

Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

Die Varietäten von *Linum usitatissimum* L. welche ich zu meinen Kreuzungsversuchen benutzte, zeigen was die Breite des Kronblattes betrifft drei Typen. Die Länge des Kronblattes ist bei zwei von diesen Typen aber die nämliche.

Das breiteste und zugleich das längste Kronblatt hat der sogenannte ägyptische Lein. Die Variabilitätskurve und den medianen Wert sowohl der Länge als auch der Breite habe ich früher ¹⁾ mitgeteilt. Bei der Untersuchung, welche hier besprochen werden soll, war aber der Gebrauch der mittleren Werte vorzuziehen, weil die Anzahl der Messungen in einigen Fällen nicht gross war. Die folgende Mitteilung bezieht sich ausschliesslich auf die Breite, es genügt somit nur von dieser den mittleren Wert anzugeben. Derselbe beträgt 13.4 mm.

Unter Breite des Kronblattes verstehe ich hier, ebenso wie früher, stets die grösste Breite. Die Farbe der Blüte des ägyptischen Leins ist blau, wie früher mehrere Male besprochen wurde.

¹⁾ Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. VIII, 1911, S. 249.

Der zweite Typus der Kronblattbreite kommt beim gewöhnlichen, in der holländischen Provinz Groningen allgemein gezüchteten blaublühenden Lein vor und bei dem in einigen Gegenden der Provinz Friesland angebauten weissblühenden. Diese beiden Varietäten stimmen sowohl in der Länge als auch in der Breite des Kronblattes miteinander überein. Bei unter gleichen Bedingungen kultivierten Pflanzen betrug die mittlere Breite der Kronblätter bei 30 Blumen, von 30 verschiedenen Pflanzen stammend, für den gewöhnlichen blauen Lein 7.0 mm und für den gewöhnlichen weissen 7.1 mm. Der geringe Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist hier ohne Bedeutung.

Der dritte Typus der Kronblattbreite kommt bei einer anderen weissblühenden Varietät vor. Diese wurde früher unter den Namen *Vilmorin* weiss ¹⁾ und gekräuselt weiss ²⁾ beschrieben. Letzterer Namen wurde dieser Varietät zur Unterscheidung von dem gewöhnlichen weissen Lein gegeben, der ebenso wie der gewöhnliche blaue und der ägyptische vollkommen flache Kronblätter hat, während beim gekräuselten weissen Lein der Rand an der Spitze des Kronblattes einigermaßen gekräuselt und an den Seiten nach oben eingerollt ist. Ausserdem unterscheiden die Kronblätter sich auch noch von denjenigen des gewöhnlichen blauen und weissen Leins durch die viel geringere Breite. Nur dieser Unterschied kommt hier in Betracht. Weil der Rand nur an der Spitze gekräuselt ist und die Spreite übrigens flach, kann die grösste Breite leicht bestimmt werden. Von 50 Pflanzen wurde die Breite je eines einzigen Kronblattes gemessen; der mittlere Wert betrug 3.3 mm, das ist noch etwas geringer als die Hälfte

¹⁾ Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI, 1914, S. 56.

²⁾ Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XII, 1915, S. 219.

des mittleren Wertes des anderen weissen und des gewöhnlichen blauen Leins. Die Länge des Kronblattes dagegen ist ungefähr dieselbe wie bei diesen letzten Varietäten. Die mittlere Länge der nämlichen 50 Kronblätter betrug nämlich 10.1 mm, während für den gewöhnlichen weissen Lein der mittlere wert der Länge 10.6 mm und für den gewöhnlichen blauen 10.3 mm beträgt. Der ägyptische Lein hat viel längere Kronblätter, der mittlere Wert derselben ist 16.2 mm.

Wie aus den mittleren Werten der Kronblattbreite, nämlich 13.4, 7.1, 7.0 und 3.3 mm hervorgeht, unterscheiden die genannten Varietäten sich für dieses Merkmal bedeutend voneinander. Zwei von den vier gehören zum nämlichen Breitentypus und zwar zu dem von 7 mm, aber diese zwei Varietäten haben eine verschiedene Blütenfarbe. In der folgenden Mitteilung soll nun das Verhalten der Kronblattbreite und der Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe bei den verschiedenen Kreuzungen zwischen diesen vier Varietäten behandelt werden. Für die Einzelheiten des Verhaltens der Blütenfarbe weise ich auf die oben erwähnte Abhandlung aus dem Jahre 1915 hin. Es genügt hier zu wissen, dass bei der Kreuzung einer blaublühenden Varietät mit einer weissblühenden in F_2 blau- und weissblühende Individuen entstehen. Die Zahlenverhältnisse derselben sind hier ohne Bedeutung. Erst sollen die verschiedenen Kreuzungen mit den dabei auftretenden Erscheinungen nach einander besprochen werden und darauf die aus den gesamten Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen.

Der gewöhnliche blaue und der gewöhnliche weisse Lein, welche eine verschiedene Blütenfarbe, aber dieselbe mittlere Breite, nämlich 7 mm haben, geben miteinander gekreuzt nur Nachkommen des nämlichen Breitentypus. Hieraus geht hervor, dass die zwei genannten Varietäten denselben Faktor oder dieselben Faktoren für die Breite des Kron-

blattes besitzen. Weil die weissen und die blauen Nachkommen, was die Breite betrifft, miteinander übereinstimmen, scheint bei dieser Kreuzung kein Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe des Kronblattes zu bestehen. Der gewöhnliche blaue Lein (mittl. Br. 7 mm) und der ägyptische (mittl. Br. 13.4 mm) unterscheiden sich voneinander, im Gegensatz zu den beiden Varietäten der vorhergehenden Kreuzung, nicht in Farbe aber wohl in Breite. Die bei dieser Kreuzung in Bezug auf die Breite auftretenden Erscheinungen sind früher ¹⁾ von mir ausführlich beschrieben worden. Folgendes, das ich jener Mitteilung entnehme, genügt hier. Die erste Generation ist intermediär, die Breite des Kronblattes ist ungefähr das Mittel der Werte der beiden Eltern. In der zweiten Generation tritt Spaltung in mehrere Breitetylen auf. Infolge der fluktuierenden Variabilität sind die Grenzen zwischen den verschiedenen Gruppen aber unmerkbar und werden alle Übergänge zwischen der Breite des gewöhnlichen Leins und der des ägyptischen beobachtet, in bestimmten Zahlenverhältnissen jedoch. Die F_2 -Individuen mit einer Breite, welche ungefähr das Mittel von denjenigen der P-Varietäten ist, sind am zahlreichsten, während die Anzahl in dem Masse abnimmt wie die Breite der der P-Formen nähert. Alle F_2 -Individuen zusammen geben für die Breite eine Kurve, welche scheinbar mit einer Variabilitätskurve übereinstimmt. Aus den gesamten Beobachtungen wurde abgeleitet, dass der ägyptische Lein einige in der gewöhnlichen Weise mendelnden Faktoren für die Breite mehr besitzt als der gewöhnliche blaue Lein. Weil alle Nachkommen blau sind und dennoch eine verschiedene Breite haben, sind auch bei dieser Kreuzung die Farbe und die Breite des Kronblattes scheinbar unabhängig voneinander.

Bei der Kreuzung des gewöhnlichen weissen Leins

¹⁾ I. c. Vol. VIII, 1911, S. 253.

(mittl. Br. 7 mm) mit dem ägyptischen (mittl. Br. 13.4 mm), welche sich sowohl in Breite als auch in Farbe voneinander unterscheiden, verhält die Breite sich in der nämlichen Weise wie bei der vorhergehenden. Auch hier ist die erste Generation intermediär und in der zweiten treten alle Übergänge zwischen der Breite des weissen und der des ägyptischen Leins auf. Hieraus kann geschlossen werden, dass auch diese beiden Varietäten sich in den Faktoren für die Breite voneinander unterscheiden und dass der ägyptische Lein einige Faktoren mehr besitzt als der gewöhnliche weisse. Ausserdem lehren die Beobachtungen, dass auch hier zwischen der Breite und der Farbe scheinbar kein Zusammenhang besteht. In der zweiten Generation kommen nämlich sowohl unter den weissen als auch unter den blauen Blüten schmale, breite und alle Übergänge vor; obgleich die weisse P-Varietät schmäler als die blaue ist. Die Breitefaktoren und die Farbefaktoren folgen scheinbar unabhängig voneinander der Mendelschen Spaltungsregel.

Ganz anders ist das Verhalten der Breite und der Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe bei der Kreuzung zwischen dem gewöhnlichen blauen (mittl. Br. 7 mm) und dem schmalblättrigen weissen Lein (mittl. Br. 3.3 mm). Diese unterscheiden sich voneinander, ebenso wie die P-Varietäten der vorhergehenden Kreuzung, sowohl in der Breite als in der Farbe. Hier aber stimmen, was die Breite betrifft, alle blauen Nachkommen mit dem gewöhnlichen blauen Lein überein und alle weissen mit dem schmalblättrigen weissen. Obgleich die Breite bei den beiden P-Varietäten, ebenso wie bei den zwei vorhergehenden Kreuzungen, eine verschiedene ist, entstehen hier dennoch keine Übergänge. Es bilden sich zwei deutlich getrennte Gruppen, eine mit breiteren blauen Blüten und eine mit schmaleren weissen, übereinstimmend mit je einer der zwei gekreuzten Varietäten. Es ergibt sich also, dass

hier, im Gegensatz zu den bisher besprochenen Kreuzungen, wohl ein Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe merkbar ist, stets geht breiter mit blau und schmaler mit weiss Hand in Hand.

Wenn man bloss die bei dieser Kreuzung auftretenden Erscheinungen kannte, würde man ohne Zweifel schliessen, dass hier ein und derselbe Faktor oder eine Gruppe von vollkommen gekoppelten Faktoren zugleich die grössere Breite und die blaue Farbe des Kronblattes bedingt. Die Untersuchung noch einer anderen Kreuzung, nämlich die zwischen dem ägyptischen (mittl. Br. 13.4 mm) und dem schmalblättrigen weissen Lein (mittl. Br. 3.3 mm), welche sich gleichfalls in Breite und in Farbe voneinander unterscheiden, lehrt aber, dass der wirkliche Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe eine andere ist, obgleich beide Merkmale dennoch auch nicht vollkommen unabhängig voneinander sind, wie scheinbar bei den zuerst besprochenen Kreuzungen der Fall ist.

Bei der genannten Kreuzung zwischen dem ägyptischen Lein und dem schmalblättrigen weissen ist nämlich die erste Generation blau und intermediär in Breite zwischen den beiden Eltern. In der zweiten Generation ist das Verhalten der erzeugten weissen und blauen Individuen in Bezug auf die Breite anders als bei den besprochenen Kreuzungen.

Von 300 verschiedenen weissblühenden F_2 -Pflanzen wurde die Breite des Kronblattes einer einzigen Blüte bestimmt und ebenfalls von 300 blaublühenden. Während die Breite des Kronblattes der schmalblättrigen P-Varietät zwischen 2.1 und 4.2 mm variiert und die des ägyptischen Leins zwischen 10.5 und 16.4 mm gaben die weissen F_2 -Pflanzen für die Breite 2.1—10.4 mm und die blauen F_2 -Pflanzen 5.7—16.2 mm. Es ergibt sich, dass die weissen F_2 -Pflanzen im allgemeinen viel schmaler sind als die blauen. Es werden also zwei Gruppen gebildet, eine mit

schmaleren weissen und eine mit breiteren blauen Blüten. Diese Gruppen stimmen aber nicht mit der weissen und der blauen P-Varietät überein, wie bei der Kreuzung zwischen dem schmalblättrigen weissen und dem gewöhnlichen blauen Lein der Fall ist. Die weissen sind im allgemeinen breiter als der schmalblättrige weisse Lein und die blauen im allgemeinen schmäler als der ägyptische. Es kommen bei beiden Übergänge in der Breite zwischen den beiden P-Varietäten vor. Dennoch stimmen die Erscheinungen nicht überein mit denjenigen, welche bei der Kreuzung zwischen dem gewöhnlichen weissen und dem ägyptischen Lein beobachtet wurden. Auch bei dieser Kreuzung traten in F_2 Übergänge in der Breite zwischen den beiden P-Varietäten auf, aber bei den weissen und den blauen in der nämlichen Weise, so dass die gesamten weissen mit den gesamten blauen übereinstimmten, während bei der Kreuzung des schmalblättrigen mit dem ägyptischen Lein die weissen und die blauen sich, was das Verhalten der Breite betrifft, voneinander unterscheiden. Den weissen fehlen die sehr breiten, den blauen die sehr schmalen.

Um zu untersuchen welche die äusserst erreichbaren Grenzen für die Breite sind, wurden einige der weissen F_2 -Pflanzen mit den breitesten Kronblättern weiter gezüchtet. Von der erhaltenen dritten Generation wurden wieder einige der breitesten für die weitere Kultur ausgewählt und ebenso von der vierten und von der fünften Generation. Obgleich die Ernährungsumstände immer sehr günstig waren, war die grösste Breite, welche bei den 786 Pflanzen der zweiten bis sechsten Generation beobachtet wurde 11.4 mm. Diese Breite des Kronblattes zeigte eine Pflanze der vierten Generation. Bei den Nachkommen dieser Pflanze in der fünften und in der sechsten Generation kam diese Breite sogar nicht wieder vor; das Maximum betrug in F_6 10.5 mm. Es ergibt sich also, dass die breitesten weissen nur wenig das Minimum der Breite

des ägyptischen Leins überschreiten und die mittlere Breite sogar nicht erreichen.

In derselben Weise wurden während einiger Jahre die schmalsten blauen weiter gezüchtet, zudem unter weniger günstigen Nahrungsbedingungen. Es zeigte sich, dass das äusserste Minimum 5.7 mm war. Blaue Blüten, welche in der Breite des Kronblattes mit der des schmalblättrigen weissen Leins übereinstimmten, kamen unter den 722 untersuchten Pflanzen bis in die fünfte Generation gar nicht vor.

Bei dieser Kreuzung entstehen somit indertat zwei Gruppen, eine mit schmaleren weissen und eine mit breiteren blauen Blüten. Auch beim weiter Züchten der heterozygotischen F_2 - und F_3 -Pflanzen war dies der Fall; stets waren die weissen im allgemeinen schmäler als die zugleich gebildeten blauen.

Das Verhalten der Breite bei dieser Kreuzung ist scheinbar nicht in Übereinstimmung mit der Mendelschen Spaltungsregel. Die zwei gekreuzten Varietäten zeigen einen grossen Unterschied in der Breite und unter den Nachkommen kommen auch wohl intermediäre Formen vor. Dennoch zeigt die zweite Generation nicht die gewöhnliche Erscheinung der Mendel-Spaltung, welche bei Merkmalen die fluktuierend variieren, beobachtet wird, wenn die Grenzen zwischen den verschiedenen in F_2 gebildeten Gruppen unmerkbar sind. Dabei geben die gesamten F_2 -Individuen für die Breite eine Kurve, welche sich vom Minimum der schmalsten bis zum Maximum der breitesten P-Form erstreckt und deren Gipfel ungefähr beim Mittelwert der beiden P-Formen liegt. Hier aber gibt die ganze zweite Generation für die Breite eine Kurve, die sich zwar vom Minimum des schmalblättrigen weissen bis zum Maximum des ägyptischen Leins erstreckt, welche aber zwischen beiden zwei Gipfel aufweist. Weil nun der nach der Minimumseite liegende Teil der Kurve mit dem

einen Gipfel durch die weissen, der andere Teil mit dem zweiten Gipfel durch die blauen F_2 -Individuen gebildet wird, ergibt sich, dass hier ein Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe besteht, welcher vielleicht die Ursache des abweichenden Verhaltens der Breite ist. Dennoch ist dieser Zusammenhang nicht einfach so, dass mit der grösseren Breite auch die blaue Farbe Hand in Hand geht, weil derselbe Faktor oder dieselben Faktoren zugleich die Breite und die blaue Farbe verursachen, oder weil die Faktoren für die Breite vollkommen gekoppelt sind, wie es bei der Kreuzung des gewöhnlichen blauen Leins mit dem schmalblättrigen weissen scheinbar vorkommt. Wäre dies der Fall, so müssten alle weissen Nachkommen den Breitentypus des schmalblättrigen weissen Leins zeigen und alle blauen Nachkommen den Breitentypus des ägyptischen. Dem ist aber nicht so; es gibt weisse, die breiter als die weisse P-Varietät sind und blaue, welche schmäler sind als die blaue P-Varietät. Wollte man für die bei dieser Kreuzung auftretenden Erscheinungen dennoch in dieser Richtung eine Erklärung suchen, so würde man eine unvollkommene Koppelung der Faktoren für die Breite und für die Farbe annehmen müssen, wobei man sehr verwickelte Verhältnisse voraussetzen müsste. Hiergegen lassen sich aber manche Einwände erheben und es liegt deshalb auf der Hand eine andere Erklärung für den erwähnten eigentümlichen Zusammenhang zwischen den beiden Merkmalen zu suchen. Nun sind durch die früheren Kreuzungsuntersuchungen ¹⁾ dieser Lein-Varietäten verschiedene darin vorhandenen Faktoren nachgewiesen und es ist mittelst der Kenntnis dieser Faktoren und deren Wirkung möglich eine befriedigende Erklärung zu geben nicht nur von den bei der letztgenannten Kreuzung auftretenden Erscheinungen, sondern auch von der Tatsache,

¹⁾ l. c. Vol. XII, 1915, S. 217.

dass bei den verschiedenen Kreuzungen das Verhalten der Breite und der Zusammenhang zwischen Breite und Farbe in so starkem Masse schwankt.

Früher ist nachgewiesen worden, dass die genotypische Zusammensetzung des gewöhnlichen blauen und des ägyptischen Leins für die Farbe der Blüte AABBCc ist; für den gewöhnlichen weissen Lein ist die Formel AABB und für den schmalblättrigen weissen AACC. Die Faktoren B und C bedingen zusammen die blaue Farbe, aber jeder für sich ist nicht im Stande dieselbe zu verursachen. Ausserdem beeinflussen B und C noch andere Merkmale, wie früher ausführlich besprochen worden ist. A ist ein Verstärkungsfaktor der Farbe; dieser bleibt hier aber ausser Betracht.

Aus der genotypischen Zusammensetzung des gewöhnlichen weissen Leins und des schmalblättrigen weissen folgt, dass bei der hier noch nicht besprochenen Kreuzung dieser beiden Varietäten Individuen von der Zusammensetzung AAbbcc gebildet werden. Diesen Individuen fehlen somit sowohl B als auch C. Dieselben zeigen aber die nämliche Breite des Kronblattes als der gewöhnliche weisse Lein. Dieses beweist, dass die Faktoren B und C nicht die Breite des Kronblattes bedingen, sondern dass andere Faktoren für die Breite in den beiden gekreuzten Varietäten vorkommen. Wären diese Breitefaktoren für die beiden Varietäten verschiedene, so müssten die genannten Individuen einen verschiedenen Breitetypos zeigen, einige müssten schmal sein wie der schmalblättrige Lein, andere breiter wie der gewöhnliche weisse Lein, oder intermediär, möglich sogar noch schmaler oder breiter als die P-Varietäten. Dem ist aber nicht so. Alle Individuen von der Zusammensetzung AAbbcc zeigen den nämlichen Breitetypos. Hieraus folgt, dass der gewöhnliche weisse und der schmalblättrige weisse Lein dieselben Faktoren für die Breite haben. Dennoch ist der schmalblättrige Lein schmaler

als der gewöhnliche weisse. Es muss somit in dieser Varietät eine Ursache vorhanden sein, welche die Wirkung der Breitefaktoren teilweise verhindert. Das muss der Faktor C sein, denn sobald dieser Faktor fehlt, wie in den oben genannten in F_2 gebildeten Individuen von der Zusammensetzung AAbbcc, ist die Breite der des gewöhnlichen weissen Leins gleich. Der Faktor C, welcher mit B zusammen die blaue Farbe verursacht, ergibt sich somit als ein Hemmungsfaktor für die Breitefaktoren. Im gewöhnlichen blauen Lein AABBCc ist aber der Faktor C auch vorhanden, während dieser Lein dennoch nicht schmäler als der gewöhnliche weisse ist. Die Ursache hiervon muss die Anwesenheit des Faktors B sein, welcher die hemmende Wirkung von C auf die Breitefaktoren verhindert. Dieses stimmt überein mit dem früher ¹⁾ von mir Mitgeteilten über die Wirkung der Faktoren B und C in Bezug auf das Gekräuseltsein des Randes der Kronblätter, die Anzahl der Samen pro Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen. Der Faktor C nämlich verursacht auch dieses Gekräuseltsein der Kronblätter und eine Herabsetzung von der Anzahl der Samen pro Frucht und von der Keimungsfähigkeit der Samen, während der Faktor B diese Wirkung von C verhindert. Hier sehen wir dasselbe Verhalten der Faktoren B und C der Breite gegenüber auftreten; C verursacht eine Herabsetzung der Breite und durch B wird die hemmende Wirkung von C wieder aufgehoben.

Jetzt muss untersucht werden ob alle bei den verschiedenen Kreuzungen beobachteten Erscheinungen mit dieser Auffassung über das Vorhandensein von Breitefaktoren und die Wirkung der Faktoren B und C auf dieselben indertat befriedigend und vollkommen erklärt sind.

Der gewöhnliche blaue Lein AABBCc und der gewöhnliche weisse AAbb, welche dieselbe Breite haben und

¹⁾ 1. c. Vol. XII, 1915, S. 217.

miteinander gekreuzt nur Nachkommen dieser Breite geben, bilden bei der Kreuzung kein einziges Individuum, worin der Faktor C allein d. h. ohne B vorkommt. Entweder C fehlt den Nachkommen, wie in den weissen, oder ausser C ist auch B vorhanden, wie in den blauen Nachkommen der Fall ist. In keinem einzigen Individuum werden die Breitefaktoren in ihrer Wirking gehemmt und dieses erklärt dass alle Nachkommen sowohl die weissen als auch die blauen dieselbe Breite haben.

Auch bei der Kreuzung zwischen dem gewöhnlichen blauen Lein AABBCc und dem ägyptischen AABBCc und bei der zwischen dem gewöhnlichen weissen AABb und dem ägyptischen AABBCc entstehen keine Nachkommen, welche C besitzen ohne dass zugleich auch B vorhanden ist. Bei keinem einzigen Individuum werden die Breitefaktoren gehemmt. Was den bei diesen beiden Kreuzungen vorkommenden Unterschied in Breite zwischen den P-Varietäten betrifft, werden die Erscheinungen sich somit nicht ändern und in der Weise auftreten wie nach der Spaltungsregel zu erwarten ist und wie auch indertat beobachtet wurde.

Bei der zweiten Kreuzung, nämlich bei der zwischen dem gewöhnlichen weissen und dem ägyptischen Lein, unterscheiden die P-Varietäten sich ausser in Breite auch noch in Farbe und hier wurde beobachtet, dass diese beiden Merkmale sich vollkommen unabhängig voneinander verhalten. Dieses lässt sich jetzt verstehen, denn den weissen Nachkommen fehlt C und in den blauen wird die Wirkung von C durch B aufgehoben; sowohl in den weissen als auch in den blauen Individuen sind die Breitefaktoren ungehemmt. Aber jetzt ergibt sich zugleich, dass die vollständige Unabhängigkeit der Farbe von der Breite nur äusserlich ist. In gewisser Hinsicht besteht wohl ein Zusammenhang zwischen beiden, denn der nämliche Faktor C, der für das Entstehen der blauen Farbe notwendig ist,

wirkt hemmend auf die Breitefaktoren und wenn aus den blaublühenden Nachkommen nur der Faktor B verschwände, so würde dadurch sowohl die Farbe als auch die Breite verändern. Die Farbe würde weiss, weil C allein die blaue Farbe nicht verursachen kann und die Breite würde herabgesetzt werden unter dem Einfluss von dem dann allein vorhandenen Faktor C. Bei der genannten Kreuzung sind infolge der Anwesenheit von B die Verhältnisse aber derart, dass der Zusammenhang zwischen den Faktoren für die Breite und die Farbe nicht merkbar ist und diese Merkmale unabhängig voneinander auftreten. Es ergibt sich also, dass wenn bei einer Kreuzung zwei Merkmale sich vollkommen unabhängig voneinander verhalten, hieraus nicht geschlossen werden darf, dass auch zwischen den Faktoren für diese Merkmale kein einziger Zusammenhang besteht.

Bei der Kreuzung des gewöhnlichen blauen Leins AABBC mit dem schmalblättrigen weissen AAC, welche sich in Breite und in Farbe voneinander unterscheiden, wurde ein vollkommener Zusammenhang zwischen diesen beiden Merkmalen beobachtet. Alle blauen Nachkommen zeigten den Breitentypus des gewöhnlichen blauen Leins, alle weissen hatten den schmalen Typus wie die weisse P-Varietät. Auch dieses versteht sich jetzt. Oben ist gezeigt worden, dass der schmalblättrige weisse Lein dieselben Breitefaktoren besitzt wie der gewöhnliche blaue Lein. Alle Nachkommen der Kreuzung dieser beiden Varietäten werden somit auch dieselben Breitefaktoren haben. Nun besitzen die blauen Nachkommen ausser diesen Breitefaktoren alle die Faktoren B und C beide, die weissen aber ausser den Breitefaktoren nur C. In allen blaublühenden sind die Breitefaktoren also ungehemmt, dieselben werden demzufolge alle die Breite der blauen P-Varietät haben. In den weissblühenden Nachkommen dagegen sind die Breitefaktoren gehemmt, sie werden ebenso wie die weisse P-Varietät schmaler sein. Es ergibt sich, dass auch hier

der Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe ein anderer ist, als man ohne weiteres aus dieser Kreuzung schliessen würde. Die blaue Farbe und die grössere Breite des gewöhnlichen blauen Leins sind nicht die Folge von der Anwesenheit eines einzigen Faktors oder einer Gruppe von Faktoren, bei deren Abwesenheit die Farbe weiss und die Breite geringer sein würde, sondern das Verhältnis ist ein anderes. Der Faktor B, welcher im gewöhnlichen blauen Lein vorhanden ist, dem schmalblättrigen weissen aber fehlt, ist kein Faktor für Farbe und Breite beide. In beiden Varietäten sind andere Faktoren als B für die Breite anwesend und in beiden die nämlichen; aber in der schmalblättrigen weissen sind sie durch C gehemmt in der gewöhnlichen blauen durch die Anwesenheit von B und C beiden ungehemmt.

Auch die verwickelteren Erscheinungen die bei der Kreuzung zwischen dem ägyptischen AABBC und dem schmalblättrigen weissen Lein AAC beobachtet wurden, können jetzt vollkommen erklärt werden. Der Unterschied zwischen diesen Varietäten ist, was die Faktoren für die Breite betrifft, gerade der nämliche als der zwischen dem ägyptischen und dem gewöhnlichen blauen und als der zwischen dem ägyptischen und dem gewöhnlichen weissen Lein. Der schmalblättrige weisse Lein hat ja, wie oben gezeigt wurde, dieselben Breitefaktoren als der gewöhnliche blaue und der gewöhnliche weisse. Weil nun die Breitefaktoren ganz unabhängig von der An- oder Abwesenheit der Faktoren B und C der Spaltungsregel folgen, werden also die Nachkommen, was das Vorkommen der Breitefaktoren darin betrifft, vollkommen übereinstimmen mit den Nachkommen der Kreuzung des ägyptischen Leins mit dem gewöhnlichen blauen oder mit dem gewöhnlichen weissen. Wären keine anderen Ursachen vorhanden, so würden die F_2 -Individuen zusammen alle Übergänge zwischen der Breite des gewöhnlichen blauen oder weissen Leins

und der des ägyptischen aufweisen. Individuen mit Kronblättern ebenso schmal wie die des schmalblättrigen weissen Leins würden nicht vorkommen, denn wie nachgewiesen wurde, stimmt diese Varietät in den Breitefaktoren mit dem gewöhnlichen blauen und dem gewöhnlichen weissen Lein überein. Ausserdem würde zwischen den blauen und weissen F_2 -Individuen kein Unterschied in der Kronblattbreite bestehen. Je nachdem aber entweder der Faktor C allein, oder die Faktoren B und C zusammen vorhanden sind, ändern sich die Erscheinungen. Die blauen Nachkommen besitzen sowohl B als auch C, die hemmende Wirkung von C ist also aufgehoben und die blauen F_2 -Individuen müssen alle Übergänge zwischen der Breite des gewöhnlichen blauen oder weissen und der des ägyptischen Leins aufweisen. Die schmalsten blauen Nachkommen müssen also nicht mit der schmalblättrigen weissen Varietät übereinstimmen, sondern mit dem gewöhnlichen blauen oder weissen Lein; die breitesten müssen in der Breite dem ägyptischen Lein gleich sein, wie beides auch indertat beobachtet wurde. Die weissen Nachkommen dieser Kreuzung besitzen alle nur den Faktor C; bei allen Individuen wird die Breite somit geringer sein als nur infolge der vorhandenen Breitefaktoren der Fall sein würde. Dieselben besitzen aber nicht alle nur die Breitefaktoren des schmalblättrigen weissen Leins, sondern einige Individuen haben sogar die nämlichen Breitefaktoren als der ägyptische Lein, andere sind in Bezug auf das Vorhandensein der Breitefaktoren intermediär. Die Individuen, welche dieselben Breitefaktoren als der schmalblättrige weisse Lein besitzen, werden, weil sie ebenso wie dieser nur den Faktor C haben, auch in der Breite mit dieser P-Varietät übereinstimmen. Die Individuen, welche dieselben Breitefaktoren wie der ägyptische Lein besitzen, werden aber, infolge der Anwesenheit von C, nicht den Breitotypus dieser P-Varietät aufweisen, sondern dieselben

werden schmaler sein. Die weissen F_2 -Individuen zusammen werden somit eine Breite zeigen, welche zwischen dem Minimum des schmalblättrigen weissen Leins und einer Breite, geringer als das Maximum des ägyptischen Leins, schwankt. Die oben mitgeteilten Beobachtungen stimmen hiermit überein, die breitesten weissen Nachkommen dieser Kreuzung erreichen sogar den mittleren Wert des ägyptischen Leins nicht, sie überschreiten nur wenig das Minimum.

Auch das Verhalten in der dritten und in den folgenden Generationen ist mit dem Besprochenen in Übereinstimmung. Eine heterozygotische blaue F_2 -Pflanze mit Kronblättern von 13 mm Breite gab blaue Nachkommen mit einer Breite von 9.1 bis 14 mm und weisse mit einer Breite von 7.1 bis 11.1 mm. Ein anderes schmaleres, heterozygotisches blaues F_2 -Individuum mit einer Kronblattbreite von 9 mm gab blaue F_3 -Pflanzen von 7 bis 10.7 mm und weisse von 4 bis 6.5 mm Breite. Erstere breitere F_2 -Pflanze besass eine grössere Anzahl von Breitefaktoren als die zweite, wie auch bei den Nachkommen bemerkbar ist, aber bei beiden haben die weissen F_3 -Individuen infolge der Wirkung von C schmalere Kronblätter.

Im Vorhergehenden ist gezeigt worden, dass alle bei den verschiedenen Kreuzungen beobachteten Erscheinungen ohne Ausnahme durch die Wirkung der Faktoren B und C im Zusammenhang mit den vorhandenen Breitefaktoren vollkommen erklärt werden können. Nun liegt noch die Frage nach der Intensität der hemmenden Wirkung von C nahe. Beeinflusst C nur die im gewöhnlichen blauen und im gewöhnlichen weissen Lein vorkommenden Breitefaktoren, oder empfinden die im ägyptischen Lein ausserdem noch vorhandenen anderen Breitefaktoren auch die hemmende Wirkung von C? Aus den Beobachtungen kann hierüber wohl etwas geschlossen werden. Die mittlere Breite des gewöhnlichen blauen Leins ist 7.0 mm und die

des gewöhnlichen weissen 7.1 mm, während die des schmalblättrigen weissen 3.3 mm ist. Infolge der hemmenden Wirkung von C wird die Breite also 3.7 bis 3.8 mm herabgesetzt. Nun war bei der Kreuzung des ägyptischen mit dem schmalblättrigen weissen Lein die mittlere Breite von 100 blauen F_2 -Individuen 10.8 mm und von 100 weissen 4.6 mm, das ist ein Unterschied von 6.2 mm. Hier, wo auch die dem ägyptischen Lein eigentümlichen Breitefaktoren vorhanden sind, ist die durch C verursachte Herabsetzung der Breite grösser. Dasselbe ergibt sich auch aus der Vergleichung des Maximums, das von den weissen Nachkommen dieser Kreuzung erreicht wird mit dem Maximum des ägyptischen Leins. Ersteres beträgt 11.4 mm, letzteres 16.4 mm, das ist ein Unterschied von 5 mm, also bedeutend mehr als die Herabsetzung der Breite des gewöhnlichen blauen und des gewöhnlichen weissen Leins unter Einfluss von C.

Wie auch andere Untersucher schon mehrfach nachgewiesen haben, besitzt die Pflanze nicht nur voneinander unabhängige Faktoren; denn in vielen Fällen hängt die bemerkbare Manifestation eines Faktors von der An- oder Abwesenheit mehrerer anderen Faktoren ab. Es ist sogar wahrscheinlich und wird wohl allgemein angenommen, dass kein einziger Faktor ganz unabhängig von anderen ist; sondern dass die Faktoren sich in vielen Fällen nur scheinbar so verhalten, weil die zwei gekreuzten Formen, welche sich bei der Untersuchung in einem einzigen bestimmten Faktor voneinander unterscheiden, für andere damit im Zusammenhang stehenden Faktoren miteinander übereinstimmen. So ergibt sich z. B. aus der Kreuzung des gewöhnlichen blauen Leins AABBC mit dem gewöhnlichen weissen AABB nur, dass ersterer einen einzigen Faktor, nämlich C mehr besitzt als letzterer, aber nicht dass dieser Faktor C in gewisser Hinsicht von B abhängig

ist und nur bei Abwesenheit von B eine hemmende Wirkung auf die Breitefaktoren ausüben kann.

Aus der im Vorhergehenden beschriebenen Untersuchung hat sich nun ergeben, dass die Faktoren in sehr verwickelter Weise miteinander zusammenhängen und einander beeinflussen können. Die in den untersuchten Varietäten von *Linum usitatissimum* vorhandenen Faktoren für die Breite des Kronblattes werden von einem anderen Faktor, nämlich vom Faktor C gehemmt, während wieder ein anderer Faktor, nämlich B, imstande ist die hemmende Wirkung von C wieder aufzuheben; B ist ein Hemmungsfaktor des Hemmungsfaktors C.

Weil die Faktoren B und C ausserdem zusammen die blaue Farbe der Blüte verursachen, entstehen verwickelte Verhältnisse in Bezug auf den Zusammenhang zwischen der Breite und der Farbe der Kronblattes.

Von dem Vorkommen von Hemmungsfaktoren sind einige Fälle bekannt, aber so viel ich weiss, ist das Vorhandensein von Faktoren, welche die hemmende Wirkung der Hemmungsfaktoren wieder aufheben, bis jetzt nicht nachgewiesen worden.

Ausserdem ergibt sich aus dem Vorhergehenden, dass die Resultate von verschiedenen Kreuzungen einiger Varietäten zu verschiedenen einander sogar scheinbar widersprechenden Schlussfolgerungen führen können. Kennte man nur die Resultate der Kreuzung des gewöhnlichen blauen Leins mit dem schmalblättrigen weissen, so wäre man zu der Überzeugung gelangt, dass im gewöhnlichen blauen Lein die Breite und die Farbe des Kronblattes von demselben Faktor oder von denselben Faktoren bedingt werden, oder dass die Faktoren für diese Merkmale in diesen Varietäten vollkommen gekoppelt sind.

Wären bloss die Beobachtungen der Kreuzung des ägyptischen Leins mit dem gewöhnlichen weissen bekannt, so hätte man geschlossen, dass die Faktoren für die Breite

und für die Farbe des Kronblattes vollkommen unabhängig voneinander sind.

Aus der Kreuzung des ägyptischen Leins mit dem schmalblättrigen weissen ohne die Kenntnis der Resultate der anderen Kreuzungen würde man dagegen auf einen gewissen nicht näher zu bestimmenden Zusammenhang zwischen den Breite- und den Farbefaktoren schliessen, während die Breitefaktoren hier scheinbar eine Ausnahme von der Mendelschen Spaltungsregel bilden. Man ersieht hieraus, dass die Erscheinungen viel verwickelter sind als die zwei zuerst genannten Kreuzungen jede für sich lehren würden. Aber zudem hat das gesamte Studium der verschiedenen Kreuzungen bewiesen dass, wenn zwei Merkmale sich bei Kreuzung vollkommen unabhängig voneinander verhalten, nicht ohne weiteres geschlossen werden darf, dass auch zwischen den Faktoren, welche diese Merkmale bedingen, kein einziger Zusammenhang besteht.

Deutlich geht aus dem hier Mitgeteilten hervor wie relativ unsere Kenntnis ist. Auffassungen über das Vorhandensein und die Wirkung von Faktoren, durch das Studium einer einzigen Kreuzung erhalten, können, wie scheinbar wohl begründet und einfach dieselben auch sein mögen, sich wieder ändern, wenn sogar nur eine der untersuchten Formen wieder mit einer anderen gekreuzt wird. Aus diesem Grunde ist es zu empfehlen dieselbe Form mit möglichst vielen anderen zu kreuzen um die Frage nach der Wirkung genotypischer Faktoren nach und nach zur völligen Klarheit zu bringen.