

Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

Bei den Bastardierungsuntersuchungen der letzten Jahre sind mehrere Fälle beobachtet worden, wo das in der zweiten Generation auftretende Zahlenverhältnis der verschiedenen Formen nicht übereinstimmt mit dem nach der Mendelschen Regel zu erwartenden. Darunter gibt es sehr viele, wobei kein Grund vorliegt anzunehmen, dass die Regel nicht geltend sei und in der Mehrzahl dieser Fälle hat man dann auch die Ursachen der Abweichung nachweisen können. Dabei hat sich ergeben, dass diese Ursachen zweierlei Art sind. Erstens kann es sich handeln um Abweichungen, welche nur auftreten infolge von Fehlern oder unrichtigen Vorstellungen des Beobachters. Zweitens gibt es Fälle in welchen die Ursachen der Abweichungen in der Pflanze selbst liegen. Zu den ersteren gehören hauptsächlich die folgenden.

1. Es ist möglich, dass die Abweichung auftritt infolge einer zu geringen Anzahl von Beobachtungen.

2. Der Untersucher hat eine unrichtige Vorstellung von der Anzahl der Faktoren, welche den Unterschied zwischen den beiden P-Formen bedingt, so dass das von ihm erwartete Zahlenverhältnis falsch ist.

3. Es handelt sich um Merkmale, welche bei den verschiedenen Individuen nicht an demselben Zeitpunkt wahrzunehmen sind. Ist in diesem Falle die Zeit der Beobachtung zu kurz, so bekommt man unrichtige Resultate.

4. Der Beobachter hat infolge einer bedeutenden fluktuierenden Variabilität der Merkmale die verschiedenen Phaentypen nicht genügend scharf trennen können.

In den folgenden Fällen liegt die Ursache der Abweichung in der Pflanze selbst.

1. Es werden weniger Gameten einer bestimmten Art gebildet als sein sollte. Die Abweichung tritt also schon bei der Bildung der Geschlechtszellen auf.

2. Die Vereinigung bestimmter Gametenarten erfolgt schwieriger als diejenige anderer; die Abweichung tritt dann bei der Befruchtung auf.

3. Bestimmte Gametenkombinationen sind weniger lebensfähig als andere. Demzufolge sterben junge Individuen ab ehe das Merkmal beobachtet werden kann.

4. Die verschiedenen Gene können miteinander gekoppelt sein, oder dieselben können einander abstossen.

Von mehreren der hier genannten Erscheinungen sind Fälle bekannt. Baur¹⁾ und besonders Plate²⁾ geben in ihren Lehrbüchern eine Übersicht derselben.

Der Fall, welchen ich hier mitzuteilen wünsche, gehört zur zweiten Gruppe, bei welcher die Ursache der Abweichung in der Pflanze selbst liegt. Welche diese Ursache ist, wird aus dem folgenden hervorgehen.

Die Erscheinung trat auf bei der Kreuzung einer weiss- und einer blaublühenden Varietät von *Linum usitatissimum* und bezieht sich auf die Blütenfarbe. Der blaublühende Biotypus war eine aus Ägypten stammenden Varietät, schon früher von mir beschrieben³⁾ und

¹⁾ E. Baur, Vererbungslehre. 1911, S. 116.

²⁾ L. Plate, Vererbungslehre. 1913, S. 194.

³⁾ 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. 8, 1911, S. 206.

ägyptischer Lein genannt. Die Samen der Varietät mit weissen Blüten wurde von Herren Vilmorin-Andrieux in Paris erhalten. Für die Untersuchungen wurden von beiden Biotypen reine Linien benutzt und in den Jahren 1908 und 1911 wurden die reziproken Kreuzungen ausgeführt. Die Anzahl der Kreuzungen betrug im ganzen 20, die erste Generation bestand aus 30 Pflanzen, welche alle blaue Blüten zeigten. In verschiedenen Jahren wurden mehrere Kulturen der zweiten, dritten und vierten Generation gezüchtet. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Beobachtungen für die beiden reziproken Kreuzungen zusammen, weil diese miteinander übereinstimmen. Die zweite Generation wurde durch gewisse Umstände nicht zum ersten Male im Jahre 1910, sondern im Jahre 1911 kultiviert.

	Weiss.	Blau.	Verhältnis pro 4 Individ.	Abweichung.
F ₂ 1911	134	482	0.871 : 3.129	± 0.129
„ 1912	146	481	0.931 : 3.069	± 0.069
„ 1913	18	87	0.686 : 3.314	± 0.314
„ 1913	69	291	0.767 : 3.233	± 0.233
„ 1913	9	39	0.750 : 3.250	± 0.250
„ 1913	14	44	0.966 : 3.034	± 0.034
„ 1913	34	130	0.829 : 3.171	± 0.171
F ₃ 1912	113	493	0.745 : 3.255	± 0.255
„ 1913	91	311	0.905 : 3.095	± 0.095
F ₄ 1913	172	748	0.748 : 3.252	± 0.252
Summe	800	3106	0.819 : 3.181	± 0.181

In der zweiten und dritten vertikalen Spalte ist die Anzahl der weiss- und die Anzahl der blaublühenden Pflanzen in jeder Kultur angegeben. Hieraus ergibt sich,

dass das Zahlenverhältnis der beiden Gruppen mehr oder weniger vom Verhältnis 1 : 3 abweicht.

Um die Grösse der Abweichung anzudeuten ist für jede einzelne Kultur und auch für alle Kulturen zusammen das Verhältnis pro 4 Individuen berechnet. Die erhaltenen Zahlen sind in der vierten Spalte angegeben und in der darauf folgenden die Abweichungen von diesen mit dem theoretischen Verhältnis 1 : 3.

An zweiter Stelle zeigt die Tabelle, dass die Abweichung in allen Fällen nach derselben Richtung liegt. Stets ist die Anzahl der weissblühenden Pflanzen geringer als nach der Theorie erwartet werden muss, oder wie man es auch auffassen kann, die Anzahl der blaublühenden grösser. Weil aber hier der erste Fall vorliegt, wie später sich ergeben wird, werde ich im folgenden die Abweichung als ein Defizit an weissblühenden Pflanzen andeuten.

Weiter geht aus der Tabelle hervor, dass die Abweichungen alle bedeutend sind, eine einzige kleinere Kultur ausgenommen. Für die gesamte Anzahl der Beobachtungen von 800 Weissen und 3106 Blauen beträgt die für diese Zahlen berechnete Abweichung ∓ 0.181 . Für diese Anzahl ist der mittlere Fehler 0.027; die Abweichung ist also ungefähr 6.5 Mal grösser. Dieses beweist, dass die gefundene Abweichung vom theoretischen Zahlenverhältnis nicht dem Zufall zugeschrieben werden kann, sondern dass ein gewisser Grund dafür vorhanden sein muss.

Es ist nun die Frage welche Ursache hier vorliegt. Von den vier oben genannten Ursachen, welche die Folge von Fehlern oder unrichtigen Vorstellungen sind, können drei hier ausser Betrachtung bleiben. Erstens ist die Anzahl der Beobachtungen sehr gross, zweitens ist das Blühen aller Pflanzen wahrgenommen worden und drittens spielt die fluktuierende Variabilität hier keine Rolle. Es bleibt also nur übrig eine unrichtige Vorstellung von der Anzahl der Faktoren, welche den Unterschied der beiden

P-Formen bedingt. Es ist nämlich möglich, dass das zu erwartende Zahlenverhältnis nicht 1 : 3 sei, dass es sich somit nicht handelt um eine monohybride Kreuzung oder um eine polyhybride, welche sich als eine monohybride zeigt, sondern dass mehr als ein Faktor die blaue Blütenfarbe verursachen. Die Anzahl der Gameten, worin keine Faktoren für Blau vorkommen, wird dann verhältnismässig geringer sein und in der zweiten Generation entstehen relativ weniger weissblühende Pflanzen als bei monohybrider Kreuzung. Falls die Anzahl der Faktoren für Blau zwei beträgt, die jeder für sich die Blütenfarbe bedingen, wird das Verhältnis der Weissen und Blauen in F_2 1 : 15, während bei drei Faktoren für Blau das Verhältnis schon 1 : 63 wird. Diese Verhältnisse unterscheiden sich so sehr von dem gefundenen, dass die Ursache der Abweichung eine andere sein muss. Auch wenn man annimmt, dass die blaue Farbe von noch mehr Faktoren bedingt wird, welche einzeln oder in bestimmten Gruppen vereinigt dieselbe verursachen, bekommt man Verhältnisse, die gar nicht mit dem gefundenen übereinstimmen. Zwar würde man durch die Annahme einer sehr grossen Anzahl von Faktoren, welche nur in bestimmter Weise kombiniert blau geben, ein Verhältnis erhalten können, welche genügend mit dem wahrgenommenen übereinstimmt. Eine derartige Voraussetzung würde nur dann irgendwie Daseinsberechtigung haben, wenn die Erscheinung auf einem anderen Weg gar nicht erklärt werden könnte. Es ergab sich aber, dass es sich hier nicht handelt um verwickelte Faktorenverhältnisse, sondern dass es zwei andere Gründe gibt, welche zusammen das Defizit an weissblühenden Pflanzen verursachen.

Der erste bezieht sich auf die Keimungsfähigkeit der Samen. Zu wiederholten Malen hatte ich beobachtet, dass die Samen der weissblühenden Varietäten eine geringere Keimungsfähigkeit zeigen als die der blaublühenden.

d. h. von den ersteren keimt verhältnismässig eine geringere Anzahl. Auch bei den beiden Biotypen, welche ich kreuzte, kam dieser Unterschied vor. Die Samen des ägyptischen blauen Leins, welche ich zu meinen Versuchen benutzte, besaßen eine sehr gute Keimungsfähigkeit; fast alle Samen gingen auf, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht. Von 706 Samen keimten und entwickelten sich weiter 701, es blieben also nur 0.71 % zurück. Der weissblühende Lein dagegen keimte schlecht und mehrere Keimpflanzen starben sehr früh ab. 682 Samen gaben 601 Pflanzen, das ist ein Verlust von 11.9 %. Die F_1 -Pflanzen und die heterozygoten Pflanzen der folgenden Generationen nun bilden sowohl Samen die weissblühenden als auch Samen die blaublühenden Pflanzen geben werden. Bleibt von diesen Samen ein höherer Prozentsatz zurück als von den Samen des blaublühenden Leins so darf man wohl annehmen dass dieser Verlust fast ganz dadurch bedingt wird, dass Samen, die weissblühende Pflanzen geben würden, nicht keimen. Ich habe nicht für alle in der Tabelle angegebenen Kulturen von zusammen 3906 Pflanzen das Verhältnis der Anzahl der gesäten Samen und der Anzahl der daraus hervorgegangenen Pflanzen bestimmt, sondern nur für etwa die Hälfte. Dabei wurde gefunden, dass 1916 Samen 1858 Pflanzen gaben. Es waren also auf die 1858 erhaltenen Pflanzen 58 verloren gegangen. Das wird für die 3906 Pflanzen der gesamten Kulturen berechnet 122 betragen. Weil von diesen 3906 Pflanzen 3106 blau blühten und wie wir oben sahen bei der blaublühenden P-Form zu 701 erhaltenen Pflanzen 5 nicht gekeimte Samen gehören, können wir annehmen, dass von den 122 nicht gekeimten Samen 22 Samen, falls dieselben aufgegangen waren, blaublühende Pflanzen gegeben hätten und dass demzufolge aus 100 Samen weissblühende Pflanzen hervorgegangen sein

würden. Hierbei ist angenommen, dass die Heterozygoten sich wie die homozygotischen Blauen verhalten. Später komme ich auf diesen Punkt zurück.

Jetzt will ich untersuchen ob die gefundene Anzahl von 100 hinreicht um das ganze Defizit an weissblühenden Pflanzen zu erklären. Beobachtet wurden 3106 blaublühende Pflanzen, zu welchen 22 Samen gehören, die nicht keimten. Man kann also annehmen, dass von den Samen, welche gesät wurden, 3128 die Anlage für die blaue Blütenfarbe hatten. Theoretisch gehören hierzu $\frac{1}{3}$ dieser Anzahl, das ist $1042\frac{2}{3}$ oder rund 1043 Samen die weissblühende Pflanzen geben. Es sind aber nur 800 beobachtet worden. Das Defizit beträgt somit 243. Nun sahen wir, dass infolge der geringeren Keimungsfähigkeit der Samen 100 weissblühende Pflanzen fehlen sollen. Diese Anzahl ist aber viel geringer als das beobachtete Defizit, so viel geringer dass das abweichende Zahlenverhältnis nicht allein hierdurch erklärt werden kann; es muss noch eine andere Ursache vorhanden sein, welche in derselben Richtung wirkt.

Es gelang mir indertat diesen zweiten Grund für das Defizit an weissblühenden Pflanzen nachzuweisen. Derselbe steht im Zusammenhang mit der mittleren Zahl der Samen, welche in der Flachsfrucht gebildet wird. Das Maximum beträgt zehn Samen. Die mittlere Zahl ist aber ziemlich viel geringer, und bei den weissen Varietäten ist diese, wie ich zu wiederholten Malen beobachtete, im allgemeinen noch geringer als bei den blauen. Wenn nun in den Früchten der Heterozygoten, welche zugleich Samen für weiss- und für blaublühende Pflanzen enthalten, die mittlere Zahl der Samen geringer ist als bei der blauen P-Form, dann liegt es auf der Hand anzunehmen, dass dies verursacht wird dadurch, dass relativ weniger Samen für weissblühende Pflanzen gebildet sind. Diese

Samen werden eine Nachkommenschaft mit einem Defizit an weissblühenden Pflanzen geben.

Die Untersuchung war in diesem Falle aber nicht so einfach. Im Gegensatz zu dem Gesagten ergab sich, dass bei den gekreuzten Varietäten die Früchte des weissen Leins durchschnittlich sogar eine grössere Anzahl von Samen erhielten als diejenige des blauen ägyptischen Leins. In 330 Früchten des weissen Leins betrug die Anzahl der Samen 2412, das ist durchschnittlich 7.31, während 219 Früchte des ägyptischen Leins 824 Samen, das ist durchschnittlich 3.76 enthielten. In der weissen Varietät ist die mittlere Anzahl der Samen also fast zweimal so gross als in der blauen.

Nun sind aber die ägyptischen Samen viel grösser als die des weissen Leins und das Vergleichen verschiedener Varietäten hatte mir schon früher gelehrt, dass die mittlere Anzahl der Samen in der Frucht mit der Grösse der Samen eng zusammenhängt und zwar derart, dass bei Varietäten mit grossen Samen die mittlere Anzahl im allgemeinen geringer ist als bei denjenigen mit kleinen Samen. Es ist also möglich, dass im weissen Lein zwar eine Neigung vorhanden ist zur Bildung einer geringeren Anzahl von Samen als die mittlere Zahl des ägyptischen Leins, dass hiervon aber nichts merkbar ist, weil mit dem Unterschied in der Grösse der Samen der beiden Varietäten ein viel grösserer Unterschied in der Anzahl in entgegengesetztem Sinn gepaart ist. Um dies zu entscheiden, ist es also notwendig den Einfluss der Grösse zu beseitigen. Dieses nun ist im vorliegenden Fall indertat möglich.

Meine früheren Untersuchungen ¹⁾ haben gelehrt, dass der Grössenunterschied der Samen des ägyptischen Leins

¹⁾ Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. *Rec. d. Trav. bot. Néerl.* Vol. 8, 1911, S. 212.

und des *Linum angustifolium* von mehreren Faktoren bedingt wird. Demzufolge entstehen in der zweiten Generation Formen, die sich in ihrer Samengrösse voneinander unterscheiden. Die Samengrösse der verschiedenen Formen variiert zwischen denjenigen der beiden P-Biotypen; die grösste Anzahl der Pflanzen von F_2 zeigt aber einen mittleren Typus. Das nämliche gilt für die Kreuzung zwischen dem ägyptischen und dem weissen Lein. Auch hier zeigt F_2 , was die Grösse der Samen betrifft, eine ununterbrochene Formenreihe, worin die mittleren am stärksten vergegenwärtigt sind. Es war nun nicht schwer in F_2 und in F_3 eine gewisse Anzahl von Pflanzen zu finden, welche in ihrer Samengrösse miteinander übereinstimmten. Unter diesen befanden sich blaublühende die, wie sich aus der Untersuchung der Nachkommenschaft herausstellte, homozygot für die Blütenfarbe waren und in dieser Hinsicht somit mit der blauen P-Form übereinstimmten. Ebenfalls waren weissblühende Pflanzen dabei. Diese brauchten nicht weiter gezüchtet zu werden, weil dieselben nur weisse Nachkommen geben können. Bei diesen blaublühenden und weissblühenden Pflanzen war nun die Grösse der Samen die nämliche und dieselben könnten deshalb unabhängig davon in Bezug auf deren mittlere Samenanzahl verglichen werden.

Die Untersuchung dieser Pflanzen ergab das Folgende. 94 homozygotische blaublühende F_2 - und F_3 -Pflanzen enthielten in 1100 Früchten 6468 Samen, das ist durchschnittlich 5.88, und 71 weissblühende F_2 - und F_3 -Pflanzen gaben in 800 Früchten 4112 Samen, das ist durchschnittlich 5.14. Beide mittlere Werte liegen zwischen denjenigen der beiden P-Formen, im Zusammenhang mit der Grösse der Samen, welche ebenfalls intermediär ist. Aber zudem zeigt sich, dass diese weissblühenden Pflanzen indertat eine geringere mittlere Anzahl der Samen in den Früchten bilden als die blaublühenden und zwar 12.6 % von der

mittleren Anzahl der Blauen geringer. Dieser Unterschied kann, wenn man die grosse Anzahl der Beobachtungen in Betracht zieht, nicht dem Zufall zugeschrieben werden.

Hiermit ist ein zweiter Grund für das abweichende Zahlenverhältnis aufgefunden. Es ist jetzt die Frage wie gross das Defizit an weissblühenden Pflanzen ist das hierdurch erklärt werden kann.

Wie oben mitgeteilt wurde, konnten für die gesammten Kulturen theoretisch 1043 weissblühende Pflanzen erwartet werden. Der Unterschied in der mittleren Anzahl der Samen zwischen der weissen und der blauen Varietät betrug 12.6 % d. h. auf jede 100 Samen für weissblühende Pflanzen werden 12.6 % fehlen. Für 1043 Samen wird das $10.43 \times 126 = 131$ betragen, wodurch ein damit übereinstimmendes Defizit an weissblühenden Pflanzen entstehen wird.

Durch die beiden Ursachen zusammen kann also ein Defizit von $100 + 131 = 231$ weissblühende Pflanzen erklärt werden. In der Wirklichkeit betrug das Defizit 243 Pflanzen. Der Unterschied zwischen diesen beiden Werten ist unbedeutend. Man darf es deshalb als bewiesen betrachten, dass erstens die geringere Keimungsfähigkeit der Samen und zweitens die geringere Samenanzahl in der Frucht der weissblühenden Varietäten die Ursachen des abweichenden Zahlenverhältnisses sind. Obgleich das Defizit noch nicht vollständig durch beide Ursachen zusammen gedeckt wird, glaube ich nicht, dass es nötig ist noch einen dritten Grund für das Ausbleiben von weissblühenden Pflanzen anzunehmen.

Im vorhergehenden ist bei allen Berechnungen angenommen, dass die heterozygotischen Blauen sich wie die Homozygoten verhalten. Ich wurde dazu geführt durch die Untersuchung der Nachkommenschaft der blauen F_2 -Individuen. In normalen Fällen ist $\frac{1}{3}$ der blauen F_2 -Pflanzen homozygotisch und $\frac{2}{3}$ heterozygotisch. Wenn

aber die Heterozygotie einen Einfluss ausübte, so würde das in der Anzahl der Samen und in ihrer Keimungsfähigkeit merkbar sein. Die hybriden Pflanzen würden dann im Verhältnis zu den Samen, welche homozygotisch für die blaue Blütenfarbe sind, eine geringere Anzahl von heterozygotischen Samen bilden und diese Samen würden überdies eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Die Folge würde sein, dass in der folgenden Generation eine zu geringe Anzahl von heterozygotischen blaublühenden Pflanzen vorkämen, wie aus der Untersuchung der Nachkommenschaft hervorgehen würde. Diese Untersuchung nun ergab, dass von 43 F_2 -Pflanzen 13 homozygotisch und 30 heterozygotisch waren. Anstatt eines Defizits an Heterozygoten ist ihre Anzahl sogar grösser als die theoretische. Obgleich die Zahlen nur klein sind, glaubte ich dennoch hieraus schliessen zu dürfen, dass die heterozygotischen Blauen sich wie die Homozygoten verhalten.

Ausser bei der besprochenen Kreuzung des blauen ägyptischen Leins mit dem weissen Lein beobachtete ich auch ein dergleiches abweichendes Zahlenverhältnis bei einigen anderen Kreuzungen von blau- und weissblühenden Biotypen. Bei der Kreuzung des obengenannten weissen Leins von Vilmorin mit dem gewöhnlichen in Holland angebauten blauen Lein wurden in F_2 318 weissblühende und 1312 blaublühende Pflanzen erhalten, das ist im Verhältnis von 0.78 : 3.22. Die hier beobachtete Abweichung von ∓ 0.22 ist noch etwas grösser als die, welche bei der vorigen Kreuzung gefunden wurde. Auch hier muss die Abweichung ein Defizit an weissblühenden Pflanzen sein, das durch beide obengenannte Ursachen bedingt wird. Dies ergab sich aus dem Folgenden. In 211 Früchten des gewöhnlichen blauen Leins betrug die Anzahl der Samen 1851, das ist durchschnittlich 8.78; während die mittlere Anzahl für den weissen Lein, wie

wir oben sahen, 7,31 betrug. Der blaue Lein hat also durchschnittlich eine etwas höhere Anzahl von Samen in der Frucht. Diese zwei Werte können unmittelbar verglichen werden, weil die Grösse der Samen ungefähr dieselbe ist. Im Zusammenhang hiermit liegt die mittlere Anzahl der Samen in den Früchten von F_1 zwischen beiden Werten und beträgt 8,38. In diesen Früchten sind also die Samen, welche weissblühende Pflanzen geben werden, in verhältnismässig etwas geringerer Anzahl gebildet als die Samen für blaublühende Pflanzen.

Auch die Keimungsfähigkeit zeigt den Unterschied, der ein Defizit an weissblühenden Pflanzen erklären kann, weil der gewöhnliche blaue Lein, der zu meinen Versuchen benutzt wurde, sehr gut keimt. Gleich wie beim ägyptischen blauen Lein bleibt weniger als 1 % zurück, während der weisse Lein, wie gesagt, einen Verlust von 11,9 % aufwies.

Ausser dem von Vilmorin stammenden weissen Lein wurde auch noch eine andere weisse Varietät mit den beiden genannten blauen Formen gekreuzt. Diese wurde als reine Linie gezüchtet aus einer in der niederländischen Provinz Friesland angebauten weissblühenden Varietät. Bei der Kreuzung dieses weissen mit dem ägyptischen blauen Lein wurden in F_2 60 weiss- und 214 blaublühende Pflanzen erhalten, das ist im Verhältnis von 0,876 : 3,124, mit einer Abweichung von \mp 0,124.

Die Kreuzung des letztgenannten weissen Leins mit dem gewöhnlichen blauen Lein gab in F_2 30 weiss- und 104 blaublühende Individuen, ein Verhältnis von 0,895 : 3,105, mit einer Abweichung von \mp 0,105.

In beiden Fällen ergab sich ein Defizit an weissblühenden Pflanzen in F_2 . Obgleich die Anzahl der Beobachtungen nicht gross ist, so glaube ich dennoch schliessen zu dürfen, dass es sich hier um dieselbe Erscheinung infolge der

nämlichen Ursachen handelt, weil in Vergleichung mit den blaublühenden Varietäten auch diese weisse Form eine geringere mittlere Anzahl von Samen in der Frucht besitzt, während diese Samen zudem eine geringere Keimungsfähigkeit haben. Die Unterschiede sind aber nicht so gross wie für den von Vilmorin stammenden weissen Lein.

Es liegt nun die Frage nahe wodurch die Bildung einer geringeren Anzahl von Samen in der Frucht und die geringere Keimungsfähigkeit dieser Samen verursacht wird. Was die Anzahl der Samen betrifft, so ist es möglich, dass die Ursache in der Anzahl der gebildeten Gameten liegt. Normalerweise würden in F_1 ebensoviele Gameten entstehen, welchen der Faktor für die blaue Blütenfarbe fehlt als Gameten, welche diesen Faktor besitzen. Werden aber weniger Gameten gebildet welchen der Faktor fehlt, so werden nach der Befruchtung nicht nur eine relativ geringere Anzahl von homozygotischen Weissen gebildet, sondern ebenfalls eine geringere Anzahl von Heterozygoten, und F_2 wird ausser einem Defizit an Weissen auch ein Defizit an heterozygotischen Blauen haben müssen.

Wie ich zeigte, ist das nicht der Fall, es kommt kein Defizit an Heterozygoten vor. Die Ursache liegt also nicht in einer verschiedenen Anzahl der beiden Gametenarten und kann nur in Erscheinungen bei oder nach der Befruchtung gesucht werden. Es ist möglich, dass die Vereinigung von zwei Gameten, welche beide den Faktor für die blaue Blütenfarbe entbehren, schwieriger zustande kommt, so dass in einigen Fällen keine Befruchtung stattfindet. Oder auch ist es möglich, dass die beiden Gameten sich zwar vereinigen und eine Zygote bilden, aber dass der Embryo schon auf den ersten Stadien abstirbt. In beiden Fällen werden Samen, die weissblühende Pflanzen geben würden, fehlen. Eine der-

artige Erscheinung wurde von Correns¹⁾ beobachtet bei der Kreuzung von einem schwarzen Zuckermais, *Zea Mais* var. *coeruleodulcis* KcKe. und einem weissen Spitzkornmais „Popcorn“ *Zea Mais* var. *leucoceras* Alef. Hierbei ergab sich ein Defizit an zuckerhaltigen Körnern. Correns zeigte durch Rückkreuzung des F₁-Bastardes mit dem Zuckermais, dass die Bildung einer ungleichen Anzahl der verschiedenartigen Gameten nicht die Ursache der Erscheinung war. Er schliesst deshalb, dass das Defizit entsteht, dadurch dass die Gametenkombination von zuckerhaltig mit zuckerhaltig weniger leicht zustande kommt.

Bei der Kreuzung der Leinvarietäten wird überdies ein Defizit verursacht durch die geringere Keimungsfähigkeit der Samen der weissblühenden Form. Die Samen keimen entweder gar nicht, der Embryo ist dann im Samen schon abgestorben, oder die Keimpflanzen sterben früh ab. Letzteres stimmt überein mit dem von Baur²⁾ beobachteten Fall bei der Fortpflanzung von der Aurea-Varietät von *Antirrhinum majus*. Aus dieser Form, welche heterozygotisch ist, entstanden grüne und aurea Pflanzen im Verhältnis von 1 : 2, weil die zugleich gebildeten gelben Individuen als sehr junge Keimpflanzen abstarben.

Aus der geringeren Keimungsfähigkeit der Samen der weissen Leinvarietäten geht hervor, dass die Gametenkombination von weiss mit weiss weniger lebensfähig ist. Dies deutet darauf hin, dass sehr wahrscheinlich auch die geringere Anzahl der Samen ganz oder teilweise hierdurch verursacht wird. Ob auch Samen fehlen durch das vollständige Ausbleiben der Befruchtung, habe ich nicht

¹⁾ C. Correns, Scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XX, 1902, S. 159.

²⁾ E. Baur, Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 25, 1907, S. 442.

entscheiden können. Im allgemeinen kann man sagen, dass die zwei Erscheinungen, welche im vorhergehenden getrennt gehalten wurden, die geringere mittlere Anzahl der Samen in der Frucht und die geringere Keimungsfähigkeit nur die Folge einer einzigen Ursache sind, nämlich von der geringeren Lebensfähigkeit der Gametenkombination von weiss mit weiss. Nur weil das Absterben einer gewissen Anzahl von Individuen infolge dieser Ursache auf verschiedenen Stadien der Entwicklung stattfinden kann, entstehen zwei für die Beobachtung getrennte Erscheinungen,

Schliesslich will ich noch einiges hinzufügen das aus den mitgeteilten Tatsachen hervorgeht. Es zeigt sich nämlich, dass die Anzahl der Samen in der Frucht und ihre Keimungsfähigkeit, also die Lebensfähigkeit der Gametenkombination, zusammenhängt mit der Farbe der Blüte von den Pflanzen aus diesen Samen hervorgegangen, das ist mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Faktors für diese Farbe. Das etwaige Vorhandensein dieses Faktors steht sogar in einem engeren Zusammenhang mit der Anzahl der Samen und ihre Keimungsfähigkeit als die Beschaffenheit der Mutterpflanze, welche die Samen bildet. Denn in F_1 entstehen in derselben Pflanze, sogar in derselben Frucht Samen mit und Samen ohne den Faktor für die Blütenfarbe und dennoch ist die Keimungsfähigkeit und die relative Anzahl der letzteren geringer. Man ersieht hieraus, dass der Unterschied zwischen den blauen und den weissen Varietäten des Leins, was die Anzahl der Samen und die Keimungsfähigkeit derselben betrifft, nicht mit Unterschieden in Nahrungsverhältnissen zwischen den Pflanzen zusammenhängt, sondern nur mit dem Vorhandensein oder Fehlen eines Faktors für die Blütenfarbe in den Gameten.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei der Kreuzung von weiss- und blaublühenden Varietäten von *Linum usitatissimum* treten in der zweiten und in den folgenden Generationen Zahlenverhältnisse der weiss- und blaublühenden Individuen auf, welche nicht mit den nach der Mendelschen Spaltungsregel zu erwartenden übereinstimmen.

In allen Fällen ergibt sich für das Verhältnis 1 : 3 ein Defizit an weissblühenden Pflanzen.

Dieses Defizit entsteht als Folge zweier Ursachen, welche in derselben Richtung wirken. 1. Die erste Generation und die Heterozygoten der folgenden Generationen bilden verhältnismässig eine zu geringe Anzahl von Samen, aus welchen weissblühende Pflanzen hervorgehen werden. 2. Die Keimungsfähigkeit der Samen, welche weissblühende Pflanzen geben werden, ist geringer als diejenige der Samen, für blaublühende Pflanzen.

Die geringere Anzahl der Samen, die weissblühende Pflanzen geben, und die geringere Keimungsfähigkeit dieser Samen sind beide die Folge der geringeren Lebensfähigkeit der Kombination zweier Gameten, welche jede den Faktor für die blaue Blütenfarbe entbehren.

Die Lebensfähigkeit der Gametenkombination und damit die mittlere Anzahl der Samen in der Frucht und die Keimungsfähigkeit der Samen stehen in einem engeren Zusammenhang mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Faktors für die Blütenfarbe in den Gameten als mit der Beschaffenheit der Pflanze, welche die Samen bildet.

Groningen, am 9. Jan. 1914.