

17. C. Correns: Scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde.

Eingegangen am 23. März 1902.

Ein Bastard „spaltet“ nach der MENDEL'schen Regel¹⁾, wenn seine Keimzellen von den zwei Anlagen für ein Merkmalspaar (A , a , durch die sich die Elternsippen unterscheiden) und die bei der Bastardbefruchtung zusammenkamen, nur je eine enthalten, und zwar die Hälfte (50 pCt. der Gesamtzahl) die eine (A), die Hälfte (50 pCt.) die andere (a), gleichgültig, ob es männliche oder weibliche Keimzellen sind. Es bleibt sich auch gleich, ob das eine Merkmal über das andere dominirt (*Pisum*-Typus) oder nicht (*Zea*-Typus). Solche Anlagenpaare habe ich schizogon genannt. Der rothblühende Bastard zwischen einer rothblühenden und einer weissblühenden Erbse bringt also zweierlei Pollenkörner und zweierlei Eizellen hervor, 50 pCt. mit der Anlage für das dominirende Merkmal, rothe Blüten, und 50 pCt. mit der Anlage für das recessive Merkmal, weisse Blüten.

Dieses Zahlenverhältniss der Keimzellen, 50 : 50, resp. 1 : 1, leitete MENDEL bekanntlich bei seinen Erbsenbastarden (mit je einem dominirenden Paarling in jedem Merkmalspaare) aus dem Zahlenverhältniss zwischen den Nachkommen mit dem recessiven Merkmal (a) und den Nachkommen mit dem dominirenden (A) ab, wenn die zweite Generation durch Selbstbefruchtung aus der ersten hervorgegangen war, und fand es durch die Zahlen bestätigt, die er bei der Rückkreuzung der Bastarde mit jenem Elter erhielt, welches das recessive Merkmal besass.

Bei Selbstbefruchtung sind vier Combinationen der beiderlei Keimzellen — ich will sie im Folgenden kurzweg A und a nennen — möglich, und zwar jede gleich gut:

$$A\text{♀} + A\text{♂}, A\text{♀} + a\text{♂}; a\text{♀} + A\text{♂}, a\text{♀} + a\text{♂}.$$

Es werden also 25 pCt. der gesammten Nachkommen aus der Verbindung $A\text{♀} + A\text{♂}$, 25 pCt. aus der Verbindung $A\text{♀} + a\text{♂}$, 25 pCt. aus der Verbindung $a\text{♀} + A\text{♂}$, endlich 25 pCt. aus der Verbindung $a\text{♀} + a\text{♂}$ hervorgehen; und da in MENDEL's Fällen A über a dominirt, lassen sich die aus den Verbindungen $A + A$, $A + a$, $a + A$

1) Im Folgenden citire ich MENDEL nach der von TSCHERMAK besorgten Neuausgabe in OSTWALD's Klassikern, Nr. 121.

entstandenen Nachkommen nicht unterscheiden, so dass 75 pCt. der Gesamtzahl das dominirende und 25 pCt. das recessive Merkmal zeigen.

Bei der Rückkreuzung mit jenem Elter, welches das recessive Merkmal besitzt, werden entweder, wenn der Bastard die weiblichen Keimzellen (50 pCt. A , 50 pCt. a) liefert und das Elter die männlichen Keimzellen (100 pCt. a), 50 pCt. der Nachkommenschaft aus der Verbindung $A\text{♀} + a\text{♂}$ hervorgehen und 50 pCt. aus der Verbindung $a\text{♀} + a\text{♂}$, oder wenn das Elter die weiblichen Keimzellen liefert (100 pCt. a) und der Bastard die männlichen Keimzellen (50 pCt. A , 50 pCt. a), 50 pCt. der Nachkommenschaft aus der Verbindung $a\text{♀} + A\text{♂}$ und 50 pCt. aus der Verbindung $a\text{♀} + a\text{♂}$. In jedem Falle zeigen, da A über a dominirt, die Hälfte der Nachkommen das recessive, die Hälfte das dominirende Merkmal.

Wie sich die Keimzellen eines Bastardes verhalten, dessen Eltern sich durch mehr als ein spaltendes Merkmalspaar unterscheiden, soll hier, als für das Verständniss des Folgenden belanglos, nicht erörtert werden.

Zu den Merkmalskategorien, bei denen die Folgen der Spaltung am augenfälligsten hervortreten, gehört die chemische Beschaffenheit des Reservematerials im Mais-Endosperm, das Merkmalspaar: Stärke (bei den gewöhnlichen Rassen) — Dextrin (beim Zuckermais). Ist Stärke vorhanden, so bleiben die Früchte der gewöhnlichen Rassen beim Trocknen glatt; wird Dextrin abgelagert, so werden die Früchte beim Trocknen runzelig. Die durch Selbstbestäubung erzielten Früchte der ersten Generation des Bastardes zweier derartiger Rassen (mit den Embryonen und Endospermen der zweiten Generation) sind zu 75 pCt. glatt und zu 25 pCt. runzelig. Zahlenbelege findet man bei DE VRIES für einen Bastard¹⁾ und bei mir für verschiedene Bastarde²⁾. Die thatsächlich beobachteten Zahlen stimmten hier mit den berechneten so genau, dass ich mich entschloss, dieses Merkmalspaar zu wählen, als ich Material sammeln wollte für eine rechnerische Prüfung der Uebereinstimmung, eine Prüfung, die zeigen sollte, ob die „Dispersion“ normal, übernormal oder unternormal sei. STRASBURGER hatte das Letztere angenommen³⁾.

1) H. DE VRIES, Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l'étude des hybrides. Rev. génér. de Bot. t. XII. p. 257, 1900.

2) Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica, Heft 53. 1901.

3) E. STRASBURGER, Versuche mit dioecischen Pflanzen etc. Biolog. Centralbl. S. 758, 1900.

Es wurde zu dem Zweck im verflossenen Jahr eine grössere Anzahl Individuen des Bastardes zwischen dem gewöhnlichen gelben Mais (*Zea Mays* var. *vulgata* Kcke.) und dem schwarzen Zuckermais (var. *coeruleodulcis* Kcke.) für sich allein bei einem Gärtner aufgezogen. Von den durch Selbstbestäubung und Inzucht erzielten Kolben sind zur Zeit erst 40 durchgezählt, die insgesamt 13 772 Früchte tragen. Davon sind runzelig 3388, ganz glatt 10 372 und theilweise runzelig 12. Diese letzteren müssen zu den glatten Früchten gerechnet werden; es sind dann 24,6 pCt. der Gesamtzahl runzelig, 75,4 pCt. glatt. Ich werde hierüber an anderer Stelle weiter berichten, sobald das ganze Material durchgezählt ist.

Im verflossenen Jahre hatte ich ferner 19 Individuen des Bastardes zwischen dem schwarzen Zuckermais (var. *coeruleodulcis* Kcke.) und dem weissen Spitzkornmais („Popcorn“, var. *leucoceras* Alef.) im botanischen Garten isolirt aufgezogen. Sie stammten alle von demselben Xenien-Kolben [aus der ersten Gruppe von Vers. 71 meiner Monographie¹⁾] und mussten sich selbst bestäuben. Sie brachten 28 Kolben. Die Grösse und die Form der daran sitzenden Früchte waren intermediär, aber sehr variabel. Dies Verhalten entsprach also ganz dem für diese zwei Merkmalskategorien bereits früher festgestellten²⁾. Das Verhalten der Kleberschicht soll uns an anderer Stelle beschäftigen. Ein ganz unerwartetes Resultat lieferte aber die Untersuchung der vierten Merkmalskategorie, in der sich die Eltern unterscheiden, die der chemischen Beschaffenheit des Reservematerials im Endosperm. Die Mehrzahl der Früchte enthielt Stärke, war also völlig glatt, die Minderzahl enthielt Dextrin und war in Folge dessen typisch runzelig. Uebergänge fehlten gänzlich.

Soweit stimmte das Verhalten des Merkmalspaares ganz mit früheren Beobachtungen. Die Zählung ergab aber, dass hier viel weniger Körner runzelig waren als die Rechnung verlangt und bei anderen Bastarden mit diesem Merkmalspaar thatsächlich vorhanden sind.

In der Tabelle 1 sind die ermittelten Zahlen zusammengestellt; die einzelnen Kolben sind in ansteigender Linie nach den Procentzahlen für die runzeligen Körner geordnet.

1) Bastarde zwischen Maisrassen, p. 76.

2) l. c. p. 135 u. 136.

Tabelle 1.

Bastard *Zea Mays* var. *coeruleodulcis* ♀ + *Zea Mays* var. *leucoceras* ♂.
Nachkommen des *coeruleodulcis*-Individuum 1.

	Nummer der Pflanze	Zeichen des Kolbens	Gesamt- zahl der Früchte	Davon		Runzelig in Procenten
				glatt	runzelig	
1	XVI	b	180	163	17	9,44
2	XIX	a	420	369	51	12,14
3	IX	a	294	258	36	12,24
4	XII	a	411	359	52	12,65
5	V	—	357	310	47	13,17
6	II	—	510	441	69	13,53
7	IV	—	330	285	45	13,64
8	I	b	110	95	15	13,65
9	XVI	a	260	224	36	13,85
10	XVII	a	379	326	53	13,98
11	III	—	424	362	62	14,62
12	I	—	440	374	66	15,00
13	X	a	349	296	53	15,19
14	XIV	—	517	436	81	15,67
15	XVIII	b	459	376	83	15,90
16	XII	b	154	129	25	16,23
17	XIII	—	505	423	82	16,24
18	XIX	c	110	92	18	16,36
19	XVIII	b	327	272	55	16,82
20	VI	—	341	282	59	17,30
21	XV	a	396	326	70	17,68
22	XI	—	459	376	83	18,03
23	XVII	b	208	170	38	18,27
24	VII	—	341	275	66	19,34
25	IX	b	217	175	42	19,35
26	VIII	—	292	231	61	20,99
27	XV	b	85	66	19	22,85
28	XIX	b	74	51	23	31,08
Zusammen			8924	7531	1393	15,61

Statt 25 pCt. sind also nur 15,6 pCt. der Früchte runzelig!

Die Zahlen, um die es sich handelt, sind viel zu gross, als dass die Differenz zwischen den berechneten und den beobachteten Werthen zufällig sein könnte.

Zunächst suchte ich nach irgend einer Fehlerquelle. Alle 19 Individuen waren sicher Bastarde der angegebenen Combination: es waren typische Xenien-Früchte ausgesät worden, und es hätten sonst nicht alle Kolben eine Anzahl runzeliger Körner enthalten können. Unter ihnen waren sechs Pflanzen der reinen var. *leucoceras* und vier der reinen var. *coeruleodulcis* ausgepflanzt und castrirt worden, um die zu den Eltern zurückkehrenden „gemischten“ Bastarde ($\frac{3}{4}$ -Bastarde) zu erzielen.

Von vornherein wäre es nun nicht unmöglich gewesen, dass bei der Castration der *leucoceras*-Pflanzen ein Versehen unterlaufen wäre; ihr Pollen hätte dann, xenienbildend, einen Theil jener Früchte des Bastardes, die bei reiner Selbstbestäubung hätten runzelig werden müssen, glatt machen können. Diese Erklärung ist jedoch aus drei Gründen unmöglich. Einmal wurde dieselbe Sorgfalt, wie bei allen anderen Castrationen angewandt, und es hätte sich nur um einen äusserst groben Fehler handeln können: nur wenn $\frac{2}{5}$ der 8924 Früchte aller Pflanzen durch die Bestäubung mit *leucoceras*-Pollen entstanden wären, liesse sich unser Resultat so erklären. Ein solcher Fehler hätte nicht unbeachtet bleiben können. Dann traten bei allen Bastardpflanzen zu wenig runzelige Körner auf, und nicht bei den Nachbarn der *leucoceras*-Pflanzen, die der Afterbefruchtung am meisten ausgesetzt gewesen wären (V—XV von Tabelle 1), weniger als bei den entfernter stehenden (I—IV, XVI—XIX). Endlich blieb bei den Kolben der castrirten schwarzen Zuckermaispflanzen, die auch zwischen den *leucoceras*-Pflanzen standen, die Zahl der glatten Körner unter der Hälfte der Gesamtzahl (Tabelle 4), während auch sie hätte grösser ausfallen müssen, falls die *leucoceras*-Pflanzen zum Stäuben gekommen wären.

All diese Gründe wiegen aber nicht so schwer, wie das Ergebniss eines weiteren Versuches. Es wurden nämlich noch fünf Individuen desselben Bastardes, aber von einer anderen Mutter stammend (Kolbengruppe 3 von Vers. 71 meiner Monographie), völlig isolirt bei einem Gärtner aufgezogen. Sie lieferten durch Selbstbestäubung und Inzucht sieben Kolben, die auch viel zu wenig runzelige Früchte trugen: unter 1762 waren nur 318, d. h. **18 pCt.**, runzelig.

Die Tabelle 2 giebt die Zahlen für die einzelnen Kolben.

(Siehe Tabelle auf Seite 164).

Hier war eine Störung des Versuches durch fremden Pollen völlig ausgeschlossen: der Gärtner zog keinen anderen Mais, und die Folgen einer Bestäubung mit dem Pollen der Rassen mit gelbem Endosperm, die um Tübingen allein gezogen werden, wären sofort, als Xenien, kenntlich gewesen.

Es kann also gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Bastard zwischen den beiden Maisrassen var. *coeruleodulcis*

Tabelle 2.

Zea Mays var. *coeruleodulcis* ♀ + *Zea Mays* var. *leucoceras* ♂.
Nachkommen des *coeruleodulcis*-Individuum 5.

	Nummer der Pflanze	Zeichen des Kolbens	Gesamt- zahl der Früchte	Davon		Runzelig in Procenten
				glatt	runzelig	
1	I	a	433	363	70	16,17
2	II	a	365	302	63	17,26
3	III	—	370	305	65	17,57
4	II	b	139	114	25	17,99
5	IV	—	221	181	40	18,10
6	V	—	127	100	27	21,26
7	I	b	107	79	28	26,17
Zusammen			1762	1444	318	18,05

und var. *leucoceras* bei Selbstbefruchtung und Inzucht viel weniger runzelige Körner liefert, als er nach der Rechnung MENDEL's liefern sollte.

Wie erklärt sich nun dieses abweichende Verhalten?

Am nächsten liegt gewiss die Annahme, die Spaltung der Anlagen bei der Keimzellbildung sei nach einem anderen Verhältniss, als 1:1, erfolgt, von der einen Sorte Keimzellen, denen mit der dominirenden Anlage *A*, seien mehr als 50 pCt., von der anderen Sorte, denen mit der recessiven Anlage *a*, weniger als 50 pCt. gebildet worden. Runden wir die Zahl der runzeligen Früchte unseres Bastardes auf 16 pCt. ab, so müsste man annehmen, es seien 60 pCt. Keimzellen mit dem dominirenden Merkmal *A* und 40 pCt. Keimzellen mit dem recessiven Merkmal *a* gebildet worden. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung ergibt dann für die

Combination	Früchte	statt	Aussehen
<i>A</i> ♀ + <i>A</i> ♂	36 pCt.	25 pCt.	glatt
<i>A</i> ♀ + <i>a</i> ♂	24 "	25 "	"
<i>a</i> ♀ + <i>A</i> ♂	24 "	25 "	"
<i>a</i> ♀ + <i>a</i> ♂	16 "	25 "	runzelig

Dabei ist die — wahrscheinlichste — Annahme gemacht worden, dass die männlichen und die weiblichen Keimzellen die gleiche Verhältnisszahl, 40:60, resp. 2:3, zeigen.

Die Annahme lässt sich zum Glück experimentell prüfen. Zu-

nächst stehen zwei Wege dazu offen. Entweder, man bestäubt den Blütenstand des Bastardes mit dem Pollen des Elters, welches das recessive Merkmal besitzt, oder, man bestäubt den Blütenstand dieses Elters mit dem Pollen des Bastardes. Jeder Fruchtknoten enthält nur eine Samenanlage, und diese lauter Sexualkerne (Eikern und Polkerne) mit den gleichen Anlagen¹⁾. Im ersten Fall ($[a + A] \text{♀} \times a \text{♂}$) werden aus jenen Fruchtknoten, deren Samenanlagen Sexualkerne mit dem dominirenden Merkmal besitzen, glatte Früchte hervorgehen, aus jenen Fruchtknoten, deren Samenanlagen Sexualkerne mit dem recessiven Merkmal besitzen, runzelige Früchte. Im zweiten Fall ($a \text{♀} \times [a + A] \text{♂}$) werden aus jenen Fruchtknoten, deren Samenanlagen durch Pollenkörner befruchtet werden, welche die Anlage für das dominirende Merkmal, für ein glattes Endosperm, besitzen, glatte Früchte entstehen, aus jenen Fruchtknoten, deren Samenanlagen durch Pollenkörner befruchtet werden, welche die Anlage für das recessive Merkmal, ein runzeliges Endosperm, besitzen, runzelige Früchte. In beiden Fällen giebt — unter einer stillschweigend gemachten Annahme — das Zahlenverhältniss der glatten und runzeligen Früchte direct das der beiderlei Keimzellen des Bastardes an, im ersten das bei den weiblichen, im zweiten das bei den männlichen Keimzellen.

Ich habe beide Versuche ausgeführt — und zwar mit Bastarden, die von derselben Mutter stammten, wie die des ersten Versuches (Tabelle 1) —, den zweiten freilich nur in kleinem Massstab, und die Resultate erhalten, die in den folgenden beiden Tabellen zusammengestellt sind.

Tabelle 3.

Bastard *Zea Mays* var. *coeruleodulcis* ♀ + *Zea Mays* var. *leucoceras* ♂, castrirt und der Bestäubung durch den Pollen der Rasse *coeruleodulcis* überlassen.

	Nummer der Pflanze	Zeichen der Kolben	Gesammt- zahl der Früchte	Davon		Runzelig in Procenten
				glatt	runzelig	
1	II	a, b, c	430	232	198	46,05
2	IV	—	246	127	119	48,37
3	VI	a, b	57	29	28	49,10
4	I	a, b	217	108	109	50,23
5	V	a, b, c, d, e, f	449	221	228	50,80
6	III	a, b, c	370	181	189	51,08
Zusammen			1769	898	871	49,24

1) Bastarde zwischen Maisrassen etc. S. 145; Satz 11.

Tabelle 4.

Rasse *coeruleodulcis*, castrirt und der Bestäubung durch den Pollen des Bastards *Zea Mays* var. *coeruleodulcis* + *Zea Mays* var. *leucoceras* überlassen.

	Nummer der Pflanze	Zeichen des Kolbens	Gesamt- zahl der Früchte	Davon		Runzellig in Procenten
				glatt	runzelig	
1	I	—	31	18	13	—
2	II	—	67	31	36	—
3	III	—	28	13	15	—
4	IV	—	205	76	129	37,00
Zusammen			331	138	193	41,99

Wie wir bald sehen werden, sind nur die Ergebnisse von Tabelle 3 zuverlässig (S. 170). Aus den Zahlen dieser Tabelle geht aber unzweifelhaft hervor, dass der Bastard die beiderlei Keimzellen in der gleichen Anzahl bildet, dass also die MENDELsche Spaltungsregel auch für ihn vollkommen gilt.

Warum entstehen nun aber bei Selbstbestäubung, resp. Inzucht, trotzdem nur etwa 16 pCt. runzelige Früchte statt der 24 pCt., welche die Wahrscheinlichkeitsrechnung verlangt?

Folgendes wird die richtige Antwort sein.

Bei der zuerst von MENDEL durchgeführten Rechnung, die zu den 25 pCt. Nachkommen mit dem recessiven Merkmal führt, ist es Voraussetzung, dass jede der vier Combinationen der in gleicher Zahl gebildeten Keimzellen A und a : $A + A$, $A + a$, $a + A$, $a + a$, gleich gut gelingt. Diese Voraussetzung war, so viel ich weiss, bisher eine stillschweigende, nur ich habe, aufmerksam gemacht durch Beobachtungen an Mais-Bastarden (S. 169), in der letzten Zeit zweimal ausdrücklich auf ihre Bedeutung hingewiesen¹⁾. Sobald aber eine Combination schwerer gelingt als die anderen, muss die Individuenzahl dieser Klasse, und damit die Procentzahlen aller vier Klassen, verschoben werden.

Ich will das gleich an einem bestimmten Beispiel zeigen. Wir wollen annehmen, dass alle den Combinationen $A + A$, $A + a$ und $a + A$ entsprechenden Verbindungen gelingen, d. h. 100 pCt. Nach-

1) a) Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch., Bd. XIX. Generalvers.-Heft, S. 86, Anm. 1901.

b) Ueber den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Botan. Ztg. 1902. II. Abth. Sp. 75.

kommen geben, von den der Combination $a + a$ entsprechenden Verbindungen aber nur 50 pCt. Es sind nun zwei extreme Fälle möglich: Entweder ist für jede Samenanlage nur ein einziges Pollenkorn vorhanden; ist es untauglich, so unterbleibt die Befruchtung. Oder es steht jeder Samenanlage eine unbeschränkte Zahl von Pollenkörnern zur Verfügung. Wir können dann annehmen, sie haften alle den Griffel entlang, und der Schlauch des dem Fruchtknoten nächsten dringe zuerst bis zum Embryosack vor; kann dieses die Befruchtung nicht ausführen, kommt der des nächsthöheren Kornes an die Reihe u. s. f. Eben so gut könnte man aber auch annehmen, das eine Korn bilde seinen Schlauch rascher als das andere etc.

In beiden Fällen werden die den vier möglichen Combinationen entsprechenden Verbindungen zunächst gleich oft zu Stande kommen, unter 100 je 25 mal. Im ersten Falle (je 1 Pollenkorn auf den Fruchtknoten) gehen nun zwar aus den, den drei Combinationen $A + A$, $A + a$ und $a + A$ entsprechenden Verbindungen lauter glatte Früchte hervor, je 25 pCt. der möglichen Gesamtzahl, die der Combination $a + a$ entsprechenden Verbindungen geben aber nur 12,5 pCt. runzelige Früchte. Statt 100 Früchte werden also nur 87,5 ausgebildet, und von diesen wirklich vorhandenen 87,5 sind dann **14,3 pCt.** runzelig.

Im zweiten Fall (Zahl der Pollenkörner unbeschränkt) geben die Verbindungen, die den drei Combinationen entsprechen, bei denen A betheiligt ist, wieder je 25 pCt. glatte Früchte, und die der Combination $a + a$ entsprechende Verbindung, wenn wir zunächst nur das unterste Pollenkorn in's Auge fassen, wieder 12,5 pCt. runzelige Früchte; bei 12,5 pCt. gelingt die Befruchtung nicht. Nun kommt aber das nächst höhere Pollenkorn an die Reihe. Die Chancen, dass es die Anlage A besitzt, sind so gross als die, dass es die Anlage a besitzt (da der Bastard ja die beiderlei Keimzellen in gleicher Zahl bildet); in 6,25 pCt. der Gesamtzahl der möglichen Verbindungen wird das eine, in 6,25 pCt. das andere eintreffen. Das eine Mal, wenn a und A zusammenkommen, gelingt die Befruchtung immer, und es entstehen weitere 6,25 pCt. glatte Früchte, das andere Mal, wenn a und a zusammenkommen, wird die Befruchtung bei der einen Hälfte der Verbindungen auch gelingen, so dass 3,125 pCt. runzelige Früchte entstehen, in der anderen Hälfte 3,125 pCt. aber wieder nicht. Von den zunächst übrig bleibenden 12,5 pCt. Fruchtknoten werden also 6,25 pCt. glatte Früchte, 3,125 pCt. runzelige Früchte geben, und 3,125 pCt. werden auch von dem zweiten Pollenkorn unbefruchtet bleiben. Jetzt kommt das dritte Pollenkorn an die Reihe, unter den gleichen Bedingungen und mit dem Ergebniss, dass von den noch übrig bleibenden 3,125 pCt. der Gesamtzahl an Frucht-

knoten 1,5625 pCt. weitere glatte Früchte, 0,78125 pCt. weitere runzelige Früchte geben und 0,78125 pCt. auch vom dritten Pollenkorn unbefruchtet bleiben. Ich brauche das im Einzelnen wohl nicht auszuführen. Nun kommt das vierte Pollenkorn an die Reihe u. s. w. Man sieht, es liegt eine geometrische Progression vor. Das erste Glied, a , ist = 12,5, der constante Quotient, q , = $\frac{1}{4}$ und die Summe = $\frac{a}{1-q} = \frac{12,5}{\frac{3}{4}} = 16,666 \dots$. Es werden also auf 83,333 \dots pCt. glatte Früchte **16,666** \dots pCt. runzelige kommen.

Im ersten Fall, wenn nur je ein Pollenkorn zur Verfügung steht, bleiben 12,5 pCt. der Samenanlagen unentwickelt; die Kolben müssen also lückenhaft sein. Im zweiten, wenn die Zahl der Pollenkörner unbeschränkt ist, werden alle Samenanlagen befruchtet; die Kolben müssen also vollkommen ausgebildet sein.

Wir sahen, dass im ersten Fall von den vorhandenen Körnern 14,3 pCt. runzelig sein müssen, im zweiten 16,66 pCt.; in Wirklichkeit würde weder der eine noch der andere Fall realisirt sein, sondern ein mittleres Verhalten, und der statistisch erhobene Werth für die Häufigkeit der runzeligen Körner würde zwischen die beiden Extreme fallen. Unser Bastard zeigt eine solche mittlere Zahl (15,6 pCt.), und es könnte die specielle Annahme, von der wir bei dem durchgerechneten Beispiel ausgingen — $A + A$, $A + a$, $a + A$ gelingen stets, $a + a$ nur in der Hälfte der Fälle — gerade zutreffen.

Nöthig ist das jedoch nicht, nicht einmal sehr wahrscheinlich. Es können ja auch zwischen den, den übrigen drei Combinationen entsprechenden Verbindungen Unterschiede in der Leichtigkeit, mit der die Befruchtung gelingt, existiren, deren Einfluss auf die Verhältnisszahl der gelingenden zu den versagenden Verbindungen der Combination $a + a$ auf der Hand liegt.

Es wäre also wichtig, zu wissen, wie viel Früchte unter den 84,4 pCt. glatten unserer Bastardkolben aus der Verbindung $A + A$, und wie viel aus den Verbindungen $A + a$ und $a + A$ hervorgegangen sind. Das liesse sich durch die Aussaat einiger Tausend glatter Früchte leicht ermitteln; denn trotz der Xenienbildung durch den Pollen der Individuen, die aus der Verbindung $A + A$ hervorgegangen sind, also nur Pollenkörner mit der Anlage A und lauter glatte Früchte bilden, würden jene Individuen, die aus den beiden anderen Verbindungen, $A\text{♀} + a\text{♂}$ und $a\text{♀} + A\text{♂}$, hervorgingen, gewiss an dem Vorhandensein wenigstens einzelner runzeliger Körner in jedem Kolben zu erkennen sein. Leider ist es mir nicht möglich, diesen Versuch selbst auszuführen; ich würde aber Material für denselben jedem zur Verfügung stellen, der ihn ernsthaft, unter günstigen klimatischen Verhältnissen, anstellen wollte.

Ist demnach das genaue Verhältniss der versagenden zu den gelingenden Verbindungen der einzelnen Keimzellcombinationen auch noch erst zu ermitteln, so ist doch im Vorstehenden gezeigt, wie es sich erklärt, wenn spaltende Bastarde, die bei Selbstbefruchtung ihre verschiedenen Nachkommen in anderen als den normalen Zahlenverhältnissen bilden, also nach anderen Regeln zu spalten scheinen, in der That doch genau der MENDEL'schen Regel folgen. Denn das Wesentlichste der Spaltungsregel liegt doch, nach MENDEL selbst, darin, dass die verschiedenen Keimzellen in gleichen Zahlen gebildet werden, und nicht darin, dass 25 pCt. der Nachkommen das recessive Merkmal, 75 pCt. das dominirende zeigen, und dass von diesen 75 pCt. $\frac{1}{2}$ nur mehr die dominirende Anlage, $\frac{2}{3}$ beide Anlagen enthalten.

Natürlich sind alle Grade der Abweichung vom typischen Verhalten der Nachkommenschaft der Erbsenbastarde denkbar, von solchen, bei denen zweifelhaft bleiben muss, ob sie nicht rein zufällig sind, bis zu solchen, wo eine Verbindungsklasse = 0 wird. Die gleichen Ursachen könnten auch eine zu hohe Procentzahl für die Nachkommen mit dem recessiven Merkmal geben; wenn nämlich die den Combinationen $A + A$ oder $A + a$ oder $a + A$ entsprechenden Verbindungen schlechtere Chancen hätten, als die der Combination $a + a$ entsprechenden. Es genügt einstweilen, auf diese Möglichkeiten hinzuweisen, sowie auf die einer Abweichung einzelner Bastardindividuen.

Das ungleich leichtere Gelingen der einen Verbindung gegenüber der anderen unter den Keimzellen desselben Bastardindividuums oder verschiedener Individuen desselben Bastardes, je nach den in ihnen steckenden Anlagen für vegetative Merkmale, wäre vielleicht manchem von vornherein nicht sehr wahrscheinlich erschienen; ich war durch Thatsachen, die sich bei früheren Bastardirungsversuchen mit Maisrassen ergeben hatten, darauf vorbereitet. Ein bei Inzucht stark zur Sterilität neigender blauer Mais (var. *cyanea* Kcke.) war mit einem bei Inzucht fertilen weissen Mais (var. *alba* Alef.) bastardirt worden. Das Merkmalspaar: weisse Kleberschicht—blaue Kleberschicht folgte annähernd den MENDEL'schen Regeln. Als ich aber aus dem Bastard die beiden Elternrassen wieder isolirt hatte, war zu meiner Verwunderung die blaue Rasse so steril wie zuvor; dieses sexuelle Merkmal war also verkoppelt mit einem vegetativen (blaue Kleberschicht)¹⁾.

Man wird die Erklärung, die sich als die richtige für die abweichende Zahl runzeliger Früchte bei unserem Maisbastard herausgestellt hat, nachträglich gewiss für a priori wahrscheinlicher halten,

1) Bastarde zwischen Maisrassen etc. S. 148.

als die durch eine Spaltung nach anderen Regeln. Es wäre zu auffällig gewesen, wenn bei Bastarden zwischen Rassen derselben Sippe (*Zea Mays*) und für dasselbe Merkmalspaar das eine Mal die Spaltungsregel gelten würde (var. *dulcis* + var. *vulgata*, var. *vulgata* + var. *coeruleodulcis*, [var. *alba* + var. *cyanea*] + var. *dulcis*)¹⁾, das andere Mal nicht (var. *coeruleodulcis* + var. *leucoceras*).

Die nächste Consequenz des oben Ausgeführten ist, dass man zur Feststellung der Verhältnisszahlen der verschiedenen Keimzellen eines spaltenden Bastardes nur dann mit einiger Sicherheit die durch Selbstbefruchtung entstandene Nachkommenschaft benützen darf, wenn die Nachkommen mit dem recessiven Merkmal 25 pCt. der Gesamtzahl ausmachen. Auch in diesen Fällen aber ist die Ermittlung des Verhältnisses durch Rückkreuzung des Bastardes mit jenem Elter, welches das recessive Merkmal besitzt, also aus den „gemischten“ Bastarden, vorzuziehen. Die beiden Wege, die man hierbei einschlagen kann, sind jedoch unter einander durchaus nicht gleichwerthig, wie eine kurze Ueberlegung zeigt.

Man kann ja entweder die Samenanlagen des Bastardes $A + a$ durch den Pollen des Elters a oder die Samenanlage des Elters a durch den Pollen des Bastardes $A + a$ bestäuben. Im ersten Fall, $(a + A)_{\text{♀}} \times a_{\text{♂}}$, sind die zur Verwendung kommenden Pollenkörner alle gleichartig; es bleibt sich also gleich, ob die Combinationen $A_{\text{♀}} + a_{\text{♂}}$ und $a_{\text{♀}} + a_{\text{♂}}$ gleich gut gelingen oder nicht, sobald nur die Pollenmenge gross genug ist. Ist das erste Pollenkorn nicht tauglich, so kommt das zweite, eventuell das dritte und vierte an die Reihe, bis eines tauglich ist: das Resultat bleibt sich gleich, da die Pollenkörner alle gleich sind. Im zweiten Fall, $a_{\text{♀}} \times (a + A)_{\text{♂}}$, besitzt die eine Hälfte der Pollenkörner eine andere Anlage als die andere Hälfte; es kann, wenn das erste Pollenkorn a untauglich ist, das nächste eben so gut die Anlage A als die Anlage a enthalten, und man wird, wenn die der einen Combination entsprechenden Verbindungen nicht so leicht gelingen, wie die der anderen entsprechenden, sicher zu viel Früchte erhalten, die der letzteren entsprechen, und zu wenig, die der ersteren entsprechen. Das Verhältniss der beiderlei Keimzellen des Bastardes muss also im ersten Fall, $(a + A)_{\text{♀}} \times a_{\text{♂}}$, ungetrübter zum Vorschein kommen. Deshalb habe ich oben (S. 166) auf das Ergebniss des einen Versuches (Tab. 3) mehr Gewicht gelegt, als auf das des anderen (Tab. 4). — Es steht mir zwar zur Zeit kein sicheres Beispiel für den verschiedenen Ausfall der beiden möglichen Rückkreuzungen mit demselben Elter zur Verfügung, doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass weitere Untersuchungen auch derartige Fälle kennen lehren werden.

1) Bastarde zwischen Maisrassen etc. — Vers. 112, S. 121; Vers. 118, S. 126 etc.

Die im Vorstehenden besprochene Kategorie scheinbarer Abweichungen von der MENDEL'schen Spaltungsregel wird gewiss nicht die einzige bleiben. Denselben Effect, den die ungleichen Chancen für das Gelingen der verschiedenen Keimzellcombinationen haben, werden auch andere Factoren ausüben können. Es könnten ebenso gut z. B. die Chancen für das Reifen der aus den verschiedenen Combinationen entstandenen Embryonen nicht die gleichen sein, oder die für das Keimen der verschiedenen Samen¹⁾.

Es liegen schon einige Angaben über Spalten der Bastarde „nach anderen Regeln“ vor, so von mir über Levkojenbastarde²⁾, vor Allem aber von DE VRIES über *Oenothera*-Bastarde³⁾. Für jene, bei denen es sich um Abweichungen einzelner Individuen vom gewöhnlichen Verhalten handelt (19 pCt. Nachkommen mit dem recessiven Merkmalscomplex, statt 25 pCt.), liegen die Verhältnisse sehr wahrscheinlich genau so, wie für den vorhin besprochenen Maisbastard. Ueber diese erlaube ich mir kein bestimmtes Urtheil, weil ich die Objecte nicht kenne, halte es aber nicht für unmöglich, dass wenigstens ein Theil der Fälle doch der MENDEL'schen Regel folgt. Einstweilen liegen nur Angaben über das Verhalten bei Selbstbefruchtung vor, und dieses kann, wie wir sahen, das Spalten nach anderen Regeln gar nicht beweisen. DE VRIES' Angabe, dass ausser durch künstliche Eingriffe auch „durch eine entsprechende Wahl des Pollens und der zu befruchtenden Blüthen“ eine Verschiebung in bestimmter Richtung möglich sei, spricht nicht dagegen, wenn man die Möglichkeit individueller Schwankungen in der sexuellen Potenz der Keimzellen, je nach dem Individuum, das sie hervorbringt, im Auge behält. Solche kamen wahrscheinlich bei meinen Levkojenbastarden vor und sind auch unverkennbar, wenn man die Ergebnisse von Tabelle 1 mit denen von Tabelle 2 vergleicht; die beiden Gruppen von Bastardindividuen stammten von verschiedenen Müttern. Man erinnere sich ferner an die einzelnen selbstfertilen oder selbststerilen Individuen bei vorwiegend selbststerilen oder selbstfertilen Sippen, und den Einfluss äusserer Factoren hierauf (Selbstfertilwerden des in der Heimath selbststerilen *Abutilon Darwinii* in den Gewächshäusern Englands). Solche Einflüsse brauchten nicht alle Sorten

1) Diese Effecte sind nicht zu verwechseln mit den schon von MENDEL (l. c. S. 25) hervorgehobenen eines zufälligen Unentwickeltbleibens, Verkümmerns oder Nichtkeimens einzelner Samen. Ihre Folgen verschwinden, wie MENDEL selbst hervorhob, je grösser die Anzahl der einzelnen Beobachtungen wird, während die von mir gemeinten Abweichungen um so schärfer hervortreten, je grösser die Zahl der Beobachtungen wird.

2) Ueber Levkojenbastarde. Zur Kenntniss der Grenzen der MENDEL'schen Regeln. Bot. Centralbl. Bd. 84, S. 97. 1900.

3) H. DE VRIES, Ueber erbungleiche Kreuzungen. (Vorl. Mitth.). Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Bd. XXVIII, S. 435. 1900.

Keimzellen des Bastardes gleichmässig zu treffen, sondern sie könnten eine Sorte stärker angreifen als die andere.

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung scheinen mir in verschiedener Hinsicht von Interesse zu sein. Einmal darf die Zurückführung der scheinbaren Ausnahmen auf die allgemeine Spaltungsregel MENDEL's, als der erste derartige Fall, an und für sich Beachtung beanspruchen, ebenso der Hinweis auf den einzig sicheren Weg zur Bestimmung des Zahlenverhältnisses der verschiedenartigen Keimzellen eines spaltenden Bastardes, der dadurch erst möglich wurde. Wichtig erscheint mir ferner der meines Wissens hier zum ersten Mal für ein pflanzliches Object geführte Nachweis der Verkoppelung eines vegetativen Charakters, wie die chemische Beschaffenheit des Reservematerials im Endosperm einer ist, mit einem sexuellen Charakter, der in den geringen Chancen für das Eintreten der Befruchtung liegt. Es ist das eine echte „Correlation zwischen einem vegetativen und einem sexuellen Merkmal“.

18. Alexander Artari: Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen.

Eingegangen am 24. März 1902.

Es ist allgemein bekannt, dass viele Algen einer und derselben Art unter sehr verschiedenen Ernährungsbedingungen existieren können. Dieser Unterschied bezieht sich hauptsächlich auf die Concentration der Nährsubstrate und auch auf die Zusammensetzung derselben. Es ergab sich aus einer Reihe von Beobachtungen und Versuchen, dass mehrere Algen sich nicht nur mit unorganischen, sondern auch mit organischen Verbindungen zu ernähren im Stande sind. Gerade aus den Arbeiten der letzten Zeit (BEIJERINCK, KRÜGER, LUDWIG, Verfasser u. a.) ist es bekannt geworden, dass es Algen giebt, die mit Vorliebe oder sogar ausschliesslich der organischen Ernährung sich zuwenden.

Schon durch die klassischen Untersuchungen von SCHWENDENER und BORNET ist die vollkommene Aehnlichkeit der Flechtengonidien mit entsprechenden freilebenden Algen sicher festgestellt. Indem VAN TIEGHEM seine Aufmerksamkeit auf die gegenseitigen Ernährungsverhältnisse der Alge und des Pilzes im Flechtenthallus gelenkt hatte, äusserte er den interessanten Gedanken, dass der Pilz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde. 159-172](#)