

# Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

---

## Einleitung.

Bei meinen Untersuchungen über die Kreuzung verschiedener Varietäten von *Linum usitatissimum* L. beabsichtigte ich auch das Verhalten der Blütenfarbe zu studieren um die genotypische Zusammensetzung und den Zusammenhang der Varietäten in bezug auf dieses Merkmal zu bestimmen. Weil ich aber aus früher gemachten Beobachtungen wusste, dass mit der Farbe der Blüte andere Merkmale eng zusammenhängen: nämlich die Farbe der Staubbeutel und die der Samen, die Beschaffenheit der Kronblätter, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen, habe ich das Verhalten dieser Merkmale ebenfalls untersucht.

Von den zahlreichen Varietäten von *L. usitatissimum* sind sechs zu den Versuchen benutzt worden und zwischen diesen wurden Kreuzungen ausgeführt. Eine dieser sechs Varietäten ist der gewöhnliche in der niederländischen Provinz Groningen aus russischen Samen kultivierte Lein. Die Blüte derselben ist ziemlich tief-blau gefärbt mit einem

Stich ins violette und ein wenig dunkler als B. 1215<sup>1)</sup>; der Nagel des Kronblattes ist gelb, während die vom Nagel ausgehenden Adern fast rein blau sind und dunkler als die zwischen den Adern liegenden Teile der Spreite, d. h. als die *Intervenía*<sup>2)</sup>).

Die zweite Varietät ist eine schon in früheren Mitteilungen<sup>3)</sup> erwähnte, welche aus Ägypten erhalten und mit dem Namen *ägyptischer Lein* bezeichnet wurde. Die Blüte ist viel grösser als die des gewöhnlichen Leins und scheint dunkler gefärbt. Werden aber gleich grosse Teile beider Kronblätter miteinander verglichen z. B. wenn auf beide Kronblätter weisses Papier mit gleich grossem Loch gelegt wird, so ergibt sich, dass der Farbenton beider derselbe ist.

Drittens wurde gebraucht *Linum usitatissimum crepitans* Böningh, die Form mit aufspringenden Früchten, von mir früher<sup>4)</sup> ausführlich beschrieben. Die Farbe der Blüte ist auch die nämliche wie die des gewöhnlichen Leins. Die Adern sind aber nur in der unteren Hälfte des Kronblattes dunkler gefärbt als die *Intervenía*. Hierdurch und infolge der geringeren Breite des Kronblattes scheint die Blüte etwas heller gefärbt als die des gewöhnlichen Leins.

<sup>1)</sup> B. bedeutet hier und im folgenden bei der Angabe von Farben: Baumann's neue Farbentontarte, System Prase; die Nummer ist die des Farbenblattes des Farbentontblockes. Diese Karte ist käuflich zu erhalten von P. Baumann, Aue in Sachsen.

<sup>2)</sup> John Lindley, *An Introduction to Botany*. 1839, S. 131.

<sup>3)</sup> Der Flachsstengel, eine statistisch anatomische Monographie. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem. Verz. 3, Deel VI, Stuk 4, 1907, S. 22.

Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 206.

Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. X, 1913, S. 71.

Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI, 1914, S. 55.

<sup>4)</sup> Der Flachsstengel, S. 24—29.

Die vierte Varietät hat sehr hellblaue Blüten mit geringem violetterem Ton (ein wenig heller als B. 1232) und mit deutlichen, dunkelblau erscheinenden Adern, welche aber etwas heller gefärbt sind als beim gewöhnlichen Lein. Die Form wurde im Jahre 1906 aus einer von russischen Samen stammenden Kultur des gewöhnlichen Leins isoliert und hat sich seitdem konstant erhalten.

Die zwei übrigen Varietäten haben weisse Blüten. Bei einer derselben stimmt die Blüte in ihrer Grösse mit der des gewöhnlichen blaublühenden Leins überein. Diese Varietät wird in der niederländischen Provinz Friesland kultiviert.

Die andere weissblühende Varietät wurde von Mrs. Vilmorin-Andrieux et Cie. in Paris erhalten. Die Blüte ist kleiner, die Kronblätter sind bedeutend schmaler, zudem ist der obere Rand einigermassen runzelig oder gekräuselt und sind die Seitenränder nach oben eingerollt. Die Staubbeutel sind gelb und die Samen etwas grünlich gelb; während bei den fünf anderen Varietäten, auch bei der anderen weissblühenden, die Kronblätter ebenflächig, die Staubbeutel blau und die Samen braun gefärbt sind. Die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen sind bei diesem weissen Lein geringer als bei den fünf anderen Varietäten.

Ausser diesen sechs Varietäten gibt es noch andere, welche geringe, aber erbliche Unterschiede in der Blütenfarbe unter einander und mit ersteren aufweisen. Eine derselben hat äusserst hellblaue, fast weisse Blüten, nur die Adern sind deutlich blau, obgleich noch heller als bei der obengenannten hellblauen Form. Die Staubbeutel sind gelb und die Samen braun. Von drei anderen ist die Blütenfarbe heller oder dunkler violett (B. 1254, 1254—1255, 1255), viel mehr nach dem Roten abweichend als beim gewöhnlichen Lein; eine derselben hat entschieden eine rot-violette Farbe.

Bei allen sind die Adern bläulich, die Staubbeutel blau und die Samen braun. Ausserdem habe ich in meinen Kulturen noch eine Varietät mit hell-rosa Blüten, gelben Staubbeuteln und braunen Samen. Diese letztere und zwei der violettblühenden Formen erhielt ich vom Herrn Dr. Althausen in Petersburg, die beiden übrigen habe ich selbst aus dem hier angebauten russischen Lein isoliert. Die Untersuchung der genotypischen Zusammensetzung dieser letzten fünf Varietäten ist nur noch im Anfang und demzufolge werden erst nach einigen Jahren die Resultate mitgeteilt werden können. Die Varietäten sind nur genannt um zu zeigen, dass die Anzahl der sich in der Blütenfarbe voneinander unterscheidenden Formen von *Linum usitatissimum* eine grosse ist. Die hier beschriebenen Untersuchungen beziehen sich aber nur auf die sechs ersteren.

Für die Versuche wurden immer reine Linien benutzt und fast stets wurden die reziproken Kreuzungen ausgeführt. Die nachfolgenden Generationen wurden alle gezüchtet aus Samen welche durch Selbstbefruchtung entstanden. In der folgenden Übersicht der Kreuzungen werde ich oft der Kürze wegen die Blütenfarbe der sechs untersuchten Varietäten andeuten mit dunkelblau für den gewöhnlichen blauen Lein <sup>1)</sup>, ägyptisch blau für den ägyptischen Lein, crepitans blau für *L. crepitans*, hellblau für die hellblaublühende Form; weiss für den gewöhnlichen weissen Lein und gekräuselt weiss für die von M. Vilmorin erhaltene Varietät.

Bei den Angaben der Kreuzungen ist stets die Mutterpflanze zuerst genannt.

<sup>1)</sup> In der Literatur wird die Blütenfarbe der Leinpflanze meistens nicht mit dunkelblau, sondern mit hellblau angedeutet. Im Gegensatz zur Blütenfarbe der Varietät mit noch helleren Blumen, hier der hellblaue Lein genannt, ist der Ausdruck dunkelblau in der vorliegenden Mitteilung aber am deutlichsten.

Bei meinen Untersuchungen bin ich immer von der Blütenfarbe ausgegangen und habe im Zusammenhang damit die anderen Merkmale berücksichtigt. Aus diesem Grunde und weil die Blütenfarbe grössere Unterschiede als die übrigen Merkmale aufweist, werde ich auch bei der Besprechung der verschiedenen Kreuzungen die Blütenfarbe in den Vordergrund stellen und die Kreuzungen durch Angabe der Blütenfarbe der benutzten Varietäten andeuten.

## KAPITEL I.

### Die Kreuzungen.

Bei Untersuchungen wie die hier zu beschreibenden glaube ich, dass es erwünscht ist, alle Beobachtungen mitzuteilen und nicht nur diejenigen, woraus die Resultate abgeleitet wurden. Um aber bei der Besprechung der aus den Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen nicht an mehreren Stellen Mitteilungen machen zu müssen, welche dort keine Bedeutung haben und welche die Vorstellung nur verwickelter machen und um Wiederholungen vorzubeugen, habe ich es vorgezogen alle Beobachtungen in diesem Kapitel zusammenzufassen und ohne weiteres so kurz wie möglich zu beschreiben. Nur diejenigen, welche sich auf die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen beziehen, bleiben hier unberücksichtigt, weil es geeigneter ist diese Merkmale an anderer Stelle zu besprechen. Alle aus den Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen in bezug auf die genotypische Zusammensetzung der verschiedenen Varietäten und die Wirkung der Faktoren werden später behandelt werden. Dabei wird stets das hier mitgeteilte benutzt werden und werde ich immer die betreffenden Beobachtungen andeuten.

1a. **Dunkelblau** × **ägyptisch blau**.

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 7.

$F_1$  bestand aus 17 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 7  $F_1$ -Pflanzen: 140 Individuen.

$F_3$ , die Nachkommen von 27  $F_2$ -Pflanzen: 280 Individuen.

$F_4$ , die Nachkommen von 1  $F_3$ -Pflanze: 40 Individuen.

**1b. Ägyptisch blau  $\times$  dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 9.

$F_1$  bestand aus 28 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 14  $F_1$ -Pflanzen: 170 Individuen.

$F_3$ , die Nachkommen von 13  $F_2$ -Pflanzen: 130 Individuen.

$F_4$ , die Nachkommen von 2  $F_3$ -Pflanzen: 100 Individuen.

Die Nachkommen zeigten in allen Generationen die blaue Farbe der Blüte und der Staubbeutel und die braune Farbe der Samen der P-Formen und hatten wie diese flache Kronblätter.

**2a. Dunkelblau  $\times$  crepitans blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 5.

$F_1$  bestand aus 15 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 8  $F_1$ -Pflanzen: 50 Individuen.

**2b. Crepitans blau  $\times$  dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 9.

$F_1$  bestand aus 27 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 11  $F_1$ -Pflanzen: 129 Individuen.

$F_3$ , die Nachkommen von 3  $F_2$ -Pflanzen: 315 Individuen.

Die Farbe der Blüte, der Staubbeutel und der Samen aller Nachkommen stimmte vollkommen mit der der beiden P-Varietäten überein und wie bei diesen waren die Kronblätter flach.

**3a. Ägyptisch blau  $\times$  crepitans blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 6.

$F_1$  bestand aus 11 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 7  $F_1$ -Pflanzen: 116 Individuen.

$F_3$ , die Nachkommen von 10  $F_2$ -Pflanzen: 524 Individuen.

$F_4$ , die Nachkommen von 7  $F_3$ -Pflanzen: 208 Individuen.

$F_5$ , die Nachkommen von 5  $F_4$ -Pflanzen: 490 Individuen.

**3b. Crepitans blau  $\times$  ägyptisch blau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 6.

$F_1$  bestand aus 23 Individuen.

$F_2$ , die Nachkommen von 4  $F_1$ -Pflanzen: 73 Individuen.

$F_3$ , die Nachkommen von 9  $F_2$ -Pflanzen: 453 Individuen.

In allen Generationen zeigten alle Individuen die blaue Farbe der Blüte und der Staubbeutel, die braune Farbe der Samen und das Flachsein der Kronblätter der P-Varietäten.

**4a. Dunkelblau  $\times$  hellblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 2.

$F_1$  bestand aus 12 Individuen mit Blüten, welche vollkommen mit der der dunkelblauen P-Varietät übereinstimmten.

$F_2$ , die Nachkommen von 6  $F_1$ -Pflanzen, bestand aus 154 Individuen; von diesen hatten 40 hellblaue und 114 dunkelblaue Blüten.

**4b. Hellblau  $\times$  dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 8.

$F_1$  bestand aus 53 Individuen. Die Blütenfarbe derselben stimmte mit der der reziproken  $F_1$ -Pflanzen überein.

$F_2$ , die Nachkommen von 8  $F_1$ -Individuen, umfasste 230 Individuen, 61 mit hellblauen, 169 mit dunkelblauen Blüten.

$F_3$ , von 5 hellblauen  $F_2$ -Pflanzen stammend, zeigte hellblaue Blüten bei allen 250 Pflanzen.

Von 2  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten spaltete die eine sich in  $F_3$  in 37 dunkelblau und 13 hellblau, während die andere 50 dunkelblaue  $F_3$ -Individuen gab.

Alle Nachkommen hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

**5a. Hellblau  $\times$  weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 11.

$F_1$  bestand aus 69 Individuen.

**5b. Weiss  $\times$  hellblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 4.

$F_1$  bestand aus 24 Individuen.

Die reziproken Kreuzungen stimmten in ihrem Verhalten miteinander überein, dieselben werden deshalb weiter zusammen beschrieben werden.

Die Blütenfarbe der ersten Generation war viel dunkler als die der hellblauen Varietät und nur ein wenig heller und etwas weniger violett als die des gewöhnlichen dunkelblauen Leins. Der Unterschied mit dem gewöhnlichen Lein war aber nur scheinbar und wurde verursacht dadurch, dass die Adern, welche bei allen blauen Varietäten viel dunkler als die *Intervenia* sind, bei diesen Hybriden nicht dunkler gefärbt waren als der übrige Teil der Spreite. Die ganze Spreite war einfarbig und es sah aus als ob die Adern fehlten. Ich werde im folgenden derartige Blüten der Kürze wegen mit dunkelblau ohne Adern bezeichnen, im Gegensatz zu dunkelblau mit Adern, wie es beim gewöhnlichen und ägyptischen Lein und bei *L. crepitans* vorkommt.

In der zweiten Generation, von 14  $F_1$ -Pflanzen stammend, trat Spaltung auf. Ausser weissen und hellblauen Individuen wie die *P*-Varietäten und blauen wie die  $F_1$ -Pflanzen kamen in  $F_2$  auch äusserst hellblaue vor. Die Spreite der Kronblätter war bei diesen Pflanzen gleichmässig gefärbt, die Farbe der Adern war nicht dunkelblau sondern derjenigen der *Intervenia* gleich. Dadurch waren die Adern unsichtbar, wie das auch bei den dunkler gefärbten  $F_1$ -Pflanzen und den damit übereinstimmenden  $F_2$ -Pflanzen der Fall war. Solche Blüten werde ich mit hellblau ohne Adern andeuten, im Gegensatz zu hellblau mit Adern der hellblauen Varietät. Weiter kamen auch noch Pflanzen mit dunkelblauen Blüten vor, welche der Blüte des gewöhnlichen Leins in der Farbe der Spreite und der Adern vollkommen gleich waren.

Das Zahlenverhältnis der verschiedenen genannten Phaenotypen war das folgende: dunkelblau mit Adern 93, dunkelblau ohne Adern 194, hellblau mit Adern 28, hellblau ohne Adern 68, weiss 125.

18  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern wurden weiter gezüchtet. 8 derselben erwiesen sich als

konstant und gaben eine  $F_3$  von zusammen 485 Individuen, alle ebenfalls dunkelblau mit Adern, ebenso wie die 100  $F_4$ -Individuen von 4  $F_3$ -Pflanzen stammend.

Die 10 anderen  $F_2$ -Individuen mit dunkelblauen Blüten mit Adern spalteten alle in  $F_3$ , zusammen in 293 dunkelblau mit Adern und 102 hellblau mit Adern.

Von den 8 weiter kultivierten  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern spalteten 5 in den 5 Phaenotypen der zweiten Generation, zusammen: 68 dunkelblau mit Adern, 111 dunkelblau ohne Adern, 20 hellblau mit Adern, 44 hellblau ohne Adern und 90 weiss. Die 3 anderen spalteten in dunkelblau mit Adern, dunkelblau ohne Adern und weiss zusammen 43, 74 und 34.

Alle 5 untersuchten  $F_2$ -Individuen deren Blüten hellblau mit Adern waren, ergaben sich als konstant denn sie lieferten zusammen eine Nachkommenschaft von 426 Individuen, alle hellblau mit Adern.

Die 10 untersuchten  $F_2$ -Individuen mit hellblauen Blüten ohne Adern spalteten alle in der nämlichen Weise und mit demselben Zahlenverhältnis und gaben zusammen: 103 hellblau mit Adern, 194 hellblau ohne Adern und 107 weiss.

Die 6 weiter gezüchteten weissen  $F_2$ -Pflanzen gaben nur weisse Nachkommen, zusammen 175 Individuen, während 2 von diesen  $F_3$ -Pflanzen eine  $F_4$  von zusammen 85 weissen lieferten.

Alle Nachkommen dieser beiden Kreuzungen zwischen hellblau und weiss hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen wie die beiden P-Varietäten.

#### 6. Hellblau $\times$ gekräuselt weiss.

Zwischen diesen beiden Varietäten wurde nur diejenige Kreuzung ausgeführt bei welcher die Mutterpflanze hellblau war. Die Anzahl der Kreuzungen betrug 3.

$F_1$  bestand aus 16 Individuen.

Die Farbe der Blüte war viel dunkler als die des hellblauen Leins, dieselbe stimmte vollkommen mit der des

gewöhnlichen Leins überein, auch in den Adern. Die Kronblätter waren flach, die Staubbeutel blau und die Samen braun wie bei der hellblauen P-Form.

In  $F_2$ , von den gesamten  $F_1$ -Pflanzen stammend, trat Spaltung auf in dunkelblau mit Adern 298, hellblau mit Adern 96, und weiss 91. Die beiden blauen Phaenotypen hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen, der weisse hatte gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen wie die weisse P-Varietät.

Von den 14 weiter kultivierten  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern waren 3 konstant und gaben eine  $F_3$  von zusammen 202 Individuen alle dunkelblau mit Adern. Zwei spalteten in  $F_3$  in 146 dunkelblau mit Adern und 46 weiss; eine andere  $F_2$ -Pflanze gab 40 dunkelblau mit Adern und 11 hellblau mit Adern, während die 8 übrigen sich wie  $F_1$  spalteten in 106 dunkelblau mit Adern, 40 hellblau mit Adern und 44 weiss.

Von 9 der  $F_2$ -Individuen mit hellblauen Blüten mit Adern wurde die  $F_3$ -Generation gezüchtet. Zwei dieser  $F_2$ -Pflanzen gaben nur hellblau mit Adern, zusammen 224 Individuen; die übrigen 7 spalteten alle, zusammen in 461 hellblau mit Adern und 140 weiss.

Von den weissen  $F_2$ -Pflanzen wurden 6 weiter gezüchtet. Diese gaben nur weissblühende  $F_3$ -Pflanzen, zusammen 267 Individuen.

In allen Generationen hatten die blaublühenden Individuen flache Kronblättter mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen, die weissblühenden gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

#### 7. Dunkelblau $\times$ weiss.

Zwischen diesen beiden Varietäten wurde nur diese Kreuzung ausgeführt.

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 7.

$F_1$  bestand aus 11 Individuen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern. Dieselben stimmten in ihrer Farbe mit den

Blüten der  $F_1$ -Pflanzen der Kreuzung von hellblau und weiss überein.

In  $F_2$ , von den gesamten  $F_1$ -Pflanzen stammend, trat Spaltung auf in 166 dunkelblau mit Adern, 336 dunkelblau ohne Adern und 163 weiss.

Zwei der  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern gaben eine  $F_3$  ebenfalls dunkelblau mit Adern, zusammen 48 Individuen.

Eine  $F_2$ -Pflanze, dunkelblau ohne Adern spaltete in  $F_3$  und gab dunkelblau mit Adern, dunkelblau ohne Adern und weiss. Die totale Anzahl der Individuen betrug 100, die Anzahl der verschiedenen Phaenotypen wurde aber nicht bestimmt.

Zwei weisse  $F_2$ -Pflanzen gaben zusammen 85 weisse  $F_3$ -Individuen und 2 dieser  $F_3$  wieder 42 weisse  $F_4$ .

Alle Nachkommen dieser Kreuzung hatten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

#### 8. Weiss $\times$ ägyptisch blau.

Von den beiden reziproken Kreuzungen wurde nur diese ausgeführt.

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 5.

$F_1$  bestand aus 16 Pflanzen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern.

In  $F_2$ , die Nachkommenschaft der gesamten  $F_1$ -Pflanzen, trat Spaltung auf in dunkelblau mit Adern 218, dunkelblau ohne Adern 426 und weiss 207.

Zwei der  $F_2$ -Pflanzen mit dunkelblauen Blüten mit Adern wurden nachgezüchtet. Dieselben gaben zusammen 100  $F_3$ -Pflanzen alle dunkelblau mit Adern.

6  $F_2$ -Individuen mit dunkelblauen Blüten ohne Adern spalteten in den drei Phaenotypen der zweiten Generation und gaben zusammen 116 dunkelblau mit Adern, 223 dunkelblau ohne Adern und 101 weiss.

Die weissen  $F_2$ -Pflanzen gaben nur weisse Nachkommen, im ganzen wurden 271  $F_3$ -Individuen von 6  $F_2$ -Pflanzen

stammend, studiert. Eine von diesen  $F_3$ -Pflanzen gab 24 weisse  $F_4$ -Individuen.

Alle Nachkommen dieser Kreuzung zeigten flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen.

**9a. Dunkelblau  $\times$  gekräuselt weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 12.

$F_1$  bestand aus 31 Pflanzen, alle mit dunkelblauen, flachen Kronblättern mit Adern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen.

In  $F_2$ , die Nachkommen der gesamten  $F_1$ -Pflanzen, trat Spaltung auf in 795 dunkelblau mit Adern, flach, blaue Staubbeutel und braune Samen und 199 weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

**9b. Gekräuselt weiss  $\times$  dunkelblau.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 15.

$F_1$  bestand aus 31 Pflanzen, alle Blüten waren flach, dunkelblau mit Adern, die Staubbeutel blau, und die Samen braun.

$F_2$ , die Nachkommenschaft der gesamten  $F_1$ -Pflanzen, bestand aus 517 Individuen blau mit Adern, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen und 119 Individuen weiss, gekräuselt, mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen.

**10. Ägyptisch blau  $\times$  gekräuselt weiss und reziprok.**

Diese beiden Varietäten wurden zwar reziprok gekreuzt, aber die  $F_2$ -Nachkommen wurden in einigen Kulturen nicht getrennt gehalten. Weil aber in denjenigen Fällen, wo dies wohl geschah dieselben Resultate erhalten wurden, können alle Beobachtungen ohne weiteres zusammen betrachtet werden. Die Anzahl der Kreuzungen betrug für ägyptisch blau  $\times$  gekräuselt weiss 20, für die reziproke Kreuzung 12; die Anzahl der  $F_1$ -Pflanzen war für erstere 30, für die zweite 12. Alle  $F_1$ -Pflanzen hatten flache Kronblätter, dunkelblau mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen.

$F_2$ , in verschiedenen Jahren gezüchtet, bestand zusammen aus 1554 dunkelblau mit Adern, 424 weiss.

Von den blaublühenden  $F_2$ -Pflanzen wurden 43 weiter kultiviert.

13 von diesen erwiesen sich als konstant und gaben nur Nachkommen mit dunkelblauen Blüten mit Adern zusammen 234 Individuen. Hiervon gaben 7 eine  $F_4$  ebenfalls dunkelblau mit Adern in allen 163 Individuen.

Die 30 übrigen  $F_2$ -Pflanzen spalteten wieder zusammen in 804 dunkelblau mit Adern und 204 weiss.

Von 26 dieser blauen  $F_3$  wurde  $F_4$  gezüchtet. Es ergab sich dabei, dass 8 derselben nur blaue Nachkommen lieferten, zusammen 312 Individuen, während 18 wieder spalteten in 748 dunkelblau mit Adern und 172 weiss.

Die weissen  $F_2$ -Pflanzen lieferten nur weisse Nachkommen. 27 weisse  $F_2$ -Individuen gaben 741 weisse  $F_3$ -Pflanzen, 25 von diesen lieferten eine  $F_4$  von 600 weissen und 2  $F_4$ -Pflanzen gaben wieder 38 weisse  $F_5$ -Individuen.

In allen Generationen hatten die blau blühenden Pflanzen flache Kronblätter mit Adern, blaue Staubbeutel und braune Samen; die weiss blühenden gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

**11a. Weiss  $\times$  gekräuselt weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 10.

$F_1$  bestand aus 79 Individuen.

Die Blüten dieser  $F_1$ -Pflanzen waren nicht weiss, sondern blau gefärbt, durch das Fehlen der Adern scheinbar etwas heller und weniger violett als die des gewöhnlichen Leins. Sie stimmten in ihrer Farbe mit den Blüten der  $F_1$ -Pflanzen aus den Kreuzungen weiss mit hellblau und weiss mit dunkelblau überein. Die Kronblätter waren flach, die Staubbeutel blau und die Samen braun.

**11b. Gekräuselt weiss  $\times$  weiss.**

Die Anzahl der Kreuzungen betrug 8.

$F_1$  bestand aus 58 Individuen, mit blauen Blüten, welche denjenigen der reziproken Kreuzung gleich waren.

Bei beiden Kreuzungen trat in  $F_2$ , welche von der gesamten  $F_1$  stammte, in der nämlichen Weise Spaltung auf. Die Nachkommen beider werden deshalb im folgenden

zusammen betrachtet werden. Die zweite Generation zeigte fünf Phaenotypen. Auser den beiden weissblühenden P-Varietäten und den mit  $F_1$  übereinstimmenden blauen ohne Adern mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen traten noch zwei andere Formen auf, nämlich: eine dunkelblaue mit Adern, mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen, vollkommen mit dem gewöhnlichen Lein übereinstimmend und ein neuer Phaenotypus nämlich eine weisse Form mit flachen Kronblättern, aber mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Das Zahlenverhältnis der fünf Phaenotypen war: dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 213; dunkelblau ohne Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 397; weiss, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun 203; weiss, Kronblätter gekräuselt, Staubbeutel gelb, Samen gelb 167; weiss, Kronblätter flach, Staubbeutel gelb, Samen gelb 74.

Das Verhalten in  $F_3$  war sehr verwickelt. Einer der fünf  $F_2$ -Phaenotypen gab eine konstante Nachkommenchaft; von drei anderen Phaenotypen spalteten einige der Individuen wohl in  $F_3$  andere dagegen nicht und vom fünften Phaenotypus spalteten zwar alle  $F_2$ -Individuen in  $F_3$ , aber ein Teil derselben in der einen, die übrigen in einer anderen Weise.

Zwei der vier untersuchten Individuen mit dunkelblauen Blüten mit Adern, mit blauen Staubbeuteln und braunen Samen spalteten nicht. Diese gaben eine  $F_3$  von zusammen 409 Pflanzen, welche mit den beiden  $F_2$ -Pflanzen übereinstimmten. Die zwei anderen spalteten, zusammen in 60 dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun und 21 weiss, Kronblätter gekräuselt, Staubbeutel gelb, Samen gelb.

Von 6  $F_2$ -Individuen dunkelblau ohne Adern, mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und gelben

Samen wurde  $F_3$  gezüchtet. Fünf derselben spalteten sich wie  $F_1$  in 5 Phaenotypen: 31 dunkelblau mit Adern, Kronblätter flach, Staubbeutel blau, Samen braun; 63 dunkelblau ohne Adern, flache Kronblätter, Staubbeutel blau, Samen braun; 34 weiss, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen; 23 weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel, gelbe Samen und 9 weiss, flach, gelbe Staubbeutel, gelbe Samen.

Die andere spaltete in drei Phaenotypen: dunkelblau mit Adern, flach, Staubbeutel blau, Samen braun 4; dunkelblau ohne Adern, flach, Staubbeutel blau, Samen braun 8; weiss, flach, blaue Staubbeutel, braune Samen 2.

Von den weissen  $F_2$ -Pflanzen spaltete der Phaenotypus mit flachen Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen nicht. Sieben dieser Pflanzen gaben eine mit denselben übereinstimmende  $F_3$  von zusammen 402 Individuen.

Von den beiden anderen weissen  $F_2$ -Phaenotypen spalteten einige Individuen und andere züchteten rein.

Von 45 weissen  $F_2$ -Individuen mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen gaben 18 nur dergleiche Nachkommen, zusammen 1317 Pflanzen.

Die 27 anderen spalteten zusammen in 1271 weiss, flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen und 361 weiss, gekräuselte Kronblätter, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen.

23  $F_2$ -Individuen weiss, gekräuselt, gelbe Staubbeutel und gelbe Samen lieferten eine  $F_3$ . Hiervon gaben 7 nur Individuen wie die  $F_2$ -Mutterpflanzen, zusammen 395. Die 16 anderen spalteten alle in weiss, mit gekräuselten Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen und weiss, mit flachen Kronblättern, gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Die Anzahl dieser zwei Phaenotypen wurde nicht jede für sich bestimmt, nur die Anzahl von beiden zusammen und diese betrug 781.

## KAPITEL II.

### Die Faktoren für die Blütenfarbe.

Aus den im vorigen Kapitel mitgeteilten Beobachtungen ist es nun möglich die genotypische Zusammensetzung der verschiedenen Varietäten in bezug auf die hier angeführten Merkmale zu bestimmen. Ich werde aber zuerst nur das Verhalten der Blütenfarbe besprechen um daraus das Vorhandensein verschiedener Faktoren abzuleiten. Die übrigen Merkmale, die Farbe der Staubbeutel und der Samen, das Flach- oder Gekräuseltsein der Kronblätter, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen werden erst später behandelt werden.

Bei den Kreuzungen zwischen dem gewöhnlichen Lein, dem ägyptischen Lein und *L. crepitans*, welche alle drei dunkelblaue, in Farbe äusserlich miteinander übereinstimmende Blüten haben, zeigten auch alle Nachkommen diese Blütenfarbe. Im ganzen wurden von den 3 verschiedenen reziprok ausgeführten Kreuzungen (1a, 1b, 2a, 2b, 3a, 3b, S. 222—223) 3339 Individuen der 1. 2. 3. 4. und 5. Generation wahrgenommen und alle diese stimmten in ihrer Blütenfarbe mit den P-Varietäten überein. Bei der Kreuzung trat keine andere Blütenfarbe auf, weder dunkler noch heller gefärbte, noch weisse Blumen kamen vor. Hieraus geht hervor, dass der Faktor oder die Faktoren, welche die Blütenfarbe bedingen, bei diesen drei Varietäten die nämlichen sind.

Eine dieser Varietäten und zwar der gewöhnliche dunkelblaue Lein mit dem hellblauen gekreuzt (4a, 4b, S. 224) gab in  $F_1$  die dunkelblaue P-Varietät, und in  $F_2$  Spaltung in den beiden P-Formen. Während die hellblauen in  $F_3$  nicht wieder spalteten, trat bei den dunkelblauen bei einigen Individuen Spaltung auf, bei anderen nicht. Nach den oben mitgeteilten Beobachtungen war das Zahlenverhältnis der hellblauen und dunkelblauen Individuen bei der Spaltung; 40 : 114; 61 : 169 und 13 : 37, das ist ungefähr wie 1 : 3. Hieraus ergibt sich, dass es sich bei dieser Kreuzung um eine monohybride Spaltung handelt. Die eine Varietät besitzt somit einen einzigen Faktor für Blütenfarbe mehr als die andere, und es liegt auf der Hand anzunehmen, dass dieses beim dunkelst gefärbten, also beim dunkelblauen Lein der Fall ist. Weil aber die andere der beiden gekreuzten Varietäten, nämlich der hellblaue Lein auch gefärbte Blüten hat, muss auch dieser ein oder mehrere Faktoren für Blütenfarbe besitzen. Dieser Faktor oder Faktoren welche im hellblauen Lein vorkommen, sind also auch im dunkelblauen vorhanden. Hiervon wird später die Rede sein. Der dunkelblaue Lein aber besitzt ausserdem noch einen Faktor, welcher mit den anderen zusammen die dunklere Farbe verursacht. Ich werde diesen im dunkelblauen, aber nicht im hellblauen Lein vorkommenden Faktor A nennen.

Nun fragt es sich, ob A im stande ist für sich allein also ohne Anwesenheit anderer Faktoren, blaue Blütenfarbe zu bedingen, oder ob A nur die von anderen Faktoren verursachte Farbe intensivieren kann.

Um dieses zu entscheiden ist es nötig erst die genotypische Zusammensetzung der weissblühenden Varietäten zu studieren.

Bei der Kreuzung des hellblauen Leins mit dem weiss blühenden gewöhnlichen Lein (5a, 5b, S. 224) zeigten, wie beschrieben, die Blüten der ersten Generation eine Farbe

welche entschieden dunkler war als die des hellblauen Leins und in  $F_2$  und  $F_3$  traten Individuen auf mit Blumen, welche in ihrer Farbe vollkommen mit der des dunkelblauen Leins übereinstimmten. Hieraus geht hervor, dass im weissen Lein ein Faktor vorhanden ist, der mit den des hellblauen zusammen die dunklere Farbe bedingt. In dieser Hinsicht stimmt dieser im weissen Lein vorkommende Faktor mit dem Faktor A des dunkelblauen Leins überein. Und dass es indertat der Faktor A ist der im weissen Lein vorkommt, beweist die Kreuzung dieses Leins mit dem dunkelblauen. Denn wäre der Faktor des weissen Leins ein anderer als A, so würden bei dieser Kreuzung in  $F_2$  Individuen entstehen, denen sowohl dieser Faktor als auch A fehlten und welche nur den Faktor des hellblauen Leins besäßen. Es würden also in  $F_2$  Pflanzen mit hellblauen Blüten, mit denjenigen der hellblauen Varietät übereinstimmend, vorkommen müssen. Dem ist aber nicht so, wie die oben beschriebenen Beobachtungen der Kreuzung dunkelblau  $\times$  weiss (7, S. 227) und weiss  $\times$  ägyptisch blau (8, S. 228) lehren. Individuen mit hellblauen Blüten wurden nicht gebildet. Es ergibt sich also, dass der im dunkelblauen Lein, im ägyptischen Lein und in *L. crepitans* vorkommende Faktor A auch im weissen Lein vorhanden ist. Hieraus geht aber ohne weiteres hervor, dass dieser Faktor A für sich keine blaue Farbe verursacht. A ist ein Verstärkungs- oder Intensitätsfaktor, der nur eine schon vorhandene Farbe intensivieren kann.

Das Vorkommen derartiger Faktoren ist schon durch andere Untersucher gezeigt worden u. m. von Miss Wheldale<sup>1)</sup> und Baur<sup>2)</sup> bei *Antirrhinum majus*;

<sup>1)</sup> M. Wheldale, Die Vererbung der Blütenfarbe bei *Antirrhinum majus*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 321.

<sup>2)</sup> E. Baur, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 34.

von East <sup>1)</sup> bei *Zea Mais*; von Castle <sup>2)</sup> und Punnett <sup>3)</sup> bei Kaninchen und von Miss Durham <sup>4)</sup>, Plate <sup>5)</sup> und Hagedoorn <sup>6)</sup> bei Mäusen.

Auch bei der Kreuzung zwischen dem hellblauen und dem gekräuselten weissen Lein (6, S. 226) hatten alle F<sub>1</sub>-Individuen und ein Teil der zweiten und der dritten Generation dunkler gefärbte Blumen als der hellblaue Lein. Im gekräuselten weissen Lein kommt also, ebenso wie im gewöhnlichen weissen, ein Faktor vor der die hellblaue Farbe dunkler macht. Dass auch dieser der Faktor A ist, wird durch die Kreuzungen des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen (9a, 9b, S. 229) und mit dem ägyptischen (10, S. 229) bewiesen. Bei keiner dieser Kreuzungen kamen unter den 1374 und 3857 blaublühenden Individuen verschiedener Generationen hellblau gefärbte vor, was wohl der Fall sein müsste, wenn der gekräuselte weisse Lein nicht A sondern einen anderen Verstärkungsfaktor besässe.

Die beiden weissblühenden Varietäten besitzen somit den nämlichen Faktor A. Dennoch unterscheiden sie sich voneinander in ihrer genotypischen Zusammensetzung

<sup>1)</sup> E. M. East, The Mendelian notation as a description of physiological facts. *American Naturalist*, Vol. XLVI, 1912, S. 655.

<sup>2)</sup> Nach W. Johannsen, *Elemente der exacten Erblchkeitslehre*, 2. Ausg. 1913, S. 531. Die ursprüngliche Arbeit von Castle stand mir nicht zur Verfügung.

<sup>3)</sup> R. C. Punnett, Inheritance of coat-colour in Rabbits. *Journ. of Genetics*, Vol. II, 1912, S. 221.

<sup>4)</sup> F. M. Durham, A preliminary account of the inheritance of coat-colour in mice. Rep. IV, Evolution Committee, R. Soc. 1908.

<sup>5)</sup> L. Plate, Die Erbformeln der Farbenrassen von *Mus Musculus*. *Zool. Anzeiger*, Bd. 35, 1910, S. 634.

<sup>6)</sup> A. L. Hagedoorn, The genitic factors in the development of the housemouse, which influence the coat-colour. *Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre*, Bd. 6, 1911, S. 97.

für Blütenfarbe. Dieses ergibt sich aus der gegenseitigen Kreuzung (11a, 11b, S. 230). Alle  $F_1$ -Pflanzen und ein Teil von  $F_2$  und  $F_3$  zeigten nicht weisse, sondern blaue Blumen. Hieraus geht hervor, dass jede der beiden weissen Varietäten einen oder mehrere Faktoren besitzt, welche der anderen fehlen und welche für sich keine blaue Farbe bedingen können. Nur durch das Zusammenwirken der Faktoren beider Formen wird die blaue Blütenfarbe verursacht.

Das Auftreten von gefärbten Blüten bei der Kreuzung von zwei weiss oder sehr hell gefärbten Varietäten ist zu wiederholten Malen beobachtet worden. Der erste, der eine richtige Erklärung dieser Erscheinung gab, war Correns<sup>1)</sup> der bei der Kreuzung von *Mirabilis Jalapa* typ. *alba* mit weissen, und *Mirabilis Jalapa* typ. *flava* mit hellgelben Blüten eine rotblühende erste Generation erhielt, die sich in  $F_2$  spaltete. Später sind mehrere derartigen Fälle studiert worden u. m. von Miss Saunders<sup>2)</sup> und ebenfalls von Tschermak<sup>3)</sup> bei *Matthiola*; von Bateson und Punnett<sup>4)</sup> bei *Lathyrus odoratus*; von Miss Wheldale<sup>5)</sup> und auch von Baur<sup>6)</sup> bei *Antirrhinum majus*; von Shull<sup>7)</sup> bei *Melandrium album* und von Keeble und Miss Pellew<sup>8)</sup> bei *Primula sinensis*.

<sup>1)</sup> C. Correns, Über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 20, 1902, S. 594.

<sup>2)</sup> E. R. Saunders, Rep. Evolution Committee, R. Soc. London, Rep. I, 1902, S. 45.

<sup>3)</sup> E. von Tschermak, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. Bot. Centralbl. Bd. 16, 1904, S. 21.

<sup>4)</sup> W. Bateson, Mendels Principles of Heridity. 1909, S. 89.

<sup>5)</sup> M. Wheldale, Flower colour in *Antirrhinum majus*. Proc. R. Soc. Bd. 79, 1907, S. 296.

<sup>6)</sup> E. Baur, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 3, 1910, S. 76.

<sup>7)</sup> G. H. Shull, The primary color-factors of *Lychnis* and color-inhibitors of *Papaver rhoeas*. Botan. Gaz. Vol. LIV, 1912, S. 120.

<sup>8)</sup> Fr. Keeble and Miss C. Pellew, White flowered varieties of *Primula sinensis*. Journ of Genetics, Vol. I, 1910/1911, S. 5.

Aus den Beobachtungen geht nun weiter noch hervor, dass jede der beiden weissen Varietäten ausser A nur einen einzigen und nicht mehrere, die Blütenfarbe bedingenden Faktoren besitzt. In  $F_2$  betrug nämlich die Gesamtanzahl der weissblühenden Individuen 444 und die der blaublühenden 610. Wie später mitgeteilt werden soll, ist die Anzahl der weissen infolge gewisser bekannter Ursachen geringer als sein konnte. Wird diesem Defizit Rechnung getragen so ergibt sich, dass das Verhältnis der weissen und blauen am besten mit dem theoretischen Verhältnis 7 : 9 übereinstimmt. Dieses Verhältnis nun kommt bei dihybrider Spaltung vor, wenn dabei das betreffende Merkmal nur auftritt beim gleichzeitigen Vorhandensein beider Faktoren. Die beiden weissen Varietäten besitzen somit ausser A, jede noch einen einzigen Faktor. Ich werde denjenigen des gewöhnlichen weissen Leins mit B, den des gekräuselten weissen mit C bezeichnen.

Weil nun bei der Kreuzung dieser beiden weissen Formen in  $F_2$  Individuen auftreten, welche in ihrer Blütenfarbe vollkommen mit der des dunkelblauen Leins übereinstimmen, liegt die Vermutung nahe, dass die Blütenfarbe des dunkelblauen Leins verursacht wird durch das Vorhandensein der Faktoren B und C zusammen mit A, und durch letzteren intensiviert. Diese Vermutung wird bestätigt durch die Beobachtungen bei den Kreuzungen des dunkelblauen und des ägyptischen Leins mit dem weissen (7, 8, S. 227 und 228) und mit dem gekräuselten weissen (9a, 9b, 10, S. 229) gemacht. Das Zahlenverhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in  $F_2$  und nachfolgenden Generationen war: für dunkelblau  $\times$  weiss (7, S. 227) 163 : 502; für weiss  $\times$  ägyptisch blau (8, S. 228) 207 : 644; also für beide Kreuzungen ungefähr wie 1 : 3. Für dunkelblau  $\times$  gekräuselt weiss und reziprok (9a, 9b, S. 229) zusammen wurden beobachtet 318 weissen und 1312 blauen und für ägyptisch blau  $\times$  ge-

kräuselt weiss und reziprok (10, S. 229) zusammen 800 weissen und 3106 blauen.

Für diese beiden letzteren Kreuzungen stimmen die Zahlen nicht mit dem theoretischen Verhältnis 1 : 3 überein. Die Anzahl der weissen ist dafür zu gering. Früher <sup>1)</sup> habe ich aber nachgewiesen, dass es sich hier dennoch um eine monohybride Spaltung handelt, weil durch die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination von weiss mit weiss ein Defizit an weissen entsteht. Infolge dieser geringeren Lebensfähigkeit wird erstens in den Früchten der heterozygotischen Pflanzen eine verhältnismässig geringere Anzahl Samen für weissblühende Pflanzen gebildet und zweitens haben die Samen, aus welchen weissblühende Pflanzen hervorgehen würden, eine geringere Keimungsfähigkeit. Das aus dem Unterschied in der mittleren Samenanzahl pro Frucht und in der Keimungsfähigkeit der Samen für den ägyptischen und den gekräuselten weissen Lein berechnete Defizit stimmte vollkommen mit dem beobachteten überein. Durch diese Untersuchungen ist also bewiesen, dass auch bei den Kreuzungen des dunkelblauen und des ägyptischen Leins mit dem gekräuselten weissen Spaltung nach dem theoretischen Zahlenverhältnis 1 : 3 stattfindet.

Nehmen wir nun an, dass die Blütenfarbe des dunkelblauen und des ägyptischen Leins nicht durch die Faktoren B und C verursacht wird, sondern durch einen anderen Faktor, so würde bei Kreuzung mit einer der weissen Varietäten das Verhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in  $F_2$  7 : 9 sein. Besässen der dunkelblaue und der ägyptische Lein nicht einen einzigen, sondern zwei andere Faktoren als B und C und gäben

<sup>1)</sup> Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. *Rec. d. Trav. bot. Néerl.* Vol. XI, 1914, S. 54 und *The explanation of an apparent exception to Mendel's law of segregation.* *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, Vol. XVI, 1914, S. 1021.

diese Faktoren nur zusammen vorhanden die blaue Blütenfarbe, so würde das Verhältnis der weissen und blauen in  $F_2$  bei den genannten Kreuzungen wie 1 : 1 sein. Nur wenn im dunkelblauen und im ägyptischen Lein die Faktoren B und C vorkommen, würde das Verhältnis in Übereinstimmung mit den Beobachtungen in  $F_2$  1 : 3 sein. Es ergibt sich also, dass die blaue Blütenfarbe der genannten Varietäten von den Faktoren B und C bedingt wird, während A diese Farbe intensiviert.

Aus den Beobachtungen hat sich jetzt ergeben, dass die genotypische Zusammensetzung des dunkelblauen Leins, des ägyptischen Leins und von *L. crepitans* AABbCC ist. Für den hellblauen Lein ist die Formel BBCC, für den weissen AAbb und für den gekräuselten weissen AAbbCC. Ich lasse hier die vielleicht noch in allen Varietäten vorhandenen nämlichen Faktoren für Blütenfarbe, wie auch den grossen Rest, das X, ausser Betrachtung.

Die verschiedenen Kreuzungen lehren aber noch einiges über die Wirkung der drei Faktoren in bezug auf die Blütenfarbe. Wie oben (5a, 5b, S. 224) beschrieben wurde, zeigt die erste Generation der Kreuzung hellblau mit weiss, AaBBcC, dunkelblaue Blüten ohne Adern; d. h. die Nerven der Kronblätter sind nicht wie bei den blau-bühenden Lein-Formen dunkler gefärbt als die Intervenia, sondern die ganze Spreite ist einfarbig. Die  $F_1$  von hellblau und gekräuselt weiss, AaBbCC (6, S. 226) dagegen ist dunkelblau mit Adern.

Der nämliche Unterschied findet sich bei den  $F_1$ -Pflanzen von weiss mit dunkelblau (7, S. 227) und von gekräuselt weiss mit dunkelblau (9a, 9b, S. 229). Bei ersteren, AaBBcC, fehlen die dunklen Adern in den Kronblättern, bei letzteren AaBbCC dagegen sind sie vorhanden.

Bei der Vergleichung der genotypischen Zusammensetzung dieser vier ersten Generationen ergibt sich, dass in denjenigen Fällen worin C heterozygotisch vorkommt,

die Adern fehlen, während dieselben vorhanden sind bei denjenigen Individuen, welche C homozygotisch enthalten. In Übereinstimmung hiermit zeigt auch die  $F_1$ -Hybride der beiden weissen Varietäten AABbCc (11a, 11b, S. 230) keine Adern. Hieraus geht hervor, dass die Farbe der Intervenia und die der Adern zwei verschiedene Merkmale sind, welche in verschiedener Weise von dem hetero- oder homozygotischen Vorhandensein von C abhängig sind. Die Beobachtungen könnten nun auch die Meinung hervorrufen, dass C nicht ein einziger Faktor ist, sondern dass hier zwei voneinander unabhängige Faktoren vorliegen, ein Faktor der die Farbe der Adern und ein anderer der die Farbe der Intervenia bedingt, während ersterer nur homozygotisch vorhanden die dunklere Farbe der Adern verursacht. Dem ist aber nicht so. Denn bei den Kreuzungen des weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten und mit dem gekräuselten weissen treten keine Individuen mit blauen Kronblättern aber ungefärbten Adern auf, und auch keine mit weissen Kronblättern und blauen Adern.

Auch wäre es denkbar, dass der eine von den zwei Faktoren die Farbe der Adern bedinge, der andere die Farbe der ganzen Spreite, d. h. Intervenia samt Adern. Es ergibt sich aber aus den Kreuzungen, dass auch dieses nicht der Fall ist, denn es werden wie gesagt keine Individuen mit weissen Blüten und blauen Adern gebildet. Der Faktor C besteht somit nicht aus zwei voneinander unabhängigen Faktoren, sondern er ist ein einziger Faktor, der homozygotisch vorhanden in verschiedenen Teilen der Kronblattspreite eine Farbe von verschiedener Intensität bedingt.

Weiter lehrt die Vergleichung der  $F_1$ -Hybriden verschiedener Kreuzungen noch einiges über die Faktoren A und B.

Die Blüte der ersten Generation von dunkelblau mit

gekräuselt weiss,  $AABbCC$  (9a, 9b, S. 229) ist dunkelblau mit Adern, vollkommen übereinstimmend mit der des gewöhnlichen dunkelblauen Leins  $AABBCC$ , obgleich B in ersterer heterozygot, in der letzteren homozygot vorkommt.

Es macht also keinen Unterschied ob B ein oder zwei Mal vorhanden ist.

Weiter stimmt die Hybride  $AaBbCC$  von hellblau mit gekräuselt weiss (6, S. 226) mit  $AABbCC$  von dunkelblau mit gekräuselt weiss in der Blütenfarbe überein, obgleich hier A im ersteren heterozygot, im letzteren homozygot ist. Der Faktor A verursacht also schon wenn heterozygot vorhanden die stärkste Verdunkelung der Blütenfarbe.

Während es, wie oben gezeigt wurde, für C einen Unterschied macht ob derselbe hetero- oder homozygot vorkommt, ergibt sich somit, dass dieses bei den Faktoren A und B nicht der Fall ist.

### KAPITEL III.

## Die Wirkung der Faktoren für die Blütenfarbe auf andere Merkmale.

Mit Hilfe der Beobachtungen sind die drei Faktoren A, B und C nachgewiesen worden und es hat sich ergeben, dass weder A noch B noch C für sich allein blaue Blütenfarbe bedingt. Diese wird nur verursacht wenn B und C zusammen vorhanden sind. Die durch diese beiden Faktoren hervorgerufene Farbe ist hellblau, ist auch A noch anwesend, so ist die Farbe dunkelblau.

Bis jetzt war von diesen Faktoren nur in bezug auf die Farbe der Blüte die Rede. Aus den Beobachtungen geht aber hervor, dass noch andere Merkmale von dem etwaigen Vorhandensein derselben Faktoren abhängig sind. Es sind Merkmale der Kronblätter, dieselben können flach oder gekräuselt sein und weiter sind es die Farbe der Staubbeutel, die Farbe der Samen, die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen. Der dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein, *L. crepitans*, der hellblaue und der gewöhnliche weisse Lein haben alle flache Kronblätter, blaue Staubbeutel und braune Samen und alle Nachkommen der Kreuzungen zwischen diesen Varietäten zeigen auch diese Merkmale (1a, 1b, 2a, 2b, 3a, 3b, 4a, 4b, 5a, 5b, 7, 8, S. 222—228). Was die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen betrifft, diese Merkmale zeigen bei den genannten Varietäten und deren durch Kreuzung erhaltenen Nachkommen keine nennenswerten Unterschiede.

Beim gekräuselten weissen Lein sind die Kronblätter gekräuselt mit nach oben eingerollten Seitenrändern, die Farbe der Staubbeutel und der Samen ist gelb, während die mittlere Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen eine geringere ist als bei allen anderen untersuchten Varietäten.

Die Kreuzung dieser Varietät mit den anderen mit flachen Kronblättern, blauen Staubbeuteln und braunen Samen und mit grösserer mittlerer Anzahl der Samen pro Frucht und grösserer Keimungsfähigkeit der Samen lehrt, dass zwischen diesen Merkmalen und der Blütenfarbe ein Zusammenhang besteht. Zuerst wird das Verhalten der Farbe der Staubbeutel und der Samen behandelt werden.

Bei der Kreuzung des hellblauen Leins mit dem gekräuselten weissen (6, S. 226) zeigen alle Nachkommen, welche blaue Blüten haben, blaue Staubbeutel und braune Samen und alle die weissblühenden Nachkommen haben gelbe Staubbeutel und gelbe Samen. Individuen mit blauen Blüten, gelben Staubbeuteln und gelben Samen, oder mit weissen Blüten, blauen Staubbeuteln und braunen Samen kamen unter den 2228 untersuchten Pflanzen der 1. 2. und 3. Generation nicht vor.

Das nämliche gilt für die Kreuzungen des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen (9a, 9b, S. 229) und mit dem ägyptischen (10, S. 229). Auch hier zeigte die sehr grosse Anzahl der Nachkommen verschiedener Generationen, nämlich 1692 für die erste, 6036 für die zweite Kreuzung, immer entweder blaue Blüten mit blauen Staubbeuteln und braunen Samen oder weisse Blüten mit gelben Staubbeuteln und gelben Samen. Hieraus geht hervor, dass die Merkmale auch bei der Kreuzung in einer nämlichen Gruppe zusammenbleiben, wie sie in den P-Varietäten vereinigt vorkommen. Weil die Merkmale einer Gruppe nicht getrennt werden, müssen diese Merkmale zusammen durch das Vorhandensein oder das Fehlen desselben Faktors

oder derselben Faktoren verursacht werden. Nun ist oben gezeigt worden, dass die blaue Blütenfarbe nicht durch einen einzigen, sondern durch zwei voneinander unabhängige Faktoren B und C bedingt wird. Es fragt sich also, ob die Farbe der Staubbeutel und der Samen von diesen beiden Faktoren oder nur von einem der beiden abhängig ist. Die Vergleichung der beiden weissblühenden Varietäten gibt hier Aufschluss. Der gewöhnliche weisse Lein hat, obgleich derselbe weisse Blüten trägt, dennoch blaue Staubbeutel und braune Samen im Gegensatz zum gekräuselten weissen Lein. Nun besitzt der gewöhnliche weisse Lein den Faktor B, der gekräuselte weisse den Faktor C und es ergibt sich also, dass es der Faktor B ist, welcher zugleich die Farbe der Blüte und die der Staubbeutel und Samen bedingt. Auch alle sonstigen Beobachtungen sind hiermit in Übereinstimmung. Durch das Fehlen von C im weissen Lein ist bei diesem die Blüte weiss, obgleich die Staubbeutel blau und die Samen braun sind und alle blaublühenden Individuen zeigen, weil darin beide Faktoren für Blütenfarbe vorhanden sind, also auch B, blaue Staubbeutel und braune Samen. Den weissblühenden Individuen ohne B ebenso wie dem gekräuselten weissen Lein fehlt mit B auch die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune der Samen und demzufolge sind dieselben gelb.

Es zeigt sich also, dass die blaue Farbe der Blüte und die blaue Farbe der Staubbeutel in genotypisch verschiedener Weise verursacht werden. Für das Auftreten blauer Blütenfarbe sind die beiden Faktoren B und C notwendig, die blaue Farbe der Staubbeutel ebenso wie die braune Farbe der Samen sind unabhängig vom Vorhandensein oder Fehlen von C und werden von nur einem einzigen Faktor, dem Faktor B bedingt.

Jetzt muss untersucht werden in welchem Zusammenhang das Flach- oder Gekräuseltsein der Kronblätter mit den

anderen Merkmalen steht. Von den verschiedenen Lein-Varietäten hat nur eine der beiden weissblühenden Formen gekräuselte Kronblätter, bei allen anderen sind sie flach. Bei der Kreuzung dieses gekräuselten weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten d.h. mit dem dunkelblauen und dem ägyptischen Lein, mit *L.crepitans* und mit dem hellblauen Lein zeigen alle weissen Nachkommen ohne Ausnahme gekräuselte Kronblätter und alle blauen flache. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt nicht sogleich auf der Hand.

Mehrere Voraussetzungen können hier gemacht werden. Es ist möglich, dass das Kraussein der Kronblätter die Folge ist von der Anwesenheit eines Faktors der im gekräuselten weissen Lein vorhanden ist. Es ist aber auch möglich, dass dieses Merkmal bedingt wird, dadurch dass dem gekräuselten weissen Lein ein Faktor fehlt der die Kronblätter flach macht und der in allen blaublühenden Varietäten und auch im anderen weissen Lein vorkommt.

In beiden Fällen ist es dann noch möglich, dass entweder der betreffende Faktor ein anderer als die schon bekannten Faktoren A, B und C ist, oder dass es ein oder mehrere dieser drei sind, welche durch ihr Vorhandensein oder durch ihr Fehlen das Gekräuseltsein bedingen.

Wir werden jetzt untersuchen, welche der vier Voraussetzungen mit den Beobachtungen übereinstimmt und dabei zuerst die beiden besprechen, worin das Gekräuseltsein nicht von einem der Faktoren A, B und C abhängig ist. Wenn das Gekräuseltsein der Kronblätter von einem im gekräuselten weissen Lein vorhandenen Faktor verursacht wird, der unabhängig von den beiden darin vorkommenden Faktoren A und C ist, so werden bei der Kreuzung dieses Leins mit den blaublühenden Varietäten, nämlich mit dem dunkelblauen und dem ägyptischen Lein, mit *L.crepitans* und mit dem hellblauen Lein nach der Spaltung blaublühende Individuen mit flachen und blaublühende mit gekräuselten

Kronblättern entstehen und ebenfalls weisse flache und weisse gekräuselte.

Auch wenn das Kraussein der Kronblätter entsteht infolge der Abwesenheit eines Faktors der das Flachsein verursacht und der von den Faktoren A, B und C unabhängig ist, werden bei der Kreuzung der blaublühenden Varietäten mit dem gekräuselten weissen Lein in  $F_2$  flache und gekräuselte blauen und flache und gekräuselte weissen gebildet werden. Dergleiche Individuen wurden aber niemals beobachtet, die blaublühenden hatten immer flache, die weissblühenden immer gekräuselte Kronblätter.

Das Flach- oder Gekräuseltsein wird also nicht von einem anderen unabhängig mendelnden Faktor bedingt, sondern steht im Zusammenhang mit der An- oder Abwesenheit von einem oder mehreren der Faktoren A, B und C.

Es muss also jetzt versucht werden aus den Beobachtungen abzuleiten welcher dieser drei Faktoren das Gekräuseltsein verursacht und ob dieses Merkmal entsteht bei Anwesenheit des betreffenden Faktors oder dadurch, dass der Faktor das Flachsein der Kronblätter hervorruft, während bei seinem Fehlen das Gekräuseltsein auftritt. Ist letzteres der Fall und entsteht das Gekräuseltsein durch das Fehlen eines Faktors für Flachsein, so muss dieser in allen Varietäten mit flachen Kronblättern, also in allen blauen und auch in der gewöhnlich weissen vorkommen, im gekräuselten weissen Lein aber fehlen. Dieses ist der Fall mit dem Faktor B. Nur dieser fehlt im gekräuselten weissen Lein und ist in allen anderen Varietäten vorhanden. Auch alle blauen Nachkommen aller Kreuzungen besitzen B und haben flache Kronblätter und ebenfalls ist B in allen weissen Nachkommen der Kreuzungen des weissen Leins mit den verschiedenen blauen Varietäten vorhanden und alle diese haben auch flache Kronblätter. Dagegen fehlt B in allen weissen Nachkommen der Kreuzungen zwischen dem gekräuselten weissen Lein und den blau-

blühenden Varietäten und gerade alle diese zeigen gekräuselte Kronblätter.

Wie man sieht scheinen alle die genannten Beobachtungen mit der Voraussetzung, dass das Kraussein durch die Abwesenheit des Faktors B verursacht wird, im Einklang zu stehen und die Erklärung der Erscheinungen scheint einfach. Dennoch lehrt die weitere Untersuchung der Kreuzung zwischen den zwei weissen Varietäten, dass diese Annahme unrichtig ist. Bei dieser Kreuzung werden in  $F_2$  Individuen von der genotypischen Zusammensetzung  $AAAbbcc$  gebildet. Dieselben blühen weiss, denn B und C fehlen sogar beide, und infolge der Abwesenheit von B sind die Staubbeutel und die Samen gelb. Würde nun das Gekräuseltsein durch das Fehlen von B bedingt, so müssten diese Individuen gekräuselte Kronblätter zeigen. Sie würden phaenotypisch mit der gekräuselten weissen P-Varietät übereinstimmen und in  $F_3$  würden nur zwei weisse Phaentypen, nämlich die der beiden P-Formen auftreten. Die Beobachtungen zeigen aber, dass in  $F_3$ , ausser diesen beiden weissen Phaentypen noch ein anderer weisser, nämlich ein mit flachen Kronblättern, aber gelben Staubbeuteln und gelben Samen gebildet wird. Dieser weisse spaltet nicht in  $F_3$  und auch das Zahlenverhältnis der fünf in  $F_2$  gebildeten Gruppen mit verschiedenem Phaentypus beweist, dass derselbe die obengenannte Zusammensetzung hat. Ich komme später hierauf zurück. Das Auftreten von diesen weissen Individuen beweist also, dass das Gekräuseltsein dennoch nicht durch das Fehlen von B verursacht wird.

Es bleibt nun nur noch übrig anzunehmen, dass das Gekräuseltsein die Folge ist der Anwesenheit eines Faktors, welcher somit im gekräuselten weissen Lein vorhanden sein muss. Weil der Faktor A auch im anderen nicht gekräuselten weissen Lein vorkommt, kann es nicht dieser Faktor, sondern muss es der Faktor C sein, der das Merkmal verursacht.

Hiermit sind aber noch nicht alle Erscheinungen erklärt. Alle blaublühenden Individuen, sowohl Homo- als auch Heterozygoten enthalten den Faktor C und somit die Anlage für das Gekräuseltsein der Kronblätter. Dennoch sind die blauen Blüten niemals gekräuselt. Bei Anwesenheit von B kann der Faktor C sich also nicht äussern. Der Grund hierfür würde sein können, dass B, im Gegensatz zu C, ein Faktor für Flachsein wäre und dass, wenn beide zugleich vorhanden sind, B, was diese Merkmale betrifft, über C dominiere. Aber dann muss um das Auftreten der obengenannten weissen  $F_2$ -Individuen,  $AAbbcc$ , mit flachen Kronblättern und mit gelben Staubbeuteln und Samen zu erklären, angenommen werden, dass obgleich B ein Faktor für Flachsein ist, dennoch beim Fehlen von B, wie in diesen Individuen der Fall ist, die Kronblätter auch flach seien. Man wird dann aber zur Annahme eines Faktors geführt der bei Anwesenheit aber ebenfalls bei Abwesenheit das nämliche Merkmal bedingt und das hat keinen Sinn. Ich glaube darum aus den Beobachtungen schliessen zu können, dass das Flachsein der Kronblätter von einem oder von mehreren von B und C unabhängigen Faktoren verursacht wird, welche in allen Lein-Formen auch im gekräuselten weissen vorkommen.

Beim Vorhandensein des Faktors C und beim Fehlen von B werden die flachen Kronblätter in gekräuselte verändert. Ist aber der Faktor B ebenfalls vorhanden, so wird die äussere Manifestation von C verhindert. B wirkt also als Hemmungsfaktor auf C. In welcher Weise dieses geschieht, ist nicht bekannt; aber wir wissen zur Zeit ja auch überhaupt noch nichts von der Wirkung der Faktoren, von der vielleicht langen Reihe von Erscheinungen, welche zwischen der Anwesenheit eines Faktors und dem Auftreten des wahrnehmbaren Merkmals liegt.

Das Vorkommen bei *Linum* eines Farbfaktors der zugleich als Hemmungsfaktor eines anderen Merkmals

auftritt, stimmt überein mit dem von Nilsson-Ehle<sup>1)</sup> bei Hafer wahrgenommenen Fall. Er fand bei der Kreuzung verschiedener Hafer-Sorten, dass ein Faktor zugleich die gelbe Spelzenfarbe bedingt und das Auftreten der Begrannung hemmt.

Schliesslich bleibt nun noch zu untersuchen übrig, ob die mitgeteilten Beobachtungen etwas lehren über den Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein oder Fehlen der Faktoren A, B oder C und dem Defizit an weissblühenden Pflanzen, das bei einigen Kreuzungen in  $F_2$  vorkommt. Wie ich oben mitteilte, entsteht das Defizit dadurch, dass infolge der geringeren Lebensfähigkeit der Gametenkombination von weiss mit weiss in Vergleichung mit den Kombinationen von weiss mit blau und von blau mit blau, eine geringere Anzahl Samen für weissblühende Pflanzen gebildet wird und dass die gebildeten eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Es drängt sich nun die Frage auf, ob es möglich ist, nachzuweisen welcher der Faktoren A, B und C, entweder durch seine Anwesenheit oder durch sein Fehlen, diese geringere Lebensfähigkeit verursacht. Hierfür ist es nötig die verschiedenen Kreuzungen in bezug auf das Zahlenverhältnis der weissen und blauen miteinander zu vergleichen.

Die Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem ägyptischen ergab ein ansehnliches Defizit in  $F_2$  und in den folgenden Generationen; auf 3106 blauen kamen nur 800 weissen vor, das ist im Verhältnis von 3,181 : 0,819, also mit einer Abweichung von  $\pm 0,181$ , während der mittlere Fehler 0,027 ist.

<sup>1)</sup> H. Nilsson-Ehle, Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. V, 1911, S. 1 und Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor beim Hafer. Dieselbe Zeitschr. Bd. XII, 1914, S. 36.

Die Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem dunkelblauen zeigte ein verhältnismässig noch grösseres Defizit und zwar wurden auf 1312 blauen 318 weissen beobachtet. Das Verhältnis ist hier  $3,22 : 0,78$ , die Abweichung ist  $\pm 0,22$  und der mittlere Fehler 0,043.

Das Verhalten dieser beiden Kreuzungen wurde in der früheren Mitteilung <sup>1)</sup> besprochen und darin wurde die Ursache des Defizits nachgewiesen.

Aus den hier mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich weiter, dass auch bei der Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit dem hellblauen ein sehr grosses Defizit an weissen vorkommt. Im ganzen wurden auf 1147 blauen 321 weissen beobachtet, das ist im Verhältnis von  $3,125 : 0,875$ , also mit einer Abweichung von  $\pm 0,125$ . Für diese Anzahl beträgt der mittlere Fehler 0,045, die Abweichung ist somit ungefähr 2,8 Mal grösser.

Von den Kreuzungen mit dem anderen weissen Lein habe ich in der früheren Mitteilung diejenigen mit dem ägyptischen und mit dem dunkelblauen Lein genannt. Auch hierbei wurde ein Defizit an weissen beobachtet, das ich, obgleich es viel geringer war als bei der Kreuzung mit dem gekräuselten weissen Lein nach Analogie derselben Ursache glaubte zuschreiben zu müssen. Die Anzahl der Beobachtungen war damals gering. Eine grössere Anzahl von Beobachtungen, ausserdem von der Kreuzung dieses weissen Leins mit dem hellblauen, hat gezeigt, dass diese Auffassung unrichtig war.

Für die Kreuzung des weissen Leins mit dem gewöhnlich blauen wurden nämlich bei der ersten Beobachtung 104 blauen und 30 weissen gefunden, das ist im Verhältnis von  $3,105 : 0,895$  also mit einer Abweichung von  $\pm 0,105$  und mit dem mittleren Fehler von 0,15. Die späteren Beobachtungen gaben mit ersteren zusammen

<sup>1)</sup> l. c.

502 blauen und 163 weissen, das ist wie 3,019 : 0,981, mit der Abweichung  $\pm 0,019$ , während der mittlere Fehler für diese Anzahl 0,067 beträgt.

Für die Kreuzung des weissen Leins mit dem ägyptischen betrogen die früher mitgeteilten Zahlen 214 blauen und 60 weissen, das ist wie 3,124 : 0,876; mit der Abweichung  $\pm 0,124$  und dem mittleren Fehler 0,104. Die gesamten Beobachtungen ergaben später 644 blauen und 207 weissen, das ist wie 3,027 : 0,973, mit der Abweichung  $\pm 0,027$  und dem mittleren Fehler 0,051. Für beide Kreuzungen ist die Abweichung bei der grösseren Beobachtungszahl nur eine sehr geringe, in beiden Fällen viel geringer als der mittlere Fehler.

Auch hier zeigt es sich wieder, dass es für Untersuchungen wie diese notwendig ist ein grosses Beobachtungsmaterial zur Verfügung zu haben. Bei geringerem können zufällige Abweichungen vorkommen, welche zu fehlerhaften Schlussfolgerungen führen können, zumal wenn die zufällig auftretenden Erscheinungen, wie im vorliegenden Falle, übereinstimmen mit denjenigen, welche wahrgenommen wurden bei einer sich auf einer sehr grossen Anzahl von Beobachtungen stützenden Untersuchung.

Jetzt stehen mir auch noch die Beobachtungen der Kreuzung des weissen Leins mit dem hellblauen zur Verfügung. Diese gaben 1040 blauen und 356 weissen, also fast rein dem theoretischen Verhältnis 3 : 1. Im allgemeinen ergibt sich somit, dass bei der Kreuzung des weissen Leins mit den blaublühenden Varietäten kein oder nur ein unbedeutendes Defizit vorkommt, im Gegensatz zum sehr grossen Defizit, das bei der Kreuzung des gekräuselten weissen Leins mit diesen blaublühenden Lein-Formen auftritt.

Wodurch wird nun die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination des gekräuselten Leins verursacht? Steht dieselbe mit dem Vorkommen oder Fehlen eines oder

mehrerer der Faktoren A, B und C im Zusammenhang oder wird sie durch einen anderen unabhängigen Faktor bedingt? Wenn letzteres der Fall wäre und der gekräuselte weisse Lein ausser A und C einen Faktor besässe, der die geringere Lebensfähigkeit bedinge, so würde bei der Kreuzung mit den blaublühenden Varietäten dieser Faktor verhältnismässig bei der nämlichen Anzahl der weissen als der blauen  $F_2$ -Individuen vorhanden sein und es würden verhältnismässig eine gleich grosse Anzahl weissen als blauen fehlen und somit kein Defizit an weissen vorkommen. Es müssen also die im gekräuselten weissen Lein vorhandenen Faktoren für die Blütenfarbe, A und C oder einer dieser beiden das Defizit verursachen. Weil aber A auch im anderen weissen Lein vorhanden ist, muss es der Faktor C sein der die Lebensfähigkeit der ihn enthaltenden Gameten vermindert. Wenn aber B zugleich vorhanden ist, wie in allen blaublühenden Individuen, so übt C keine merkbare Wirkung aus. C und B verhalten sich also in gleicher Weise der Lebensfähigkeit der Gametenkombinationen als dem Gekräuseltsein der Kronblätter gegenüber. Dass C zugleich die geringere Lebensfähigkeit der Gametenkombination und das Gekräuseltsein der Kronblätter bedingt, ist nicht ganz unbegreiflich, auch letzteres Merkmal ist vielleicht eine Störung in der Entwicklung.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei der Kreuzung der beiden weissen Varietäten in bezug auf die genannte Wirkung der Faktoren C und B? Bei dieser Kreuzung entstehen blaublühende Individuen, welche sowohl B als auch C enthalten und weissblühende verschiedener genotypischer Zusammensetzung. Wenn nun C die geringere Lebensfähigkeit verursacht und B die Wirkung von C hemmt, so muss die Anzahl der blaublühenden Individuen ganz oder ungefähr mit der theoretischen Anzahl übereinstimmen und ebenfalls die weissblühenden ohne C mit B und die weissblühenden ohne C und ohne B, während die

weissblühenden, welche den Faktor C enthalten, ein Defizit aufweisen müssen.

Gefunden wurde 610 blauen, 203 weissen mit dem Faktor B, 74 weissen ohne B und ohne C, und 167 weissen mit dem Faktor C, während die theoretischen Verhältniszahlen sind; 9 : 3 : 1 : 3. Wie man sieht zeigen die beobachteten Verhältnisse eine grosse Übereinstimmung mit den theoretischen, nur die weissen mit dem Faktor C weisen indertat ein bedeutendes Defizit auf.

Ich hoffe die Untersuchung noch fortzusetzen und die Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen der weissen ohne B und ohne C zu bestimmen. Sowohl die Anzahl als auch die Keimungsfähigkeit der Samen müssen, weil C fehlt nach dem oben Gesagten grösser sein als beim gekräuselten weissen Lein.

Wenn alles was in bezug auf die Faktoren B und C aus den Beobachtungen abgeleitet wurde, zusammengefasst wird, so ergibt sich, dass jeder dieser Faktoren mehrere Merkmale zugleich beeinflusst.

Der Faktor B bedingt mit C zusammen die blaue Farbe der Blüte und für sich allein die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune Farbe der Samen, während derselbe das von C verursachte Gekräuseltsein der Kronblätter und die Verminderung der Lebensfähigkeit verhindert. Der Faktor C bewirkt mit B zusammen die blaue Blütenfarbe und für sich allein das Gekräuseltsein der Kronblätter, die geringere Lebensfähigkeit und die dunklere Farbe der Adern; letzteres Merkmal aber nur wenn er homozygot vorhanden ist.

Früher <sup>1)</sup> habe ich u. m. für die Samenlänge und Samenbreite von *Linum*-Varietäten nachgewiesen, dass das nämliche Merkmal von mehreren im selben Sinne wirkenden

<sup>1)</sup> Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, S. 201.

Faktoren bedingt werden kann. Hier handelt es sich gerade um das Entgegengesetzte; bei den nämlichen *Linum*-Varietäten kommen auch Faktoren vor, die sich zugleich in sehr verschiedenen Merkmalen manifestieren, Merkmale welche bei blosser Betrachtung der Pflanze vollkommen unabhängig voneinander erscheinen, wie z. B. die Lebensfähigkeit, das Gekräuseltsein der Kronblätter, und die Farbe der Blüte, die der Staubbeutel und der Samen.

Besonders in der letzten Zeit sind mehrere derartigen Fälle bekannt geworden. Dabei liegt die Frage nahe, ob es sich in den betreffenden Fällen indertat um einen einzigen Faktor, eine einzige Erbinheit handelt, oder ob ein Komplex von Anlagen vorliegt, welcher nur bei den studierten Kreuzungen ungetrennt bleibt und sich demzufolge wie ein einziger Faktor verhält. Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten wie aus Folgendem hervorgeht. Eine der in der Einleitung genannten Varietäten hat blaue Blüten und braune Samen, aber nicht wie alle anderen blaublühenden Varietäten blaue Staubbeutel, sondern gelbe. Obgleich ich die genotypische Zusammensetzung dieser Form noch nicht bestimmt habe, vermute ich dennoch, dass die blaue Blütenfarbe durch die Faktoren B und C verursacht wird. Vorausgesetzt dass dies indertat der Fall ist, so kann die Farbe der Staubbeutel aus zwei verschiedenen Gründen fehlen. Es ist möglich, dass der Faktor B ein Komplex von Anlagen ist und dass in der genannten Varietät diesem Komplex diejenige Anlage fehlt, welche die blaue Farbe der Staubbeutel bedingt. Es ist aber auch möglich, dass B ein einziger einheitlicher Faktor ist, der in dieser Varietät vorhanden wohl die blaue Farbe der Blüte und die braune der Samen bedingen kann, aber nicht die blaue Farbe der Staubbeutel, weil andere dazu ebenfalls notwendigen Faktoren fehlen oder Faktoren vorhanden sind, welche das Auftreten dieses Merkmals verhindern. In diesem Falle ist das X, d. h. die gesamten

übrigen Faktoren der Pflanze anders als in den anderen, Varietäten und demzufolge manifestiert der Faktor B sich in anderer Weise.

Ohne weiteres ist also nicht zu sagen ob die Faktoren, welche mehrere Merkmale zugleich beeinflussen, Komplexe oder einheitliche Anlagen sind. Nur durch ausgedehnte Kreuzungsversuche kann man erwarten dieses entscheiden zu können.

Von den acht homozygotischen Formen, welche in bezug auf die Faktoren A, B und C bestehen können, standen mir beim Anfang der Versuche vier zur Verfügung und zwar die beiden möglichen blaublühenden, nämlich die dunkelblaue AABBCc und die hellblaue BBCC und von den sechs weissblühenden ebenfalls zwei, die gewöhnliche weisse AAbb und die gekräuselte weisse AACC. Die vier anderen weissblühenden können durch Kreuzung erhalten werden. Eine derselben aaBBcc ist dem gewöhnlichen weissen Lein phaenotypisch gleich und wurde bereits aus den Nachkommen einer  $F_2$ -Pflanze mit hellblauen Blüten ohne Adern, von der Kreuzung hellblau mit weiss stammend, isoliert. Eine andere aabbCC ist dem gekräuselten weissen Lein phaenotypisch gleich und wurde aus den Nachkommen einer  $F_2$ -Pflanze mit hellblauen Blüten mit Adern, von der Kreuzung hellblau mit gekräuselt weiss stammend, isoliert. Nur die beiden übrigen nämlich AAbbcc und aabbcc zeigen einen neuen Phaenotypus; beiden haben flache Kronblätter wie der gewöhnliche weisse Lein aber gelbe Staubbeutel und gelbe Samen wie der gekräuselte weisse. Erstere entstand bei der Kreuzung des gewöhnlichen weissen mit dem gekräuselten weissen; letztere habe ich noch nicht erhalten, diese muss aus den Nachkommen der Kreuzung der beiden weissen, aaBBcc und aabbCC, isoliert werden.

## KAPITEL IV.

### Der Nachweis der Übereinstimmung aller Beobachtungen mit den nach der gefundenen genotypischen Zusammensetzung der Varietäten zu erwartenden Erscheinungen.

Für den Nachweis der Faktoren A, B und C und für die Bestimmung der Wirkung derselben sind nicht alle bei den verschiedenen Kreuzungen gemachten Beobachtungen benutzt worden. Es bleibt also noch zu untersuchen übrig, ob auch die nicht gebrauchten mit den oben genannten Schlussfolgerungen im Einklang stehen. Dass dieses nicht überflüssig ist, geht aus dem im Kapitel III mitgeteilten hervor. Wie dort besprochen wurde, führten mehrere Beobachtungen zu der Auffassung, dass das Gekräuseltsein der Kronblätter durch das Fehlen von B verursacht wird; eine einzige Beobachtung aber widersprach derselben. Wurde diese Beobachtung auch in Betracht gezogen, so musste angenommen werden dass C das Merkmal bedingt.

Es ist darum notwendig, damit die Schlussfolgerungen Wert haben sollen, zu beweisen, dass alle Beobachtungen ohne Unterschied miteinander in Übereinstimmung sind. Ich werde aus diesem Grund für die verschiedenen studierten Kreuzungen die Erscheinungen, welche nach der für die Varietäten bestimmten genotypischen Zusammensetzung zu erwarten sind, mit den beobachteten vergleichen.

Für die Kreuzung des dunkelblauen Leins mit dem hellblauen ist die Formel  $AABBCC \sim BBCC$  (4a, 4b, S. 224),

die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem weissen Lein ist  $AABBCC \sim AABB$  (7, 8, S. 227, 228) und die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem gekräuselten weissen Lein ist  $AABBCC \sim AACC$  (9a, 9b, 10, S. 229). Alle diese Kreuzungen müssen nach den Formeln der P-Varietäten monohybride Spaltung zeigen. Dieses ist indertat der Fall. Das Zahlenverhältnis der gebildeten Phaentypen ist nahezu 1 : 3. Gerade aus diesem Verhältnis wurde mit anderen Beobachtungen zusammen die genotypische Zusammensetzung abgeleitet. Nur bei zwei Kreuzungen nämlich die des dunkelblauen und des ägyptischen mit dem weissen Lein unterscheiden die heterozygotischen blauen sich durch das Fehlen der Adern von den homozygotischen. Meine frühere <sup>1)</sup>, auf eine sehr geringe Anzahl von Beobachtungen sich stützende Annahme, dass bei dieser Kreuzung Spaltung nach dem *Zea*-typus stattfindet, wird also durch die weitere Untersuchung bestätigt.

Die drei übrigen Kreuzungen, nämlich hellblau mit weiss,  $BBCC \sim AABB$ ; hellblau mit gekräuselt weiss,  $BBCC \sim AACC$  und weiss mit gekräuselt weiss,  $AABB \sim AACC$ , müssen nach den genotypischen Formeln dihybride Spaltung zeigen. Für jede dieser Kreuzungen wird jetzt untersucht werden, ob die in  $F_2$  und  $F_3$  beobachteten Phaentypen und deren zahlenmässigen Verhältnisse im Einklang sind mit der für die Eltern festgestellten genotypischen Formel. Die Vergleichung der zu beobachteten Erscheinungen mit den zu erwartenden geschieht am leichtesten mittelst einer Tabelle. In der folgenden, welche sich auf die Kreuzung des hellblauen Leins mit dem weissen,  $BBCC \sim AABB$  (5a, 5b, S. 224) bezieht, sind in der ersten Spalte die neun zu erwartenden Genotypen der  $F_2$  mit ihren Phaentypen und den Zahlenverhältnissen angegeben. In der zweiten Spalte sind die Phaentypen und die Individuenzahl derselben, welche in

<sup>1)</sup> Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 264.

$F_2$  beobachtet wurden, verzeichnet. Die dritte Spalte zeigt das erwartete Verhalten der  $F_2$ -Genotypen in  $F_3$ ; während in der vierten Spalte die sich auf  $F_3$  beziehenden Beobachtungen zu finden sind. Alle Nachkommen dieser Kreuzung besitzen den Faktor B und müssen demzufolge blaue Staubbeutel und braune Samen zeigen, wie auch indertat der Fall war. Diese Merkmale sind darum in der Tabelle unberücksichtigt gelassen. Aus Mangel an Raum sind für die verschiedenen Blütenfarben Abkürzungen benutzt worden. Dunkelblau mit Adern ist durch d. bl. m. Ad. angedeutet, dunkelblau ohne Adern durch d. bl. o. Ad., hellblau mit Adern durch h. bl. m. Ad. und hellblau ohne Adern durch h. bl. o. Ad.

Hellblau  $\sim$  weiss.  
BBCC  $\sim$  AABB.

F <sub>2</sub> erwartet.	F <sub>2</sub> beobachtet.	F <sub>3</sub> erwartet.	F <sub>3</sub> beobachtet.
1 AABBCC d.bl. m. Ad. } 3	d.bl. m. Ad. 93	nur d.bl. m. Ad.	d.bl. m. Ad. 485
2 AaBBCC d.bl. m. Ad. }		d.bl. m. Ad. 3 h.bl. m. Ad. 1	d.bl. m. Ad. 293 h.bl. m. Ad. 102
2 AABBCc d.bl. o. Ad. } 6	d.bl. o. Ad. 194	d.bl. m. Ad. 1 d.bl. o. Ad. 2 weiss 1	d.bl. m. Ad. 43 d.bl. o. Ad. 74 weiss 34
4 AaBBCc d.bl. o. Ad. }		d.bl. m. Ad. 3 d.bl. o. Ad. 6 h.bl. m. Ad. 1 h.bl. o. Ad. 2 weiss 4	d.bl. m. Ad. 68 d.bl. o. Ad. 111 h.bl. m. Ad. 20 h.bl. o. Ad. 44 weiss 90
1 aaBBCC h.bl. m. Ad. } 1	h.bl. m. Ad. 28	nur h.bl. m. Ad.	h.bl. m. Ad. 426
2 aaBBCc h.bl. o. Ad. } 2	h.bl. o. Ad. 68	h.bl. m. Ad. 1 h.bl. o. Ad. 2 weiss 1	h.bl. m. Ad. 103 h.bl. o. Ad. 194 weiss 107
1 AABBcc weiss } 4	weiss 125	nur weiss	weiss 175
2 AaBBcc weiss }			
1 aaBBcc weiss }			

Diese Tabelle zeigt, dass sowohl in  $F_2$  als auch in  $F_3$  alle die erwarteten Phaenotypen auftreten und auch keine anderen und dass die Zahlenverhältnisse im allgemeinen eine genügende Übereinstimmung mit den zu erwartenden aufweisen. Aus den gefundenen Verhältniszahlen der  $F_2$ -Phaenotypen nämlich: 93, 194, 28, 68, 125 und aus denjenigen der  $F_3$ -Gruppe welche sich wie  $F_2$  verhält, nämlich: 68, 111, 20, 44, 90 würde man ohne weiteres nicht auf das theoretische Verhältnis 3 : 6 : 2 : 1 : 4 schliessen dürfen und Schlussfolgerungen über die Anzahl und die Wirkung der Faktoren machen. Weil aber auf anderem Wege, durch Vergleichung verschiedener Kreuzungen, die Faktoren und deren Wirkung nachgewiesen und damit das theoretische Verhältnis bestimmt wurde, glaube ich annehmen zu dürfen, dass die gefundenen Zahlen in genügender Übereinstimmung mit den theoretischen sind und dass bei der Kreuzung dieser zwei Varietäten dihybrider Spaltung auftritt.

Aus der Tabelle geht weiter hervor, dass das Zahlenverhältnis der gesamten weiss- und gesamten blaublühenden Individuen dennoch wie bei monohybrider Spaltung wie 1 : 3 sein muss. In Übereinstimmung hiermit wurden 125 weissen und 383 blauen beobachtet. Schon früher <sup>1)</sup> habe ich das Zahlenverhältnis der weiss- und blaublühenden Individuen in  $F_2$  bei dieser Kreuzung besprochen und meine ersten Beobachtungen, welche 11 weissen und 28 blauen umfassten, mitgeteilt. Damals habe ich aus diesen Zahlen und aus dem Vorkommen von Individuen mit noch hellerer Blütenfarbe als die des hellblauen Leins geschlossen, dass die Spaltung nach dem *Zea*-Typus stattfände. Die hier erwähnten weiteren Versuche mit grösserem Material, die inzwischen erreichte grössere Gewandtheit in der Unterscheidung der Farbentöne, und

<sup>1)</sup> l. c. S. 265.

die Vergleichung mit den Resultaten anderer Kreuzungen haben aber ergeben, dass hier verwickeltere Verhältnisse vorliegen und dass es sich, obgleich die weissen und blauen sich indertat wie 1 : 3 verhalten, dennoch nicht um eine monohybride, sondern um eine dihybride Spaltung handelt.

Weil die drei verschiedenen in  $F_2$  gebildeten weissen Genotypen nur weisse Nachkommen geben, zeigt  $F_3$  nicht den genotypischen Unterschied derselben. Nur durch Kreuzung derselben z. B. mit dem hellblauen Lein, kann dieser Unterschied bewiesen werden. Die weissen mit der Zusammensetzung  $AABBcc$  und  $AaBBcc$  müssen mit hellblau gekreuzt auch dunkelblaue Nachkommen geben, der dritte weisse nämlich  $aaBBcc$ , welchem der Verstärkungsfaktor  $A$  fehlt, muss mit hellblau gekreuzt gar keine dunkelblauen liefern. Die Versuche, die weissen in dieser Weise zu trennen, sind noch nicht beendet.

Auch für die Kreuzung des hellblauen Leins  $BBCC$  mit dem gekräuselten weissen  $AACC$  (6, S. 226) habe ich das zu erwartende und das beobachtete Verhalten der Nachkommen zweiter und dritter Generation in einer Tabelle zusammengefasst. Ausser den obengenannten Abkürzungen ist hier noch *kr. weiss* für gekräuselt weiss benutzt worden.

Hellblau ~ gekräuselt weiss.  
BBCC ~ AACC.

F <sub>2</sub> erwartet.	F <sub>2</sub> beobachtet.	F <sub>3</sub> erwartet.	F <sub>3</sub> beobachtet.
1 AABbCC d.bl. m. Ad.	9 d.bl. m. Ad. 298	nur d.bl. m. Ad.	d.bl. m. Ad. 202
2 AaBBCC d.bl. m. Ad.		d.bl. m. Ad. 3 h.bl. m. Ad. 1	d.bl. m. Ad. 40 h.bl. m. Ad. 11
2 AABbCC d.bl. m. Ad.		d.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 1	d.bl. m. Ad. 146 kr. weiss 46
4 AaBbCC d.bl. m. Ad.		d.bl. m. Ad. 9 h.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 4	d.bl. m. Ad. 106 h.bl. m. Ad. 40 kr. weiss 44
1 aaBBCC h.bl. m. Ad.	3 h.bl. m. Ad. 96	nur h.bl. m. Ad.	h.bl. m. Ad. 224
2 aaBbCC h.bl. m. Ad.		h.bl. m. Ad. 3 kr. weiss 1	h.bl. m. Ad. 461 kr. weiss 140
1 AAbbCC kr. weiss	4 kr. weiss 91	nur kr. weiss	kr. weiss 267
2 AabbCC kr. weiss			
1 aabbCC kr. weiss			

Das Verhältnis der gesamten weiss- und gesamten blau-bühenden Individuen in  $F_2$  muss auch hier wie 1 : 3 sein. Gefunden wurden 91 weissen und 394 blauen. Die Anzahl der weissblühenden ist also für das Verhältnis 1 : 3 zu gering. Oben wurde aber mitgeteilt, dass hier infolge bekannter Ursachen ein Defizit an weissen vorkommt und dass wenn diesem Defizit Rechnung wird getragen das Verhältnis mit dem theoretischen 1 : 3 im Einklang steht.

Auch in  $F_3$  ist die Anzahl der bei den Spaltungen gebildeten weissen in bezug auf das theoretische Verhältnis zu gering; besonders bei der Spaltung der hellblauen mit Adern, wo die Beobachtungszahlen grösser sind, ist das Defizit an weissen deutlich. Bei geringerem Material können Abweichungen natürlich auch dem Zufall zugeschrieben werden.

Übrigens zeigt die Tabelle, dass alle Beobachtungen mit den zu erwartenden in Übereinstimmung sind. Die Phaenotypen, welche nach der genotypischen Zusammensetzung der Eltern auftreten müssen, wurden wahrgenommen und zwar in Verhältnissen welche genügend übereinstimmen mit den theoretischen.

Schliesslich muss noch die Kreuzung der beiden weissen Varietäten  $AABB \sim AACC$  (11, S. 230) besprochen werden. Auch dieses geschieht am leichtesten mit Hilfe einer Tabelle. Hierin sind die früher genannten Abkürzungen benutzt worden und ausserdem fl. für mit flachen Kronblättern; St. bl. für Staubbeutel blau, St. g. für Staubbeutel gelb; Sa. br. für Samen braun und Sa. g. für Samen gelb.

Weiss ~ gekräuselt weiss.  
AABB ~ AACC.

F <sub>2</sub> erwartet.	F <sub>2</sub> beobachtet.	F <sub>3</sub> erwartet.	F <sub>3</sub> beobachtet.
1 AABBCC d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	3 d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 213	nur d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 409
2 AABbCC d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br.		d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 3 weiss, kr. St.g. Sa. g. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 60 weiss, kr. St. g. Sa. g. 21
2 AABBCc d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br.	6 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 397	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 1 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 2 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 4 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 8 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 2
4 AABbCc d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br.)		d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 3 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 6 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 3 weiss, kr. St. g. Sa. g. 3 weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	d.bl. m. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 31 d.bl. o. Ad. fl. St.bl. Sa. br. 63 weiss, fl. St.bl. Sa. br. 34 weiss, kr. St. g. Sa. g. 23 weiss, fl. St. g. Sa. g. 9

F <sub>2</sub> erwartet.	F <sub>2</sub> beobachtet.	F <sub>3</sub> erwartet.	F <sub>3</sub> beobachtet.
1 AABbCc weiss, fl. St.bl. Sa. br.	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 203	nur weiss, fl. St.bl. Sa. br.	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1317
2 AABbcc weiss, fl. St.bl. Sa. br.		weiss, fl. St.bl. Sa. br. 3 weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	weiss, fl. St.bl. Sa. br. 1271 weiss, fl. St. g. Sa. g. 361
1 AAbbCC weiss, kr. St. g. Sa. g.	weiss, kr. St. g. Sa. g. 167	nur weiss, kr. St. g. Sa. g.	weiss, kr. St. g. Sa. g. 395.
2 AAbbCc weiss, kr. St. g. Sa. g.		weiss, kr. St. g. Sa. g. 3 weiss, fl. St. g. Sa. g. 1	weiss, kr. St. g. Sa. g. <sup>1)</sup> weiss, fl. St. g. Sa. g. <sup>1)</sup>
1 AAbbcc weiss, fl. St. g. Sa. g.	weiss, fl. St.g.Sa.g.74	nur weiss, fl. St. g. Sa. g.	weiss, fl. St. g. Sa. g. 402

<sup>1)</sup> Die Anzahl der Individuen mit diesen beiden Phaenotypen zusammen betrug 781.

Auch hier ergibt sich, dass das beobachtete Verhalten der Nachkommen in  $F_2$  und  $F_3$  in Übereinstimmung mit dem erwarteten ist. Die Übereinstimmung der Verhältniszahlen mit den theoretischen ist deutlich, besonders wenn man dem auch hier vorkommenden Defizit an weissen, welche den Faktor C enthalten, Rechnung trägt.

Aus der in diesem Kapitel gegebenen Übersicht geht hervor, dass alle bei den verschiedenen Kreuzungen gemachten Beobachtungen ohne Ausnahme im Einklang sind mit den oben mitgeteilten Schlussfolgerungen beziehende die Faktoren und die Wirkung derselben und dass alle Erscheinungen erklärt werden können durch die An- oder Abwesenheit der Faktoren A, B und C.

## KAPITEL V.

### Der genetische Zusammenhang der Varietäten.

Nachdem aus den bei den Kreuzungen gemachten Beobachtungen der genotypische Zusammenhang der untersuchten Varietäten von *Linum usitatissimum* bestimmt wurde, werde ich auch den genetischen Zusammenhang dieser Formen besprechen. Auch ohne die Kenntnis der genotypischen Formeln wird jeder überzeugt sein, dass diese Varietäten eng zusammenhängen und allgemein wird man wohl der Meinung sein, dass die hellblaue und die weissen Formen aus der dunkelblauen entstanden sind. Durch die Kreuzungsuntersuchungen der letzten Jahre wurde es möglich derartige Auffassungen in betreff der Abstammung experimentell zu prüfen und Näheres über den genetischen Zusammenhang kennen zu lernen. Durch die Untersuchung wird aber nicht immer die bestehende Auffassung bestätigt, wie aus den hier mitgeteilten Kreuzungsversuchen mit den Lein-Varietäten hervorgeht. Wenn nahe verwandte Formen, wie diese *Linum*-Varietäten, dunkel gefärbte, hell gefärbte oder weisse Blumen haben, wird man sich wohl allgemein vorstellen, dass aus der dunkelst gefärbten erst die heller gefärbte und aus dieser die weisse entstanden ist, dass die heller gefärbte somit eine Zwischenstufe bildet. Für *L. usitatissimum* ist diese Vorstellung unrichtig, wie aus der genotypischen Zusammensetzung der verschieden gefärbten Formen bewiesen werden kann. Die beiden weissen Varietäten

AABB und AACC, welche beide den Faktor A besitzen, können nicht aus der hellblauen entstanden sein, weil dieser der Faktor A fehlt. Die heller gefärbte Varietät ist also keine Übergangsform, die weissen müssen unabhängig von der hellblauen entstanden sein.

Auch zeigen die genotypischen Formeln, dass die hellblaue Varietät nicht durch Kreuzung der beiden weissen entstanden sein kann, weil alle Nachkommen dieser Kreuzung den Faktor A besitzen, während dieser nicht im hellblauen Lein vorhanden ist.

Die Tatsache, dass von der nämlichen Art zwei oder mehrere verschiedenen weissen Varietäten bestehen können, war bis vor kurzem nicht bekannt. In den letzten Jahren aber hat man mehrere Fälle gefunden und war es möglich, wie hier bei den weissen Lein-Varietäten, den genotypischen Unterschied zwischen denselben nachzuweisen.

Wie oben gesagt wurde zeigen die genotypischen Formeln, dass die weissen Varietäten nicht aus der hellblauen entstanden sind und umgekehrt die hellblaue nicht aus den weissen. Können diese Formeln nun noch Weiteres über den genetischen Zusammenhang lehren?

Wie die Beobachtungen gezeigt haben, können Individuen mit der Formel AABBCC, also Individuen von der nämlichen genotypischen Zusammensetzung als der gewöhnliche Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* entstehen bei der Kreuzung der beiden weissblühenden Varietäten untereinander oder mit dem hellblauen Lein. Es ist somit möglich, dass die Formen mit dunkelblauen Blüten durch Kreuzung der genannten Varietäten entstanden sind. Aber wenn dies indertat der Fall wäre, so bliebe das Vorhandensein der drei anderen Genotypen, der hellblaue und der zwei weissen unerklärt und muss angenommen werden, dass diese unabhängig voneinander entstanden. Viel wahrscheinlicher ist die Annahme, dass die Form mit den dunkelblauen Blüten von der

genotypischen Zusammensetzung AABBC die ursprüngliche sei und dass durch Verlust je eines der drei Faktoren die drei anderen Varietäten entstanden seien, nämlich die hellblaue durch Verlust von A, die gekräuselte weisse durch Verlust von B und die gewöhnliche weisse durch Verlust von C. Der hellblaue Lein und die beiden weissblühenden Varietäten wären dann als Verlustmutationen der dunkelblaublühenden Form zu betrachten und weil diese drei Varietäten in ihren übrigen Merkmalen fast vollkommen mit dem gewöhnlichen Lein übereinstimmen, müsste dieser als die ursprüngliche angenommen werden. Diese Auffassung ist eine durchaus befriedigende und steht im Einklang mit unserer heutigen Kenntnis von der Bildung der Varietäten.

Es hat sich also ergeben, dass im untersuchten Falle aus der durch Kreuzung bestimmten genotypischen Zusammensetzung verschiedener Varietäten derselben Art der genetische Zusammenhang dieser Varietäten, ihre Entstehung aus einer einzigen ursprünglichen Form abgeleitet werden kann.

---

## KAPITEL VI.

### Die Kreuzung verschiedener *Linum*-Arten.

Ausser den Kreuzungen der genannten Varietäten von *L. usitatissimum* unter einander habe ich auch die Kreuzung einiger dieser Varietäten mit anderen *Linum*-Arten versucht. Es gelangen aber nur die mit *L. angustifolium*. Mehrere Resultate dieser Kreuzungen wurden schon früher mitgeteilt. Die mittelst dieser Kreuzungen gemachte Untersuchung der genotypischen Zusammensetzung von *L. angustifolium* in bezug auf dessen Blütenfarbe ist noch nicht abgeschlossen, ich hoffe später die Resultate mitteilen zu können. Es scheint mir aber geeignet an dieser Stelle zu erwähnen welche *Linum*-Arten ich vergeblich zu kreuzen versuchte und welche Beobachtungen dabei gemacht wurden.

Schon früher <sup>1)</sup> habe ich mitgeteilt, dass ich ohne Resultat *L. usitatissimum* mit *L. perenne*, *L. austriacum* und *L. narbonense* kreuzte. Weil aber nach Fockes <sup>2)</sup> Angabe Költreuter Bastarde von *L. usitatissimum* und *L. narbonense* erhielt, habe ich die Kreuzung in folgenden Jahren noch zu wiederholten Malen ausgeführt, aber stets wie zuvor ohne keimfähige Samen zu erhalten. Die hier folgenden, nicht gelungenen Kreuzungen wurden alle in grosser Anzahl ausgeführt, einige bis zu fünfzig Mal und alle reziprok.

Drei Varietäten von *L. usitatissimum* nämlich der gewöhn-

<sup>1)</sup> I. c. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 206.

<sup>2)</sup> W. O. Focke, Die Pflanzenmischlinge. S. 79.

liche dunkelblaue, der ägyptische und der gekräuselte weisse Lein wurden gekreuzt mit vier Formen von *L. perenne* d. h. weiss kurzgrifflig, weiss langgrifflig, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit zwei Formen von *L. austriacum*, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit zwei Formen von *L. narbonense*, blau kurzgrifflig und blau langgrifflig; mit *L. grandiflorum* Desf. die rote Blumen und mit *L. flavum* L., die gelbe Blumen hat. Weiter wurde *L. angustifolium* gekreuzt mit den obengenannten vier Formen von *L. perenne*; mit *L. grandiflorum* und mit *L. flavum* und ausserdem noch *L. grandiflorum* mit *L. flavum*.

Obgleich alle diese Kreuzungen ohne Erfolg blieben, verhielten dennoch die reziproken Kreuzungen sich in verschiedener Weise.

Bei der Bestäubung der genannten Varietäten von *L. usitatissimum* mit dem Pollen von *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* oder *L. flavum* fand Fruchtbildung statt und entstanden Früchte, welche sich oft in ihrer Grösse nur wenig von den normalen Früchten unterschieden. Die Samen waren aber entweder gar nicht oder sehr unvollkommen entwickelt und niemals kamen keimfähige Samen vor. Die Fruchtbildung braucht in diesen Fällen nicht als eine Folge der Anwesenheit des fremden Pollens betrachtet zu werden, denn bei *L. usitatissimum* werden sehr oft Früchte ohne Samen gebildet, wenn die Staubbeutel aus der absichtlich geöffneten Knospe entfernt werden, so dass Selbstbestäubung unmöglich ist und wenn darauf Kreuzbestäubung verhindert wird.

Bei den reziproken Kreuzungen dagegen wurde nach der Bestäubung von *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* oder *L. flavum* mit dem Pollen einer der Varietäten von *L. usitatissimum* oder mit dem Pollen von *L. angustifolium* der Blütenstiel ein wenig unterhalb des Gynaeciums bald gelb, fing darauf an dieser Stelle an einzutrocknen und nach einem oder zwei

Tagen fiel das dann auch vergilbte Gynaecium ab. Nur zweimal unter den zahlreichen Kreuzungen kam es zur Fruchtbildung. Das war nach der Bestäubung von *L. grandiflorum* mit dem Pollen von weissblühenden  $F_3$ -Pflanzen von der genotypischen Zusammensetzung AAbbcc aus der Kreuzung des weissen Leins mit dem gekräuselten weissen. Die beiden gebildeten Früchte enthielten aber keine Samen.

Obgleich es auch nach diesen Versuchen noch nicht ausgeschlossen ist, dass es gelingen kann *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* mit *L. perenne*, *austriacum*, *narbonense*, *grandiflorum* oder *flavum* zu kreuzen, so glaube ich dennoch, dass die Wahrscheinlichkeit dieses zu erreichen äusserst gering ist.

### Zusammenfassung der Resultate.

Die Blütenfarbe der sechs untersuchten Varietäten von *Linum usitatissimum* wird von drei Faktoren, A, B und C oder von zwei derselben bedingt.

Mit der Blütenfarbe hängen andere Merkmale eng zusammen und werden von den nämlichen Faktoren beeinflusst. Diese Merkmale sind die Farbe der Staubbeutel, die Farbe der Samen, das Flach- oder Gekräuseltheitsein der Kronblätter, die Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen.

Der gewöhnliche dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* haben alle drei dieselbe genotypische Zusammensetzung für diese Merkmale, alle drei besitzen die Faktoren A, B und C und haben die Formel AABCCX.

Der hellblaue Lein hat die Formel BBCCX; der gewöhnliche weisse Lein ist AABBX und der gekräuselte weisse Lein ist AACCCX.

Die blaue Farbe der Blüte entsteht nur wenn die Faktoren B und C beide vorhanden sind.

Sind B und C beide vorhanden, aber fehlt A so entsteht eine hellblaue Blütenfarbe.

A ist ein Verstärkungsfaktor, der die von B und C bedingte hellblaue Blütenfarbe intensiviert, aber für sich allein keine Blütenfarbe verursacht.

B und C beide sind Faktoren, welche zugleich mehrere Merkmale beeinflussen.

B wirkt zugleich als positiver Faktor für einige Merkmale und als Hemmungsfaktor für durch andere Faktoren bedingte Merkmale.

B verursacht mit C zusammen die blaue Blütenfarbe und ausserdem für sich allein die blaue Farbe der Staubbeutel, die braune Farbe der Samen und verhindert das durch C bedingte Gekräuseltsein der Kronblätter und die ebenfalls durch C bedingte Verminderung der Lebensfähigkeit der Gametenkombination, welche letztere als eine Herabsetzung der Samenanzahl pro Frucht und der Keimungsfähigkeit merkbar ist.

C verursacht mit B zusammen die blaue Blütenfarbe und für sich allein das Gekräuseltsein der Kronblätter, eine Verminderung der Lebensfähigkeit der Gametenkombination und die dunklere Farbe der Adern, letztere aber nun wenn er homozygotisch vorhanden ist.

Die blaue Farbe der Staubbeutel ist nicht wie die blaue Farbe der Blüte von dem gleichzeitigen Vorhandensein beider Faktoren B und C abhängig, sondern wird ebenso wie die braune Farbe der Samen von B allein verursacht.

Die blaue Farbe der Staubbeutel und die braune der Samen werden von A nicht intensiviert.

Von den sechs untersuchten Varietäten sind diejenigen mit den dunkelst gefärbten Blüten, nämlich der gewöhnliche dunkelblaue Lein, der ägyptische Lein und *L. crepitans* die ältesten.

Aus dem gewöhnlichen dunkelblauen Lein sind durch Verlustmutation drei andere Varietäten entstanden, nämlich

die hellblaue durch Verlust von A, die gekräuselte weisse durch Verlust von B und die gewöhnliche weisse durch Verlust von C.

Die weissen Varietäten sind unabhängig von der hellblauen aus der dunkelblauen entstanden, die hellblaue Varietät ist somit keine Übergangsform zwischen der dunkelblauen und den weissen.

Bei der Kreuzung entstanden vier neue homozygotischen Formen verschiedener genotypischer Zusammensetzung, zwei derselben zeigten den nämlichen neuen Phaenotypus.

Von Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Linum* gelang nur die zwischen *L. usitatissimum* und *L. angustifolium*.

Alle andere sehr oft wiederholte Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten mit *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. narbonense*, *L. grandiflorum* und *L. flavum* gaben keine keimfähigen Samen.

Bei der Bestäubung verschiedener Varietäten von *L. usitatissimum* mit Pollen der letztgenannten Arten findet ein fast normaler Fruchtansatz statt. Samen werden aber nicht oder sehr unvollkommen gebildet.

Groningen, am 11. Jan. 1915.

## INHALTSÜBERSICHT.

	Seiten.
Einleitung . . . . .	217
Kap. I. Die Kreuzungen. . . . .	222
1a. Dunkelblau × ägyptisch blau. . . . .	222
1b. Ägyptisch blau × dunkelblau . . . . .	223
2a. Dunkelblau × crepitans blau . . . . .	223
2b. Crepitans blau × dunkelblau . . . . .	223
3a. Ägyptisch blau × crepitans blau . . . . .	223
3b. Crepitans blau × ägyptisch blau . . . . .	223
4a. Dunkelblau × hellblau . . . . .	224
4b. Hellblau × dunkelblau . . . . .	224
5a. Hellblau × weiss . . . . .	224
5b. Weiss × hellblau . . . . .	224
6. Hellblau × gekräuselt weiss . . . . .	226
7. Dunkelblau × weiss . . . . .	227
8. Weiss × ägyptisch blau . . . . .	228
9a. Dunkelblau × gekräuselt weiss . . . . .	229
9b. Gekräuselt weiss × dunkelblau . . . . .	229
10. Ägyptisch blau × gekräuselt weiss . . . . .	229
11a. Weiss × gekräuselt weiss . . . . .	230
11b. Gekräuselt weiss × weiss . . . . .	230
Kap. II. Die Faktoren für die Blütenfarbe . . . . .	233
Kap. III. Die Wirkung der Faktoren für die Blütenfarbe auf andere Merkmale . . . . .	243
Kap. IV. Der Nachweis der Übereinstimmung aller	

	Seite.
Beobachtungen mit den nach der gefundenen genotypischen Zusammensetzung der Varietäten zu erwartenden Erscheinungen . . . . .	257
Kap. V. Der genetische Zusammenhang der Varietäten . . . . .	268
Kap. VI. Die Kreuzung verschiedener <i>Linum</i> -Arten	271
Zusammenfassung der Resultate . . . . .	273