. siculum*) geben, wie vorhin schon gesagt, völlig identische F_1 -Bastarde, die sich auch in F_2 gleich verhalten. Dieses spricht nach dem heutigen Stande unseres Wissens sehr dafür, daß die Unterschiede zwischen diesen Arten im Bau des Zellkerns begründet sein müssen. Zu dem gleichen Schlusse kommen wir auch auf anderem Wege. Wenn wir finden, daß mit verschwindend wenig Ausnahmen die Unterschiede zwischen den Kulturrassen von *A. majus* und wahrscheinlich auch im wesentlichen die Unterschiede zwischen den wilden Arten der Sectio *Antirrhinastrum* nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, so sagt

¹⁾ Auffällig erscheint vielleicht, daß von sechs zygomorphen F_2 -Pflanzen sich nur eine als homozygotisch EE erwies; das war aber wohl nur Zufall.

das nach der heute allgemein herrschenden Anschauungsweise¹⁾ ebenfalls, daß diese Verschiedenheiten bedingt sind durch Verschiedenheiten im Bau der Zellkerne bzw. der Chromosomen.

Die Natur der Erbfaktoren

Daß die mendelnden **Unterschiede** zweier Rassen im Zellkern „lokalisiert“ sind, besagt keineswegs, daß der Zellkern der alleinige „Träger der Erbsubstanz“ sei. Es ist vielleicht nützlich, das auch hier ganz scharf zu betonen, um Mißverständnisse zu vermeiden. Ich habe schon vor Jahren hervorgehoben, daß uns die ganze neue Bastardanalyse **gar nichts** über das eigentliche Wesen der Vererbung selbst erkennen läßt, sondern nur Gesetzmäßigkeiten ergeben hat für die Vererbung von Rassenunterschieden²⁾.

Wenn wir von einem im Chromosom 3 von *A. majus* liegenden Faktor N für normale Chlorophyllbildung reden, so sagt das **nicht**, daß hier eine Substanz zu suchen sei, welche gewissermaßen entwicklungsmechanisch oder ontogonetisch der Ausgangspunkt, die „Anlage“ der Chlorophyllbildung sei. Vielmehr ist die Chlorophyllbildung eine Funktion der Chromatophoren und die Chromatophoren entstehen nach allem, was wir wissen, durch Teilung aus ihresgleichen, so, wie wahrscheinlich auch alle anderen Zellorgane durch Teilung aus ihresgleichen entstehen. Aber irgend ein wachstums- und teilungsfähiges anderes Gebilde, das an einer bestimmten Stelle des Chromosomes 3 sitzt, beeinflußt das Chromatophor mehr oder weniger indirekt, etwa in ähnlicher Weise wie die Zirbeldrüse durch ihre Hormone das Wachstum der Phalangen beeinflußt. Ganz ebenso wissen wir über alle anderen Organe der Zelle nicht, wie sie entstehen, ob aus dem Plasma oder aus im Plasma enthaltenen Zellorganen, aber wir müssen doch wohl, wie oben schon einmal gesagt, annehmen, daß auch hier im allgemeinen Gleiches aus Gleichem entsteht, und wir wissen bestimmt, daß die spezielle Aus-

¹⁾ In einem später erscheinenden zweiten Teil dieser Untersuchungen soll des näheren ausgeführt werden, daß auch bei *Antirrhinum* die Koppelungserscheinungen, das Vorhandensein von Koppelungsgruppen usw. den Beobachtungen an *Drosophila* durchaus parallel gehen, wenn sie auch bei *Antirrhinum* noch längst nicht so weit gediehen sind, wie bei diesem klassischen Objekt. Jedenfalls stelle ich mich ganz bewußt auf den Boden der MORGANSchen Hypothese, als der zurzeit einfachsten und klarsten zur Erklärung des ganzen, ungeheuren Tatsachenmaterials.

²⁾ Vergl. hierzu die in die gleiche Kerbe hauenden kürzlich gemachten Ausführungen von W. JOHANNSEN und H. WINKLER.

gestaltung aller dieser Zellorgane und dadurch auch der ganze Bau des Gesamtorganismus sehr wesentlich durch in den Chromosomen liegende ebenfalls selbständige, wachstums- und teilungsfähige Gebilde beeinflusst wird, ohne daß dies aber die einzige Funktion des Zellkerns wäre.

Ebenso wie eine innersekretorische Drüse im Gesamtorganismus alle Organe formativ beeinflusst und ebenso wie jedes Organ von allen innersekretorischen Drüsen beeinflusst wird, ebenso müssen wir uns auch die Beziehungen zwischen den „Determinanten“ im Zellkern und den einzelnen Zellorganen vorstellen.

Durch diesen Vergleich will ich keineswegs sagen, daß ich in den Zellkernen nur ein Nest von Gebilden sehe, welche wie Drüsen formativ wichtige Stoffe produzieren oder die selbst unmittelbar enzymatisch wirken, das mag in einzelnen Fällen vielleicht so sein, man kann sich aber die Wirkungsweise dieser in den Chromosomen lokalisierten Gebilde auch sehr viel indirekter vorstellen.

Mit anderen Worten: Von einem Vererbungsmonopol des Zellkerns zu reden, ist gar kein Anlaß, wir können nur sagen, daß in den Zellkernen eine Menge von selbständig wachsenden und sich teilenden und gesetzmäßig auf die Tochterzellen sich verteilenden Gebilden enthalten ist, welche einen sehr weitgehenden Einfluß auf alle Eigenschaften der einzelnen Zellen und dadurch des Gesamtorganismus haben. Und wir können ferner sagen, daß Rassenunterschiede und Unterschiede zwischen nahe verwandten Arten im wesentlichen darauf beruhen, daß gerade **diese** formativ so ungeheuer wirksamen Gebilde bei den verschiedenen Rassen **verschieden** sind.

Diese in gewissem Grade selbständig wachstums- und teilungsfähigen Gebilde, die ich **Chromomere** heiße, liegen offenbar in den Chromosomen räumlich in bestimmter Anordnung, sie haben eine gewisse Größe und sie werden zwischen den einander entsprechenden Chromosomen der Diplonten in einem gewissen Entwicklungsstadium vor der Reduktionsteilung serienweise ausgetauscht.

Leider gebraucht MORGAN und seine Schule das Wort „Gen“, das nach der ursprünglichen JOHANNSENSCHEN Definition dasselbe bedeutet wie Erbinheit, Faktor usw., d. h. „einen als Einheit mendelnden Unterschied“ zwischen zwei Sippen nun auch gleichzeitig für die Bezeichnung der hypothetischen kleinsten Teilstücke eines Chromosoms, d. h. für das, was ich als Chromomer bezeichne. „Gen“ im Sprachgebrauch MORGANS ist also etwas ganz anderes als „Gen“ nach der ursprünglich klaren Definition von JOHANNSEN!

Ich halte diese Verwendung des Wortes „Gen“ in einem völlig anderen Sinne für außerordentlich gefährlich. Es hat diese Verwendung desselben Wortes für zwei völlig verschiedene Begriffe ja auch bereits dazu geführt, daß fortwährend auch diese beiden Begriffe miteinander verwechselt oder sogar bewußt identifiziert werden. Um allen Mißverständnissen dieses doppelsinnigen Wortes aus dem Wege zu gehen, benutze ich deswegen das ominöse Wort überhaupt nicht mehr, sondern ich gebrauche für den Begriff „Gen im Sinne JOHANNSENS“ den Ausdruck „Faktor“ oder „Grundunterschied“ und für den Begriff „Gen im morphologischen Sinne MORGANS“ den Ausdruck Chromomer.

Der Unterschied zwischen einem **A**- und einem **a**-Haplonten von *Antirrhinum* besteht in der hier entwickelten Anschauungsweise darin, daß in dem **A**-Haplonten ein bestimmtes Chromomer im Chromosom 2 irgendwie anders gebaut ist, als das homologe Chromomer im Chromosom 2 des **a**-Haplonten. Welcher Art aber der Unterschied zwischen dem **A**- und dem **a**-Chromomer ist, weiß man nicht. Vor allem haben wir nicht die leiseste Begründung dafür, daß stets dem rezessiven Haplonten etwas fehle, was im dominanten vorhanden sei.

Es wird einer der größten Fortschritte nicht nur in der Genetik, sondern in unserm ganzen Wissen vom Bau des Lebensträgers sein, wenn es uns gelingt, auch nur für einen einzigen Faktor festzustellen, worin dieser, vorläufig durch den großen und kleinen Buchstaben ausgedrückte Unterschied zwischen zwei homologen Chromomeren chemisch oder physikalisch oder chemisch-physikalisch besteht.

Ein ganz schwaches Licht auf die eigentliche Natur des Unterschieds zwischen z. B. einem **Pal**₁- und einem **pal**₁-Chromomer werfen vielleicht gewisse Beobachtungen über unilokale Faktoren. Von dem Chromomer, in dem der Unterschied zwischen **Pal**₁ und **pal**₁ lokalisiert ist, gibt es, wie wir Seite 40 gehört haben, noch andere Typen. Bisher kenne ich von diesem Chromomer die folgende verschiedene Ausbildung:

- Pal**₁ X **Pal**₂ **Pal**₃ **Pal**₄ ermöglicht rote Farbe
Pal₁ X **Pal**₂ **Pal**₃ **pal**₄ ermöglicht blaßrote Farbe
Pal₁ X **Pal**₂ **pal**₃ **pal**₄ ermöglicht fleischfarbige Farbe
Pal₁ X **pal**₂ **pal**₃ **pal**₄ ermöglicht blaßfleischfarbig
Pal₁ x **pal**₂ **pal**₃ **pal**₄ ermöglicht rot an Röhre
pal₁ x **pal**₂ **pal**₃ **pal**₄ ermöglicht elfenbein mit ganz schwacher Färbung, die nur in cornuta-Pflanzen erkennbar ist.

Jeder von diesen 6 Typen dieses Chromomers ist mit jedem anderen auswechselbar (allelomorph zu jedem anderen). Dagegen gibt es z. B. den Typ **pal₁ X Pal₂ Pal₃ Pal₄** nicht, wie überhaupt die Typen, bei denen einer der Buchstaben „groß“ rechts von einem „kleinen“ steht, nicht vorkommen.

Weiter wollen wir uns an folgendes erinnern: **pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** ermöglicht eine äußerst schwache, nur in den Hörnchen von **cor cor**-Individuen sichtbare, Anthozyanbildung. Weiter ermöglicht **Pal₁** für sich allein, d. h. mit **x pal₂ pal₃ pal₄** eine leise Spur von Anthozyan hinter den Kelchzipfeln (rot an Röhre). **Pal₁ X pal₂ pal₃ pal₄** gibt eine schon wieder etwas stärkere Anthozyanbildung und so fort über fleischfarbig und blaßrot bis zu rot, das erst durch die volle Serie **Pal₁ X Pal₂ Pal₃ Pal₄** ermöglicht ist.

Da liegt der Gedanke sehr nahe, daß es sich bei dieser Reihe vielleicht um eine Polymerisation im Sinne der organischen Chemie handelt, d. h. daß ein **pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄**-Chromomer eine gewisse selbständige wachstums- und teilungsfähige Molekülgruppe einmal enthält, **Pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** enthält sie zweimal, **Pal₁ X pal₂ pal₃ pal₄** enthält sie dreimal usw. Ein jedes monomere Chromomer **pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** läßt aus sich immer wieder durch Teilung nur ebenfalls monomere Tochtergebilde entstehen, ebenso entsprechend ein dimeres ebenfalls nur wieder dimere usw. Man kann sich also jeden Chromomertyp als eine Art Riesemolekül vorstellen, freilich als ein wachstums- und teilungsfähiges Molekül.

Selbstverständlich lege ich dieser hypothetischen Anschauungsweise keinen allzugroßen Wert bei, es ist nur ein Versuch, sich diese Dinge etwas mehr vorstellbar zu machen.

Man könnte sich im Anklang an Gedankengänge GOLDSCHMIDTS über die verschiedenen Abstufungen der „Männlichkeit“ bzw. „Weiblichkeit“ bei *Lymantria* die Sache auch so vorstellen, daß **Pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** und **Pal₁ X pal₂ pal₃ pal₄** und **pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** usw. nur einer stufenweisen Mengenzunahme eines bestimmten chemischen Stoffes, etwa eines Enzymes entsprechen. Dagegen scheint mir aber unbedingt einzuwenden zu sein, daß eben z. B. **pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** und **Pal₁ x pal₂ pal₃ pal₄** immer ganz scharf getrennt sind und sich völlig rein vererben. Ich kann mir einfach nicht vorstellen, daß es z. B. vier verschiedene Sorten von Gameten geben sollte, die sich nur dadurch unterscheiden, daß die eine Sorte an einer bestimmten Stelle eines

Chromomere im Chromosom 1 etwa ein Quantum von $\frac{x}{1000}$ mg eines gewissen Enzymes enthalte, eine andere Sorte habe ein etwas verschiedenes Quantum $\frac{x+3}{1000}$ mg des gleichen Enzymes, eine dritte Sorte habe $\frac{x+7}{1000}$ mg dieses Enzymes, und jede von diesen nur quantitativ verschiedenen Sorten von Chromomeren vererbe auf alle ihre Descendenten (d. h. ihre Tochterchromomere) genau das gleiche charakteristische Quantum. Für qualitative Unterschiede kann ich mir eine derartige Konstanz trotz Wachstum und Teilung vorstellen, aber nicht für quantitative. Wenn GOLDSCHMIDTS Argumentation auch sehr wahrscheinlich macht, daß in einem gewissen Stadium der Entwicklung quantitative Unterschiede in einem Enzym, oder in einer noch höher organisierten Substanz zwischen zwei Sippen bestehen, so muß doch wohl die letzte entwicklungsmechanische Ursache dieser quantitativen Verschiedenheiten stets qualitativer Art sein.

Die Entstehung der „Faktoren“

Die Erbfaktoren, mit denen wir uns bisher befaßt haben, sind zu einem beträchtlichen Teil in meinen Kulturen neu entstanden. Und diese Frage des erstmaligen Entstehens der Erbfaktoren ist theoretisch von so großer Wichtigkeit und es ist bisher nur so wenig sicheres Beobachtungsmaterial bekannt, daß ich über diese Neuentstehung der Faktoren etwas ausführlicher berichten möchte.

Faktor-Mutationen, wie man ja wohl heute meist sagt, sind zwar in großer Menge beschrieben worden, aber bei allogamen Organismen ist es gewöhnlich nicht möglich, mit Sicherheit zu sagen, in welchem Individuum und zu welchem Zeitpunkt die Mutation erfolgt ist. Das rührt daher, daß die große Mehrzahl der Faktor-Mutationen darauf beruht, daß eine neue rezessive Sippe auftritt, die mit der Stammsippe nach dem Einfaktor-Schema aufmendet. Es bleibt immer die Möglichkeit offen, daß schon eine lang zurückliegende Ahnenreihe in dem betr. rezessiven Faktor heterozygotisch gewesen ist.

Bei *Antirrhinum* fällt diese Schwierigkeit weg. Die Spezies ist autogam und ich ziehe auch von jedem Individuum, das zu Kreuzungszwecken verwendet wird, grundsätzlich eine Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung heran¹⁾, so daß also ein in einem neuen Faktor heterozygotisches Individuum sofort als solches erkannt wird.

Ich kann hier nur einen kleinen Teil der Mutationen besprechen, deren Auftreten ich beobachtet habe. Die Häufigkeit der Mutation bei *Antirrhinum* ist sehr groß²⁾.

Ich werde später noch auf die Frage der Häufigkeit zu sprechen kommen. Ich sah mich auch dazu gezwungen, daß ich von den sehr vielen neuen Mutanten, die jedes Jahr neu auftraten, nur einen kleinen Teil weiter verfolgte, eben nur die besonders auffälligen, welche für das

¹⁾ Abgesehen natürlich von den eingeschlechtlichen Mutanten *globosa*, *nico-tianoides*, *ericoides*.

²⁾ Aber nach meiner Erfahrung nicht etwa größer als bei jeder anderen Pflanzen-Spezies, die man in großen Kulturen und in richtiger Weise durchprüft.

Experiment bequem waren. Also die nachfolgenden Beispiele stellen nur Stichproben dar, welche ein Bild geben sollen, in welcher Weise im allgemeinen die Mutanten auftreten.

1. Mutation globifera (Faktor Gli)

Die ersten globifera-Pflanzen entstanden aus der Pflanze A. 4732 im Jahre 1917. Der Stammbaum dieser Pflanze ist: A. 60 → A. 277 → A. 2578 → A. 4208 → A. 4732. Diese Pflanzen stammen in der Pfeilrichtung durch Selbstbefruchtung voneinander ab. A. 60 war aus Handelsamen erzogen, hatte völlig normale zygomorphe Blüten und war schwarzrot a. m. g. Delila gefärbt¹⁾. Die Nachkommenschaft dieser Pflanze war in Blütenform und Blütenfarbe völlig einheitlich wie die Mutter, nur im Wuchs war diese Sippe deutlich unausgeglichen. Schon die Nachkommenschaft von A. 277 war aber auch im Wuchs völlig einheitlich; mit dieser Pflanze A. 277 wurden weiterhin sehr viele Kreuzungen gemacht. Ebenso wie diese Pflanze A. 277 erwiesen sich auch die davon aus Selbstbefruchtung abstammenden Pflanzen A. 2578 und A. 4208 als völlig konstant. Von A. 4208 wurde eine Tochterpflanze A. 4732 zur Weiterzucht der Sippe eingetopft und geselbstet. Die so erhaltene nächste Generation S. 17. 42 bestand zu rund $\frac{1}{4}$ aus globifera (Fig. 29b) und zu $\frac{3}{4}$ aus Pflanzen mit normalen Blütenformen. Ganz offenbar war also A. 4732 **Gligli**, während alle Vorfahren **GliGli** waren.

Von den normalblütigen Nachkommen von A. 4732 erwiesen sich, wie zu erwarten war, ein Teil als ebenfalls **Gligli**.

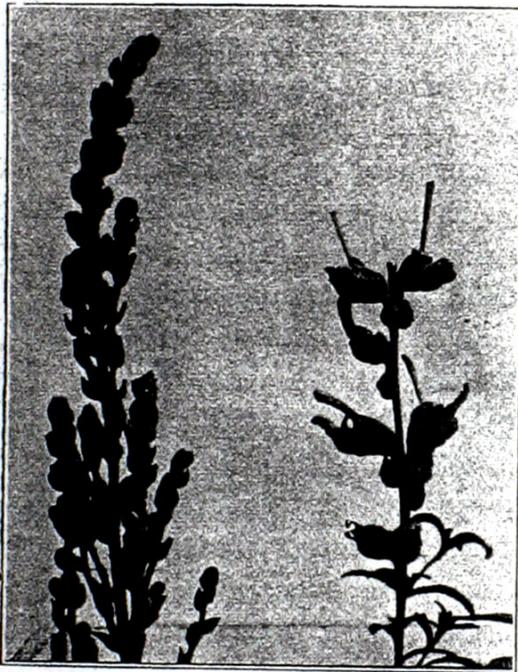
Es ist also A. 4208 **GliGli** gewesen, muß aber einzelne Geschlechtszellen **gli** gebildet haben. Genauer läßt sich der Zeitpunkt der Mutation nicht festlegen. Es kann die Mutation bei der Sexualzellbildung erfolgt sein, oder es kann schon eine diploide Zelle und weiterhin daraus ein Sproßsektor **Gligli** geworden sein.

Aus der Nachkommenschaft von A. 4208 wurde zufällig nur die eine Pflanze A. 4732 zur Stammpflanze gemacht. Ich kann deshalb nicht angeben, ob unter den Nachkommen von A. 4208 nur eine oder mehrere **Gligli**-Individuen waren. Würde sich diese Frage beantworten lassen, so könnte man, wenn nur eine **Gligli**-Pflanze unter sehr vielen **GliGli**-Pflanzen gefunden wäre, schließen, daß nur eine oder nur einige wenige Sexualzellen von A. 4208 mutiert waren. Wenn aber zahlreiche **Gligli**-Pflanzen in der Nachkommenschaft von A. 4208 gefunden worden

¹⁾ Schwarzrot auf mittelgelb Delila zu lesen!

wären, so könnte man daraus, daß keine **gigli**-Pflanzen gefunden wurden, schließen, daß nur entweder ein Teil der Eizellen oder ein Teil der Pollenkörner von A. 4208 mutiert war. In einem solchen Falle läge die Vermutung nahe, daß ein Sektor der betreffenden Blüte von A. 4208 **Gigli** gewesen wäre.

Die aus A. 4732 entstandenen ersten **gigli**-Pflanzen wurden mit Pollen verschiedener anderer, genau bekannter Sippen bestäubt, besonders vor allem mit Pollen von



a

b

Fig. 29. a Blütenstand einer **hh** (sterilis)-Pflanze. b Blütenstand einer **gigli** (globifera)-Pflanze.

Aufspaltung in 9 normal: 7 globosa + globifera + globoso-globifera¹⁾ ergibt.

Sehr eigenartig an dieser globifera-Sippe ist, wie früher (S. 37) schon erwähnt wurde, daß sie zu einem großen Prozentsatz dauernd wieder **Gigli**-Sprosse entstehen läßt. Wohl an jeder **gigli**-Pflanze, die man lange genug am Leben läßt, treten zunächst einzelne Äste auf, welche nicht mehr die typische globifera-Blüte haben, sondern eigenartige Mittelbildungen zwischen normalen Blüten und globifera-Blüten.

¹⁾ globosa, globifera und der doppelt rezessive Typ **mmgigli** sind dem Aussehen nach nicht gegeneinander scharf abgrenzbar.

Sippen, deren Blütenform ebenfalls von der Norm abwich. F_1 war in allen Fällen normalblütig und in F_2 spalteten zu rund $\frac{1}{4}$ wieder die **gigli**-Pflanzen in den erwarteten neuen Kombinationen heraus. Dabei zeigte sich, daß **ee**- (radiäre) **mm**- (globosa) **ww**- (nicotianoides) usw. Individuen, die gleichzeitig **gigli** sind, nicht anders aussehen, als **gigli**-Pflanzen, die alle diese Faktoren in der dominanten Form enthalten, was hier ja auch von vornherein zu erwarten war.

Von einem gewissen Interesse ist, daß die Kreuzung der beiden so ähnlichen Mutanten globifera \times globosa (Pollen aus einer der gelegentlich auftretenden Antheren einer globosa-Pflanze) in F_1 völlig normale Blüten und in F_2 eine

In Fig. 2, 10 u. 11 Taf. IV und Textfigur 30 sind einige solcher Blüten abgebildet. Diese Rückbildung geht häufig so weit, daß einzelne Blüten, oft auch ganze Äste und daraus erzogene Stecklingspflanzen wieder völlig den Normaltyp zeigen. Diese Blüten haben dann wieder fertile Antheren und können geselbstet werden. Die so erhaltenen Nachkommen sind in allen Fällen ausschließlich normalblütig. Daraus folgt, daß diese normalblütigen Äste bei **gigli**-Pflanzen nicht bloß **Gigli**, sondern **GliGli** sind. Das ist überraschend, weil bei der „Streifung“ der Blütenfarbe von *Mirabilis*, *Antirrhinum*, *Dianthus* usw. und bei entsprechenden Typen der Blattscheckung bei *Mirabilis* und *Antirrhinum* (Mut. *albo-striata*, vergl. S. 110), wo auch rezessive Typen vegetativ in den dominanten Typ zurückschlagen, stets vegetativ zunächst nur heterozygotische Gewebekomplexe, Äste usw. entstehen. Hier, bei *globifera* entstehen aber auf **gigli**-Pflanzen **GliGli**, also homozygot dominante Sproß-Sektoren, Äste usw. Nicht entschieden ist noch die Frage, als was die ebengenannten Zwischenformen zwischen normal und *globifera* zu deuten sind. Meist sind diese Blüten auch weiblich steril, und soweit sie fertil sind, verhalten sie sich teils wie reine *globifera*-Blüten, teils wie **GliGli**-Blüten. Ich vermute, daß diese Zwischenformen wenigstens teilweise Periklinalchimären zwischen **GliGli** und **gigli** darstellen.



Fig. 30. Rückschlagsblüte einer *globifera*-Pflanze (teilweiser Rückschlag).

Ebenso wie vegetativ aus **gigli**-Pflanzen **GliGli**-Äste entstehen, ebenso entstehen auch auf **gigli**-Pflanzen offenbar einzelne Sexualzellen, die **Gli** sind. Das äußert sich darin, daß, wenn man eine **gigli**-Pflanze mit **Gli**-Pollen bestäubt, unter den F_1 -Pflanzen immer einzelne sind, die sich als **GliGli** erweisen.

Ob auch **Gligli**-Pflanzen **GliGli**-Äste bekommen, weiß ich nicht, das ist ihnen nicht anzusehen und könnte nur zufällig beobachtet werden. Es müßte sich darin äußern, daß von einer **Gligli**-Pflanze einzelne Blüten oder Äste aus Selbstbefruchtung nur normalblütige Nachkommen ergeben.

2. Mut. *monstrosa* (Faktor Y)

Die Mutation *monstrosa* entstand im Jahre 1909 in der Pflanze A. 222. Diese Pflanze A. 222 war eine F_1 -Pflanze aus der Kreuzung

von A. 40 \times A. 106, die beide aus Selbstbefruchtung eine normale Deszendenz hatten und sicher YY waren. Auch die F₁-Pflanzen waren alle völlig normal, aber die daraus gewählte Stammpflanze A. 222 gab aus Selbstbefruchtung nach meiner Eintragung im Saatbuch in S. 09, 59 unter 70 Pflanzen 6 mit „mißbildeten“ Blüten. Diese mißbildeten Individuen gaben aus Selbstbefruchtung nur Pflanzen, die der neuen Mutation *monstrosa* angehörten, waren also offenbar alle yy.

Auch weiterhin hat sich die neue Sippe als völlig konstant erwiesen.

A. 222 war danach, obwohl nur 6 *monstrosa*-Pflanzen unter 70 Nachkommen gefunden wurden, sehr wahrscheinlich Yy, während seine beiden Eltern YY waren. Daß von den Nachkommen von A. 222 nur 6 unter 70 als *monstrosa* angesprochen wurden, rührt wohl daher, daß *monstrosa*-Pflanzen als solche meist nur in höherem Alter erkennbar sind. Die ersten Blüten sind häufig völlig normal. Wenn also nicht von vornherein damit gerechnet wird, d. h. wenn man die Auszählung¹⁾ nicht spät in den Sommer legt, werden immer zu wenig *monstrosa*-Pflanzen gefunden werden müssen.

Bei Kreuzung mit normalen, d. h. YY-Sippen gibt die neue Mutante normale F₁-Pflanzen, aber diese Yy-Pflanzen haben doch deutlich eine etwas stärkere Neigung zu partieller Verbänderung als YY-Pflanzen. Es liegt also auch hier eine teilweise Dominanz vor.

Man kann y mit allen anderen Faktoren der Blütenform, z. B. mit radiär (e), *variabilis* (p) usw. ohne weiteres kombinieren. Die Blütenform zeigt dann den entsprechenden Kombinationstyp, wie wohl im einzelnen nicht beschrieben zu werden braucht.

3. Mut. *nicotianoides* (Faktor W)

A. m. *nicotianoides* entstand aus *monstrosa* im Jahre 1917. Die erste im *monstrosa*-Faktor y heterozygotische Pflanze war, wie eben besprochen, A. 222. Hieraus stammt in S. 09, 59 durch Selbstbefruchtung die homozygotische *monstrosa*-Pflanze A. 565. Hieraus stammen, stets aus Selbstbefruchtung, in den nächsten Jahren A. 2283 in S. 12, 59 und hieraus wieder A. 3128 (S. 13, 149) und hieraus A. 4457 (S. 15, 349) und hieraus A. 4877 (S. 16, 259). Alle diese Pflanzen und alle ihre Geschwisterpflanzen waren typisch *monstrosa* ohne irgend welche Besonderheiten. Das zuletzt genannte A. 4877 gab nun aber, wieder aus Selbstbefruchtung, in S. 17, 62 unter 20 Nachkommen 2 mit einer völlig

¹⁾ Beim Auszählen pflege ich die gezählten Pflanzen auszuraufen, vgl. S. 5.

neuen Blütenform, nämlich den als *nicotianoides* früher auf S. 25 beschriebenen und in Fig. 17 abgebildeten Typ.

Die neue rein weibliche Form wurde sofort mit einer großen Zahl anderer Sippen bestäubt. F_1 war überall nicht *nicotianoides* aber in F_2 spalteten bei allen Kreuzungen $\frac{1}{4}$ *nicotianoides*-Pflanzen in den je nach der Kreuzung erwarteten Kombinationen mit den anderen Faktoren heraus. Dabei zeigte sich vor allem, daß der neue Faktor *w* frei von *y* mendelt, d. h. aus der Kreuzung spalten in dem zu erwartenden Verhältnis auch *nicotianoides*-Pflanzen heraus, welche nicht gleichzeitig *yy* waren.

Eine **EEYYww**-Blüte ist in Fig. 13 (S. 24), eine **eeYYww**-Pflanze ist in Fig. 15 (S. 25) abgebildet.

Ganz ausnahmsweise finden sich in den verkümmerten Antheren der *nicotianoides*-Pflanzen ausgebildete Pollenkörner. Ich habe das bisher unter Tausenden von *nicotianoides*-Individuen nur zweimal beobachtet. Die mittels dieses Pollens aus Selbstbefruchtung erhaltene Nachkommenschaft einer *nicotianoides*-Pflanze war einheitlich *nicotianoides*, und zwar rein weiblich *nicotianoides*. Alle *nicotianoides*-Pflanzen sind vegetativ völlig konstant, d. h. irgendwelche Rückschläge einzelner Äste zu **Ww** oder **WW** traten nie auf.

Ob A. 4877, die Stammpflanze der neuen Mutante, **Ww** war oder ob die Pflanze ursprünglich selbst **WW** war und nur ein größerer oder kleinerer Sektor von ihr zu **Ww** geworden ist, kann nicht entschieden werden.

4. Mut. sterilis (Faktor H)

Der Stammbaum dieser Mutation ist in Fig. 31 (S. 106) dargestellt.

A. 14 war meine erste **ee**-Pflanze und die ganze Stammreihe A. 14 → A. 194 → A. 2245 war rot a. e. g. + Ad. radiär¹⁾. Es ist dies eine meiner mit am häufigsten zu Versuchen benutzten Sippen. Die ganze Aszendenz von A. 2424 bestand aus in der Blütenform völlig normalen zygomorphen Individuen. Auch die Deszendenz aller in dem Stammbaum genannten Pflanzen hatte nichts Auffälliges gezeigt, ebenso die Pflanze 2774 selbst nicht. Sie war typisch zygomorph ohne jede Besonderheit im Blütenbau. Diese Pflanze A. 2774 gab nun aber bei zwei Aussaaten die folgende Aufspaltung in bezug auf Blütenform:

¹⁾ Rot auf elfenbein (**CC**) ganz (**DD**) mit Aderung (**VV**) radiär (**ee**).

	zygomorph	radiär	sterilis
S. 15, 126	42	10	12
S. 16, 99	96	46	11
Sa.	138	56	46
	194		

Es liegt somit die größte Wahrscheinlichkeit vor, daß A. 2774, dessen beide P₁-Sippen **HH** waren, selbst **Hh** war.

Ob die ganze Pflanze 2774 oder nur ein Teil von ihr **Hh** war, ist nicht sicher zu sagen. Ich habe aber, wie in der Tabelle angegeben, 2 Früchte ausgesät, die zu verschiedenen Zeiten geerntet waren und in ganz verschiedenen Teilen des Blütenstandes standen. Zum mindesten ist also das Subepidermalgewebe des ganzen Sproßteiles, an dem diese beiden Früchte inseriert waren, **Hh** gewesen.

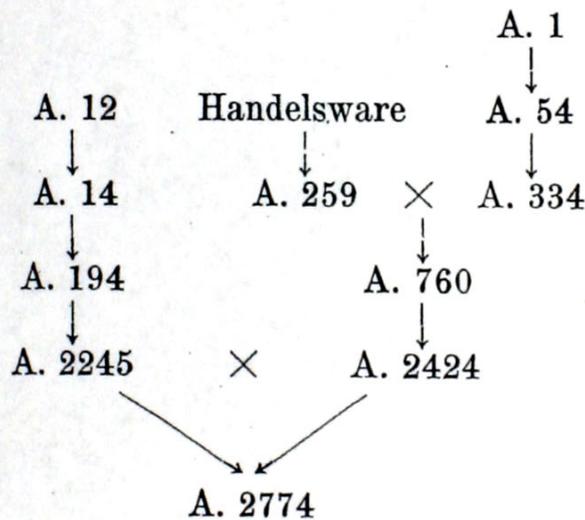


Fig. 31. Stammbaum von *A. majus* Mut. sterilis.

Aus der gleichen Kreuzung wie A. 2774, d. h. aus A. 2245 × 2424 hatte ich, als die ersten sterilis-Pflanzen gefunden wurden, noch Reserve-samen. Ich säte sie im Jahre 1917 in S. 17, 99 aus. Und um fest-zustellen, ob auch unter diesen Pflanzen einzelne **Hh**-Individuen waren, bestäubte ich 20 davon jeweils mit sich selbst und zog von allen in S. 18, 212a—u die Nachkommenschaft. Keine von ihnen spaltete ster-ilis-Individuen ab. Es läßt sich also sagen, daß von 21 gebeutelten F₁-Pflanzen aus der Kreuzung A. 2245 × 2424 nur die eine Pflanze A. 2774 wenigstens teilweise **Hh** war, daß aber alle anderen **HH** waren.

Von den äußerlich normalen Geschwisterpflanzen der ersten **hh**-Pflanze erwiesen sich, wie zu erwarten war, ein Teil als **Hh**, gaben aus Selbstbefruchtungen wieder **hh**-Pflanzen. Nur mit Hilfe dieser **Hh**-Pflanzen wurden die Mutanten vermehrt und auch nur auf dem Umweg über diese Pflanzen konnten zunächst Kreuzungen ausgeführt werden. Auf diese Weise wurde eine Reihe von Kombinationstypen hergestellt, die freilich nur zum kleinsten Teil unmittelbar als solche erkennbar waren, weil eben alle **hh**-Pflanzen sterilis-Wuchs haben, d. h. keinerlei Blumenblätter und dergleichen ausbilden.

Aus **Hh**-Pflanzen spalten stets ziemlich genau $\frac{1}{4}$ sterilis heraus. Ich habe in der nachstehenden Tabelle die Nachkommenschaft von 4 geselbsteten **Hh**-Pflanzen zusammengestellt.

Stammpflanze	Aussaat Nr.	sterilis	normal
A. 4883	S. 18, 211	5	16
A. 5341	S. 18, 213	6	18
A. 5450	S. 18, 265	6	18
A. 5505	S. 18, 218	10	11
	Sa.	27	63

Vegetativ, d. h. durch Stecklinge usw. lassen sich **hh**-Pflanzen leicht vermehren und erweisen sich dabei, abgesehen von einer noch zu besprechenden Besonderheit, als konstant. Diese Besonderheit besteht darin, daß ab und zu auf einer sterilis-Pflanze, und zwar besonders bei älteren Sproßsystemen einzelne Blüten auftreten, die fertile Antheren und Fruchtknoten aufweisen. Mittels dieser Blüten war es möglich, von einer **hh**-Pflanze A. 7103 sexuelle Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung zu erzielen. Diese Nachkommenschaft bestand aus den in der nachstehenden Tabelle aufgeführten 3 Typen, die in der dort angegebenen Häufigkeit gefunden wurden.

Völlig normale Pflanzen, gut fertil ohne jede Andeutung von sterilis-Charakter	4
sterilis-Pflanzen mit ziemlich zahlreichen, aber einzelstehenden, gut fertilen Blüten	3
Typische sterilis-Pflanzen	1

Offenbar entstehen also in **hh**-Pflanzen gelegentlich **Hh**-, vielleicht sogar **HH**-Sektoren, doch müssen hier erst noch weitere Versuche einsetzen.

5. Mut. crispa (Faktor Cri)

Die Mutation crispa trat auf in der Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung von A. 4537, dessen Stammbaum in Fig. 32 abgebildet ist.

Die beiden P₁-Sippen sind in sehr großer Individuenzahl aus Selbstbefruchtung jahrelang von mir beobachtet worden. Die Vatersippe: 2—152—244 usw. ist zu anderen Versuchen, von denen wir später noch hören werden, immer aus Selbstbefruchtung in einer Individuenzahl von gegen 100000 beobachtet worden. Die Muttersippe 11—23—257 usw.

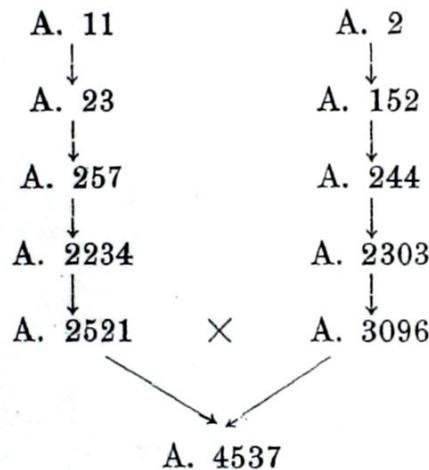


Fig. 32. Stammbaum von *A. majus* Mut. crispa.

ist meine aurea-Reagenssippe, von der ich ebenfalls gegen 50000 Nachkommen beobachtet habe. Eine crispa-Pflanze war weder in der Vater- noch in dieser Muttersippe je aufgetreten. In der Nachkommenschaft des selbstbefruchteten A. 4537 waren 2 crispa-Pflanzen, die schon als junge Keimpflanzen auffielen, und 61 Pflanzen mit normal gebauten Blättern. A. 4537 selbst war nicht crispa, konnte auch nicht heterozygotisch crispa sein, weil crispa über glattblättrig dominant ist. Die beiden ersten crispa-Pflanzen A. 4901 und 4902 erwiesen sich weiterhin als heterozygotisch crispa, es muß also A. 4537, das selbst **cri cri** war, einzelne Gameten **Cri** gebildet haben. Daß nur ganz vereinzelte **Cri**-Gameten von A. 4537 gebildet worden sind, folgt daraus, daß unter 63 Sämlingen einer Frucht nur 2 **Cri cri** waren, alle anderen dagegen **cri cri**. Eine zweite Frucht von A. 4537 (ebenfalls aus Selbstbefruchtung) S. 18, 109, gab 90 Sämlinge, davon keinen einzigen crispa.

Wo in A. 4537 die Mutation erfolgt ist, ob erst bei der Bildung der Sexualzellen in einer einzigen Blüte oder ob schon früher in einer diploiden Zelle, ist nicht sicher zu sagen, nur das eine ist gewiß, daß

kein größerer Sektor, kein größeres Gewebestück von A. 4537 **Cri cri** war, weil ich das sonst an der Blattform gesehen hätte.

Die beiden ersten *crispa*-Pflanzen gaben bei Selbstbefruchtung die nachstehend dargestellte Aufspaltung:

A. 4901	gab in S. 18,	110	47	<i>crispa</i>	20	normale
A. 4901	„ „ S. 18,	111	48	„	26	„
Zusammen:				95	<i>crispa</i>	46 normale.

Das ist ziemlich genau das Verhältnis 2 : 1. Hierdurch wurde sofort wahrscheinlich, daß ein Letal-Faktor vorliegt, d. h. daß **CriCri**-Pflanzen nicht zur Entwicklung gelangen. Das wurde auch durch alle weiteren Versuche bestätigt. Alle von mir bisher untersuchten *crispa*-Pflanzen erwiesen sich als heterozygotisch und bei der Rückkreuzung von *crispa* × glatt erhält man stets ungefähr das Verhältnis von 1 *crispa* : 1 glatt, so gab z. B. S. 20, 123 die Kreuzung A. 5673 × A. 6393 53 *crispa*, 52 glatt. Alle selbstbefruchteten *crispa*-Pflanzen gaben stets ungefähr eine Aufspaltung in 2 *crispa* : 1 glatt; z. B. gaben:

A. 6123	in S. 20,	111	105	<i>crispa</i> ,	43	glatt
A. 6124	„ „ 20,	112	147	„	68	„
A. 6127	„ „ 20,	113	50	„	34	„
				302	<i>crispa</i> ,	145 glatt.

Das *crispa*-Merkmal läßt sich auf dem Wege der Kreuzung mit allen anderen beliebigen Eigenschaften kombinieren. Eigenartig ist nur das Verhältnis zu dem ebenfalls letalen Faktor *N* (*aurea*-Faktor). Die Kreuzung einer grünen *crispa*-Pflanze **Cri cri NN** mit einer glatten *aurea*-Pflanze **cri cri Nn** müßte theoretisch zu je 25% ergeben:

1. **Cri cri NN** = *crispa*-grün
2. **Cri cri Nn** = *crispa*-*aurea*
3. **cri cri NN** = glatt-grün
4. **cri cri Nn** = glatt-*aurea*.

Tatsächlich gibt aber eine derartige Kreuzung nur die Kategorien 1, 3 und 4, die Kategorie 2 (*crispa*-*aurea*) wird nicht gebildet. Ich erhielt z. B. aus der Kreuzung A. 6984 × 7002 in S. 21, 79:

<i>crispa</i> -grün	<i>crispa</i> - <i>aurea</i>	glatt-grün	glatt- <i>aurea</i>
8	0	23	46

Zunächst lag der Gedanke nahe, daß vielleicht das *crispa*-Merkmal in **Nn**-Pflanzen nicht erkennbar wäre, daß also die als *aurea*-glatt gezählten Individuen zum Teil doch **Cri cri** wären. Das ist aber nicht

der Fall. Ich habe eine große Zahl aurea-Pflanzen aus solchen Kreuzungen geselbstet und die Nachkommenschaft gezogen, stets waren alle Nachkommen dieser aurea-Pflanzen, auch die grünen, völlig glattblättrig. Es bleibt also zunächst nur die Annahme übrig, daß Individuen, die in beiden Letal-Faktoren, N und Cri, heterozygotisch sind, nicht lebensfähig sind.

6. Mutation albostriata (Faktor Z)

Die Mutante trat auf in einer F₁-Generation, deren Stammbaum in Fig. 33 abgebildet ist. Die ganze Aszendenz von A. 2232 sowohl wie von A. 2461 war rein grünblättrig, ebenso hatten alle in Fig. 33 auf-

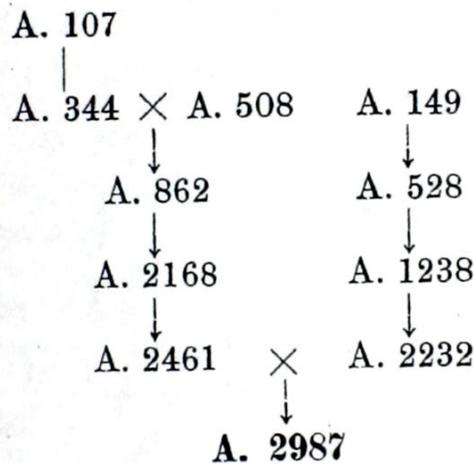


Fig. 33. Stammbaum von *A. majus* Mut. albostriata.

geführten Stammpflanzen aus Selbstbefruchtung eine ausschließlich grünblättrige Nachkommenschaft gegeben. Die F₁-Generation aus der Kreuzung 2461 × 2232 (S. 13, 485) bestand aus 6 Pflanzen, 5 davon waren reingrün und eine, A. 2987, hatte einen Ast, der weißgeränderte Blätter trug, so wie Fig. 16, Taf. III. Dieser Ast erwies sich in seinem ganzen weiteren Verhalten als eine Periclinalchimäre mit 2 Zellschichten, albostriata (zz) außen und einem heterozygotischen Zz-Innern. Dieser Ast wurde vegetativ durch Stecklinge stark vermehrt. Die Stecklinge wuchsen gut an und bildeten, wie alle derartigen Periclinalchimären, einzelne Sproßsektoren und ganze Sprosse aus, die völlig zz, d. h. albostriata waren und ebenso auch einzelne Äste, die völlig grün waren. Auch einzelne Sprosse mit der umgekehrten Verteilung der beiden Komponenten, d. h. 2 Zellschichten grün außen und albostriata-Innerem habe ich beobachtet.

Die **zz**-Zweige und Sproßsektoren, welche gelegentlich aus den Weißbrandstücken entstehen, lassen deutlich erkennen, daß hier nicht etwa eine Periklinalchimäre mit rein weiß außen und grün innen vorliegt, sondern der zunächst weiß erscheinende Gewebeteil ist in Wirklichkeit weiß mit winzigen grünen Fleckchen. Eine mikroskopische Untersuchung zeigt, daß ganz offenbar kurz vor den letzten Teilungen, welche die Zellen der jungen Blätter noch durchmachen, einzelne Zellen grün werden, grün bleiben und je nachdem, ob sie sich weiterhin noch 1 oder 2 oder mehrmals teilen, größere oder kleinere grüne Gewebestückchen auf weißem Grunde erzeugen.

Chromatophoren sind auch in den weißen Zellen vorhanden, sie sind zwar etwas kleiner als in den grünen, aber anscheinend sonst völlig normal. Die grünen Zellen haben ausschließlich völlig normale, grüne Chromatophoren. Sehr eigenartig ist ferner, daß in weißen Zellen, die unmittelbar neben den eben geschilderten grünen Zellen oder Zellnestern liegen, die Chromatophoren ebenfalls zu ergrünen beginnen. Man hat den Eindruck, daß irgend ein stoffliches Etwas, das nur in den grünen Zellen gebildet wird und das erst das Ergrünen der Chromatophoren bewirkt, auch noch — allerdings stark in der Wirkung geschwächt — auf die Nachbarschaft übergeht.

Liegen in einem Blattstück zufällig eine größere Zahl grüner Zellgruppen nahe beieinander und sind sie nur durch schmale Zonen weißen Gewebes getrennt, dann kann gelegentlich dieses ganze „genetisch“ nicht grüne Zwischengewebe so stark nachgrünen, daß es kaum mehr von dem ursprünglich „genetisch“ grünen Gewebe unterscheidbar ist.

Ein **zz**-Sproß ist also, um es noch einmal zu betonen, nicht weiß, sondern er ist dadurch charakterisiert, daß er zunächst kein Chlorophyll bilden kann, aber es entstehen in ihm dauernd, gewissermaßen durch eine „massenhafte Mutation“, Zellen, welche jetzt ihre Chromatophoren — und ebenso bis zu einem gewissen Grade auch die Chromatophoren der Nachbarzellen — grün färben können.

Dieses Auftreten der ersten grünen Zellen erfolgt vorwiegend in einem ganz bestimmten Entwicklungsalter, d. h. in einem Zeitpunkt der Ontogenese, in welchem die Gewebezellen nur noch einige wenige Teilungen bis zur Ausgestaltung vor sich haben.

Diese grünen Zellen bzw. Zellnester, die in allen **zz**-Sprossen entstehen, sind selbst im allgemeinen **Zz**. Wir werden darauf nachher noch näher zu sprechen kommen. Es liegt also hier

eine rezessive Mutante **zz** vor, die ungemein häufig vegetativ nach **Zz** zurückmutiert.

Sehr eigenartig ist auch das Verhalten der albostrata-Sippe bei sexueller Fortpflanzung. Wir wollen die verschiedenen Fälle, die sich durch die Kombination der einzelnen Teile der Periklinalchimären ergeben, weißrand \times weißrand, weißrand \times grün, grün \times weißrand, grün \times grün, gesondert besprechen.

1. Blüten auf Weißbrandsprossen von A. 2987 selbstbefruchtet

Da die Sexualzellen auch bei *Antirrhinum* aus der subepidermalen Schicht entstehen, gibt eine Selbstbefruchtung eines solchen Weißbrandastes rein die Nachkommenschaft von **zz** \times **zz**. Ich habe im ganzen 350 Keimpflanzen aus dieser Kombination gezogen. Sie waren fast alle rein albostrata, d. h. weiß mit winzigen, nur eben mit der Lupe erkennbaren grünen Pünktchen. Nur ganz vereinzelt fanden sich Keimpflanzen mit etwas größeren grünen Fleckchen (hier ist offenbar die Entstehung der betreffenden grünen Zelle auf einem ontogenetisch etwas jüngeren Stadium erfolgt). Ein Keimling hatte einen etwas größeren grünen Fleck auf dem Cotyledo und außerdem einen sektorial grün-weiß geteilten Vegetationspunkt, er ließ weiterhin einen grünen und einen albostrata-Sproß aus sich entstehen. 4 weitere Keimlinge waren bis auf einige ganz kleine weiße Fleckchen überhaupt grün und ergaben weiterhin rein-grüne Pflanzen. Alle weißen Keimlinge mit den winzigen grünen Pünktchen starben im Alter von etwa 3 Wochen.

Dieser ganze Befund ist wohl nur so zu verstehen, daß die übergroße Mehrzahl der Nachkommen der geselbsteten Weißbrandblüten ursprünglich **zz**-Pflanzen waren, die aber, wie wir schon gehört haben, die Eigenschaft haben, daß in ihnen fortwährend einzelne Zellen entstehen, welche **Zz** sind. Meist erfolgt die Entstehung von **Zz**-Zellen erst auf einem relativ späten Entwicklungsstadium, sie können aber auch, wie Beobachtungen an **zz**-Sprossen zeigen, gelegentlich im Vegetationspunkt selbst erfolgen, und dann entstehen natürlich ganze Sproßsektoren oder auch ganze Sprosse, welche **Zz**, d. h. grün sind. Wenn in einem jungen Keimling schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium — schon bei einer der ersten Teilungen des jungen Embryos — eine solche Rückmutation nach **Zz** erfolgt, dann kann natürlich ein ganz grüner Keimling entstehen.

Ein Teil der Nachkommen einer **zz**-Pflanze kann aber auch aus einem anderen Grunde **ZZ** oder **Zz** sein. Wenn man nämlich annimmt,

daß in einer **zz**-Pflanze das Zurückmutieren einzelner Zellen nach **Zz** auch in der Aszendenz der Sexualzellen erfolgt, so ist zu erwarten, daß eine **zz**-Pflanze auch einzelne **Z**-Eizellen und -Pollenkörner bildet und daß also auf diese Weise **Zz** oder — allerdings nur sehr selten — **ZZ**-Nachkommen entstehen.

Die grünen Nachkommen von selbstbefruchteten **zz**-Pflanzen erwiesen sich denn auch tatsächlich bei einer Prüfung ihrer sexuellen Nachkommenschaft in ihrer Mehrzahl als **Zz** und nur sehr selten als **ZZ**. Ich komme in einem anderen Zusammenhange hierauf nochmals zurück.

2. Blüten von einem grünen Ast von A. 2987 selbstbestäubt

Ich habe von dieser Kombination grün \times grün gegen 1000 Nachkommen herangezogen. Auf den ersten Blick scheinen fast alle Keimlinge grün. Bei genauerem Zusehen erkennt man aber, daß ein Teil davon in Wirklichkeit albostriata ist, aber meist mit sehr vielen und sehr großen Zellnestern. Albostriata, von dem Typ, wie die Nachkommen des geselbsteten Weißbrandastes, waren nur ganz wenige Keimlinge. Ein großer Teil der Keimlinge erweist sich auch bei genauester Untersuchung als durchweg rein grün. Da zwischen den albostriata-Pflanzen, den sehr stark grün gescheckten und den rein grünen Keimlingen eine scharfe Grenze nicht zu ziehen ist, konnte eine Auszählung nicht erfolgen, aber es ist in allen Aussaaten erkennbar gewesen, daß ungefähr $\frac{3}{4}$ der Keimlinge völlig rein grün und etwa $\frac{1}{4}$ mehr oder weniger deutlich albostriata waren. Die rein grünen Pflanzen aus diesen Aussaaten erwiesen sich bei weiterer Nachzucht teils als **ZZ**, teils als **Zz**, was ja auch ohne weiteres zu erwarten war.

Die ganz hellen Keimpflanzen, d. h. diejenigen, welche nur winzige grüne Pünktchen auf den Cotyledonen haben, gehen auch hier stets zugrunde. Und nur diejenigen albostriata-Pflanzen, welche zahlreichere und größere grüne Fleckchen haben, bleiben am Leben. Hier zeigt sich nun eine theoretisch ungemein wichtige Eigentümlichkeit der albostriata-Sippe:

Durchmustert man mit der Lupe eine große Zahl von jungen albostriata - Keimlingen, so erkennt man bald, daß in einzelnen Keimlingen die Entstehung der grünen Zellnester erst sehr spät in der Ontogenese vor sich geht (= kleine aus wenigen Zellen bestehende grüne Fleckchen auf den Blättern), daß in anderen Keimlingen die Entstehung der grünen Zellnester schon in früheren Stadien der

Ontogenese vor sich geht (= größere grüne Gewebekomplexe, d. h. große grüne Flecken). Weiterhin ist aber auch leicht zu erkennen, daß dieses ontogenetisch frühere oder spätere Auftreten der ersten grünen Zellen eine individuelle Eigentümlichkeit ist, welche ein jedes Individuum vegetativ ziemlich getreu beibehält. Man kann sich also von einer größeren Zahl von albobstriata-Keimlingen unschwer eine ganze Reihe verschiedener Typen heraussuchen, die alle verschiedene Arten der Scheckung zeigen, z. B.

1. Blätter auf weißem Grunde, dicht übersät mit zahlreichen winzigen, jeweils aus nur wenigen Zellen bestehenden grünen Fleckchen (= ontogenetisch späte Differenzierung vieler **Zz**-Zellen) oder

2. Blätter auf weißem Grunde mit wenigen aber großen Flecken (= ontogenetisch frühe Differenzierung von wenigen **Zz**-Zellen).

3. Ganze Pflanzen sektorial aufgeteilt in grüne und weiß gescheckte Stücke (= Entstehung der **Zz**-Zellen schon im Vegetationspunkt und außerdem aber auch auf späteren Stadien der Ontogenese).

Diese Beispiele genügen wohl. Ihre Zahl ließe sich leicht sehr stark vergrößern. Hat ein Individuum einmal einen gewissen Scheckungstyp, so behält es ihn vegetativ im allgemeinen bei. Freilich nicht ganz fest, es können z. B. auf Pflanzen von Typ 1 auch Sprosse entstehen von Typ 2 und 3 usw.

Albobstriata-Pflanzen von dem Typ des Mantelgewebes von A. 2987 (= ontogenetisch späte Differenzierung von ganz wenigen **Zz**-Zellen) können als selbständige Pflanzen sehr schwer am Leben erhalten werden, sterben meist schon als Keimlinge. Dagegen können derartige Sprosse auf dunkler gefärbten Pflanzen ohne weiteres eine Art parasitären Daseins führen.

Sehr leicht lassen sich albobstriata-Pflanzen am Leben halten, die wenigstens so viel und so große grüne Flecken haben, wie die in Fig. 17 und 18 Taf. III abgebildeten Pflanzen.

Die sexuelle Nachkommenschaft der albobstriata-Pflanzen ist sehr verschieden, je nachdem ob es sich um stark oder schwach gescheckte Individuen handelt. Pflanzen bzw. Sprosse, welche so wie der Mantel von A. 2789 nur ganz wenige grüne Fleckchen auf weißem Grunde zeigen, haben in ihrer Nachkommenschaft, wie vorhin mitgeteilt, nur ganz wenige grüne Pflanzen. Dagegen haben albobstriata-Pflanzen, welche stark gescheckt sind, und zwar sowohl diejenigen mit zwar kleinen, aber sehr dicht stehenden grünen Flecken, wie auch die-

jenigen mit wenigen aber großen Flecken stets sehr viel grüne Nachkommen aus Selbstbefruchtung.

Die grünen Nachkommen von albostriata-Pflanzen sind, wie vorhin schon gesagt wurde, teils **ZZ**, teils **Zz**, d. h. ein Teil von ihnen gibt weiterhin eine konstante grüne Deszendenz, ein anderer Teil ergibt eine Spaltung in grüne und gescheckte Nachkommen. Mehr als diese Tatsache der Spaltung ist vorläufig nicht erkennbar. Ein genaues Zahlenverhältnis ist nicht festzustellen, weil eine genaue Abgrenzung der ganz grünen Individuen gegen die sehr stark gescheckten nicht möglich ist. Es liegt aber ganz offenbar eine typische Mendel-Spaltung vor.

Daß die grünen Nachkommen der albostriata-Pflanzen teils **ZZ**, teils **Zz** sind, wie vorhin schon ausgeführt wurde, ist ohne weiteres aus unserer Annahme verständlich, daß die grünen Zellen, die auf den albostriata-Pflanzen (**zz**) entstehen, **Zz** sind. Wenn dies der Fall ist, dann müssen Sexualzellen, die von solchen **Zz**-Pflanzen abstammen, teils **Z** teils **z** sein. Und das hat wieder zur Folge, daß **ZZ**, **Zz** und **zz**-Nachkommen entstehen können.

Daß **Zz**-Nachkommen einer **zz**-Pflanze auch noch auf einem anderen Wege entstehen können, als durch die Vereinigung eines **Z**- und eines **z**-Gameten, ist vorhin, Seite 112, bereits gesagt worden.

Das ganze Bild dieser albostriata-Sippe ist also in großen Zügen klar: es liegt hier eine Mutante **zz** vor, die kein Chlorophyll bilden kann, aber in jedem **zz**-Individuum entstehen dauernd in größerer Zahl Zellen, welche wieder **Zz** sind. Eine einmal zu **Zz** gewordene Zelle kann Chlorophyll bilden und ebenso alle ihre vegetativen Nachkommen. Es entsteht also auf diese Weise in der weißen **zz**-Pflanze die grüne Scheckung. **Zz**-Zellen, die Sexualzellen aus sich entstehen lassen, produzieren **Z**- und **z**-Gameten, und daher kommt es, daß unter den sexuellen Nachkommen einer albostriata-Pflanze neben albostriata-Sämlingen stets auch **ZZ** (homozygotisch grüne) und **Zz** (heterozygotisch grüne) Sämlinge sich finden.

Daß die Häufigkeit der rein grünen Nachkommen einer albostriata-Pflanze davon abhängt, ob sie viele oder wenige **Zz**-Zellen enthält (stark oder schwach grün gescheckt ist), ist wohl ohne weiteres verständlich.

Wenn aus **zz**-Zellen relativ häufig **Zz**-Zellen entstehen können, so ist anzunehmen, daß auch ungefähr ebenso oft aus **Zz**-Zellen **ZZ**-Zellen hervorgehen, indem jetzt auch das andere **z** zu **Z** zurückmutiert. Sehen kann man das nicht, weil die **Zz**-Zellen ja auch schon grüne Chromatophoren haben. Man könnte den Nachweis dieses Mutierens auch

des zweiten *z* nach *Z* nur dann erbringen, wenn auf einer *zz*-Pflanze ein größerer Sektor und daraus eine Blüte entstünde, die im subepidermalen Gewebe *ZZ* wäre, sie würde dann nur grüne Nachkommen bei Selbstbefruchtung ergeben. Beobachtet habe ich bisher aber keinen solchen Fall. Man müßte zu diesem Zwecke eine größere Zahl von Blüten an äußerlich rein grünen Sektoren einer *albostriata*-Pflanze selbst und davon die Nachkommenschaft untersuchen.

Alles in allem genommen zeigen die Erblichkeitsverhältnisse der *albostriata*-Sippe eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit denjenigen der gestreift blühenden Rassen, die zuerst von Correns bei *Mirabilis* näher untersucht worden sind. Ich komme auf diese Analogie nachher bei der Besprechung der Vererbungsweise der gestreift blühenden Rassen von *Antirrhinum* noch zurück.

7. *Mut. globosa* (Faktor *M*)

Die ersten *globosa*-Pflanzen traten bei mir auf in der Nachkommenschaft von A. 624, dessen Stammbaum in Fig. 34 abgebildet ist. Sowohl die Pflanze A. 2, A. 78, A. 230, wie auch die Pflanze A. 227 hatte bei Selbstbefruchtung ausschließlich normale Nachkommenschaft gegeben, keine *globosa*. Auch die ganze F_1 -Generation aus der Kreuzung 227×230 war normalblütig. Von den beiden aus dieser Generation geselbsteten Pflanzen gab die eine, A. 452 nur normale Nachkommen, die andere aber, A. 624, spaltete auf in 135 normale und 46 *globosa*-Pflanzen. Ganz offenbar war also A. 624, dessen ganze Aszendenz *MM* war, *Mm*.

Aus der Nachkommenschaft von A. 624 wurden außer 2 *globosa*-Individuen A. 1200 und A. 1201 auch 4 normale Pflanzen, A. 1202, A. 1203, A. 1234, A. 1242 zu Stammpflanzen gemacht. Die Beschaffenheit der Nachkommenschaft dieser 6 Pflanzen ist nachstehend in Tabellenform dargestellt:

A. 1202	gab geselbstet in S. 11, 205	50 normale	—	<i>globosa</i> -Nachkommen
A. 1203	" " " " 11, 206	26	"	" "
A. 1234	" " " " 11, 215	17	4	" "
A. 1242	" " " " 11, 218	13	9	" "
A. 1200 (<i>globosa</i>) \times A. 1242 (normal) gab in S. 11, 253 1 normale und 1 <i>globosa</i> -Pflanze.				

Die aus der Kreuzung $A. 1200 \times A. 1242$ erhaltene normale Pflanze (A. 2024) gab geselbstet in S. 12, 159 und S. 13, 1 im ganzen 37 normale und 10 *globosa*-Nachkommen.

Danach ist alles klar. A. 624 war **Mm**. Von den Nachkommen aus Selbstbefruchtung waren $\frac{1}{4}$ **mm**, d. h. globosa, und von den normalen Nachkommen war, wie zu erwarten war, ein Teil (z. B. A. 1234 und A. 1242) **Mm**.

Durch Kreuzung von globosa mit einem großen Teil meiner übrigen Mutanten habe ich im Laufe der späteren Jahre die erwarteten rezessiven Kombinationstypen bekommen, die aber weiter nichts Auffälliges zeigen, so daß ich hier wohl auf eine Schilderung verzichten darf. **mm**-Pflanzen

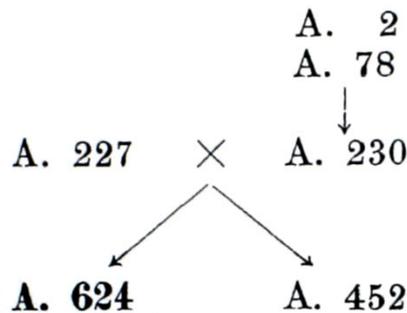


Fig. 34. Stammbaum von *A. majus* Mut. globosa.

sind stets globosa, einerlei, welche Faktoren der Blütenform sie im übrigen enthalten, es ist also z. B. nicht möglich, eine **mmee**-Pflanze von einer **mmEE**-Pflanze zu unterscheiden.

Erwähnenswert ist nur noch der Umstand, daß, wie früher schon gesagt (Seite 15) gelegentlich auf globosa-Pflanzen, die im allgemeinen rein weiblich sind, mehr oder weniger fertile Antheren gebildet werden. Bestäubt man eine globosa-Pflanze mit dem so erhaltenen Pollen selbst, so besteht die Nachkommenschaft ganz einheitlich aus globosa-Pflanzen. Bemerkenswert ist vielleicht noch, daß einzelne *Antirrhinum*-Sippen einen Faktor enthalten, der bis zu einem gewissen Grade dem globosa-Faktor antagonistisch ist. Pflanzen mit diesem Faktor, die **mm**, also globosa sind, zeigen eine gewisse Neigung, die Enden der kelchblattartigen Schuppen der globosa-Blüten blumenblattartig auszubilden. Eine solche Pflanze ist in Fig. 3 Taf. IV abgebildet. Ich habe diesen Erbfaktor, der, wie gesagt, sich nur in globosa-Pflanzen äußert, in normalen Pflanzen aber unkenntlich ist, noch nicht weiter untersucht.

8. Mut. perlutea (Faktor T)

Alle meine perlutea-Pflanzen stammen von A. 4192, dessen Stammbaum in Fig. 35 abgebildet ist. Die Sippe war als eine meiner Reagenssippen bereits seit 6 Generationen aus Selbstbefruchtung weitergezogen worden. Alle Vorfahren hatten niemals perlutea-Individuen in ihrer

Nachkommenschaft. Auch A. 4192 und seine Geschwister zeigten durchaus nichts Auffälliges, die Pflanze war, wie überhaupt die Sippe, fleischfarbig auf elfenbein, Delila. Die Nachkommenschaft von A. 4192 (S. 16, 28) bestand nun aber aus 22 normalen Pflanzen und 9 perlutea-Individuen. Danach war also A. 4192 **Tt**, während seine ganze Aszendenz **TT** war. Die neue Mutante fiel schon in der Keimschale auf. Die Blätter sind eigentümlich konkav, etwas glänzender als die der Ausgangssippe und

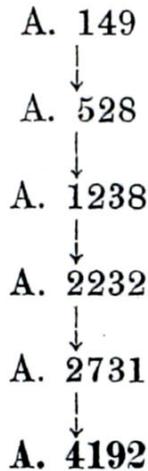


Fig. 35. Stammbaum von *A. majus* Mut. perlutea.

zeigen ferner keine Spur von Anthozyan in der Epidermis der Blattunterseite, während sonst diese Sippe eine, wenn auch blasse Rotfärbung, der Unterseite der Cotyledonen und der ersten jungen Blätter zeigt (vergl. Fig. 4 u. 8 Taf. III). Die perlutea-Pflanzen gaben weiterhin aus Selbstbefruchtung nur perlutea-Nachkommen. Irgendwelche Rückschläge von perlutea (**tt**-Pflanze) nach **Tt** oder nach **TT** habe ich bisher nicht beobachtet.

Von den äußerlich normalen Nachkommen von A. 4192 erwies sich, wie zu erwarten war, ein Teil als **Tt** und spaltete weiterhin aus Selbstbefruchtung $\frac{1}{4}$ perlutea-Pflanzen ab. Das Auftreten auch dieser Mutante zeigt also ganz das übliche Bild: aus normaler Aszendenz entsteht ein einzelnes heterozygotisch mutiertes Individuum und daraus spaltet dann die rezessive Mutante rein heraus. Die Ausgangssippe habe ich auch weiterhin bis heute alljährlich in Kultur gehabt, ein zweites Mal ist perlutea nicht herausgekommen, wie überhaupt die große Mehrzahl meiner Mutanten nur je einmal neu entstanden ist.

9. Mut. radialis (Faktor E)

Ob meine radialis-Sippe erst in meinen Kulturen durch Mutation entstanden ist oder ob sie schon lange bestanden hat, weiß ich nicht.

Meine erste radialis-Pflanze trat auf in der Nachkommenschaft von A. 12 (in S. 07, 250), das selbst aus Handelssamen gezogen war. Aus der Samenprobe, aus der A. 12 her stammt (*A. m. pumilum* fol. aureis von Haage und Schmidt, Erfurt), erhielt ich nur zygomorphe Pflanzen, aber eine davon, A. 12, gab unter 5 Nachkommen 1 radiäre Pflanze. Da die Eltern von A. 12 unbekannt sind, aber sicher durch Insekten bestäubt worden sind, wäre es möglich, daß schon mehrere Generationen **Ee**-Individuen vorhergehen, sehr wahrscheinlich ist es aber nicht, denn dann wären doch wohl einzelne homozygotisch rezessive, d. h. radiäre Pflanzen in den Erfurter Kulturen aufgetreten und dann doch wohl zweifellos als Neuheit beibehalten worden. Es ist also doch wohl anzunehmen, daß A. 12 die erste, oder doch eine der ersten Generationen der neuen Mutante darstellt. Die radialis-Sippe zeigt in keiner Hinsicht etwas besonders Auffälliges, sie ist bisher vollkommen konstant gewesen, obwohl ich bisher über 50000 Individuen beobachtet habe. Der Faktor **e** läßt sich mit den übrigen Blütenform-Faktoren beliebig kombinieren, **eehh**, d. h. radiär-sterilis-, **eemm**, d. h. radiär-globosa-, **eegli**, d. h. radiär-globifera-, **eett**, d. h. radiär-perlutea-, **eeww**, d. h. radiär-nicotianoides-, **eeccorcor**, d. h. radiär cornuta-, **eeuu**, d. h. radiär-graminifolia-Pflanzen und viele andere derartige Kombinationen habe ich hergestellt. Irgendwelche besondere Erscheinungen, immer abgesehen von Koppelungen, zeigen sie nicht.

Mit dem Faktor **e** hat es nichts zu tun, daß auf **EE**-Pflanzen als nicht erbliche Modifikation gelegentlich typische radiäre Blüten — genau wie die der **ee**-Pflanzen! — ausgebildet werden. Wenn man z. B. an einer das erste Mal blühenden kräftigen jungen Pflanze, die eine ausgesprochene Hauptsache hat, die sämtlichen Blütenknospen abschneidet, wenn sie etwa erbsengroß sind, dann kommt gelegentlich (nicht immer! ¹⁾) aus der Achsel des Hochblattes jeder entfernten Blüte eine Ersatzblüte heraus, welche ganz regelmäßig radiär gebaut ist. Man kann also auf diese Weise künstlich eine Pflanze machen, welche genau wie eine **ee**-Pflanze aussieht, aber die radialis-Blütenform nicht vererbt.

10. Mut. luteovirens (Faktor luv)

Die erste **Luv luv**-Pflanze war A. 5794, deren Stammbaum Fig. 36 darstellt. Die Aszendenz von A. 5794 ist eine meiner alten Reagenz-

¹⁾ Woran es liegt, daß dieser Versuch nicht immer gelingt, weiß ich nicht, ich habe die Frage bisher noch nicht näher untersucht.

Sippen (**LL** eosinrot a. e. g. zygomorph). Durch 8 Generationen war die Sippe durch Selbstbefruchtung weitergezogen worden, **luv**-Individuen sind darin niemals aufgetreten; dabei waren von jeder einzelnen Pflanze dieser ganzen Vorfahrenreihe 100—400 Sämlingsnachkommen aus Selbstbefruchtung beobachtet worden, nur A. 5794 gab dann plötzlich in S. 19, 301 unter 34 Pflanzen 5, die luteovirens waren (Taf. III, Fig. 23 und 28). Und von den 29 normalen Pflanzen erwiesen sich einige der daraufhin untersuchten als heterozygotisch luteovirens. Wir haben also auch hier wieder das übliche Auftreten der Mutante in Form eines heterozygotischen Individuums.

A. 344 × A. 508

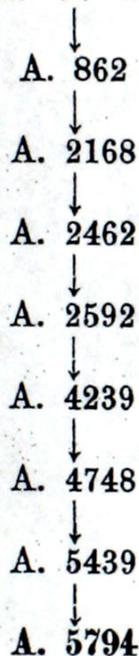


Fig. 36. Stammbaum von *A. majus*
Mut. luteovirens.

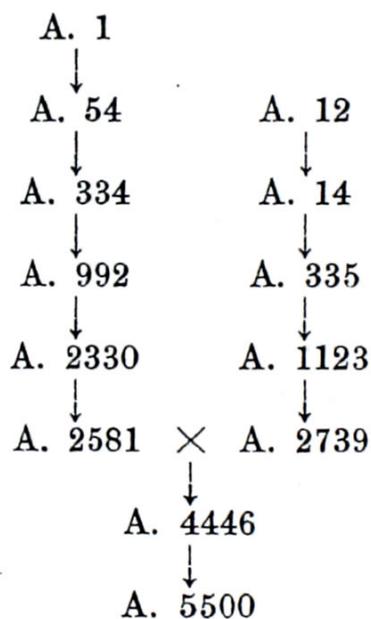


Fig. 37. Stammbaum von *A. majus*
Mut. semiradialis.

Geselbstet geben die luteovirens-Pflanzen eine völlig konstante luteovirens-Nachkommenschaft. Durch Kreuzung läßt sich **luv** mit allen beliebigen Faktoren kombinieren. Rückschläge aus **luv luv**-Pflanzen nach **Luv Luv** oder **Luv luv** habe ich bisher niemals beobachtet, obwohl ich luteovirens-Kulturen in sehr großer Individuenzahl untersucht habe und obwohl bei einer **luv luv**-Pflanze jeder **Luv luv**- oder **Luv Luv**-Sproß oder Sektor sofort erkannt werden muß.

11. Mut. semiradialis (Faktor Sem)

Die erste mutierte Pflanze war A. 5500, ihr Stammbaum ist in Fig. 37 dargestellt. Die Großmutterpflanze von A. 5500, die Pflanze

A. 2581, stammte aus einer sehr viel zu Versuchen verwendeten Sippe. Weder in ihrer Aszendenz noch in ihrer Deszendenz, noch in der Deszendenz einer Pflanze dieser Sippe war jemals die semiradialis-Form aufgetreten. Die Großvaterpflanze A. 2739 stammte aus meiner früher schon genannten radialis-Sippe, auch hier war nirgends eine semiradialis-Pflanze aufgetreten. Die F_1 -Generation aus der Kreuzung 2581×2739 hatte durchweg normale zygomorphe Blütenformen. F_2 wurde nur aus einer F_1 -Pflanze (A. 4446, S. 17, 348) gezogen und zeigte die erwartete Spaltung (A. 4446 hatte die Formel **Pal₁ pal₁ D d E e**), nämlich

	gefunden	theoretisch
rot ganz zygomorph	59	56,7
rot ganz radiär	21	18,9
rot Delila zygomorph	14	18,9
rot Delila radiär	9	6,3
elfenbein ¹⁾ zygomorph	26	25,2
elfenbein radiär	6	8,4

Eine der in der Tabelle als radiär bezeichneten Pflanzen (A. 5500) — Blütenfarbe rot delila — hatte aber keine typisch radiären Blüten, sondern es waren die unteren 3 Blumenblätter ungefähr so gebaut, wie sonst die Blumenblätter der radiären Blüte, die oberen beiden aber waren ähnlich gebaut wie in zygomorphen Blüten (vergl. Fig. 38). Diese Pflanze A. 5500 gab in S. 18, 226 eine Nachkommenschaft, die aus typisch radiären und aus typisch semi-radialis-Pflanzen bestand. Eine Zählung wurde nicht vorgenommen. Eine aus dieser Generation entnommene radialis-Pflanze (A. 5993) gab in S. 20, 572 eine rein radiäre Nachkommenschaft, eine semiradialis-Pflanze (A. 5991) dagegen gab in S. 20, 51 wieder eine Spaltung in semiradialis und typisch radiär, im Verhältnis 14 : 6. Eine hieraus entnommene semiradialis-Pflanze, A. 6508, gab in S. 22, 98 eine Spaltung in 24 semiradialis und 10 radiär. Eine Pflanze aus dieser Generation, A. 7436, erwies sich dann endlich als homozygot **Sem Sem e e**, d. h. gab in S. 23, 18 eine reine semiradialis-Nachkommenschaft.

Kreuzungen sind mit dieser Mutante bisher noch nicht gemacht worden.



Fig. 38. Blüte einer semiradialis-Pflanze.

¹⁾ Bezw. gelb und mittelgelb.

12. *Mut. albina* (Faktor Alb)

Meine **alb**-Sippen stammen aus A. 182. Diese Pflanze war gezogen aus einer Samenprobe, die ich 1908 als *A. rupestre* aus dem Botanischen Garten Münster i. W. erhalten hatte. Offenbar handelte es sich um eine wilde spanische *majus*-Sippe (Blütenfarbe geädert a. e. g., Formel: $s_1 s_1 V V$). Von dieser Pflanze A. 182, die selbst rein grünblättrig war, erntete ich Samen aus einer Anzahl geselbsteter Blüten, und zwar die Samen jeder Blüte gesondert. Die Aussaat ergab aus den Samen der einen Frucht in S. 09, 29 29 reinweiße, nach wenigen Tagen sterbende, und 72 grüne Nachkommen, während die Samen aus drei anderen Früchten S. 12, 42¹⁾ nur grüne Keimlinge ergaben.

Es muß wohl in der Pflanze A. 182 eine Mutation erfolgt sein, derart, daß mindestens ein Teil der subepidermalen Zellschicht **Alb alb** war, während die übrige Pflanze **Alb Alb** war und die eine Frucht, aus der **alb alb**-Keimlinge entstanden, muß in einem Sektor inseriert gewesen sein, der **Alb alb** im subepidermalen Gewebe war.

Die weißen **alb alb**-Keimlinge starben, wie schon gesagt, alle nach einigen Tagen, es wurden aber zwei grüne Geschwisterpflanzen zu Stammpflanzen gemacht und geselbset. Nur eine blieb am Leben (A. 386) und gab in S. 10, 336 eine Aufspaltung in rund $\frac{1}{4}$ weiße und $\frac{3}{4}$ grüne Nachkommen. Mit Hilfe der grünen Heterozygoten habe ich die Sippe einige Generationen verfolgt, ohne aber weitere Untersuchungen mit ihr vorzunehmen.

13. *Mut. choripetala* (Faktor K).

Die erste *choripetala*-Pflanze stammt aus A. 2666, dessen Stammbaum in Fig. 39 abgebildet ist. Die Vatersippe (A. 2245) ist die jetzt schon öfters genannte rote radiäre Sippe (vgl. Fig. 37 und 31), die Muttersippe ist ebenfalls eine meiner alten, in sehr großen Individuenzahlen gezogenen „Reagens-Sippen“. In keiner von diesen beiden Sippen waren jemals *choripetala*-Pflanzen aufgetreten. Und A. 2666 zeigte nichts Besonderes. Seine Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung (S. 15, 46) zeigte die der Formel von A. 2235 und A. 2245 entsprechende bunte Aufspaltung, die als Kreuzungsbeispiel 18 auf S. 65 besprochen

¹⁾ Daß in dieser Aussaat keine reinweißen Keimlinge aufgetreten sind, kann nicht darauf zurückgeführt werden, daß Samen, welche weiße Keimlinge liefern würden, ihre Keimfähigkeit kürzere Zeit behalten, als Samen, welche grüne Keimlinge liefern, denn ich habe aus drei Jahre altem Samen von **Alb alb**-Pflanzen weiterhin mehrfach weiße Keimlinge in der erwarteten Zahl erhalten.

ist. Eine Pflanze aus dieser Generation **A. 4154** hatte die neue Blütenform und gab aus Selbstbefruchtung eine einheitliche choripetala-Nachkommenschaft.

Leider wurden keine Geschwisterpflanzen von **A. 4154** gebeutelt, es ist daher über den Zeitpunkt, in welchem die Mutation erfolgt ist, kaum etwas Sicheres zu sagen. Sehr wahrscheinlich ist ein Teil der äußerlich nichts von choripetala-Charakter zeigenden Geschwisterpflanzen **Kk** gewesen, und wenn wir diese Annahme machen, wäre wohl **A. 2666** ursprünglich **KK**, hätte aber einen Sektor **Kk** gebildet, aus dem wenigstens zum Teil die Nachkommen in S. 15, 46 stammen.

14. Mut. flexuosa (Faktor O)

Flexuosa ist eine meiner ältesten Mutanten, sie wurde schon 1908 gefunden. Eine aus Handelssamen erzogene Pflanze **A. 50** war selbst völlig normal (**OO**), gab aber aus Selbstbefruchtung eine Tochterpflanze (**A. 193**), welche sich weiterhin als **Oo** erwies, d. h. rund $\frac{1}{4}$ typische flexuosa-Pflanzen abspaltete.

Eine Schwesterpflanze von **A. 195** erwies sich als **OO**. Von **A. 195** stammen alle meine flexuosa-Individuen ab. Aus **oo**-Pflanzen sind bisher nie **Oo** oder **OO** entstanden.

Die Ausbildung der flexuosa-Eigenschaft ist sehr verschieden in verschiedenen Pflanzen. Zunächst spielen zweifellos einige Erbfaktoren, welche in **OO**-Pflanzen nur in geringfügiger Weise die Form der Lippen beeinflussen, in **oo**-Pflanzen eine sehr große Rolle. Ich habe aber diese Erbfaktoren, die ja gewissermaßen in **OO**-Pflanzen „kryptomer“ sind, nicht näher untersucht. Der Unterschied zwischen den Pflanzen **a** und **b** in Fig. 40 ist z. B. in dieser Weise genetisch bedingt. Aber auch infolge individueller, nicht erblicher, Modifikation ist das flexuosa-Merkmal sehr verschieden stark ausgeprägt. In Fig. 41 sind **a** und **c** zwei der-

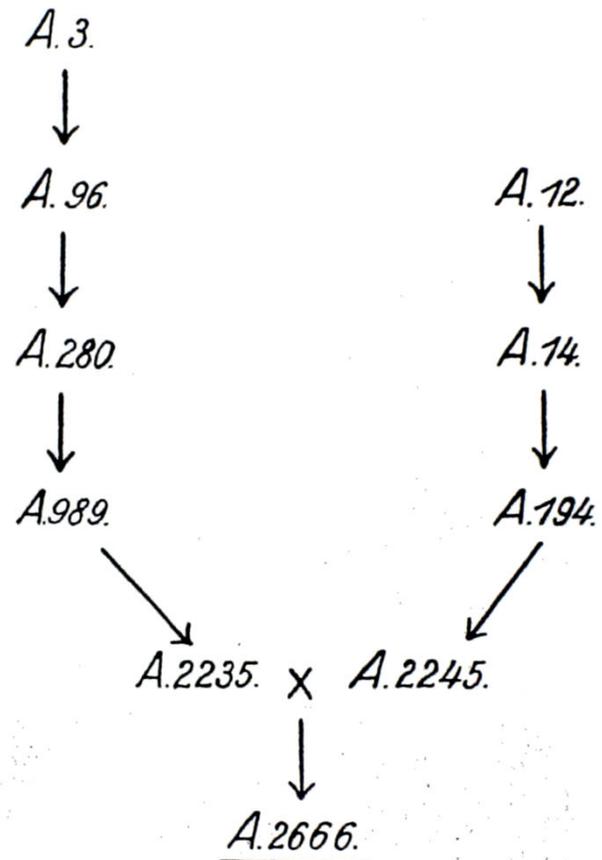
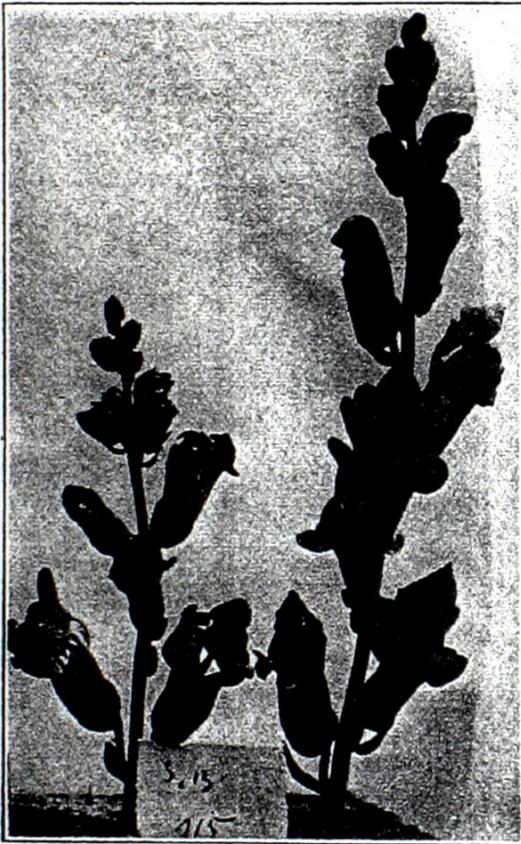


Fig. 39. Stammbaum von *A. majus*.
Mut. choripetala.

artig verschieden modifizierte Blüten der gleichen oo-Pflanze, **b** ist eine zum Vergleich mit photographierte Blüte einer OO-Pflanze.

15. *Mut. variabilis* II (Faktor Q).

Die erste mutierte Pflanze war A. 2059, deren Stammbaum Fig. 42 zeigt. A. 194 war rot radiär (ee). A. 312 war EE aber refref. A. 818



a b

Fig. 40.



a b c

Fig. 41.

zeigte zygomorphe Blüten und die leicht gekerbten Blütenlippen, wie sie für **Refref**-Pflanzen typisch sind. Die aus Selbstbefruchtung von A 818 erzeugte nächste Generation zeigte die der Formel von A. 312 und A. 194 entsprechende bunte Aufspaltung in radiär und zygomorph, reflexa und nicht reflexa und die damit gegebenen Kombinationen. Eine Pflanze, A. 2059 zeigte nebeneinander radiäre und zygomorphe Blüten. Diese Pflanze gab aus Selbstbefruchtung eine Aufspaltung in 5 variabilis und 4 radiär, war also offenbar **Ee** und dazu nun noch durch Mutation **Qq**, während alle ihre Vorfahren **QQ** waren. Aus dieser Generation habe

ich dann weiterhin **EEqq**-Pflanzen isoliert und weiter gezogen. Diese **EEqq**-Pflanzen (die auch **PP** sind!) sind, wie früher (S. 19) bereits gesagt, sehr ähnlich wie **EEQQpp**. **EEQQpp** × **EEqqPP**, also die Kreuzung der beiden äußerlich kaum unterscheidbaren aber genetisch verschiedenen variabilis-Sippen gibt in F_1 völlig normale d. h. rein zygomorphe Pflanzen und in F_2 die zu erwartende Spaltung.

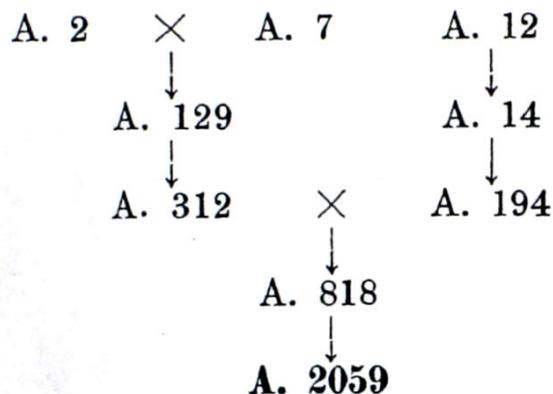


Fig. 42. Stammbaum von *A. majus* Mut. variabilis II.

16—30. Die Mutanten aus A. 2

Die bisher beschriebenen Mutanten sind gewissermaßen nur zufällig in meinen anderweitigen Versuchen gefunden worden. Ich habe aber seit dem Jahre 1906 bis heute eine große Versuchsreihe laufen, die speziell über die Häufigkeit der Mutanten Auskunft geben soll, und in dieser Versuchsreihe sind eine große Zahl sehr eigentümlicher Mutanten aufgetreten, und zwar einzelne davon nicht nur einmal, sondern mehrmal.

Den Anlaß zu diesem Versuch gab die schon von DE VRIES in seiner Mutationstheorie besprochene *Antirrhinum*-Rasse mit rotgestreiften Blüten, für welche charakteristisch ist, daß sie dauernd vegetativ rote Blüten, rote Sproß-Sektoren und ganz rote Sprosse erzeugt, und ebenso auch aus Samen stets rot blühende Pflanzen aus sich hervorgehen läßt.

Um die Vererbung dieser gestreiften Blütenfarbe zu prüfen, selbstete ich 1906 eine gestreift blühende Pflanze A. 2 und zog daraus im Laufe der Jahre stets aus Selbstbefruchtung eine große Zahl von Nachkommen heran, deren Stammbaum im einzelnen in den Stammbaumtabellen am Schluß der Abhandlung abgebildet ist.

(Wenn, was häufig vorkommt, eine Pflanze außer gestreiften auch noch andersfarbige Blüten hatte und die Nachkommenschaft von mehreren Blüten getrennt herangezogen wurde, dann sind für jede Blüte und deren Nachkommen getrennte Angaben gemacht worden, so z. B. für A. 2303 in Stammbaumtafel 5).

16. *Mut. rubrostriata* (Faktor J_2)

Woher die ersten $i_2 i_2$ -Pflanzen stammen, ist nicht bekannt; gestreift blühende Löwenmäulchen sind seit vielen Jahrzehnten im Handel. Eine noch heute durchaus gültige Schilderung des Erbgangs der Streifung hat schon 1901 H. DE VRIES gegeben, ich darf wohl einfach darauf verweisen. Hier soll nur untersucht werden, wie die Entstehung von rot blühenden Nachkommen aus diesen gestreift blühenden Sippen zu deuten ist. Es liegt bereits eine mustergültige Untersuchung von CORRENS über die Entstehung von rot blühenden Individuen aus gestreift blühenden für *Mirabilis* vor und auch sonst sind rotgestreifte Rassen von anderen Pflanzen, z. B. von Mais, seither vielfach untersucht worden.

Die Befunde bei *Antirrhinum* entsprechen denen bei *Mirabilis* vollkommen. Es entstehen zunächst nahezu auf jeder gestreiften Pflanze — wenn man sie nur lange genug am Leben erhält — einzelne rein rote Blüten und rot blühende Äste. Ferner ist unter den sexuellen Nachkommen einer gestreiften Pflanze meist ein sehr wechselnder Prozentsatz ebenfalls rot blühend. Für *Mirabilis* konnte CORRENS feststellen, daß die einzelnen roten Blüten und die roten Äste einer gestreiften Pflanze sich verhalten, wie Heterozygoten von gestreift und rot, d. h. wie $J_2 i_2$, sowie daß die roten Individuen aus Samen teils homozygotisch rot $J_2 J_2$, teils heterozygotisch rot $J_2 i_2$ sind.

Bei *Antirrhinum* ergibt sich eine Erschwerung der Untersuchung dadurch, daß hier die Blütenfarbe durch die Epidermis bestimmt wird. Eine Blüte auf einer gestreiften Pflanze, welche rote Epidermis hat, kann daher sehr häufig in ihrem übrigen Gewebe und so vor allem in ihrer subepidermalen Zellschicht, aus der die Sexualzellen entstehen, „genetisch“ gestreift sein. Es geht also hier die Vererbung mit der äußerlich gezeigten Blütenfarbe durchaus nicht ohne weiteres parallel. Abgesehen hiervon ist aber die Sachlage so wie bei *Mirabilis* und wohl auch ebenso wie bei der vorhin besprochenen *Mut. albostriata*. Danach ist eine $i_2 i_2$ -Pflanze oder sagen wir lieber $i_2 i_2$ -Zelle, nicht imstande, Anthozyan zu bilden, aber es entstehen stets in jeder $i_2 i_2$ -Pflanze einzelne Zellen, welche $J_2 i_2$ sind, und diese Zellen und ihre vegetative Deszendenz (d. h. die daraus entstehenden Gewebestückchen, Sproß-Sektoren, Sprosse) können rote Farbe ausbilden.

Ganz wie bei den *albostriata*-Pflanzen erfolgt die Entstehung der $J_2 i_2$ -Zellen im allgemeinen in einem bestimmten Differenzierungsstadium, das aber bei den verschiedenen Individuen sehr verschieden sein kann.

Erfolgt die Differenzierung kurz vor den letzten Teilungen bei der Ausgestaltung der Organe, dann entstehen kleine rote Fleckchen, erfolgt sie früher, dann entstehen große Flecken usw., ganz so, wie es früher schon für die Mut. albostriata beschrieben worden ist.

Auch für die Mut. rubrostriata gilt die Regel, daß im großen und ganzen ein Individuum seinen bestimmten Differenzierungstyp bei vegetativer Vermehrung beibehält. Zerlegt man eine rubrostriata-Pflanze in viele Stecklinge, so bekommt man Pflanzen von sehr einheitlichem Streifungstypus, aber eine gewisse Variabilität besteht und man kann durch Selektion jederzeit willkürlich den Streifungstyp — hin und wieder zurück! — ändern. Ich habe z. B. dadurch, daß ich die großfleckigsten Sprosse auswählte, aus einer ursprünglich ganz klein und spärlich gefleckten Pflanze sehr stark gefleckte und großfleckige Pflanzen erhalten.

Auch sexuell wird der Streifungstyp vererbt, aber mit einer sehr beträchtlichen Variationsbreite. Auch hier kann man durch Selektion den Streifungstyp — ebenfalls hin und her — beliebig verschieben.

Analog dem albostriata-Fall ist auch die Wirkung der $J_2 i_2$ -Zellen auf ihre $i_2 i_2$ -Umgebung: die um eine Gruppe von $J_2 i_2$ -herumliegenden $i_2 i_2$ -Zellen sind stets auch schwach rötlich gefärbt, wie das in Fig. 1 Taf. II dargestellt ist.

Ist eine Pflanze kleinfleckig gestreift (späte Differenzierung der $J_2 i_2$ -Zellen), dann bildet sie im allgemeinen nur selten rote Sektoren und Sprosse aus, hat auch nur wenig oder keine rote Nachkommen aus Selbstbestäubung. Ist eine Pflanze großfleckig gestreift, so treten fast immer zahlreiche rote Sproßsektoren und Äste auf, und es finden sich dann viele rote Individuen unter den sexuellen Nachkommen aus Selbstbefruchtung, oft viel mehr rote als gestreifte.

Rote Nachkommen aus dem Samen einer rubrostriata-Pflanze können in verschiedener Weise entstehen:

1. dadurch, daß in einem $i_2 i_2$ -Sämling schon sehr frühzeitig im Vegetationspunkt des Embryos eine Zelle zu $J_2 i_2$ wird, aus der weiterhin die ganze Hautschicht des Keimlings hervorgeht. Solche rote Individuen, die genau besehen nichts anderes sind, als $i_2 i_2$ -Pflanzen mit einem relativ sehr großen $J_2 i_2$ -Sproß, habe ich mehrfach beobachtet (z. B. müssen rote Pflanzen, die als Adventivsprosse aus dem Hypocotyl gestreifte Äste bekommen, wohl so gedeutet werden).

2. Können rote Sämlinge aus selbstbefruchteten gestreiften Pflanzen dadurch entstehen, daß die Sexualzellen der gestreiften Mutterpflanze selbst schon von $J_2 i_2$ -Zellen abstammen, also zum Teil J_2 sein können.

Auf diesem Wege können sogar, wenn zwei J_2 -Zellen sich vereinigen, auch homozygotisch rote ($J_2 J_2$) Sämlinge entstehen. Die Versuche haben ergeben, daß von den roten Sämlingen aus selbstbefruchteten rubrostriata-Pflanzen ein Teil homozygotisch rot, ein anderer, und zwar der größere Teil, heterozygotisch rot ist.

$J_2 J_2$ -Pflanzen, die als Sämlinge aus rubrostriata-Pflanzen hervorgegangen sind, und die daraus erzeugten Sippen erwiesen sich weiterhin als völlig konstant, d. h., sie ließen in meinen Versuchen nie wieder $i_2 i_2$ oder $J_2 i_2$ -Pflanzen aus sich entstehen.

$i_2 i_2$ -Pflanzen, die, weil gleichzeitig bb oder ff oder $xxdd$, oder aus irgend einem anderen Grund nicht rot gefärbt sind und die also die rubrostriata-Eigenschaft nur „kryptomer“ enthalten, verhalten sich hinsichtlich des Zurückmutierens nach $J_2 i_2$ nicht anders, als die $i_2 i_2$ -Pflanzen, in denen die Streifung auch sichtbar ist, das braucht wohl kaum besonders betont zu werden.

Ganz offenbar liegt also bei der Mut. albostriata und der Mut. rubrostriata dieselbe Erscheinung vor, nämlich eine rezessive Mutante, die gehäuft vegetativ in die dominante Form heterozygotisch zurückschlägt, d. h. Entstehung von Zz -Zellen aus zz bei albostriata, Entstehung von $J_2 i_2$ -Zellen aus $i_2 i_2$ bei rubrostriata.

In den umfangreichen Kulturen, die ursprünglich zur Klärung des Erbganges der Streifung von mir angestellt worden sind, habe ich noch sehr viele weitere Farben- und Formmutanten gefunden. Den Farbmутanten ist es merkwürdigerweise gemeinsam, daß es sich um Faktoren handelt, die mit J_2 unilokal sind, d. h. die, um den in der englisch-amerikanischen Literatur gebräuchlichen Ausdruck anzuwenden, alle mit J_2 allelomorph sind. Bisher sind die folgenden Farbmутanten entstanden: eine blaßrote Mutante, rubella, eine fleischfarbige, carnea, eine blaßfleischfarbige, carnella, eine rein elfenbeinfarbige, pallida und eine gefleckte, maculosa. Wie die einzelnen Mutanten entstanden sind, soll später gezeigt werden. Zunächst stelle ich die Typen der Formel nach einander gegenüber:

Rot hat die Formel: $Pal_1 Pal_1 Pal_2 Pal_2 Pal_3 Pal_3 Pal_4 Pal_4 J_1 J_1 J_2 J_2$.

Rotgestreift (rubrostriata) hat die Formel: $Pal_1 Pal_1 Pal_2 Pal_2 Pal_3 Pal_3 Pal_4 Pal_4 J_1 J_1 i_2 i_2$.

Gefleckt (maculosa) hat die Formel: $Pal_1 Pal_1 Pal_2 Pal_2 Pal_3 Pal_3 Pal_4 Pal_4 i_1 i_1 i_2 i_2$.

Blaßrot (rubella) hat die Formel: **Pal₁ Pal₁ Pal₂ Pal₂ Pal₃ Pal₃ pal₄ pal₄**
i₁ i₁ i₂ i₂.

Fleischfarbig (carnea) hat die Formel: **Pal₁ Pal₁ Pal₂ Pal₂ pal₃ pal₃**
pal₄ pal₄ i₁ i₁ i₂ i₂.

Blaßfleischfarbig (carnella) hat die Formel: **Pal₁ Pal₁ pal₂ pal₂ pal₃ pal₃**
pal₄ pal₄ i₁ i₁ i₂ i₂.

Elfenbein (pallida) hat die Formel: **pal₁ pal₁ pal₂ pal₂ pal₃ pal₃ pal₄ pal₄**
i₁ i₁ i₂ i₂.

Daß die sieben Typen die angeschriebenen Formeln haben, geht aus den mit ihnen gemachten Kreuzungen hervor. Daß z. B. elfenbein (pallida) außer **pal₁ pal₁** auch **pal₂ pal₂** ist, geht daraus hervor, daß die Kreuzung von elfenbein × blaßfleischfarbig in F₁ blaßfleischfarbig und nicht fleischfarbig ergibt. Und in gleicher Weise wurde festgestellt, daß alle pallida-Pflanzen, d. h. alle Pflanzen mit **pal₁ pal₁** in der Formel auch stets gleichzeitig **pal₂ pal₂ pal₃ pal₃ pal₄ pal₄ i₁ i₁ i₂ i₂** sind. In entsprechender Weise wurden auch die angeschriebenen Formeln der übrigen Mutanten festgestellt.

Bei der Kreuzung der Mutanten untereinander zeigte sich, daß immer die in der Tabelle höherstehende epistatisch über die tieferstehende ist. Es geben also: Elfenbein × fleischfarbig in F₁ fleischfarbig und in F₂ 3 fleischfarbig : 1 elfenbein. Elfenbein × blaßrot in F₁ blaßrot und in F₂ 3 blaßrot : 1 elfenbein. Blaßfleischfarbig × rot in F₁ rot und in F₂ 3 rot : 1 blaßfleischfarbig. Gestreift × elfenbein in F₁ gestreift und in F₂ 3 gestreift : 1 elfenbein usw.

Die F₁-Generation aus der Kreuzung rubrostriata × carnea gibt in F₁ fleischfarbig und darauf rote Streifen (Fig. 8, Taf. 1I), in F₂ erfolgt eine entsprechende Spaltung in 1 gestreift : 2 gestreift auf fleischfarbigem Untergrund : 1 fleischfarbig. Gestreift auf fleischfarbigem Grund ist also nur die heterozygote Farbe. Entsprechend geben:

	F ₁	F ₂
gestreift × blaßrot	gestreift auf blaßrotem Grunde	1 gestreift : 2 gestreift auf blaßrot : 1 blaßrot
gestreift × blaßfleischfarbig	gestreift auf blaßfleischfarbigem Grunde	1 gestreift : 2 gestreift auf blaßfleischfarbig : 1 blaßfleischfarbig
gefleckt × blaßrot	gefleckt auf blaßrotem Grunde	1 gefleckt : 2 gefleckt auf blaßrot : 1 blaßrot
gefleckt × fleischfarbig	gefleckt auf fleischfarbigem Grunde	1 gefleckt : 2 gefleckt auf fleischfarb. : 1 fleischfarb.
gefleckt × blaßfleischfarbig	gefleckt auf blaßfleischfarbigem Grunde	1 gefleckt : 2 gefleckt auf blaßfleischfarbig : 1 blaßfleischfarbig

17. Mut. rubella, blaßrot (Faktor Pal₄)

Rubella-Pflanzen (pal₄ pal₄) sind zweimal in meinen Kulturen entstanden. Die erste¹⁾ rubella-Pflanze trat auf in der Nachkommenschaft von A. 244 einer rubrostriata-Pflanze, deren Stammbaum in Tab. 1 und 5 dargestellt ist. A. 244 war im Jahre 1908 mittelgroßfleckig gestreift mit sehr dicht stehenden roten Streifen, so daß über $\frac{3}{4}$ der Gesamtoberfläche²⁾ rot und weniger als $\frac{1}{4}$ nicht rot war.

Im Jahre 1909 hatte die Pflanze A. 244 mehrere rein rotblütige Äste und die gestreift blühenden Äste trugen mindestens ebenso viele rote Streifen, wie im Vorjahre. Diese Pflanze gab von gestreiften Blüten aus Selbstbefruchtung (in S. 09. 74 und S. 12. 207) folgende Nachkommenschaft:

rubrostriata	25
rubella	4
gestreift auf rubella	6
rot	104

Von den Nachkommen dieser Pflanze A. 244 (Stammbaum 5) wurden die Pflanzen A. 2299 rot, A. 568 rot, A. 2264 rot, A. 2304 rot, A. 581 rot, A. 2263 rubrostriata, A. 570 rubrostriata und endlich 2303 (rote, elfenbeinfarbige, und rubrostriata-Blüten) geselbstet. Von diesen Pflanzen spalten wie Stammbaumtafel 5 zeigt, A. 2304, A. 581 und 2303 weiterhin ebenfalls rubella-Pflanzen in verschiedener Häufigkeit ab. Hieraus wurde eine Anzahl blaßroter Pflanzen isoliert und ebenfalls geselbstet und, wie der Stammbaum zeigt, erwiesen sich alle diese rubella-Pflanzen als konstant, abgesehen davon, daß die aus A. 2303 stammenden A. 3123, A. 3078 und A. 3019 weiterhin auch pallida-Pflanzen abspalteten. Hier liegt aber offenbar eine reine Mendel-Spaltung vor, keine neue Mutation, d. h. diese drei Pflanzen waren von vornherein Heterozygoten zwischen pallida und rubella.

Das weitere Verhalten der so gewonnenen rubella-Stämme ist ohne weiteres aus Stammbaum 5 ersichtlich. Danach ist jede homozygote rubella-Pflanze völlig konstant.

Ein zweites Mal ist rubella aus A. 254, einer Schwesterpflanze von A. 244 (Stammbaum 1 und 7) entstanden. Sehr wahrscheinlich ist also der Anfang des Mutationsprozesses, durch den rubella entstand, schon in der Mutterpflanze dieser beiden Pflanzen, d. h. in A. 152 erfolgt.

¹⁾ Die Natur der blaßroten Pflanzen aus A. 133 ist durch Versuche nicht festgestellt worden.

²⁾ Man sieht die roten Streifen nicht bloß in den Blüten, sondern auch auf der Unterseite der Blätter und in der Stengelepidermis.

Die Pflanze A. 254 blühte in ihrem ersten Lebensjahre „gestreift auf rubella“ (ähnlich wie Fig. 8, Taf. II), hatte also die Farbe eines Heterozygoten, gestreift \times blaßrot. Im zweiten Lebensjahre trug die Pflanze A. 254 außer „gestreift auf rubella“ gefärbte auch einzelne rein rubella-farbige Blüten.

Nun war die Mutterpflanze von A. 254 und A. 244, die Pflanze A. 152 rein rubrostriata und hatte die Formel **Pal₁ Pal₁ Pal₂ Pal₂ Pal₃ Pal₃ Pal₄ Pal₄ J₁ J₁ i₂ i₂**. A. 254 hatte dagegen offenbar ursprünglich die Formel **Pal₁ Pal₁ Pal₂ Pal₂ Pal₃ Pal₃ Pal₄ pal₄ J₁ i₁ i₂ i₂** und ließ weiterhin einzelne Sprosse aus sich entstehen, welche **Pal₁ Pal₁ Pal₂ Pal₂ Pal₃ Pal₃ pal₄ pal₄ i₁ i₁ i₂ i₂** (rubella) waren. Diese Pflanze A. 254 gab aus ihren gestreift auf rubella gefärbten Blüten aus Selbstbefruchtung die nachstehende Nachkommenschaft:

rubrostriata	13
rubella	25
gestreift auf rubella	45
rot	4

Sie verhielten sich also auch in ihrer Nachkommenschaft ganz so, wie ein Bastard zwischen gestreift \times blaßrot.

Eine geselbstete rubella-Blüte von A. 254 gab (Stammbaum 7) eine Nachkommenschaft von 45 rot, 5 rubella. Wie dieser letztere Befund zu verstehen ist, weiß ich nicht. Bisher hat in meinen Versuchen noch nie eine rubella-Pflanze aus Selbstbefruchtung rote Nachkommen gehabt. Ich vermute daher, daß die rubella-Blüte von A. 254 selbst periclinal uneinheitlich war, daß ihre subepidermale Schicht, aus der die Sexualzelle entstanden ist, eine andere Erbformel hatte, als die epidermale, durch welche die Blütenfarbe bedingt war.

Das weitere Verhalten der aus A. 254 herausgezogenen rubella-Sippe ist in Stammbaum 7 dargestellt. Auch hier zeigt sich wieder, daß jede homozygotische rubella-Pflanze weiterhin völlig konstant bleibt. Von dem einen Stamm, der aus A. 2440 herrührt, blühte 1923 die neunte konstante Generation. Wir werden nachher sehen, daß auch alle anderen Farbmутanten aus dieser unilokalen Reihe rubella, carnea, carnella, maculosa und pallida völlig konstant sind, im scharfen Gegensatz zu der rubrostriata-Ausgangssippe.

18. Mut. carnea, fleischfarbig (Faktor Pal₃)

Während die beiden Mutationen, durch welche rubella entstanden ist, wohl ursprünglich auf einen schon in A. 152 erfolgten Mutations-

vorgang zurückgeführt werden können¹⁾, kann für carnea mit aller Sicherheit festgestellt werden, daß der Mutationsvorgang, durch den carnea aus rubrostriata entstand, mehrfach erfolgt ist.

Die ersten carnea-Pflanzen erhielt ich, wie aus Stammbaum 1 ersichtlich ist, schon aus A. 2. A. 2 war zwar aus Handelssamen erzogen, aber daß diese Pflanze nicht selbst ein Bastard zwischen carnea und rubrostriata war, ging zunächst aus ihrem Aussehen hervor, da derartige Bastarde „gestreift auf fleischfarbig“ sind. Ferner ist das Verhältnis 2 carnea : 327 rubrostriata nicht auf eine Spaltung zurückzuführen, weil hier ja eine monohybride Spaltung 1 : 3 hätte erfolgen müssen. Ebenso hätte ja dann auch ein Teil der gestreift blühenden Nachkommen von A. 2 „gestreift auf fleischfarbig“ blühen müssen, das war aber nicht der Fall. Es ist somit mindestens sehr wahrscheinlich, daß die beiden carnea-Pflanzen aus A. 2 auf eine Mutation zurückgehen. Zu welchem Zeitpunkt und an welcher Stelle in A. 2 der Mutationsvorgang erfolgte, ist nicht mehr festzustellen. Da nur 2 carnea-Pflanzen homozygotisch unter sehr vielen anderen auftraten und keine Heterozygoten, liegt die Vermutung nahe, daß die Mutation in den jungen Diplonten der beiden carnea-Pflanzen erfolgt ist. Hätte A. 2 carnea-Sexual-Zellen in nur ganz geringer Zahl erzeugt, dann wäre es unbegreiflich, daß zweimal gerade eine carnea-Eizelle und ein carnea-Spermakern sich getroffen hätten. Wären carnea-Sexualzellen in so großer Zahl gebildet worden, daß die Entstehung von 2 homozygotischen carnea-Nachkommen ermöglicht war, dann hätte unbedingt auch eine sehr beträchtlich größere Zahl von Heterozygoten entstehen müssen. Diejenigen Tochterpflanzen von A. 2, die selbst nicht carnea waren, gaben, wie ein Blick auf die Stammbaumtafeln ergibt, weiterhin keine carnea-Nachkommen. Dagegen traten in den späteren Generationen mehrfach wieder carnea-Pflanzen als Mutanten neu auf. So zunächst in der Nachkommenschaft von A. 581 (Stammbaum 5), einer roten Pflanze, welche 29 rote, 1 rubella und 11 carnea-Nachkommen hatte. Diese so entstandenen carnea-Pflanzen erwiesen sich weiterhin bisher in 7 Generationen als völlig konstant.

Ein drittes Mal traten carnea-Pflanzen auf in der Nachkommenschaft von A. 2438 (Stammbaum 7). Diese Pflanze 2438 selbst war

¹⁾ Anderweitig entstandene rubella-Pflanzen kenne ich nicht, dagegen kommen, wie nachher noch gesagt werden soll, carnea- und pallida-Sippen auch im Handel schon vor, die auch genetisch absolut identisch mit den bei mir entstandenen carnea- bzw. pallida-Sippen sind.

rubrostriata ohne jede Besonderheiten. Ihre Nachkommen waren: rot 30, gestreift auf rubella 1 und carnea 1. Diese eine carnea-Pflanze (A. 3111) gab bei Selbstbefruchtung wieder eine Aufspaltung in 13 carnea : 1 pallida : 6 carnella (beides neue Mutanten). Die carnea aus dieser Sippe wurden auf ihre Konstanz weiterhin nicht geprüft.

Carnea-Pflanzen müssen, wie vorhin schon kurz erwähnt wurde, auch sonst schon mehrfach entstanden sein. Jedenfalls gibt es im Handel eine ganze Anzahl fleischfarbiger Sippen, welche genau den gleichen carnea-Faktor haben, wie meine Mutanten.

19. Mut. carnella, blaßfleischfarbig (Faktor Pal₂)

Die erste carnella-Pflanze trat auf in der Nachkommenschaft von A. 3111, von der eben schon die Rede war (Stammbaum 7). Die Pflanze A. 3111 war carnea und gab aus Selbstbefruchtung eine Nachkommenschaft von 13 carnea : 1 pallida : 6 carnella; 2 von diesen carnella-Pflanzen A. 4399 und A. 4544 wurden geselbstet und ließen, wie der Stammbaum zeigt, konstante carnella-Sippen entstehen.

Aus F₂-Generationen nach Kreuzungen mit anderen Sippen wurden ferner mehrfach wiederum carnella-Individuen isoliert, auch diese „extrahierten“ carnella-Pflanzen erwiesen sich hinsichtlich der carnella-Eigenschaft ausnahmslos als völlig konstant, das gleiche gilt übrigens auch für entsprechende „extrahierte“ rubella- und carnea-Stämme.

20. Mut. pallida, elfenbein (Faktor Pal₁)

Diese Mutante ist in meinen Kulturen zuerst aufgetreten in der Nachkommenschaft von A. 2303. Diese Pflanze, die schon Seite 130 erwähnt worden ist, war ursprünglich rubrostriata, bildete aber einzelne anders gefärbte Blüten. Ein Zweig war rotblütig, einer war sektorial geteilt, auf der einen Seite elfenbeinfarbig, auf der anderen rubrostriata und ein dritter endlich hatte fast rein elfenbeinfarbige Blüten, die aber eine Spur von leichter roter Tönung erkennen ließen. Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung zog ich von zwei gestreiften, einer roten und einer elfenbeinfarbigem Blüte jeweils gesondert heran. Das Ergebnis ist aus Stammbaum 5 ersichtlich. Alle vier Aussaaten ergaben einen im einzelnen sehr ungleichen Prozentsatz von elfenbeinfarbigem Pflanzen, die sich weiterhin als die neue Form pallida erwiesen. Auf diese pallida-Pflanzen gehen, wie Stammbaum 5 zeigt, eine Anzahl

völlig konstanter pallida-Stämme zurück. Ein zweites Mal ist eine pallida-Pflanze aufgetreten in der Nachkommenschaft von A. 3111 (Stammbaum 7), wurde aber nicht weiter verfolgt.

Pallida ist äußerlich, wie früher Seite 38 schon gesagt, von den durch ff oder anderweitig (x x d d usw.) bedingten anderen Kategorien von elfenbeinfarbig im allgemeinen nicht unterscheidbar. Nur pallida-Individuen, die gleichzeitig cornuta (**cor cor**) sind, lassen in der Basis der Hörnchen eine schwache Spur von Anthocyan erkennen.

Pallida-Pflanzen müssen auch anderweitig schon entstanden sein. Ich konnte feststellen, daß ein Teil der im Handel erhältlichen elfenbeinfarbigen oder gelben Sippen ebenfalls **pal₁ pal₁** ist, d. h. völlig identisch in Hinsicht auf diesen rezessiven Faktor mit meiner Mutante pallida¹⁾.

21. Mut. maculosa (Faktor J₁)

Die erste maculosa-Pflanze trat auf in der Nachkommenschaft des schon öfter genannten A. 2303, und zwar in der Nachkommenschaft einer elfenbeinfarbigen Blüte (Stammbaum 5). Wie viele maculosa-Pflanzen in dieser Nachkommenschaft von S. 13, 73 waren, ist nicht festgestellt worden, weil ich die maculosa-Individuen anfänglich nicht von pallida unterschieden habe. Von drei zunächst als elfenbeinfarbig angesehenen und als „pallida“ zu Stammbaumpflanzen gemachten Pflanzen aus dieser Aussaat erwies sich jedenfalls eine (A. 2997) als maculosa und gab aus Selbstbefruchtung eine Nachkommenschaft von 23 maculosa und 1 elfenbein. Die weiter aus dieser Sippe geselbsteten maculosa-Pflanzen gaben hinsichtlich der Farbe einen völlig konstanten maculosa-Stamm, von dem zurzeit die 7. Generation blüht. Es sind aber aus diesem Stamm, wie nachher noch zu besprechen sein wird, weitere Mutanten entstanden, die aber nicht die Blütenfarbe betreffen, sondern die Blütenform (chlorantha und degenerans).

22. Mut. Cornuta (Faktor Cor)

Die Mehrzahl meiner cornuta-Sippen geht zurück auf A. 2303 (Stammbaum 5). Diese Pflanze selbst war sicher nicht cornuta, wohl aber ein Teil ihrer Nachkommen. Da die cornuta-Pflanze als solche erst im Spätsommer leicht erkannt werden kann (die ersten Blüten sind meist nur wenig cornuta), weiß ich nicht, wie viel von den Nach-

¹⁾ Hinsichtlich der übrigen Faktoren zeigen selbstverständlich diese verschiedenen anderen pallida-Sippen ganz verschiedene Erbformeln.

kommen von A. 2303 *cornuta* waren. Wenn ich die Blütenfarben durchzähle, entferne ich, wie schon früher gesagt, alle gezählten Pflanzen durch Ausraufen, und als ich bemerkte, daß in der Nachkommenschaft von A. 2303 eine neue Blütenform auftrat, war der größte Teil der Pflanzen bereits weggeworfen.

Von den zu Stammpflanzen gemachten 17 Nachkommen erwiesen sich 3, nämlich die Pflanzen A. 2999, A. 3094 und A. 3150 als homozygotisch *cornuta*; 8 — A. 3000, A. 3077, A. 3078, A. 3093, A. 3095, A. 3096, A. 3123 und A. 3164 — als homozygotisch nicht *cornuta* und 6 — A. 2996, A. 2997, A. 2998, A. 3097, A. 3019 und A. 3151 — als heterozygotisch *cornuta*.

Nach alledem ist wohl A. 2303 **Cor Cor** gewesen, während seine Vorfahren **Cor Cor** waren, d. h. es liegt das übliche Auftreten einer Mutante als Heterozygot vor. Da sämtliche Geschwisterpflanzen von A. 2303, soweit sie untersucht wurden, sich als **Cor Cor** erwiesen haben, hat die Mutterpflanze von A. 2303 wohl nur ganz vereinzelte Gameten **cor** gebildet.

Außer aus A. 2303 sind völlig identische — d. h. genetisch identische *cornuta*-Sippen entstanden aus A. 4929, A. 4950 und A. 5402, deren Abstammung in Stammbaum 5 (links) dargestellt ist, A. 4929, A. 4950, A. 5402 und A. 2303 gehen alle vier zurück auf A. 244. Sowohl A. 244, wie die sämtlichen Zwischenglieder zwischen dieser Pflanze und den Pflanzen 4929 und 5402 waren **Cor Cor**. Trotzdem müssen sie die Neigung zur Ausbildung der Mutante **cor** in sich enthalten und weiter vererbt haben. Wir werden nachher noch hören, daß eine solche Vererbung „der Neigung zur Bildung einer bestimmten Mutation“ auch sonst bei *Antirrhinum* vorkommt (Mut. *graminifolia* z. B.) und daß diese Neigung nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird.

23. Mut. *graminifolia* (Faktor U)

Über die Entstehung dieser Mutante habe ich schon früher¹⁾ ausführlich berichtet. Ich kann mich daher wohl hier auf eine kurze Wiederholung beschränken. Die Mutante trat zweimal auf, einmal in der Nachkommenschaft von A. 4305 und ein zweites Mal in der Nachkommenschaft von A. 4791. Die Stammbäume beider Pflanzen sind in Fig. 43 und 44 abgebildet. Diese beiden Pflanzen erwiesen sich als **U u**, gaben bei Selbstbefruchtung $\frac{1}{4}$ *graminifolia*-Nachkommen. Die

¹⁾ BAUR, 3.

ganze Aszendenz beider Pflanzen war zweifellos **U U**. Von jeder einzelnen in der Aszendenz vorkommenden Pflanze war aus Selbstbefruchtung Nachkommenschaft in großer Zahl herangezogen worden, graminifolia-Individuen waren nie aufgetreten; dabei sind insgesamt von den in den Stammbäumen aufgeführten Aszendenten bisher über 30 000 anderweitige Nachkommen beobachtet worden, davon rund 18 000 aus

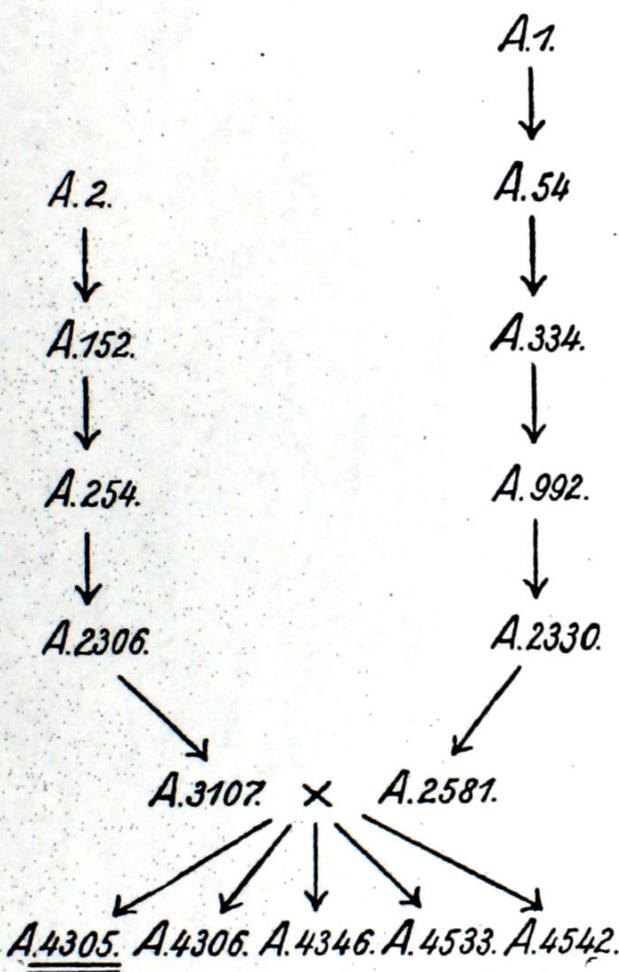


Fig. 43. Stammbaum von *A. majus*.
Mut. graminifolia I.

Fig. 44. Stammbaum von *A. majus*.
Mut. graminifolia II.

Selbstbefruchtung. Danach sind zwar ganz zweifellos die beiden Pflanzen **A. 4305** und **A. 4791** **U u**, stammen aber ab von Eltern, die wie ihre weiteren Vorfahren **U U** waren.

Auch hier wieder läßt sich zeigen, daß die beiden Mutationen auf eine gemeinsame Stammpflanze zurückgehen, nämlich auf **A. 254**, eine nunmehr wohl bereits wohlbekannte Pflanze (Stammbaum 1 und 7). Auch hier liegt also der Gedanke nahe, daß die Mutation quasi „vorbereitet“ war, daß also das Chromomer, in dem sie lokalisiert ist, schon

in A. 254 irgendwie verändert, „prämutiert“ war. Da die zweite graminifolia-Sippe aus einer Kreuzungszucht stammt, muß ferner auch die Neigung zur Mutation von U nach u gewissermaßen gemindert haben. Das ist an sich nicht merkwürdig, wenn man annimmt, daß das prämutierte Chromomer von A. 254 diese Beschaffenheit auch auf die von ihm abstammenden Chromomere übertragen hat.

Alle uu-Pflanzen haben sich bisher ausnahmslos als konstant erwiesen, Rückschläge nach Uu oder UU sind nicht vorgekommen, obwohl ich aus anderen Gründen wiederholt mit sehr großen Generationen von uu-Pflanzen gearbeitet habe.

Aus graminifolia ist dagegen weiterhin eine Form hervorgegangen, die ich als *salviaeflora* (Fig. 45) bezeichne. Diese Mutante ist bisher noch nicht näher untersucht, sie scheint auf einem mit U unilokalen Faktor zu beruhen.



Fig. 45. Blüte der aus *A. majus* Mut. *graminifolia* hervorgegangenen Mutante *salviaeflora*.

24. Mut. marmorata (Faktor Mar.)

Marmorata-Pflanzen sind wenig auffällig, ich habe infolgedessen auch diese Mutante erst als solche erkannt, als ich schon eine einheitliche Generation von mar mar-Pflanzen sah. Als erste sichere mar mar-Pflanze in meinen Kulturen erwies sich A. 4433 (Stammbaum 1 und 5). Die Abstammung ist nachstehend wiedergegeben:

A. 2 → A. 152 → A. 244 → A. 2303 → A. 3096 → A. 4433.

Wahrscheinlich ist A. 3096 Mar mar gewesen, während A. 2303 bestimmt noch Mar Mar war. Alle die vielen Nachkommen von 2303, die in Stammbaum 5 dargestellt sind, waren jedenfalls nicht marmorata, sondern rein grün. Bei Selbstbefruchtung haben sich alle mar mar-Pflanzen als konstant erwiesen. Näher habe ich mich mit diesem Faktor Mar nicht abgegeben, weil er sehr „unbequem“ dadurch ist, daß in älteren Pflanzen die Unterscheidung von marmorata und nicht-marmorata Schwierigkeiten macht. Aus der marmorata-Sippe ist aber weiterhin die sehr eigentümliche Mutante albovirens entstanden.

25. Mut. albovirens (Faktor R)

A. 4433, die erste homozygotische mar mar-Pflanze, gab bei Selbstbefruchtung nur marmorata-Nachkommen. Eine davon, A. 4939 (Stammbaum 5 und 5a), eine typische marmorata-Pflanze, gab nun aber weiter-

hin aus Selbstbefruchtung eine Nachkommenschaft von $\frac{3}{4}$ marmorata und $\frac{1}{4}$ albovirens. Danach war also 4939 **R r**. Ob von den Geschwistern von A. 4939 noch weitere **R r** waren, ob also die Mutterpflanze (A. 4433) zahlreiche **r**-Gameten erzeugt hat, kann ich nicht sagen, es wurde leider nur diese eine Pflanze, A. 4939, zur Stammpflanze gemacht.

Die albovirens-Pflanzen zeigen nichts Auffälliges; **r** läßt sich mit den übrigen Mutationstypen kombinieren. Alle **rr**-Pflanzen haben sich bisher sowohl vegetativ wie bei Fortpflanzung durch Samen aus Selbstbefruchtung als völlig konstant erwiesen.

26. Mut. luteola (Faktor Lut.)

Die Mutation entstand in der gleichen Sippe, wie die Mutation albovirens. Von der ebengenannten Pflanze A. 4939, der ersten **R r**-Pflanze, wurden außer einer Anzahl albovirens-Nachkommen auch einige grüne Nachkommen zu Stammpflanzen gemacht, und zwar die Pflanzen: A. 5295 (marmorata), A. 5296 (marmorata), A. 5297 (marmorata), A. 5298 (marmorata), A. 5299 (marmorata), A. 5300 (marmorata), A. 5301 (albovirens), 5302 (marmorata), 5303 (albovirens).

Von diesen Pflanzen erhielt ich aus Selbstbefruchtung die in der folgenden Tabelle zusammengestellte Nachkommenschaft:

A. 5295	S. 18. 79	138 marmorata, 44 albovirens
A. 5296	S. 18. 80	55 marmorata, 17 albovirens
A. 5297	S. 18. 81	85 marmorata, 28 luteola
A. 5298	S. 18. 82	alle 150 marmorata
A. 5299	S. 18. 83	94 marmorata, 26 albovirens
A. 5300	S. 19. 79	$\frac{3}{4}$ marmorata, $\frac{1}{4}$ albovirens (im einzelnen nicht gezählt)
A. 5301	keine Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung gezogen	
A. 5302	wie oben	
A. 5303	S. 20. 66	alle albovirens

Abgesehen von der Nachkommenschaft von A. 5297 ist der Befund ohne weiteres verständlich, A. 5295, A. 5296, A. 5299, A. 5303 waren **R r**, A. 5298 war **R R** und A. 5303 war **r r**. Dagegen verhielt sich A. 5297 völlig abweichend; es erwies sich zwar als **R R**, denn es spaltete ja keine albovirens-Sämlinge heraus, aber diese Pflanze A. 5297 erwies sich dafür heterozygotisch in dem neuen Faktor **Lut**, spaltete $\frac{1}{4}$ rein und dauernd gelbe, nach wenigen Tagen sterbende Keimlinge ab. Da

die neue Mutante homozygotisch nicht lebensfähig war, wurde eine Anzahl der marmorata-Nachkommen von A. 5297 zu Stammpflanzen gemacht, um zu prüfen, ob ein Teil von ihnen (theoretisch zu erwarten $\frac{2}{3}$) sich als **Lut lut** erweisen würden. Nachkommenschaft erhielt ich von den Pflanzen A. 5622, A. 5623, A. 5624, A. 5627, die letzten drei erwiesen sich, wie die folgende Aufstellung zeigt, alle als **Lut lut**.

Es gaben:

A. 5622	S. 19. 72	35 marmorata
A. 5623	S. 19. 73	4 marmorata, 2 luteola
A. 5624	S. 19. 74	40 marmorata, 11 luteola
A. 5627	S. 19. 75	3 marmorata, 1 luteola

In dieser Weise, mit Hilfe der Heterozygoten, wurde die nicht lebensfähige Mutante luteola noch weiter verfolgt. Aus der Nachkommenschaft von A. 5623 wurden die marmorata-Pflanzen A. 6078, A. 6079, A. 6080, A. 6081 und aus der Nachkommenschaft von A. 5624 wurden die Pflanzen A. 6082—6087 zu Stammpflanzen gemacht. Sie hatten aus Selbstbefruchtung die folgende Nachkommenschaft:

A. 6078	S. 20. 53	100 marmorata, 39 luteola
A. 6079	S. 20. 54	60 marmorata, 13 luteola
A. 6080	S. 20. 55	15 marmorata, 5 luteola
A. 6081	S. 20. 56	130 marmorata, 30 luteola
A. 6082	S. 20. 57	alle marmorata
A. 6284	S. 20. 59	desgl.
A. 6085	S. 20. 60	desgl.
A. 6086	S. 20. 61	desgl.
A. 6087	S. 20. 62	desgl.

Weitere Versuche habe ich mit dieser Sippe luteola, abgesehen davon, daß ich sie mit Hilfe der Heterozygoten erhalten habe, nicht angestellt.

27. Mut. degenerans (Faktor Deg.)

Die erste **Deg deg**-Pflanze war wohl A. 4502, dessen Abstammung ist: A. 2 → A. 152 → A. 244 → A. 2303 → A. 2997 → A. 4502 → A. 5001 (Stammbaum 5). Degenerans ist für experimentelles Arbeiten eine sehr unbequeme Mutation, weil die degenerans-Eigenschaft sehr stark modifizierbar ist. Für die Auffindung der ersten degenerans-Pflanze gilt auch dementsprechend das gleiche, was für die erste marmorata-Pflanze gesagt worden ist.

A. 4502 war dem Aussehen nach nicht degenerans, in seiner Nachkommenschaft S. 16, 202 fiel mir nichts auf. Ebenso zeigt auch die Pflanze A. 5001 nichts Besonderes, sie wurde von mir einfach als gewöhnliche *cornuta*-Pflanze eingetopft. Ein Teil der aus Selbstbefruchtung gezogenen Nachkommenschaft dieser Pflanze A. 5001 (S. 17, 219) war aber anscheinend degenerans, d. h. zeigte alle die verschiedenen Ausbildungsgrade (Modifikationen) dieser Mutation, und ein aus dieser Generation weitergezogenes degenerans-Individuum erwies sich als homozygotisch degenerans. Wahrscheinlich liegt also die Sache so, daß A. 5001 die erste **Deg deg**-Pflanze war. Daß in der Nachkommenschaft dieser Pflanze mir die Spaltung nicht sofort auffiel und daß ich vor allem die homozygotischen **deg deg**-Individuen nicht gleich erkannte, ist bei der stark schwankenden Ausprägung der **deg**-Eigenschaften nicht wunderbar, zumal damals mein Blick für diese Mutante nicht geschärft war. Heute, wo ich die degenerans-Mutante genau kenne, würde mir natürlich eine Spaltung, wie sie in S. 17, 219 wahrscheinlich vorlag, nicht entgehen.

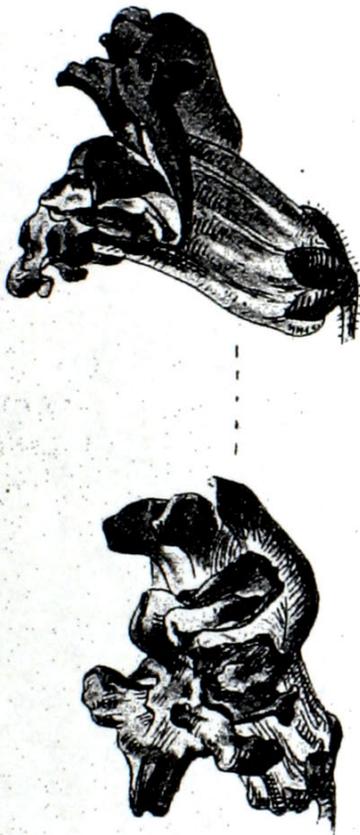


Fig. 46. Zwei extrem verbildete Blüten von *A. majus*.
Mut. degenerans.

Die Mutation degenerans habe ich bisher noch nicht näher untersucht. Diese degenerans-Sippe scheint aber sehr stark weiter zu mutieren, ich hoffe, entsprechende Untersuchungen bald ausführen zu können. Zunächst hat sie bisher eine sehr eigentümliche Zwergmutante, die Mutante *brevis*, aus sich hervorgehen lassen.

28. Mut. *brevis* (Faktor Bre.)

Die Mutante stammt aus A. 5452, einer Tochterpflanze des als erste degenerans-Pflanze genannten A. 5001. Diese Pflanze gab aus Selbstbefruchtung in S. 18. 132 und ebenso aus Samen einer zweiten Frucht in S. 19. 130 neben typischen degenerans-Pflanzen eine Anzahl Zwerge, und zwar wurden erhalten in S. 18. 132 19 degenerans und 8 Zwerge, in S. 19. 136 7 degenerans und 6 Zwerge. Da die Zwerge

von vorneherein hinfällig und in den ersten vier Wochen nicht deutlich unterscheidbar sind, ist es möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß das ursprüngliche Verhältnis Zwerg : nicht Zwerg, etwa 1 : 1 oder vielleicht sogar 2 : 1 ist. Die Zwerge erwiesen sich als völlig steril, nichtzweigige Geschwisterpflanzen, die untersucht wurden, im ganzen vier, gaben alle typische degenerans-Nachkommen. Möglicherweise handelt es sich hier bei der Mutation brevis um einen Letal-Faktor, der heterozygotisch Zwergwuchs und Sterilität bedingt. Auf jeden Fall habe ich auf diese Weise die brevis-Mutation verloren. Ich führe den Fall aber trotz der Spärlichkeit der Angaben, die ich machen kann, der Vollständigkeit halber hier mit an, um zu zeigen, wie vielerlei verschiedene Mutanten aus der einzigen Sippe A. 2 entstanden sind.

29. Mut. parva

Hier liegt ebenfalls eine sehr beschränkte lebensfähige Mutante vor. Sie trat auf in der Nachkommenschaft von A. 4365 in Stammbaum 4. Die Vorfahrenreihe ist A. 2 → A. 133 → A. 281 → A. 370 → A. 2310 → A. 3087 → A. 4365. Diese Pflanze selbst hatte nichts Auffälliges gezeigt, spaltete aber in S. 16, 165 in 19 völlig normale Pflanzen und 7 Zwerge, d. h. langsam wachsende, in allen Teilen kleine hinfällige Pflanzen mit sehr blassen völlig sterilen Blüten, die auch bei Bestäubung mit normalen Pflanzen keine Früchte ausbildeten. Von vier normalen Geschwisterpflanzen dieser Zwerge erhielt ich im nächsten Jahre ausschließlich normale Nachkommen, so daß also auch diese Mutante, ähnlich wie brevis, verloren gegangen ist. Von brevis waren im übrigen die parva-Pflanzen deutlich verschieden.

30. Mut. gracilis (Faktor Gra.)

Die Mutante stammt aus der Reihe A. 2 → A. 114 → A. 328 → A. 2249 → A. 3163 → A. 4183 → A. 4910 → A. 5385 → A. 5801 → A. 6384 (Stammbaum 3). Die Pflanze A. 6384 zeigte nichts Besonderes. Ich zog von ihr zufällig nur vier Nachkommen, die alle ebenfalls nichts Besonderes zeigten. Zwei von diesen vier Nachkommen, und zwar A. 7141 und A. 7142 wurden geselbstet und jetzt zeigte es sich, daß alle beide heterozygotisch in dem neuen Faktor **Gra** waren. Beide spalteten rund $\frac{1}{4}$ gracilis-Pflanzen ab und von ihren normalen Nachkommen erwies sich ein Teil als **Gra gra**.

Also hier wieder das übliche Bild. Die Mutation ist wohl in der Pflanze A. 6384 erfolgt; dafür spricht, daß gleich zwei in **Gra** hetero-

zygotische Nachkommen dieser Pflanze gefunden wurden. Über die Konstanz der Mutante kann ich noch keine sicheren Angaben machen, weil sie erst zwei Jahre in Beobachtung ist. Bisher hat sie sich als völlig konstant erwiesen. Aus **Gra gra**-Pflanzen mendeln immer $\frac{1}{4}$ **gra gra**-Pflanzen heraus, so gab eine Tochterpflanze von A. 7141, eine Geschwisterpflanze der ersten gracilis-Individuen, die äußerlich selbst völlig normal war, eine Nachkommenschaft (S. 23. 13 a—c) von 126 normalen und 34 gracilis-Pflanzen. Daß etwas zu wenig gracilis-Pflanzen gefunden wurden, hängt wohl nur mit deren etwas größeren Sterblichkeit zusammen.

Zwei weitere Mutanten aus dieser Sippe, die aber noch nicht näher untersucht sind, seien der Vollständigkeit halber kurz erwähnt: 1. Eine Mutante, die äußerlich sehr an „*flexuosa*“ erinnert, genetisch aber davon verschieden ist, trat auf in der Nachkommenschaft von A. 3090 (Stammbaum 5 ganz links). 2. Eine Farbmutante, mit einer neuen Abstufung des „rot“, etwa in der Mitte zwischen „rot“ und „blaßrot“ stehend, trat auf in der Nachkommenschaft von A. 2297 (Stammbaum 5), sie ist dort als „dunkel blaßrot“ bezeichnet.

Die Faktormutationen, welche ich in den vorstehenden Kapiteln beschrieben habe, stellen, wie schon mehrfach betont ist, nur einen kleinen Teil der bei mir aufgetretenen Mutanten dar. In den ersten Jahren habe ich, weil mein Blick noch nicht geschärft war, sehr viele Mutanten noch nicht erkannt und nicht verfolgt. Das kann ich heute noch nach meinen Aufzeichnungen feststellen. Später habe ich von den als Mutanten verdächtigen Pflanzen, die mir in meinen Kulturen auffielen, ganz bewußt und absichtlich nur diejenigen verfolgt, die besonders deutlich erkennbar waren und die vor allem für Kreuzungsexperimente geeignete Objekte darstellten. Erst seit zwei Jahren habe ich begonnen, eine Reihe meiner homozygotischen Sippen in eigenen Versuchen auf die Häufigkeit und Mannigfaltigkeit von Mutationen systematisch durchzuprüfen. Es sind demnach fast alle in den vorstehenden Ausführungen beschriebenen Mutanten quasi nur zufällig nebenbei in meinen sonstigen Versuchen gefunden worden und stellen ein nach seiner Auffälligkeit ausgewähltes Material dar. Das muß man im Auge behalten, wenn man daraus Schlüsse auf die Häufigkeit und die Größe der Mutationen ziehen will. Vor allem gilt das für die Größe der Mutationen.

Die Häufigkeit der Mutationen

Die Frage, in welcher Häufigkeit Faktormutationen vorkommen, ist wohl kaum generell zu beantworten, sondern nur für einzelne untersuchte Rassen und Arten gesondert. Denn ganz offenbar bestehen auch innerhalb einer Art bei den einzelnen Sippen hier sehr große Unterschiede. Es scheint mir deshalb richtig, diese Frage zunächst für eine einzige Sippe, nämlich für die in den Stammbaumtafeln 1—7 dargestellten Nachkommen von A. 2 zu besprechen. Ich habe schon früher (BAUR [5]) darauf hingewiesen, daß, wenn man findet, daß unter 1000 Nachkommen eines selbstbefruchteten Individuums keine Mutante erkennbar ist, man nicht behaupten darf, daß diese Sippe ein Mutationsprozent von weniger als 0,001% aufweist, denn wir wissen ja nicht, wie viele von diesen hunderttausend Individuen heterozygotisch mutiert sind, in einem Faktor, der homozygotisch rezessiv erst die Mutante erkennen läßt¹⁾. Unter hunderttausend äußerlich völlig normalen Nachkommen einer **UU**, **VV**, **WW**, **XX**, **YY**, **ZZ**-Pflanze können z. B. ja eine **Uu**, eine **Vv**, eine **Ww**, eine **Xx**, eine **Yy**, eine **Zz**-Pflanze, also Mutanten sein, die nicht ohne weiteres erkannt werden. Nur wenn von 100000 Individuen die nächste Generation aus Selbstbefruchtung erzogen worden ist und ergeben hat, daß keines dieser Individuen irgendeine rezessive Mutante abspaltet, kann man sagen, daß von 100000 Individuen keines mutiert war. Zuverlässige Schlüsse über die Häufigkeit wenigstens der rezessiven Mutanten wird man also nur ziehen können, wenn von einer großen Zahl Nachkommen eines Individuums jeweils wieder die Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung geprüft worden ist.

Untersuchungen dieser Art über die Häufigkeit von Mutationen sind bei zweigeschlechtlichen Organismen überhaupt nicht möglich und sind bei eingeschlechtlichen autogamen Organismen bisher nicht in genügendem Umfange durchgeführt worden.

Von A. 2 sind in den Stammbaumtafeln im ganzen 344 aus Selbstbefruchtung entstandene Nachkommen aufgeführt, von denen allen auch ihrerseits wieder Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung herangezogen worden ist. In dieser ganzen großen Sippe sind, abgesehen von der Entstehung von roten Individuen aus gestreiften, die folgenden Mutationen aufgetreten:

¹⁾ Und rezessiv ist wohl die große Mehrzahl aller Faktormutanten!

graminifolia	maculosa
degenerans	rubella
brevis	carnea
gracilis	carnella
cornuta	pallida
marmorata	salviaeflora
albovirens	1 unbenannte flexuosa ähnliche
luteola	1 unbenannte dunkelrubellafarbige.

Auch wenn man die mehrfach aufgetretenen Mutanten nur einmal zählt, ergeben sich also bei 344 Individuen 16 Mutanten, das sind rund 5%. Wenigstens mit diesem Mutationsprozent wäre also für die Sippe A. 2 zu rechnen.

Dieser Prozentsatz erscheint vielleicht ungewöhnlich groß, das ist aber nicht der Fall. Auch einige andere Sippen von *A. majus* zeigen eine ähnliche Häufigkeit — bisher allerdings nur auf Grund eines lange nicht so umfangreichen Materials. Ich habe, wie vorhin gesagt, z. Zt. zur einwandfreien Feststellung der Häufigkeit der Faktormutation besondere Versuche im Gange mit mehreren völlig homozygotischen und nicht unter Inzuchtdegeneration leidenden Sippen, darunter auch einer Sippe der wilden Spezies *A. siculum*. Hierüber will ich aber erst nach Abschluß der Versuche berichten.

Die Häufigkeit von 5% Mutanten in meiner Versuchssippe A. 2 stellt nur eine Mindestzahl von Faktormutation dar. Bis zum Jahre 1922 habe ich auch in dieser Sippe nur diejenigen Mutanten herausgegriffen, die ohne weiteres deutlich erkennbar waren. Außer diesen registrierten und absichtlich weiter verfolgten Mutanten sind aber in mindestens ebenso großer Zahl kleine, „unbequeme“ Mutanten aufgetreten, die nur sehr wenig von der Ausgangssippe verschieden waren. Schon die Mutante *marmorata* war eine solche. Ich habe in der ersten Generation, aus welcher ein Viertel *marmorata*-Pflanzen herausspaltete (vergl. S. 137), die *marmorata*-Individuen zuerst völlig übersehen und habe die Mutante erst dadurch erkannt, daß ich zufällig eine solche *marmorata*-Pflanze zur Stammpflanze gemacht habe. Die einheitlich mit *marmorata*-Keimlingen besetzte so erhaltene Keimschale und das weiterhin daraus erhaltene *marmorata*-Beet waren dann erst so auffällig, daß ich die Mutante erkannte. Dieser Fall, daß eine Mutante so wenig von der Ausgangsrasse verschieden ist, daß sie nur als ein geschlossener Bestand, als ganzes Beet erkennbar ist, findet sich sehr häufig. Jeden-

falls kann ich heute schon bestimmt sagen, daß derartige „kleine“ Mutanten mindestens ebenso häufig sind, wahrscheinlich aber noch viel häufiger, als die „auffälligen“ Mutanten, wie z. B. *graminifolia*, *albovirens*, *gracilis* usw. usw. Damit ergibt sich aber schon mindestens ein Mutationsprozent von etwa 10% und auch diese Zahl ist, wie mir meine Beobachtungen der letzten Jahre zeigen, noch zu klein!

Die Rolle der Faktormutationen in der Evolution

Die Feststellung, daß Mutationen und vor allem, daß **kleine** Mutationen so außerordentlich häufig sind, ist grundsätzlich wichtig für unsere ganze Stellungnahme zur Evolutionsfrage. Wir haben bisher unter dem Eindruck der grundlegenden Untersuchungen JOHANNSENS (1, 2) über die Konstanz der reinen Linien ganz zweifellos diese Konstanz maßlos überschätzt. Ich will damit keinerlei Vorwürfe gegen die Methode und die Schlußfolgerungen JOHANNSENS erheben. Die scharfe begriffliche Trennung von erblichen und nicht erblichen Variationen, die Zerpflückung der vagen, unter dem Schlagwort „Vererbung erworbener Eigenschaften“ gehenden Vorstellung, überhaupt die ganze scharfe Analyse des Variierens ist JOHANNSENS fast alleiniges Verdienst, und auf dieser Analyse baut sich die ganze moderne Vererbungswissenschaft auf. Aber auch hier waren JOHANNSENS Nachfolger päpstlicher als der Papst. JOHANNSEN hat selbst aus seinen Gersten- und Bohnenexperimenten keine Schlüsse gezogen, wie häufig oder wie selten Mutationen seien. Aber so ganz allmählich hat sich allgemein der Gedanke eingenistet, daß Mutationen und vor allem Faktormutationen immer nur etwas Ungewöhnliches und Seltenes seien und daß auf diesem Wege nur Monstrositäten entstünden. Die Folge dieser völlig falschen Einschätzung der Häufigkeit und des Umfanges der Faktormutationen war dann entweder ein völliges „Ignorabimus“ in der Evolutionsfrage oder aber Versuche — so z. B. von LOTSY und HERIBERT NILSSON — eine Evolution auf die natürliche Auslese von Kombinationen zu begründen.

Nun ergeben aber meine Versuche mit *Antirrhinum* ganz eindeutig, daß in dieser Gattung Faktormutationen und vor allem „kleine“ Mutationen außerordentlich häufig sind. Diese kleinen Mutationen betreffen alle möglichen morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Sie bedingen im allgemeinen keine Änderung, die irgendwie als monströs oder pathologisch zu bezeichnen wäre, sondern Änderungen, die noch völlig innerhalb der Norm bleiben, die Lebensfähigkeit nicht verringern, sondern gelegentlich sogar steigern.

Auch innerhalb meiner großen von A. 2 abstammenden Sippe sind solche kleinen Mutationen in großer Zahl vorgekommen, sie bewirken z. B. ein etwas dunkleres Blattgrün oder eine geringfügige Steigerung der Entwicklungsgeschwindigkeit — ein früheres oder späteres Aufblühen als die Ausgangssippe — eine geringfügige Änderung der Dichte der Behaarung usw. usw.

Diese kleinen Faktormutationen spielen ganz offenbar in der Evolution eine sehr wichtige Rolle. Das schließe ich daraus, daß, wie wir Seite 90 gehört haben, ganz allgemein in der Gattung *Antirrhinum* wilde Sippen der gleichen Spezies und ebenso systematisch einander nahe stehende Spezies sich voneinander durchweg nur durch eine große Zahl von Erbfaktoren unterscheiden, von denen jeder einzelne Faktor eben von der Art ist, wie die Faktoren, welche durch die vielen kleinen Faktormutationen unter unseren Augen entstehen.

Damit scheint mir aber für den Evolutionsprozeß in der Sectio *Antirrhinastrum* die Kette der Schlußfolgerung geschlossen:

1. Als Faktormutationen entstehen unter unseren Augen dauernd in großer Zahl kleine Sippenunterschiede. Großenteils sind sie so geringfügig, daß sie nur bei besonderer Versuchsanstellung gefunden werden können. Sie beziehen sich auf alle Eigenschaften der Pflanze.

2. Die natürlichen Sippen wilder Spezies und die miteinander nahe verwandten wilden Arten unterscheiden sich ausschließlich durch eine große Zahl von Erbfaktoren genau dieser Art.

3. Damit ist es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, daß die Sippenunterschiede und die Unterschiede nah verwandter Arten einfach durch eine im Laufe der Zeit erfolgte Summierung sehr vieler derjenigen Faktormutationen zurückzuführen sind, welche sich unter der natürlichen Zuchtwahl als erhaltungsfähig oder als besonders vorteilhaft erwiesen haben.

4. Wenn eine ursprünglich genetisch einheitliche Sippe in dieser geschilderten Weise stark mutiert — „Kleinmutationen“ —, und es kommen ihre Deszendenten unter verschiedene lokale und klimatische Verhältnisse, dann müssen auf dem Wege der natürlichen Selektion schließlich durch Summierung von Mutationen aus der einen Sippe verschiedene Lokalrassen und unter Umständen „Arten“ hervorgehen, welche sich voneinander so unterscheiden, wie es bei natürlichen Sippen wilder Arten und bei nahverwandten Arten von *Antirrhinum* tatsächlich der Fall ist.

5. Das heißt also, wir kommen wenigstens hinsichtlich der Differenzierung von Sippen und von sich nahstehenden Arten zur reinen DARWINSchen Selektionstheorie zurück, nur mit der Ergänzung, daß das ursprüngliche Auslesematerial in der Hauptsache durch die kleinen Mutationen geliefert wird.

6. Selbstverständlich muß die Auslese von besonderen Kombinationen von Mutationen eine große Rolle spielen. Ich verkenne durchaus nicht die große Wichtigkeit des Spieles der Kombinationen, aber immerhin in letzter Linie liefern doch eben die Mutationen das Ausgangsmaterial für die Selektion.

7. Im auffälligen Gegensatz zu diesem Vorgang spielen bei der künstlichen Zuchtwahl die „auffälligen“, „großen“ Mutationen eine sehr wichtige Rolle. Die meist sehr auffälligen Rassenunterschiede von Gartenrassen von *Antirrhinum majus* sind nicht Summationen von Kleinmutationen, sondern gehen jeweils auf nur einige wenige, aber sehr ausgiebige Faktormutationen zurück (S. 90). Das liegt aber einfach nur daran, daß die künstliche Zuchtwahl eben mit einem sehr viel gröberen Sieb arbeitet, als die natürliche Zuchtwahl, d. h. der Mensch findet und beachtet eben im allgemeinen nur die auffälligen Mutanten — und das sind Mutanten, welche größtenteils durch die natürliche Zuchtwahl glatt ausgemerzt würden!

Faktormutationen und andere Mutationsweisen

Wir finden, daß in der Sectio *Antirrhinastrum* Faktormutationen sehr häufig sind und daß dem ganz entsprechend mindestens die große Mehrzahl der Rassen- oder Speziesunterschiede ganz von der Art ist, wie diese Faktoren, die wir durch Mutationen entstehen sehen. Wir wissen aber auch, daß bei anderen Spezies die Dinge ganz anders liegen. Z. B. bei *Datura* scheinen nach BLAKESLEES Untersuchungen Mutationen sehr häufig vorzukommen, die auf einer Vervielfachung einzelner oder mehrerer oder aller Chromosomen beruhen, während Faktormutationen seltener gefunden werden.

Wir dürfen also den Befund bei *Antirrhinum* durchaus nicht verallgemeinern, aber auch hier haben wir einen vielleicht beachtenswerten Parallelismus in der Natur der Speziesunterschiede und der Natur der Mutationen: alle Spezies von *Antirrhinum* haben, soweit bisher bekannt, die gleiche Chromosomenzahl 8. Chromosomenvervielfachung hat bei der Speziesbildung in der Sectio *Antirrhinastrum* also wohl keine Rolle

gespielt und damit steht gut im Einklang, daß auch bisher nie im Experiment ein solcher Fall beobachtet worden ist.

Wenn ich die Auffassung vertrete, daß Speziesunterschiede der Sectio *Antirrhinastrum* wohl im wesentlichen auf Selektion und Summierung der hier ungemein häufigen Faktormutation zurückzuführen sind, so will ich damit durchaus nicht sagen, daß hier die ganze Evolution nur auf diesem Wege erfolge. Schon *Antirrhinum siculum* scheint sich von den übrigen *Antirrhinum*-Spezies auch noch in anderer Hinsicht zu unterscheiden, und das gilt noch mehr für die übrigen Arten der formreichen Gattung *Antirrhinum*, z. B. für alle Arten der Sectio „*Orontium*“. Freilich wäre es ja vorstellbar, daß durch sehr viele Faktormutationen der Chromosomensatz von *A. siculum* so stark verändert wäre, daß eine Vereinigung eines *siculum*-Haplonten mit einem *majus*-Haplonten zu einem Diplonten schwer gelingt, oder daß diese hybriden Diplonten nicht recht lebensfähig wären, weil die beiden Haplonten entwicklungsmechanisch zu schlecht harmonierten. Es wäre also auch denkbar, daß allein auf dem Wege einer starken Häufung von Faktormutationen aus einer Ausgangsspezies zwei Tochterspezies entstünden, welche miteinander schwer oder gar nicht kreuzbar wären oder welche miteinander Bastarde mit Fertilitätsstörungen, Entwicklungshemmungen, gestörter Spaltung usw. ergeben.

Sehr wahrscheinlich spielen aber, wenn auch seltener, Mutationen anderer Art, d. h. z. B. Veränderung im Bau der Chromatophoren oder anderer „plasmatischer“ Zellorgane sowie Veränderungen in anderen selbständig wachsenden und sich teilenden Organen des Zellkerns (Centrosomen usw.) eine Rolle, nur wissen wir heute hierüber noch nichts. Aber gerade das Studium der Bastarde von Spezies, die nicht miteinander glatt aufmendeln, dürfte hier bald andere Anhaltspunkte ergeben. Hierfür liefert die artenreiche Gattung *Antirrhinum* ein ganz prachtvolles Experimentiermaterial.

Die dauernd mutierenden Sippen in ihrer Bedeutung für die Frage der Selektionswirkung in reinen Linien und in Klonen

Wir hatten in den *zz*- und in den $i_2 i_2$ -Sippen Rassen kennen gelernt, die in mehr als einer Hinsicht von großem theoretischen Interesse sind. Ich möchte auf eine Besonderheit dieser Sippen noch näher eingehen.

Wesentlich für die *zz*-Sippen ist zunächst, daß dauernd auf einem *zz*-Diplonten Zellen entstehen, welche **Zz** sind, und daß auf diese Weise

zunächst vegetativ **Zz**-Klone und weiter sexuell **Zz**- und **ZZ**-Pflanzen aus **zz** entstehen können.

Wesentlich und wert einer besonderen Besprechung ist ferner der Umstand, daß auf den einzelnen Zweigen einer **zz**-Pflanze und erst recht auf den verschiedenen **zz**-Pflanzen die Häufigkeit, in welcher die **Zz**-Zellen entstehen, sehr verschieden groß sein kann. Ferner ist wichtig, daß der Zeitpunkt der Ontogenese von Sprossen und Blättern, in welchem diese Entstehung von **Z** aus **z** erfolgt, ebenfalls in verschiedenen Klonen und Individuen verschieden sein kann. Das heißt also, es gibt **zz**-Pflanzen, in welchen

1. sehr früh wenige **Zz**-Zellen, andere, in welchen
2. sehr früh viele **Zz**-Zellen und wieder andere, in welchen
3. spät wenige **Zz**-Zellen und endlich solche, in welchen
4. spät viele **Zz**-Zellen entstehen

und so weiter in allen Abstufungen und Übergängen.

Dem entsprechen äußerlich verschiedene Scheckungstypen, nämlich:

1. große und wenige grüne Flecken
2. große und viele grüne Flecken
3. kleine und wenige grüne Flecken
4. kleine und viele grüne Flecken.

Die verschiedenen Typen der Entstehung der **Zz**-Zellen sind in einem gewissen Grade erblich, wie schon früher erwähnt wurde, d. h. ein Sproß oder eine Pflanze vom Typ 3, der späte Differenzierung weniger **Zz**-Zellen, d. h. kleine und wenige grüne Flecken aufweist, behält vegetativ und auch sexuell diesen Typ im allgemeinen bei, aber es entstehen auf ihm ziemlich häufig Sprosse und Sproß-Sektoren, welche andere Scheckungstypen aufweisen. Ebenso sind auch unter den Sämlingsnachkommen aus Selbstbefruchtung stets Individuen mit einem anderen Scheckungstyp als dem der Mutterpflanze vorhanden.

Man kann ferner dadurch, daß man eine Pflanze mit einem gewissen Scheckungstyp in Stecklinge zerlegt, durch Selektion in einer gewissen Richtung aus jedem Scheckungstyp jeden anderen herauszüchten, d. h. hier hat innerhalb eines Klones Selektion einen deutlichen Erfolg. Man kann ferner hin und zurück selektionieren, innerhalb des Klones sowohl wie innerhalb einer sexuellen Nachkommenschaft einer geselbsteten Pflanze.

Ich kenne freilich bisher bei *Antirrhinum* diesen sonderbaren Erbgang nur für die **zz**- und **i₂i₂**-Sippen, aber wir müssen doch wohl damit rechnen, daß diese Vererbungsweise eine größere Rolle spielt, als man

denkt. Bei Faktoren, welche Färbungen stark beeinflussen, wie **Z** und **J₂**, sind solche Sippen leicht erkennbar, aber bei Faktoren, welche „physiologische“ Eigenschaften, z. B. Pilzresistenz, Frühreife usw. oder auch viele, sehr schwer faßbare morphologische Eigenschaften, z. B. Stengel-festigkeit, Verzweigungstyp usw. wesentlich beeinflussen, dürfte die Erkennung eines solchen Erbganges äußerst schwierig, ja oft fast unmöglich sein. Sie wird sich nur dadurch äußern, daß z. B. Selektion in einem Klon **hin und her** von Erfolg begleitet ist! Damit, daß solche Faktoren auch sonst vorkommen, muß wohl auch in der züchterischen Praxis ernsthaft gerechnet werden. **Ob nicht der hartnäckige Glaube so vieler Praktiker an den Selektionserfolg innerhalb von Klonen so seine Rechtfertigung finden kann?**

Theoretisch ist vor allem die Frage von Interesse, wie man sich den Mechanismus dieses Erbganges vorstellen soll. Wir haben folgendes:

In einem Sektor eines Zweiges einer **zz**-Pflanze entstehen **Zz**-Zellen spät in der Ontogenese und in geringer Häufigkeit. Auf diesem Zweige entsteht plötzlich als Nachkommenschaft einer Zelle des Vegetationspunktes ein Sektor, welcher ebenfalls **zz** ist, aber welcher jetzt **Zz**-Zellen **früh** in der Ontogenese und in **großer** Häufigkeit entstehen läßt. Worin unterschied sich die Initialzelle dieses abgeänderten Sektors von den übrigen Zellen des Ausgangsprozesses? Beide Arten Zellen sind **zz**, also im Chromerenbestand gleich, aber die eine Kategorie läßt aus einem **z**-Chromer sehr oft und früh in der Ontogenese ein **Z**-Chromer entstehen, die andere Kategorie selten und spät. Worauf kann das beruhen? Wohl doch nur darauf, daß die **z**-Chromere der einen Kategorie irgendwie verschieden sind von den **z**-Chromeren der anderen Kategorie.

Die verschiedenen Scheckungstypen kann man sexuell kreuzen. Dabei zeigt sich, daß im allgemeinen frühe Differenzierung über späte, und häufige über seltene epistatisch ist. Aber hier besteht noch eine Besonderheit: Wenn man kreuzt:

großfleckig	×	kleinfleckig
wenig Flecken		viel Flecken

d. h. frühe Differenzierung weniger **Zz**-Zellen × späte Differenzierung vieler **Zz**-Zellen, so zeigt **F₁** die **beiden** Scheckungstypen nebeneinander und es kommt nicht etwa eine Scheckung mit vielen großen Flecken zustande.

Das zwingt zu dem Schluß, daß jedes Chromomer z seinen spezifischen „Typus des Zurückmutierens zu Z “ beibehält und daß in einem Diplonten, in dem zwei z -Chromomere beisammen sind, die verschiedenen Scheckungstypus zeigen, diese beiden z -Chromomere sich gar nicht beeinflussen, jedes mutiert, ganz unbeeinflußt durch das andere „nach seiner Façon“ zu Z .

Es muß also danach so viele verschiedene Typen von z -Chromomeren geben, als es Scheckungstypen gibt, und da man in einem Klon den Scheckungstyp durch Selektion hin und her ändern kann, muß also auch dieser Zustand der z -Chromomeren ein gewissermaßen labiles Hin- und Hervariieren sein. Das scheint vielleicht manchem, der von der „Stabilität der Faktoren“ überzeugt war, ein recht ketzerischer Schluß, aber trotzdem ist er wohl gerechtfertigt. Man darf nur nicht von der Labilität der z -Chromomere auf die Labilität anderer Chromomere ohne weiteres Schlüsse ziehen.

Also hier hätten wir tatsächlich ein Chromomer (Gen im Sprachgebrauch der MORGAN-Schule!), das durch Selektion verändert werden kann. Genau das gleiche, was hier für z gesagt wurde, gilt auch mutatis mutandis für i_2 .

Im Anschluß an diese Ausführungen über die Faktoren z und i_2 ist es wohl angebracht, einige Worte über die mehrfach aufgetretenen Mutationen zu sagen. Wie S. 135 geschildert wurde, ist die Mutation von U nach u zweimal erfolgt, ich gebe umstehend die Stammbäume noch einmal wieder (Fig. 47 u. 48).

Die Mutterpflanzen, aus denen die Pflanzen stammten, gehen beide zurück auf eine gemeinsame Stammpflanze A. 254. Es ist zum mindesten wahrscheinlich, daß diese Stammpflanze, die selber UU war und deren Nachkommen aus Selbstbefruchtung ebenfalls UU waren, Gameten gebildet hat, die zwar U waren, aber „ U mit einer gewissen Neigung zu u mutieren“. Das heißt, wir haben hier also eine andere Art von U -Gameten, als „die normalen“, die nicht mit dieser „Mutationstendenz“ belastet sind. Wir wollen diese mutationssüchtigen U -Chromomere U_x nennen.

Da in der Ascendenz von A. 4305 (Fig. 47) eine Kreuzung der aus A. 254 stammenden U_x -haltigen Sippe mit einer anderen U -haltigen vorliegt, kann ferner geschlossen werden, daß U mit U_x mendelt.

Wir haben also offenbar, wenn wir uns in der früher S. 95 ff. entwickelten theoretischen Vorstellungsweise über die zytologische Basis der Erbfaktoren ausdrücken wollen, folgendes:

Aus einem U-Chromomer entstand in A. 254 oder früher ein U_x -Chromomer, das in seiner ganzen entwicklungsmechanischen Wirkungsweise von einem U-Chromomer nicht verschieden ist. Der

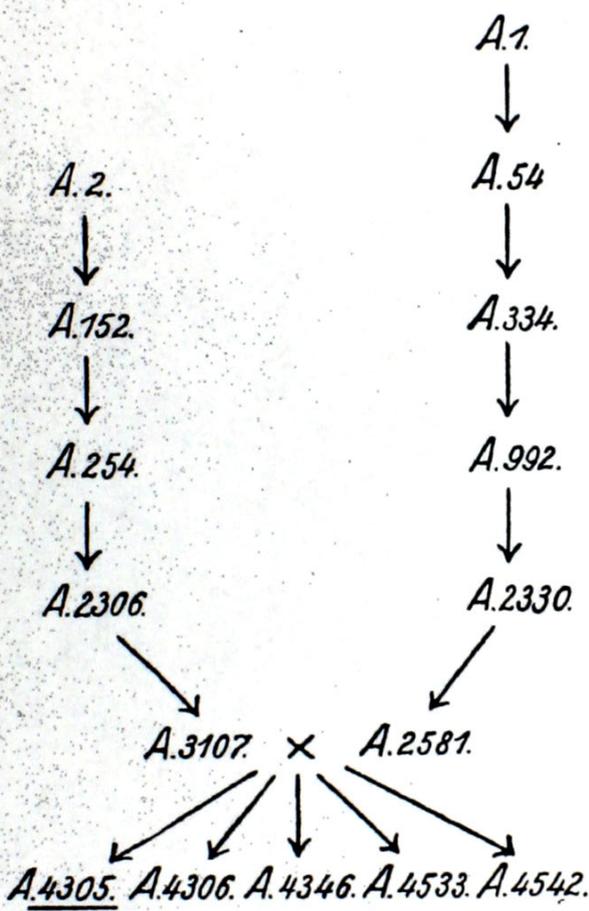


Fig. 47. Stammbaum von *A. majus*.
Mut. graminifolia I.

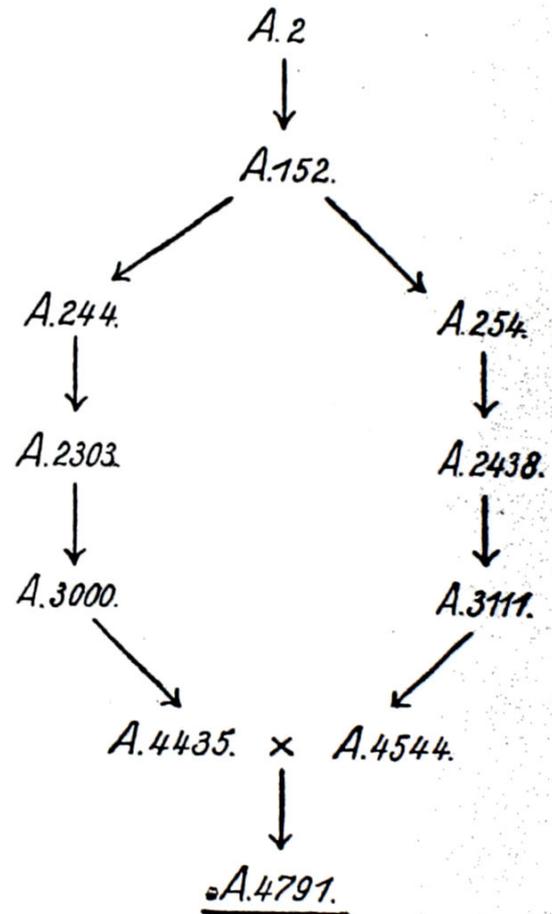


Fig. 48. Stammbaum von *A. majus*.
Mut. graminifolia II.

ganze Unterschied äußert sich vielmehr nur darin, daß ein U_x -Chromomer leichter zu einem u -Chromomer mutiert, als ein U-Chromomer es tut. Die Chromomeren, die von diesem Chromomer U_x abstammen, sind von der gleichen Art. Diese Labilität ist also eine erbliche Eigenschaft des Chromomers U_x .

Ganz die analoge Sachlage haben wir für den Faktor **cor** und die übrigen mehrfach entstandenen Faktoren.

Ich vermute, daß die extrem labilen Chromomere z und i_2 einerseits und die sehr stabilen, wie z. B. A doch wohl nur gewissermaßen Grenzfälle darstellen und daß wir im Laufe der Zeit alle Abstufungen der Labilität werden kennen lernen. U und Cor stellen vielleicht nur solche Abstufungen zwischen Extremen dar.

Die Entstehung von rezessiven Sproßsektoren auf heterozygoten Diplonten

(vegetative Bastardspaltung)

In Heterozygoten treten auffällig oft Zellen und Zellgruppen auf, welche in dem betreffenden Faktor ganz rezessiv sind. Aber auch in dieser Hinsicht verhalten sich die einzelnen Faktoren verschieden. Ganz besonders häufig findet man z. B. gg -Sektoren auf Gg -Pflanzen. Fast jede Gg -Pflanze zeigt das. Dagegen habe ich bisher noch niemals auf Nn -Pflanzen nn -Sektoren gefunden, obschon ich im Laufe der Jahre mehrere tausend Nn -Pflanzen in den Händen gehabt und darauf hin untersucht habe. Zweimal fand ich bisher dd -Sektoren auf Dd -Pflanzen, einmal aa auf einer Aa -Pflanze, einmal einen ff -Sektor auf einer Ff -Pflanze und einmal einen $pal_3 pal_3$ -Sektor auf einer $Pal_3 pal_3$ -Pflanze.

Die Deutung dieser Erscheinung ist nicht ganz leicht, weil es mir bisher noch nicht gelungen ist, aus solchen rezessiven Sektoren Nachkommenschaft zu erziehen. Näher untersucht habe ich nur gg -Sektoren auf Gg -Pflanzen. Der Befund ist immer der, daß in einer picturatum gefärbten Blüte einer Gg -Pflanze kleinere oder größere Fleckchen gefunden werden, die nicht picturatum, sondern homogen rot gefärbt sind, d. h. die Färbung zeigen, die eine im übrigen gleichformelige gg -Pflanze haben würde. Diese Fleckchen sind, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, immer so gebaut, daß ohne weiteres gesagt werden kann, daß wohl immer ein Fleckchen die Descendenz einer Initialzelle darstellt. Diese Fleckchen können gelegentlich auch beträchtlich groß sein, etwa den Umfang einer viertel oder einer halben Blüte haben. Ich habe auch einen Fall beobachtet, wo ein ganzer Sektor eines blühenden Sprosses einer Gg -Pflanze gg war. Aus derartigen großen Sektoren läßt sich natürlich unschwer sexuelle Nachkommenschaft erzielen, das gelingt z. B. schon von einer Anthere, die völlig in einem solchen gg -Sektor sitzt, aber da die Blütenfarbe in der Epidermis lokalisiert ist, während die Sexualzellen aus der subepidermalen Zellschicht entstehen, ist von vornherein nicht zu erwarten, daß in dem betreffenden

Sektor der **Gg**-Pflanze, in dem die Epidermis durch einen **gg**-Fleck gebildet ist, nun auch die darunterliegende subepidermale Schicht **gg** sei! Das wäre nur dann der Fall, wenn zufällig auch in der subepidermalen Schicht, gerade unter dem **gg**-Epidermisfleck ebenfalls ein **gg**-Fleck entstanden wäre. Das ist aber höchst unwahrscheinlich, und tatsächlich haben sich bisher die Sexualzellen aus solchen Sektoren, die in der Epidermis **gg** waren, als **teils G teils g** erwiesen. Also auf diesem Wege war hier nicht weiter zu kommen.

Wenn in einer **Gg**-Pflanze ein nicht picturatum gefärbter Zellkomplex gefunden wird, so liegt die Vermutung am nächsten, daß hier eine Faktormutation von **Gg** zu **gg** erfolgt ist, d. h. daß das eine **G** des Diplonten zu **g** geworden ist. Für diese Deutung sprechen auch andere Beobachtungen. Vor allem ist folgendes von Interesse: wenn eine solche Entstehung von **gg**-Zellen in einer **Gg**-Pflanze erfolgt, welche auch in anderen Faktoren heterozygotisch ist, dann bleiben die zu **gg** veränderten Zellen in ihren übrigen Faktoren heterozygotisch. Z. B. habe ich bei einer Pflanze von der Formel

$$\frac{\mathbf{g} \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4 \text{ J}_1 \text{ J}_2}{\mathbf{G} \text{ pal}_3 \text{ pal}_4 \text{ i}_1 \text{ i}_2} \text{ einen Sektor } \frac{\mathbf{g} \text{ Pal}_3 \text{ Pal}_4 \text{ J}_1 \text{ J}_2}{\mathbf{g} \text{ pal}_3 \text{ pal}_4 \text{ i}_1 \text{ i}_2}$$

gefunden, aber nie Sektoren, die auch in den übrigen¹⁾ Faktoren homozygotisch rezessiv waren. Ebenso war in einem analogen Fall auf einer Pflanze von der Formel $\frac{\mathbf{Fe}}{\mathbf{fE}}$ ein Sektor aufgetreten, welcher $\frac{\mathbf{fe}}{\mathbf{fE}}$ war.

Also auch hier wieder war nur der eine Faktor **f** homozygotisch rezessiv geworden.

Wenn wir feststellen könnten, daß auffällig häufig **gg**-Zellen auf **Gg**-Pflanzen entstehen, so sollte man zunächst wohl daraus schließen, daß überhaupt der Faktor **G** sehr leicht zu **g** mutiert. Man müßte dann aber erwarten, daß auch in **GG**-Pflanzen häufig **Gg**-Zellen entstehen. Das ist leider sehr schwierig festzustellen. Eine Zellgruppe **gg** in einer **Gg**-Pflanze fällt sofort auf, aber eine **Gg**-Gruppe in einer **gg**-Pflanze ist kaum erkennbar, weil **G** sehr weitgehend dominant über **g** ist. Nun kommen aber **gg**-Zellen in **Gg**-Pflanzen ganz ungemein häufig vor, so häufig, daß, wenn in einer **GG**-Pflanze ebenso oft **Gg**-Zellen entstünden, unbedingt jede **GG**-Pflanze ziemlich viele **Gg**- und sogar **gg**-Nachkommen aus Selbstbefruchtung haben müßte. Das ist aber nicht

¹⁾ Hier sogar im gleichen Chromosom lokalisierten!

der Fall. Bisher sind **nie** aus selbstbefruchteten **GG**-Pflanzen in meinen Versuchen **Gg**- oder gar **gg**-Individuen hervorgegangen.

Also, wenn in einem **Gg**-Individuum **G** besonders häufig zu **g** mutiert, so muß das irgendwie durch die Heterozygotie bedingt sein, d. h. durch den Einfluß des konjugierten **g**. Diese Feststellung scheint mir von Interesse, weil wir ja sonst ganz allgemein finden, daß in einem Diplonten die beiden Kernanteile oder sagen wir lieber die beiden einander homologen Chromomere, jedes ganz für sich „nach seiner Façon“ mutieren, wie eben für **z** (S. 150) ausführlich dargelegt worden ist.

In diesem Zusammenhang gewinnt vielleicht auch die Beobachtung ein gewisses Interesse, daß auf einer **gli gli**(globifera)-Pflanze sehr häufig Zellgruppen, Sproßsektoren und ganze Sprosse entstehen, welche **Gli Gli** sind, wobei somit die beiden Chromomere gleichzeitig und in gleicher Weise mutiert haben müssen.

Wir können also von der sonst allgemeinen Regel des freien selbständigen Mutierens zweier in einem Diplonten vereinigten Chromomere zwei Fälle ganz deutlich ausnehmen: 1. den Fall, daß der Faktor **G** in **Gg**-Zellen sehr häufig zu **g** mutiert, in **Gg**-Zellen aber überhaupt nicht oder äußerst selten und 2. den Fall des Faktors **Gli**, wo aus **gli gli**-Zellen immer mit einem Schlage gleich **Gli Gli**-Zellen werden, während die Entstehung von **Gli gli** aus **gli gli** noch nicht gefunden worden ist.

Die von anderen Autoren für *Antirrhinum* formulierten Erbfaktoren

Mit *Antirrhinum* ist anderwärtig wenig experimentiert worden. Daß schon CHARLES DARWIN mit dieser Spezies Kreuzungsversuche gemacht hat und eine regelrechte Mendelspaltung gesehen hat, ohne sie zu erkennen, ist allgemein bekannt. Hier hat ein sonderbarer Zufall mitgespielt. Wenn DARWIN zu seiner Kreuzung einer zygomorphen mit einer radiären Rasse zwei Sippen verwendet hätte, welche sich außer in der Form auch in einer andern auffälligen Eigenschaft, etwa der Blütenfarbe, unterschieden hätten, dann würde er mit seiner glänzenden Beobachtungsgabe das hier so ungemein durchsichtige Spiel der Kombination, d. h. das „Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale“ wohl sicher erkannt haben.

Weiterhin hat DE VRIES Versuche mit *Antirrhinum* gemacht. Er untersuchte die Erblchkeitsverhältnisse der gestreiften Sippen und hat dabei sicher **i₁ i₂**-Pflanzen in der Hand gehabt. Gestreifte Sippen von

anderer genetischer Beschaffenheit gibt es im Handel nicht. Der Schilderung des Erbganges der Streifung, die DE VRIES in Bd. I der Mutationstheorie S. 494 gibt, kann ich mich noch heute nur völlig anschließen, wie schon früher S. 126 gesagt ist.

DE VRIES hat weiterhin auch Rassenkreuzungen vorgenommen und die F_2 -Spaltung analysiert. Es ist in diesem Falle noch nachträglich möglich zu sagen, was die Formel der von DE VRIES benutzten Pflanzen war. Seine „rote“ Pflanze (Mutationstheorie Bd. II, S. 196) war rot ganz (DD) in meiner Farbenbezeichnung, seine „weiße“ Pflanze war fleischfarbig delila ($pal_3 pal_3 dd$). Der Bastard $Pal_3 pal_3 Dd$ mußte die von DE VRIES beobachtete Spaltung in F_2 und F_3 ergeben. Die „weiße“ Pflanze in dem S. 352 geschilderten Versuch ist ebenfalls fleischfarbig delila gewesen.

Eine große Zahl von Kreuzungen hat endlich Miß WHELDALE ausgeführt. Ich habe bereits früher (BAUR 2) diese Versuche eingehend besprochen und die von Miß WHELDALE herausgearbeiteten Faktoren mit den meinigen zu identifizieren versucht. Danach sind die von Miß WHELDALE als „white“ bezeichneten Pflanzen offenbar identisch mit meinen „weißen“, d. h. sie sind bb . Miß WHELDALES „rose“ ist fleischfarbig ($pal_3 pal_3$) nach meiner Bezeichnung. „Crimson“ von Miß WHELDALE ist mein rot auf gelb, „magenta“ ist mein rot auf elfenbein. „Delila“ von Miß WHELDALE ist identisch mit meinem „Delila“ (dd), „ivory“ und „yellow“ entsprechen meinem „elfenbein“ bzw. „gelb“. Ob die elfenbeinfarbigem, bzw. gelben Sippen von Miß WHELDALE ff oder $pal_1 pal_1$ waren, ist nachträglich nicht mehr festzustellen. Um eine von diesen beiden Typen muß es sich aber gehandelt haben, die übrigen, genetisch andersartig bedingten Kategorien wie $ssxx$ oder $pal_3 pal_3 dd$ usw. kommen nach dem Ergebnis der von Miß WHELDALE ausgeführten Kreuzungen nicht in Frage.

Die Wirkung strengster Inzucht auf *Antirrhinum majus* und die verwandten Arten

1. Die wilden Arten

Die wilden Arten von *Antirrhinum* sind, wie früher schon mitgeteilt worden ist (S. 91), in der Mehrzahl ganz selbststeril, zum Teil aber auch mehr oder weniger selbstfertil. Einige Versuche mit selbststerilen Sippen habe ich früher (BAUR 4) bereits mitgeteilt. Auch bei den teilweise selbstfertilen wilden Sippen ist die Blüte so gebaut, daß

ohne Insektenbesuch nur ganz ausnahmsweise eine Selbstbestäubung erfolgen kann, und es ist ferner der eigene Pollen sehr viel langsamer wirksam als fremder. Das zeigt z. B. der folgende Versuch sehr deutlich: *Antirrhinum latifolium* ist im zweiten Lebensjahre meist leidlich selbstfertil, trägt allerdings dabei nur sehr viel weniger Samen und sehr viel kleinere Früchte. Wenn man nun eine Blüte mit eigenen Pollen bestäubt und 12 Stunden später mit Pollen einer anderen Spezies, etwa mit *majus*-Pollen, dann erhält man fast ausschließlich *majus*-Bastarde, also der blüteneigene Pollen bleibt fast wirkungslos. Wenn man aber eine *latifolium*-Blüte mit *latifolium*-Pollen anderer Herkunft bestäubt, und dann ebenfalls 12 Stunden später mit *majus*-Pollen, dann bekommt man fast nur reine *latifolium*-Nachkommen.

Durch diese Einrichtung ist natürlich trotz der partiellen Selbstfertilität eine Selbstbefruchtung sehr erschwert, bleibt sozusagen nur als letzter Notbehelf aufgespart.

Nachkommen aus Selbstbefruchtung zeigen bei allen + — selbstfertilen wilden Arten eine deutliche Schwächung gegenüber Nachkommen aus Fremdbefruchtung. Die Empfindlichkeit gegen Selbstbefruchtung ist bei den verschiedenen Arten und auch innerhalb einer Art bei den verschiedenen Sippen sehr verschieden groß. Sehr wenig empfindlich ist *Antirrhinum siculum*, ich habe hier bereits durch 10 Generationen hindurch einen Stamm stets mittels Selbstbefruchtung weitergezogen, ohne daß er nennenswert geschädigt wäre. *Antirrhinum latifolium* und ebenso *A. tortuosum* habe ich bisher nie länger als einmal durch Selbstbefruchtung weiter ziehen können, die so erhaltenen aus Selbstbefruchtung stammenden Pflanzen waren deutlich schwachwüchsig und völlig selbststeril.

2. Die Kulturrassen von *Antirrhinum majus*

Auch die durchweg gut selbstfertilen Kulturrassen von *A. majus* lassen deutlich erkennen, daß hier eigener Blütenstaub wesentlich langsamer wirkt als fremder. Ich habe hierüber ebenfalls einige Versuche gemacht, die mir einer etwas ausführlicheren Besprechung wert scheinen.

Zu dem Versuch benutzte ich zwei ihrer Formel nach genau bekannte Pflanzen, A. 5832 und A. 5795.

Die Pflanze A. 5832 hatte die Formel $ee\ g\ g\ i_1\ i_1\ i_2\ i_2\ ll\ vv\ xx\ cri\ cri\ pal_2\ pal_2\ pal_3\ pal_3\ pal_4\ pal_4$ d. h. sie war rot an Röhre auf elfenbein, ganz, radiär.

Die Pflanze 5795 hatte die Formel **aa gg vv cri cri** d. h. sie war dunkel zygomorph eosinrot auf elfenbein, ganz.

Eine kastrierte Blüte von A. 5832 wurde am 6. August 1918 6 p. m. mit Pollen der gleichen Pflanze bestäubt und am 7. August 8 Uhr 30 Minuten a. m. mit Pollen der Pflanze A. 5795. Die zweite Bestäubung wurde sehr vorsichtig vorgenommen, um die auf der Narbe haftenden vielleicht gerade in Keimung begriffenen Pollenkörner aus der 14 Stunden vorher vorgenommenen Selbstbestäubung nicht zu beschädigen. Es kamen infolgedessen die Pollenkörner von A. 5795 weniger gut mit der Narbe in Kontakt als die zu der ersten Bestäubung benutzten eigenen Pollenkörner.

In der so erhaltenen Nachkommenschaft mußten alle Pflanzen aus Selbstbefruchtung (A. 5832 \times A. 5832) rot an Röhre auf elfenbein ganz radiär sein, alle Nachkommen aus Fremdbefruchtung (A. 5832 \times A. 5795) dagegen dunkelrot auf elfenbein zygomorph. Diese beiden Färbungskategorien sind mit völliger Sicherheit schon an den etwa 8 Tage alten Keimlingen zu unterscheiden.

Die Samen aus dieser doppelt bestäubten Blüte wurden in S. 19, 381 ausgesät und ergaben 189 Keimlinge. Davon zeigten 124 die für „rot“ charakteristische rote Färbung der Unterseite der Kotyledonen und nur 65 hatten nicht rot gefärbte Unterseite, wie sie der Blütenfarbe rot an Röhre entspricht. Es wurden der Kontrolle wegen von jeder der beiden Kategorien je acht Keimlinge bis zur Blüte groß gezogen und die acht „hellen“ Keimlinge entwickelten sich alle zu rot an Röhre auf elfenbein ganz radiär blühenden Pflanzen und zeigten deutliche Inzuchtschwächung, die acht „roten“ Keimlinge gaben die erwarteten wesentlich kräftigeren dunkelrot auf elfenbein ganz zygomorph blühenden Bastarde.

Also der fremde Pollen, der 14 Stunden später auf die Narbe kam und noch dazu auf eine Narbe, welche bereits dicht mit eigenem Pollen bedeckt war, befruchtete doppelt so viele Eizellen als der eigene Pollen!

Ein entsprechender Versuch mit einer andern Blüte von A. 5832 (S. 19, 383) gab 78 Nachkommen aus Befruchtung durch den eigenen Pollen und 45 Nachkommen aus Befruchtung durch den fremden Pollen.

Eine dritte Blüte von A. 5832 gab bei gleicher Versuchsanstellung 44 Nachkommen aus Befruchtung durch den eigenen Pollen und 33 aus Befruchtung durch den fremden.

Daß die Zahlen stark schwanken, rührt wohl daher, daß, wenn die Narbe schon von der ersten Bestäubung dicht mit eigenem Pollen be-

deckt ist, je nachdem, ob man die fremden Pollen etwas sanfter oder nachdrücklicher auf die Narbe aufträgt, der fremde Pollen schlechter oder besser keimen wird.

Auf jeden Fall ergibt aber der Versuch, daß fremder Pollen wesentlich besser wirksam ist als eigener Pollen, selbst wenn er später und unter ungünstigeren Bedingungen auf die Narbe gelangt als der eigene Pollen.

Bei einer gleichzeitigen Bestäubung einer kastrierten Blüte von A. 5832 mit eigenem Pollen und Pollen von A. 5795 erhielt ich aus zwei Blüten 152 Nachkommen des fremden und 82 Nachkommen des eigenen Pollens. Auch hier war die Narbe zunächst mit eigenem Pollen dicht bedeckt worden und erst auf diese Decke von eigenem Pollen wurde der fremde Pollen aufgetragen, er war also von vorneherein stark benachteiligt und vollzog trotzdem die Mehrzahl der Befruchtungen.

Danach zeigen also auch die scheinbar völlig selbstfertilen Gartenrassen immer noch einen gewissen Grad von Selbststerilität.

Eine Reihe gelegentlicher Beobachtungen macht es mir sehr wahrscheinlich, daß diese partielle, nur durch besondere Versuche erkennbare Selbststerilität der Gartenrassen bei den einzelnen Sippen sehr verschieden ausgesprochen ist. Es gibt offenbar zwischen völlig selbststerilen Sippen, wie wir sie nur bei wilden Arten (auch bei wildem *A. majus* aus Spanien!) vorfinden, und den anscheinend völlig selbstfertilen Kulturrassen alle Zwischentypen.

Alle wilden Sippen von *A. majus*, die ich geprüft habe, sind zwar im einzelnen ungleich stark selbststeril, aber durchweg stärker selbststeril als die Kulturrassen.

Das ist aber bei Gartenblumen eine weit verbreitete Erscheinung und ist wohl einfach die Folge einer unbewußten Selektion in den Handelsgärtnereien, hängt mit der heute gebräuchlichen Art der Samengewinnung zusammen. Ich habe das z. B. für *Antirrhinum* und einige *Primula*-Arten in den Quedlinburger und Erfurter großen Gärtnereien sicher feststellen können.

Nachkommen aus Bestäubung mit eigenem Pollen zeigen bei *Antirrhinum* eine deutliche Inzuchtsdegeneration. Wird eine in den wichtigsten Faktoren der Größe in der Wuchsform homozygotische, bis dahin durch Fremdbestäubung weiter gezogene Sippe durch Selbstbestäubung einer Pflanze weiter gezogen, so zeigt ausnahmslos die so erhaltene Nachkommenschaft eine geringere Wüchsigkeit, d. h. die

Pflanzen entwickeln sich langsamer (blühen z. B. 8—10 Tage später) als Individuen der gleichen Sippe, welche aus Fremdbefruchtung stammen. Ferner erreichen sie nicht die Größe der Ausgangssippe und zeigen eine deutlich geringere Fertilität sowohl bei Selbstbestäubung als bei Fremdbestäubung.

Im einzelnen ist aber bei den verschiedenen Sippen diese Inzuchtwirkung sehr verschieden stark ausgesprochen.

Selbstet man Pflanzen dieser 1. Inzuchtsgeneration wiederum, so zeigt die so erhaltene nächste (zweite) Inzuchtsgeneration eine noch deutlichere Schwächung, aber der Unterschied zwischen der Generation ohne Inzucht (= Inzuchtsgeneration 0) und der Inzuchtsgeneration 1 ist stets größer als der Unterschied zwischen Generation 1 und Generation 2. Und das geht so weiter. Ich habe eine sehr große Zahl von *Antirrhinum*-Sippen, 15 und mehr Generationen, durch stetige Selbstbestäubung weiter gezogen. Immer war in den ersten Generationen die progressive Abnahme der Wüchsigkeit deutlich erkennbar und spätestens von der Inzuchtsgeneration 5 ab blieb die Sippe dann unverändert. Es kommt also jede Sippe durch fortgesetzte Selbstbestäubung ziemlich rasch zu einem gewissen „Minimum der Wüchsigkeit“, das ich als Inzuchtsminimum bezeichne. Ist dieses Minimum erreicht, was nach 2—5 Generationen der Fall zu sein pflegt, dann schadet weitere Selbstbefruchtung nicht. Im Gegenteil ist mir z. B. in meiner großen, aus A. 2 stammenden Sippe aufgefallen, daß seit der sechsten Inzuchtsgeneration etwa die Wüchsigkeit eher besser geworden ist als schlechter.

Ebenso wie die Wüchsigkeit leidet auch die Fertilität durch fortgesetzte Selbstbefruchtung, aber es kann bei einer Sippe die Wüchsigkeit sehr stark, die Fertilität weniger stark leiden oder es kann eine Sippe im Wuchs wenig, aber in der Fertilität stark leiden und endlich sowohl wie die Wüchsigkeit kann auch im gleichen Ausmaße die Fertilität heruntergehen.

Auch die in den ersten 2—3 Inzuchtsgenerationen stark verminderte Fertilität kann in späteren Inzuchtsgenerationen wieder besser werden. Das war z. B. sehr auffällig in meiner von A. 11 abstammenden Inzuchtsippe: A. 11 → A. 23 → A. 257 → A. 2234 → A. 2521 → A. 4195 → A. 5035 → A. 5103 → A. 5570 → A. 6047 → A. 6474 → A. 7055 → A. 7385. Hier war A. 11, das aus Handelssamen stammte, sehr gut fertil, A. 23 und alle seine Geschwister war mäßig fertil, A. 257 hatte großenteils taube Antheren, und seine Geschwister waren ebenso sehr schlecht fertil. Die Nachkommen von A. 257, darunter auch A. 2234 waren wieder

etwas besser fertil als die vorhergehende Generation und seit A. 2521 ist die Fertilität gleich geblieben, die Antheren der ersten Blüten sind

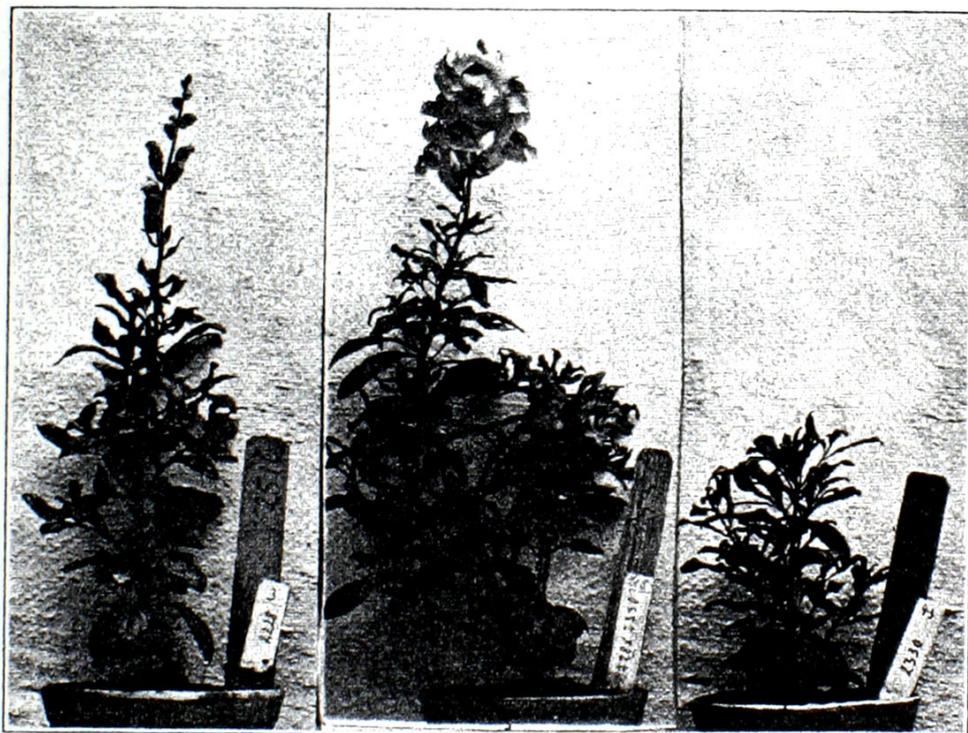
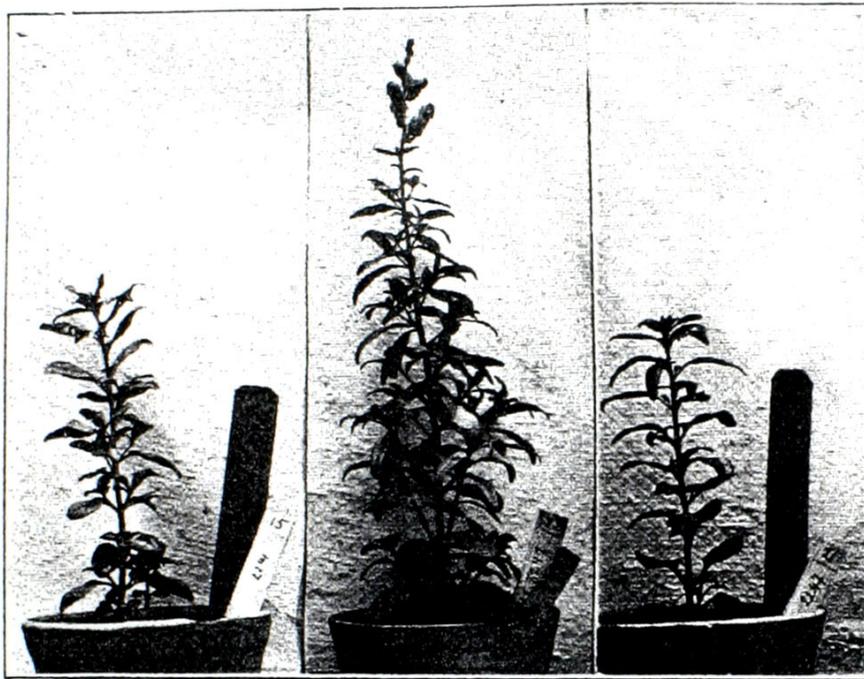


Fig. 49. Behebung der Inzuchtsdegeneration durch Kreuzung. Rechts und links die P_1 -Sippen, in der Mitte jeweils der Bastard. Gleich alte, genau gleich behandelte Pflanzen.

gewöhnlich taub, aber die späteren Blüten haben leidlich entwickelten Pollen, so daß die Erhaltung der Sippe keine Mühe machte.

Höhe der Pflanzen in cm	A. 2247 selbst		A. 2230 selbst		A. 2247 × A. 2230		F ₂ aus Selbstbefruchtung	
	1	2	1	2	1	2	1	2
33								1
32								
31							1	
30							1	4
29							1	
28					1		2	2
27							2	1
26					1		4	1
25							1	1
24							5	1
23					3		5	5
22							7	7
21					2		3	3
20		1			1		6	6
19		1			1		3	3
18		2			1		8	8
17					2		5	5
16		2					8	8
15					1		2	2
14		1					2	2
13		1					1	1
12		3						
11		1					1	1
10		1						
9		2						
8								
7		1						
6								

Zahl der Nachkommen mit diesen Höhen aus:

Die Kreuzung zweier im Inzuchtsminimum befindlichen Sippen behebt sofort die ganze Störung, sowohl der Wüchsigkeit wie der Fertilität. Fig. 49 zeigt in der oberen Reihe links einen typischen Nachkommen von A. 2241 aus Selbstbefruchtung, rechts einen typischen Nachkommen aus Selbstbefruchtung von A. 2247 und in der Mitte den Bastard A. 2241 × A. 2247. Ganz entsprechend ist in der unteren Reihe die Kreuzung A. 2228 × A. 2330 dargestellt.

Diese Behebung der Inzuchtsdegeneration durch eine Kreuzung läßt sich auch leicht durch Messen oder Wiegen der Pflanzen feststellen. In der nebenstehenden Tabelle ist angegeben, welche Höhe in cm am 2. Juli 1915 die Nachkommen hatten von A. 2247 aus Selbstbefruchtung, von A. 2230 aus Selbstbefruchtung und von A. 2247 × A. 2230 sowie endlich die Nachkommen einer geselbsteten F₁-Pflanze von A. 2247 × A. 2230. Die Durchschnittshöhe der Pflanzen aus A. 2247 × selbst war danach **13,06 cm**. Die Höhe der Pflanzen aus A. 2230 × selbst war **17,50 cm**. Die Höhe der Pflanzen aus A. 2247 × A. 2230 war **23,56 cm**, und endlich die Höhe der F₂-Pflanzen war wieder nur **20,26 cm**.

Es waren hier P₁, F₁ und F₂ am gleichen Tage unter gleichen Bedingungen ausgesät und weiterhin gleich behandelt worden. Das wurde dadurch ermöglicht, daß hier von den P₁-Pflanzen und ebenso aus der Kreuzung A. 2247 × A. 2230 ein Teil der Samen aufbewahrt und zusammen mit der F₂-Generation ausgesät wurde.

Sehr auffällig ist bei *Antirrhinum*, daß durch eine Kreuzung zweier im Inzuchtsminimum befindlicher und sehr schlecht fertiler Sippen mit einem Male auffällig fertile Pflanzen entstehen. Gerade auch in dem eben besprochenen

Falle war A. 2247 so schlecht fertil, daß nur auf etwa 5—6 Blüten eine einzige Anthere mit wenigstens teilweise funktionsfähigem Pollen kam und auch die Eizellen waren sehr schlecht fertil. Die Früchte von A. 2247 aus Selbstbefruchtung enthielten nur 10—20 Samen und blieben sehr klein und auch die mit Pollen anderer (auch gut fertiler!) Sippen bestäubten Blüten gaben einen nicht viel besseren Samenertrag. Ungefähr ebenso schlecht war die Fertilität von A. 2230. Die F_1 -Pflanzen aus der Kreuzung dieser beiden Sippen waren aber völlig normal fertil, hatten prall gefüllte Antheren und gaben aus jeder künstlich bestäubten oder von Insekten besuchten Blüte große strotzende Früchte mit je über 100 Samen. Die F_2 -Pflanzen gaben bereits wieder einen wesentlich schlechteren Samenertrag, einerlei, ob mit eigenem oder fremden Pollen bestäubt.

Diese Regel gilt für *Antirrhinum* ganz allgemein.

Alle diese Feststellungen über Inzuchtwirkung bei *Antirrhinum* sind bereits in den Jahren 1912—1914 erfolgt, ich habe aber nichts darüber publiziert. Inzwischen ist vor allem von SHULL, EAST und andern an anderen Pflanzen diese Frage so eingehend bearbeitet worden, mit Resultaten, die den meinigen so sehr entsprechen, daß ich hier auf eine ins einzelne gehende Schilderung meiner Versuche wohl verzichten darf.

Nur darauf möchte ich hinweisen, daß eine Erklärung der Inzuchtwirkung noch nicht möglich ist. Der Versuch, die Inzuchtdeneration mit der Zunahme der Homozygotie in Beziehung zu bringen, befriedigt nicht. In jeder großen F_2 -Generation aus einem geselbsteten F_1 -Individuum muß ein Teil der Individuen ebenso heterozygotisch sein, wie die F_1 -Pflanze selbst. Wenn also die Inzuchtsdegeneration dem Grade der Homozygotie entspräche, so müßten in F_2 die Nachkommen sehr ungleich „degeneriert“ sein, und es müßte vor allem möglich sein, die Inzuchtwirkung dadurch zu vermeiden, daß man scharf „nach nicht degeneriert“ hin selektioniert. Ich habe das mehrfach versucht, aber die Inzuchtsdegeneration läßt sich dadurch nicht aufhalten.

TAFELERKLÄRUNG

Alle Tafeln sind nach Aquarellen von Herrn HANS THALHEIM, Berlin, angefertigt.

Tafel I

- Fig. 1 u. 2.** Weiße (bb) Blüte.
- Fig. 3 u. 4.** Elfenbeinfarbige Blüte.
- Fig. 5 u. 6.** Mittelgelbe (ebu ebu) Blüte.
- Fig. 7 u. 8.** Gelbe Blüte (cc).
- Fig. 9.** Dunkel fuchsinrot-rosarücken auf elfenbein ganz. Innenseite ($s_1 s_1 s_2 s_2 gg vv$); alle nicht genannten Farbfaktoren „groß“ vorhanden.
- Fig. 10.** Wie 9 aber Außenseite.
- Fig. 11 u. 12.** Dunkel fuchsinrotgeadert auf gelb ganz (Formel wie Fig. 9 u. 10, aber VV u. cc . 11 = Innenseite, 12 = Außenseite. Der Röhrenteil von Fig. 12 ist in der Reproduktion etwas zu gelb ausgefallen.
- Fig. 13.** Fuchsin-fleischfarbig + Aderung auf mittelgelb ganz ($S_1 S_1 S_2 S_2 pal_3 pal_3 pal_4 pal_4 i_1 i_1 i_2 i_2 VV CC ebu ebu ll gg$) alle nicht genannten Farbfaktoren „groß“ vorhanden.
- Fig. 14.** Fuchsin-fleischfarbig (carnea) auf elfenbein ganz ($pal_3 pal_3 pal_4 pal_4 i_1 i_1 i_2 i_2 ll vv gg$) alle andern Farbfaktoren „groß“ vorhanden. (Fig. 14 unterscheidet sich somit von Fig. 13 dadurch, daß Fig. 14 $vv Ebu Ebu$, Fig. 13 aber $VV ebu ebu$ ist.)
- Fig. 15.** Fuchsin-blaßrot (rubella) auf elfenbein ganz. (Formel wie Fig. 14, nur hat Fig. 15 $Pal_3 Pal_3$.)
- Fig. 16.** Fuchsinrot auf gelb ganz ($cc ll gg vv$, alle andern Farbfaktoren „groß“ vorhanden).
- Fig. 17 (Innenseite) und 18 (Außenseite).** Dunkelfuchsinrot auf elfenbein ganz ($gg vv$, alle übrigen Farbfaktoren „groß“ vorhanden).
- Fig. 19.** Fuchsin-fleischfarbig auf gelb ganz. (Formel wie Fig. 14, aber Fig. 19 hat cc .)
- Fig. 20.** Dunkel-eosinrot auf elfenbein ganz ($aagg vv$, also gleichformelig mit Fig. 17—18, nur ist Fig. 20 aa).
- Fig. 21.** Eosinrot auf gelb ganz ($aa ll cc gg vv$, also gleichformelig wie Fig. 16, nur ist Fig. 16 AA , Fig. 21 aber aa).
- Fig. 23.** Eosinrot-rosarücken auf elfenbein Delila Außenseite. Die Innenseite zeigt keine rote Färbung. Formel wie Fig. 9 u. 10, nur ist Fig. 9 u. 10 $LLAADD$, Fig. 23 aber $llaa dd$).
- Fig. 24.** Dunkel-fuchsinrot picturatum auf elfenbein ganz, alle Farbfaktoren außer V „groß“ vorhanden.

- Fig. 25. Dunkel-fuchsinrot picturatum auf elfenbein Delila (dd vv, alle andern Farbfaktoren „groß“ vorhanden).
- Fig. 26. Dunkel-fuchsinrot picturatum auf gelb ganz (gleichformelig wie Fig. 24, nur ist Fig. 26 cc, Fig. 24 aber CC).
- Fig. 27. Fuchsinrot auf gelb Delila (unterscheidet sich von Fig. 16 dadurch, daß Fig. 16 DD, Fig. 27 aber dd ist).
- Fig. 28. Fuchsinrot auf elfenbein Delila (gleichformelig wie Fig. 27, aber Fig. 27 ist cc, Fig. 28 ist CC).

Tafel II

- Fig. 1. Gruppe von Zz-Zellen in zz-Gewebe der Blumenblattepidermis. Die Zz-Zellen „färben ab“.
- Fig. 2. Fuchsinrot gestreift auf elfenbein ganz. Späte Differenzierung vieler Zz-Zellen (llggi₂vv, alle übrigen Farbfaktoren „groß“ vorhanden).
- Fig. 3. Fuchsinrot gestreift auf gelb Delila, frühe Differenzierung weniger Zz-Zellen seitens des einen i₂-Chromomers, späte Differenzierung weniger Zz-Zellen seitens des andern Chromomers, d. h. zweierlei Scheckungstypen übereinander (vergl. S. 150). (Formel wie Fig. 2, aber Fig. 3 ist ccdd, Fig. 2 ist CCDD.)
- Fig. 4. Fuchsinrot an Röhre auf elfenbein ganz (xx pal₃ pal₂ pal₄ pal₄ i₁ i₁ i₂ i₂ llggvv, alle andern Farbfaktoren „groß“ vorhanden).
- Fig. 5 und 6. Außen- und Innenseite von fuchsingestreift auf gelb ganz. Formel wie Fig. 3, nur ist Fig. 5 u. 6 DD, während Fig. 3 dd ist.
- Fig. 7. Heterozygotenfarbe der Kreuzung fleischfarbig auf elfenbein ganz + Aderung (pal₃ pal₄ i₁ i₂ gV) × fuchsinrot gestreift auf elfenbein ganz (i₂ v g). Es liegen hier auf dem wie Taf. I, Fig. 13 (abgesehen davon, daß Fig. 13 cc ist) gefärbten Grunde rote Streifen vor.
- Fig. 8. Heterozygotenfarbe der Kreuzung dunkel-fuchsin-fleischfarbig auf elfenbein ganz (L pal₃ pal₄ i₁ i₂ v g) × fuchsin-rotgestreift auf elfenbein ganz (i₂ v g). Es sitzt hier die Streifung auf dunkelfleischfarbigem Grunde (wie Fig. 12, Taf. II).
- Fig. 9. Dunkelfuchsinrot auf elfenbein Delila mit gestreifter Röhre. (Eine in der vorliegenden Abhandlung noch nicht besprochene, auf einem besondern Faktor beruhende Mutantenfarbe.)
- Fig. 10. Heterozygotenfarbe. Fig. 10 ist Gg, aber im übrigen genau gleichformelig mit Fig. 24, Taf. I.
- Fig. 11. Dunkel-fuchsin-fleischfarbig auf gelb ganz (Außenseite). (Die Färbung der Nervatur im Röhrenteil ist in der Reproduktion zu dunkel ausgefallen.)
- Fig. 11 ist gleichformelig mit Fig. 19, Taf. I, nur ist Fig. 11 LL, während Fig. 19, Taf. I II ist.
- Fig. 12. Dunkel-fuchsin-fleischfarbig auf elfenbein ganz (Außenseite). Gleichformelig wie Fig. 11, aber CC.

- Fig. 13.** Dunkel-fuchsin-blaßrot (rubella) auf gelb ganz. Gleichformelig wie Fig. 15, Taf. I, aber Fig. 13 ist **cc** und **LL**, während Fig. 15, Taf. I **CCII** ist.
- Fig. 14.** Fuchsinrot auf elfenbein ganz (Außenseite). Gleichformelig wie Fig. 28, Taf. I, aber Fig. 14 ist **DD**, während Fig. 28, Taf. I **dd** ist.

Tafel III

- Fig. 1 und 5.** Ober- und Unterseite eines Blattes einer dunkel (**LL**)-fuchsinrot gefärbten Pflanze.
- Fig. 2 und 6.** Desgleichen einer sonst gleichformeligen **II**-Pflanze.
- Fig. 3 und 7.** Desgleichen einer elfenbeinfarbigen Pflanze. (Der Formunterschied zwischen Fig. 2 und 3 beruht auf zwei in dieser Abhandlung nicht besprochenen Erbfaktoren.)
- Fig. 4 und 8.** Blätter (jeweils Ober- und Unterseite) zweier im übrigen gleichformeliger (fleischfarbiger) Pflanzen, von denen aber Fig. 4 **TT**, Fig. 8 **tt** (perlutea) ist.
- Fig. 9 und 13.** Blätter zweier im übrigen gleichformeliger Pflanzen, von denen aber Fig. 9 **NN**, Fig. 13 **Nn** (aurea) ist.
- Fig. 10 u. 14.** Blätter zweier im übrigen gleichformeliger Pflanzen, von denen aber Fig. 10 **MarMar**, Fig. 14 **marmar** (marmorata) ist.
- Fig. 11.** Blatt einer *acroxantha*-Pflanze.
- Fig. 12.** Blatt (Unterseite!) einer fuchsinrot gestreiften Pflanze. Die Formel von Fig. 6 und Fig. 12 ist im übrigen gleich, nur ist Fig. 6 **J₂J₂**, Fig. 12 aber **i₂i₂**.
- Fig. 15.** Blatt (Unterseite) einer im übrigen mit Fig. 6 gleichformeligen **aa**-Pflanze.
- Fig. 16.** Blatt einer *Periclinalchimäre* mit zwei Zellschichten **zz** außen und **Zz** im Inneren.
- Fig. 17–19.** Blätter von **zz**-Pflanzen mit verschiedenen Scheckungstypen (vergl. S. 114).
- Fig. 20.** Junge *albovirens*-Pflanze.
- Fig. 21 u. 22.** Blätter einer *crispa* (**Cri-cri**)-Pflanze.
- Fig. 23.** Älteres Blatt einer *luteovirens* (**luvluv**)-Pflanze.
- Fig. 24.** Zum Vergleich mit Fig. 23 ein im übrigen gleichformeliges **LuvLuv**-Blatt.
- Fig. 25.** Älteres *albovirens*-Blatt.
- Fig. 26.** *Graminifolia*-Blatt.
- Fig. 27 u. 31.** Blätter einer *albovariegata*-Pflanze (in dieser Abhandlung noch nicht besprochen).
- Fig. 28.** Junges *luteovirens*-Blatt.
- Fig. 29 u. 30.** Stengel und Blattbasis zweier im übrigen gleichformeligen Pflanzen, von denen Fig. 29 **dd** und Fig. 30 **DD** ist (vergl. S. 10).

Tafel IV

- Fig. 1.** Blütenstand einer *globifera* (**gli gli**)-Pflanze.
- Fig. 2.** Teilweise nach **Gli** zurückgeschlagener (aber noch nicht ♂-fertiler) Ast **gli gli**-Pflanze.
- Fig. 3.** Blütenstand einer *globosa* (**mm**)-Pflanze, welche infolge eines besondern Erbfaktors (vergl. S. 117) teilweise entwickelte Blumenblätter hat.

- Fig. 4. Blüte einer wegen ff elfenbeinfarbigen cornuta-Pflanze (**cor cor**), hier keine Spur von roter Färbung.
- Fig. 5 und 6. Maculosa-cornuta-Pflanze $i_1 i_1 i_2 i_2$ **cor cor**.
- Fig. 7. Choripetala-Blüte.
- Fig. 8. Perlutea-Blüte.
- Fig. 9. Blüte einer wegen **pal₁ pal₁** eigentlich ebenfalls elfenbeinfarbigen Pflanze, welche aber an der Röhre, besonders an der Basis der „Hörnchen“ deutlich eine rote Tönung zeigt. Die sonst nicht unterscheidbaren genetisch verschiedenen Typen von elfenbeinfarbig ff und **pal₁ pal₁**, unterscheiden sich also in **cor cor**-Pflanzen sehr deutlich (vergl. S. 134).
- Fig. 10 u. 11. Teilweise nach Gli zurückgeschlagene Blüten auf einer **gli gli**-Pflanze.
- Fig. 12. „Blütenstand“ einer sterilis-Pflanze.
- Fig. 13. Blüte einer chlorantha-Pflanze, die „maculosa“-gefärbt ist (**chl chl i₁ i₁ i₂ i₂ gg**).
- Fig. 14. Elfenbeinfarbig radiär nicotianoides **ff ee ww**.
- Fig. 15. Elfenbeinfarbig zygomorph monstrosa nicotianoides **ff yy ww**.
- Fig. 16. Fuchsinrot auf elfenbein, ganz, zygomorph, nicotianoides.
- Fig. 17. Fuchsinrot Delila cornuta.

Tafel V

Kreuzungsbeispiel 28 (S. 83)

- Fig. 1 und 2. Die P_1 -Rassen.
- Fig. 3. = F_1 .
- Fig. 4–27. Die ohne weiteres unterscheidbaren verschiedenen F_2 -Typen (vergl. Text Seite 84–86).

Bemerkungen zu den Farbentafeln

Die Abbildungen können nur eine ganz schwache Vorstellung von der ungeheuern Mannigfaltigkeit der Typen geben. Man behalte aber im Auge, daß es z. B. alle Farben- und Zeichnungstypen einmal als „ganz“ (**DD**) und einmal als „Delila“ (**dd**) gibt. Ferner daß alle irgendwie rot gefärbten Typen einmal mit Fuchsinrot (**A**) und einmal mit Eosinrot (**a**) vorkommen, das gilt natürlich ebenso wie für die eigentlich „roten“ auch für die fleischfarbigen, die „rosarücken“ gefärbten, die gestreiften, die geaderten usw.-Kategorien. Die Mannigfaltigkeit der Kombinationen ist so groß, daß es leicht möglich ist, z. B. von weiß bis dunkelfuchsinrot eine vollkommen kontinuierliche Reihe von Blüten so nebeneinander hinzulegen, daß sogar ich selbst, mit meinem doch sicherlich besonders dafür geschulten Auge die Einzeltypen kaum unterscheiden kann. Trotz dieser scheinbaren Kontinuität der Variation ist aber die Variation ganz scharf diskontinuierlich. Zwei Stufen von rot, z. B. **II**-blaßrot und **LL**-fleischfarbig, die für das Auge völlig fließend ineinander übergehen, sind genetisch völlig scharf getrennt. Man kann durch eine Kreuzung für jede einzelne Pflanze mit voller Sicherheit bestimmen, zu welcher von den beiden Kategorien sie gehört. Die eine (**II**-blaßrot) gibt mit „rot“ gekreuzt in F_1 „rot“, die andere (**LL**-fleischfarbig) gibt mit dem gleichen „rot“ gekreuzt in F_1 dunkelrot. In dieser Weise läßt sich trotz der für das Auge bestehenden kontinuierlichen Variation die Diskontinuität immer leicht nachweisen.

Genau die gleiche Färbungsintensität kann oft auf genetisch sehr verschiedenen Wegen zustande kommen, so ist z. B. LL-blaßrot“ völlig ununterscheidbar von dem typischen „ll-rot“. Die Kreuzung dieser beiden Sippen gibt aber in F_1 dunkel (Ll)-rot und in F_2 eine entsprechende Spaltung.

Daß sind aber alles Dinge, die für jeden Genetiker heute selbstverständlich sind. Ich erwähne sie aber in der Hoffnung, daß auch einige reine Systematiker diese Abhandlung lesen, und gerade in der Systematik der Pflanzen und noch mehr der Tiere wird gegen diese Selbstverständlichkeiten noch so viel gesündigt!

Die Versuche mit *Antirrhinum majus*, von denen im Vorstehenden vorläufig zunächst ein Teil der bisherigen Resultate niedergelegt ist, werden weiter fortgeführt. Eine Publikation über die Koppelungserscheinungen, d. h. über die Chromosomentopographie, ist in Vorbereitung.

Ich würde mich freuen, wenn auch von anderer Seite mit *Antirrhinum* experimentiert würde, ich bin gern bereit, Material von meinen reinen Sippen und von meinen Mutanten zu diesem Zwecke abzugeben.

Berlin, Landwirtsch. Hochschule. Institut für Vererbungsforschung.
24. II. 24.

Bemerkungen zu den Stammbaumtafeln

Dargestellt sind alle durch Selbstbestäubung erhaltenen Nachkommen von A_2 , soweit von ihnen ebenfalls durch Selbstbestäubung Nachkommenschaft herangezogen worden ist. Angegeben ist für jede Pflanze ihre Stammbuchnummer, darunter ihre Farbe und darunter dann die Beschaffenheit ihrer Nachkommenschaft. Für die am Kopfe von Stammbaum 3 stehende Pflanze A. 2249 zum Beispiel ist somit die Angabe der Tafel folgendermaßen zu lesen: A. 2249 hatte gestreifte Blüten und gab aus Selbstbefruchtung in S. 13. 23 (Saat Nr. 23 des Jahres 1913) eine Nachkommenschaft von 85 Pflanzen, von denen 84 gestreift, 1 rot waren. Aus dieser Aussaat wurden 5 Pflanzen, nämlich A. 3163, A. 2533, A. 3162, A. 3136, A. 2897 zu Stammpflanzen gemacht und weiter verfolgt usw. Das Zeichen ■ neben einer Pflanze bedeutet, daß in ihrer Nachkommenschaft eine Mutante aufgetreten ist.

IM TEXT ZITIERTE LITERATUR

- BAUR, E. (1): Untersuchungen über die Erblchkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 25, 1907, S. 442 und Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 1, 1908, S. 124.
- , — (2): Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 3, 1910, S. 34.
- , — (3): Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. II. Faktorenkoppelung. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 6, 1912, S. 201.
- , — (4): Mutationen von *Antirrhinum majus*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 19, 1918, S. 177.
- CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit blaß (-gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 1, 1909, S. 291.
- DARWIN, Ch.: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation. Deutsch von V. CARUS. 3. Aufl. Stuttgart 1878, Bd. II, S. 50.
- GOLDSCHMIDT, R.: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, (Borntraeger, 1920).
- HERIBERT-NILSSON, N. (1): Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, 12, 1915.
- , — (2): Die Variation der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 8, 1912, S. 89.
- , — (3): Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2, 14, 1918.
- JOHANNSEN, W. (1): Über Erblchkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena (Fischer) 1903.
- , — (2): Some remarks about Units in Heredity. Hereditas 4, 1923, S. 133.
- LOTSY, S. P. (1): Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre 8, 1912, S. 325.
- , — (2): Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*. Rapports 4. ième Confér. internat. de Génétique Paris 1911. Paris 1913, S. 416.
- , — (3): La théorie du croisement. Arch. néerland. Scienc. exact. et naturell. Série III B. 2, 1914, S. 178.

- LOTSY, S. P. (4): *Antirrhinum rhinantoides*, une nouvelle espèce Linnéenne, obtenue expérimentalement. Arch. Néerl. Scienc. exact et naturell. 3, 1916, S. 195.
- DE VRIES, H.: Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901—03.
- WHELDALE, M. (1): Inheritance of Flower Colour in *Antirrhinum majus*. Proc. Roy. Soc. London B 79, 1907, S. 288.
- , — (2): Further Observations upon the Inheritance of Flower Colour in *Antirrhinum majus*. Rep. Evolut. Committee Roy. Soc. London V, 1909, S. 1.
- , — (3): Die Vererbung der Blütenfarbe bei *Antirrhinum majus*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre. 3, 1910, S. 311.
- WINKLER, H.: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Münchener Verhandlungsbericht. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre Bd. 33.
-