

# Ueber die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen.

Von Prof. Dr. **Erich von Tschermak.**

(Mit zwei Textfiguren und drei Tafeln.)

## I. Einleitung.

Das Studium der Vererbungsweise physiologischer Merkmale ist zwar in der Regel erheblich umständlicher und mühevoller als die Verfolgung der Vererbungsweise scharf ausgeprägter morphologischer Charaktere, doch kommt der experimentellen Bearbeitung der erstgenannten Frage ein besonderes theoretisches wie praktisch-pflanzenzüchterisches Interesse zu. Nicht zum mindesten gilt dies von dem Spezialproblem des Blühtermines, der Blühdauer und damit im allgemeinen der Länge der Vegetationsperiode, des Reifetermines. Darf man doch von seiner Bearbeitung zugleich Aufklärung über die Grundlagen der typischen Rassen-Verschiedenheit im Blühtermin, über die Natur und die Entstehung der charakteristischen, in erblicher Weise abgestuften Früh-, Mittel- und Spätblütigkeit erwarten.

Diese Aufgabe hat mich bereits seit einer längeren Reihe von Jahren beschäftigt.

Meine erste Beobachtungsreihe<sup>1)</sup> hatte ergeben, daß bei Bastardierung einer früh- und einer spätblühenden Erbsenrasse die erste Generation intermediär ausfällt und in der zweiten Generation immer eine Spaltung in „früh“, „intermediär“ und „spät“ erfolgt. Wesentlich dasselbe ergab meine zweite Beobachtungsreihe<sup>2)</sup>, welche zudem zeigte, daß sowohl unter den äußerlich als „früh“ registrierten, wie unter den äußerlich als „spät“ registrierten nur ein Teil konstant ist, der andere noch Spaltung ergibt. Ich kam daher schon damals zu folgendem Resultat: „Es

<sup>1)</sup> Ueber die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich. 1902, S. 781—861 spez. S. 817—818.

<sup>2)</sup> Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Ebenda S. 533—638 1904, S. 1—106 des S. A. speziell S. 11—14 des S. A.

scheint demnach hier nicht das von Correns als Zea-Typus bezeichnete Schema verwirklicht, sondern einer der komplizierten Aufspaltungsfälle zu gelten nach dem Schema: (vgl. das gleich unten S. 172 angegebene Diagramm). Allerdings ist meines Erachtens auch heute noch kein abschließendes Urteil möglich, vielmehr erscheinen weitere Versuche geboten“ (S. 181 des S. A.).

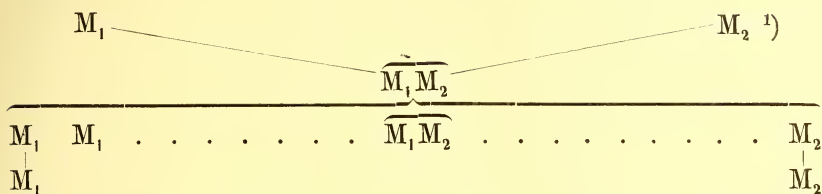
Ueber diese Fortsetzung sei im Nachstehenden berichtet.

## II. Empirische Ergebnisse.

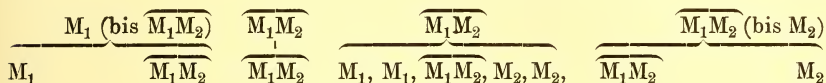
Die Versuche der dritten Serie ergeben gleich denen der ersten und der zweiten Reihe, welche letztere in Fig. 7 graphisch dargestellt sind, für die erste Hybridengeneration ( $F_1$ ) Mittelstellung mit Neigung zur Spätblütigkeit, für die zweite Generation ( $F_2$ ) sog. unreine Aufspaltung in frühblühende Individuen, in eine Serie abgestuft intermediärer und in spätblühende Individuen. Allerdings ist schon diese Gruppierung in den meisten Fällen eine mehr weniger willkürliche und nur nach der Uebereinstimmung oder Nichtübereinstimmung mit dem Blühbeginn der Stammmassen, der jedesmal vergleichsweise festgestellt wurde, möglich. Der erste Eindruck ist vielfach geradezu der einer völlig kontinuierlichen Serie.

Zur Gewinnung größerer Sicherheit ging ich in der dritten Versuchsreihe zur künstlichen Bastardierung von Rassen über, welche einen recht erheblichen typischen Unterschied im Blühbeginn aufweisen. In diesen Fällen zeigte nun die Prüfung der Spaltungsprodukte durch Nachbau einer dritten und vierten Generation, daß sich einerseits unter den „frühen“ wie unter den „späten“ noch Spalter vorfinden (wie bereits 1904 festgestellt), und daß andererseits die intermediären zweiter Generation nicht gleichwertig sind, sondern verschiedenen Typen angehören, indem die einen noch dreierlei, die andern nur zweierlei Nachkommen (mittlere und späte — seltener frühe und mittlere) ergeben, andere intermediäre jedoch konstant bleiben. Damit war erwiesen, daß bezüglich der Vererbungsweise des Blühbeginns kein einfacher Fall von Zea-typus vorliegt; bei diesem sind ja die elterngleichen Spaltungsprodukte konstant und die intermediären gleichwertig, indem sie alle dreierlei Nachkommen ergeben. Es liegt vielmehr ein Typus äußerer Vererbung vor, den ich schon früher für gewisse Vererbungsfälle bei Getreide durch folgendes Schema charakterisiert

(1901) und für die Vererbung des Blütermes bei der Erbse bereits vermutet habe (1904):



Die Nachkommenschaft der mittleren Glieder zweiter Generation müßte in unserem Spezialfalle etwa folgendermaßen charakterisiert werden:

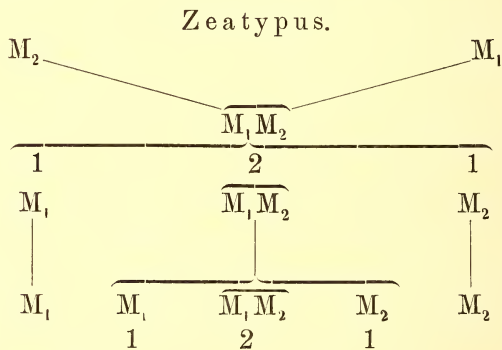
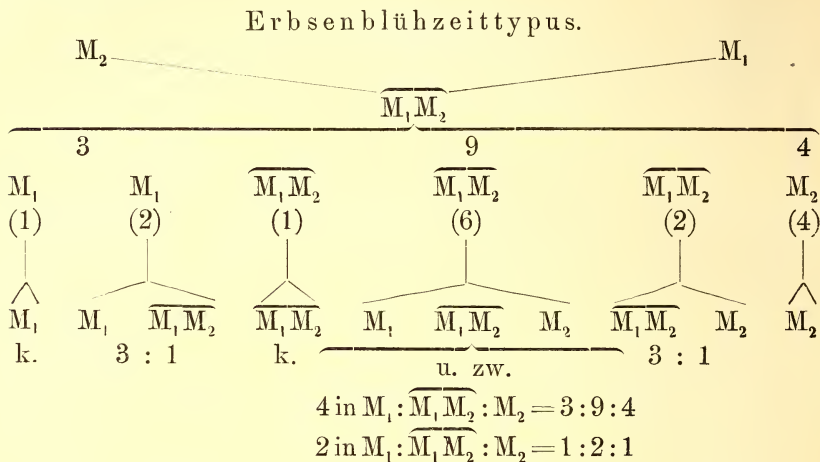


Allerdings verteilt sich diese vierfache Verschiedenheit an Deszendenz durchaus nicht scharf auf die Spalter zweiter Generation. Zeigen doch nicht bloß gewisse Frühindividuen, sondern auch noch gewisse Intermediäre, die allerdings im allgemeinen dem Frühtypus nahestehen, Spaltung in früh und mittel. Umgekehrt sind es neben Intermediären noch Spätindividuen, die in mittel und spät spalten; die betreffenden Mittelindividuen stehen allerdings im allgemeinen schon dem Spättypus nahe.

Als besonders interessant sei neben der Konstanz eines Teiles der „Frühen“ und des Großteiles der „Späten“ die Konstanz eines bestimmten Teiles der Intermediären hervorgehoben (siehe Nr. 72 ex 1904 + Nr. 105 ex 1905 und Nr. 72 1904 + Nr. 107 ex 1905, dargestellt in Fig. 2, A 1905 und C 1905).

1) Zu dieser Formel sei bemerkt, daß sie rein empirisch die äußere oder scheinbare Vererbungsweise charakterisieren soll. Zum Unterschiede von den sozusagen rationellen Faktorenformeln, die weiterhin in Anwendung kommen werden, ist das Zeichen M (= Merkmal) vorgesetzt und durch den Index einer Ziffer z. B. M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> als Merkmal 1 und Merkmal 2 spezifiziert. Hingegen bedeuten in den rationellen Faktorenformeln nach dem allgemein angenommenen Vorgange Batesons große Buchstaben (A, B, C u. s. w.) das Vorhandensein eines Faktors, kleine dessen Fehlen (a, b, c u. s. w.)

Der so detaillierte empirische Fall regulärer Vererbungsweise sei als „Erbsenblühzeittypus“ bezeichnet und dem „Zeotypus“ der äußeren oder scheinbaren Vererbungsweise gegenübergestellt.



Allem Anscheine nach gilt die erstere empirische Formel und damit auch die gleich später zu gebende rationale Ableitung und Erklärung auch für die Vererbung der Blühzeit bei Getreide, sowie überhaupt für die Vererbung nicht weniger Merkmale, die zunächst dem Zeotypus zu folgen scheint, jedoch bei genauerer Analyse die oben bezeichneten sehr charakteristischen Besonderheiten zeigt. Die Entscheidung ergibt sich dabei aus dem Nachweis von Fortspalten gewisser elterngleicher Individuen, von Ungleichwertigkeit der Intermediärformen bezüglich ihrer Deszendenz und aus dem Auffinden konstanter Intermediärformen.



Mein entscheidendes neueres Beobachtungsmaterial betreffs Blütezeit bzw. Blühbeginn aus den Jahren 1904—1906 erscheint in Fig. 1—6, das ältere, wegen der geringen typischen Verschiedenheit im Blühtermin minder geeignete Material aus den Jahren 1901—1903 zur Ergänzung in Fig. 7 in Diagrammen übersichtlich dargestellt. In denselben sind die Tage des Blühbeginns als Abszissenwerte, die Zahl der beobachteten Individuen als Ordinatenwerte aufgetragen. Vergleichshalber wurde auch der Blühbeginn der Elternformen für die einzelnen Jahre bestimmt und im Diagramm angegeben (mit  $P_{\text{♀}}$ ,  $P_{\text{♂}}$  bezeichnet). Danach dürften die Diagramme unmittelbar verständlich sein. (Siehe Einlagen Fig. 1—7.)

Die statistische Zählung und Trennung der Individuen der einzelnen Hybrid-Generationen (erste =  $F_1$ , zweite =  $F_2$ , dritte =  $F_3$ , vierte =  $F_4$ ) in „früh“, „mittel“, „spät“ erfolgte schematisch nach der durch die jeweilige Variationsbreite des Blühbeginnes der beiden Elternformen gegebenen Grenzen. Auf Grund dieses Prinzipes, auf dessen Mängel später einzugehen sein wird, wurde folgende Uebersicht gewonnen, welche sich auf das neuere Material beschränkt. (Siehe Tabelle I.)

Tabelle I.

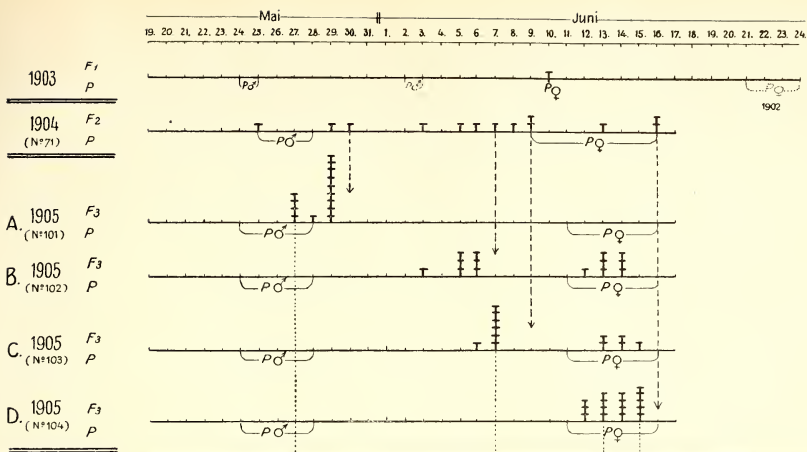
Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in $F_2$		
					„früh“	„mittel“	„spät“
I.	Viktoria ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	1	71	1904	1	7	5
II.	Graue Riesen ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	2	72	1904	6	36	8
III.	Rotblühende Wintererbse ♀ × Wunder von Amerika	3	75	1904	(0	11	3)
IV.	Wunder von Amerika ♀ × Gelbhülsige Zuckererbse ♂	„	63—66	1906	9	21	12
V.	Telephon ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	4	70	1904	8	15	9
VI.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Wintererbse ♂	5	73	1904	5	22	9

Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in F <sub>2</sub>		
					„früh“	„mittel“	„spät“
VII.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Winter- erbse ♂	„	83	1906	1	18	7
VIII.	Ebenso	„	84	1906	4	17	7
IX.	Rotblühende Winter- erbse ♀ × Allerfrüheste Mai ♂	„	74	1904	(3	9	0)
X.	Ebenso	„	80	1906	6	15	8
XI.	Ebenso	„	81	1906	12	8	8
XII.	Ebenso	„	82	1906	5	11	12
exkl. 75 + 74 ex 1904							
gefunden:					57	170	85
theoretisch gefordert					3	9	4
danach berechnet:					56,4	170	75,2
inkl. 75 + 74 ex 1904							
gefunden:					60	190	88
berechnet:					63,3	190	84,4

Man ersieht aus der vorstehenden Uebersicht, daß ungewollungen und mit deutlicher Annäherung auf ein kompliziertes Spaltungsverhältnis, nämlich früh : mittel : spät = 3 : 9 : 4 zu schließen ist. Diese Zahlen stehen dem Spaltungsverhältnis des einfachen Zeotypus 4 : 8 : 4 = 1 : 2 : 1 hinlänglich nahe, um den anfänglichen Eindruck von Geltung des letzteren begreiflich erscheinen zu lassen. Das nunmehr als zutreffend befundene Spaltungsverhältnis 3 : 9 : 4 hat sich bereits bei meinen Beobachtungen über das von mir zuerst erwiesene gesetzmäßig mendelnde Hervortreten „neuer“ Merkmale bei Bastardierung bestimmter Rassen ergeben, wobei ich auf eine latente Veranlagung, eine „kryptomere“ Natur schloß.<sup>1)</sup>

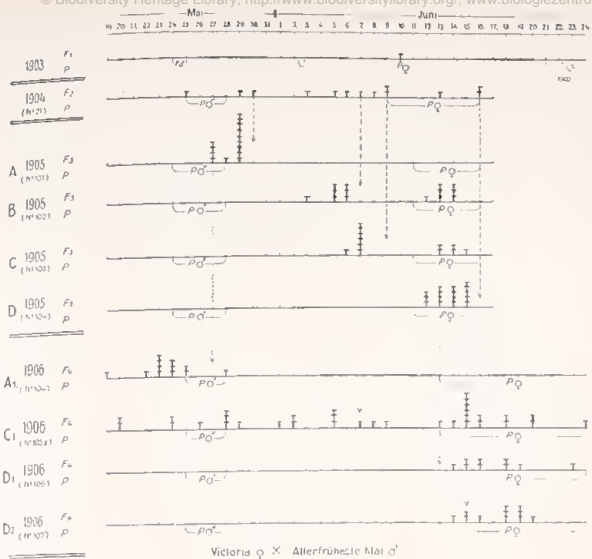
Eine spezielle Analogie besteht mit dem Auftreten eines Bastardierungsnovums als „dominierend“ (9) gegenüber einem „mitdominierenden“ (3) und einem „recessiven“ Verhalten (4) der beiden Stammformen. So entspricht dem Auftreten roter

<sup>1)</sup> Vgl. meine Arbeiten: Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 16. H. 1. 1904; Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich 1904; jüngste Darstellung in: Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. 1910. S. 103.

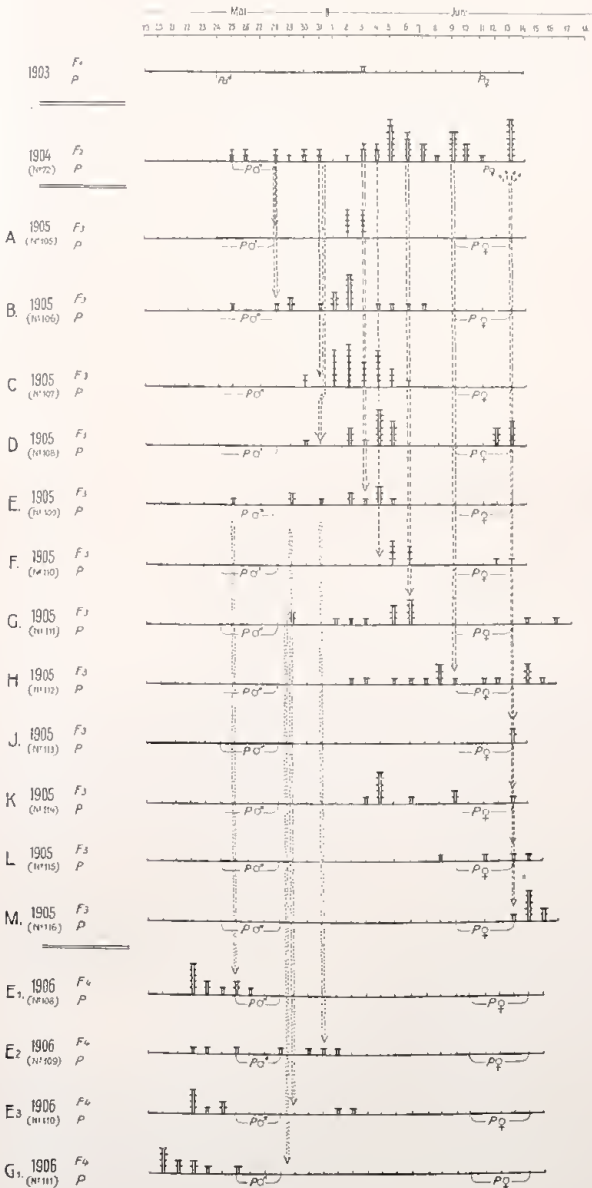






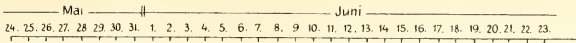


Figur 1.

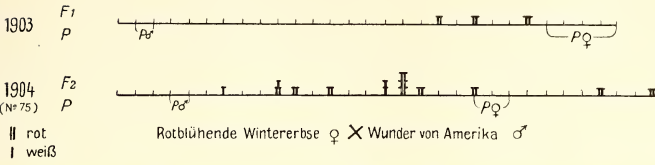


Figur 2.

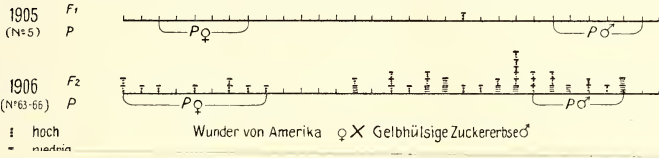




A.



B.



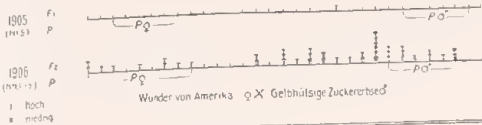




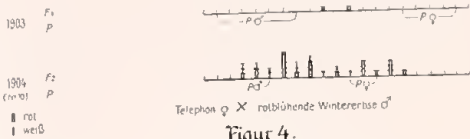
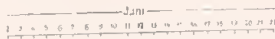
A.



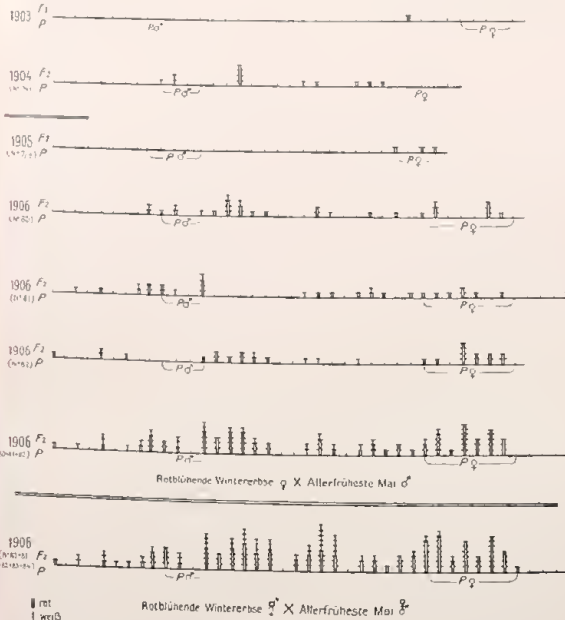
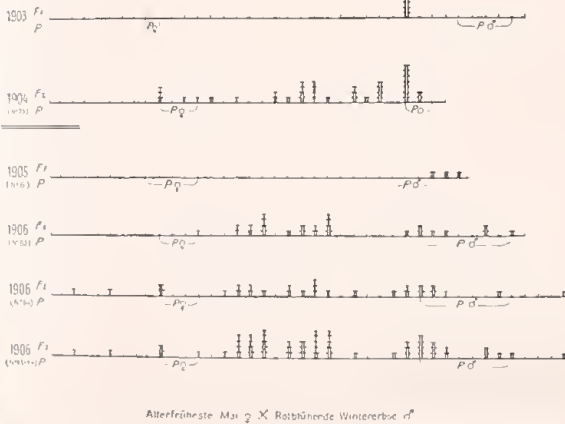
B.



Figur 3.



Figur 4.



Figur 5.





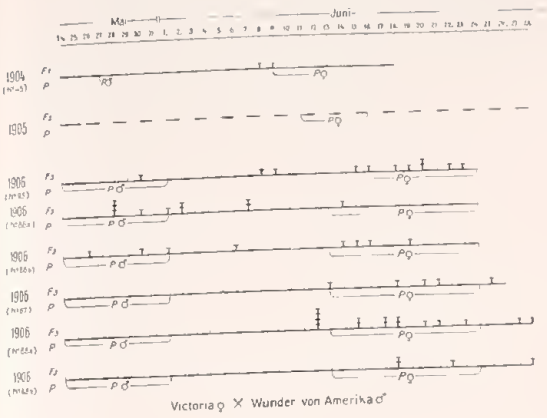
Mai ———— Juni

24 25 26 27 28 29 30 31 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28

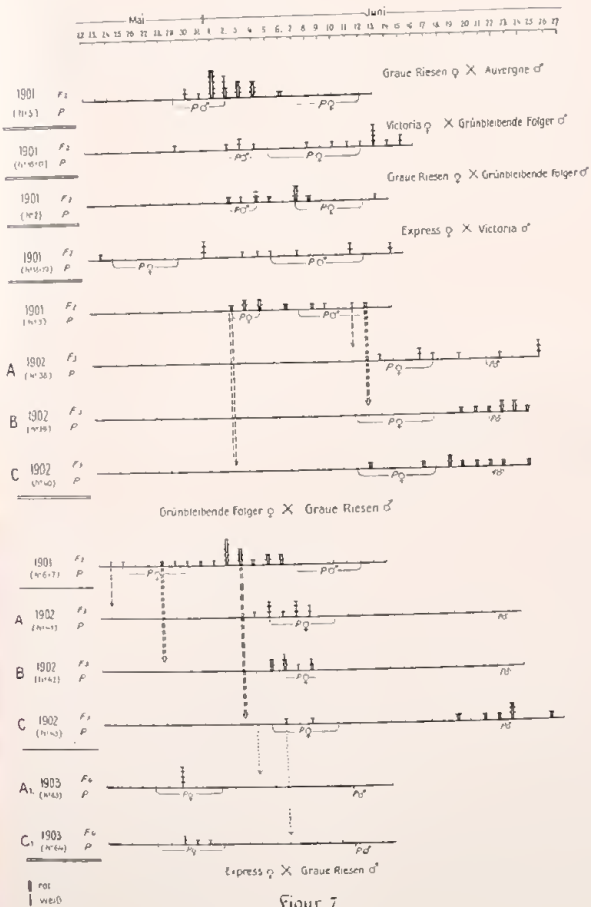
1904  $F_1$   
(N<sup>o</sup>45)  $P$  ————  $R_0$  ————  $P_0$  ————

1905  $F_2$   
 $P$  ————  $P_0$  ————





Figur 6.



Figur 7.





Bastarde aus der Verbindung rosablühender und gewisser weißblühender Erbsenrassen das Auftreten von Bastarden bezw. Bastardierungsdeszendenten von mittlerer Blütezeit — allerdings besteht im ersteren Falle die zweite Generation aus den drei scharf getrennten Typen rot, rosa und weiß, im anderen Falle jedoch aus einer häufig ganz kontinuierlichen Stufenreihe von „Früh“ bis „Spät“. Die Analogie geht noch weiter, insofern als sowohl unter den rotblühenden Hybriden zweiter Generation nur ein relativ geringer Teil (im Durchschnitt  $\frac{1}{9}$ ) weiterhin konstant bleibt, als auch ein Gleiches an den Hybriden von mittlerer Blütezeit festzustellen ist. Die Intermediärstellung erscheint gewissermaßen als ein „dominierendes Novum“. Beschränkt ist der obige Vergleich allerdings dadurch, daß die weitere Spaltungsweise in den beiden Fällen eine recht verschiedene ist. Von den spaltenden  $\frac{8}{9}$  der Roten spalten  $\frac{2}{9}$  in rot und rosa,  $\frac{2}{9}$  in rot und weiß,  $\frac{4}{9}$  in rot, rosa, weiß u. zw. im Verhältnis 9 : 3 : 4. Von den Hybriden mit intermediärer Blütezeit spalten, schematisch gesprochen — eine direkte Feststellung gestattet die Beschränktheit meines Materials nicht — wohl auch  $\frac{8}{9}$ , jedoch davon  $\frac{6}{9}$  in früh, mittel, spät,  $\frac{2}{9}$  in mittel und spät. Von den rosablühenden bleibt  $\frac{1}{3}$  konstant,  $\frac{2}{3}$  spalten in rosa und weiß; von den frühblühenden ist, schematisch gesprochen, wohl auch  $\frac{1}{3}$  konstant,  $\frac{2}{3}$  spalten jedoch in früh und mittel, nicht etwa in früh und spät.

Diese empirisch festgestellte Differenz wird uns später zu einer ganz wesentlichen Verschiedenheit in der rationellen Analyse und Erklärung der beiden scheinbar so nahestehenden Fälle führen.

Die Spaltungsverhältnisse der Nachkommenschaft ( $F_3$  oder  $F_4$ ) solcher „früher“ (bis „mittlerer“) und „mittlerer“ (bis „später“) Hybriden ( $F_2$ ), welche noch spalten und zwar entweder zweiseitig in „früh“ und „mittel“, „mittel“ und „spät“, oder dreiseitig spalten in „früh“, „mittel“, „spät“, lassen sich bei dem bescheidenen Umfang meiner diesbezüglichen Beobachtungen und bei den Mängeln der Abgrenzung der drei Kategorien „früh“—„mittel“—„spät“ nicht mit genügender Sicherheit ableiten. So lassen die kleinen Spezialtabellen (Tab. II, III, IV) im Nachstehenden nicht unerhebliche Abweichungen erkennen von der Berechnung, wie sie sich auf Grund der gleich später zu gebenden rationellen Darstellung nach der Faktorentheorie ergibt.

Tabelle II.

Deszendenz von „frühen“ bis „mittleren“ zweiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„früh“	„mittel“
I.	1	101	1905	5	9
II.	2	106	1905	2	16
III.	2	109	1905	1	10
IV.	2	109	1906	4	3
V.	2	110	1906	7	2
Gesamtsumme				19	40
gefunden				1	: 2,1
berechnet				1	: 3

Tabelle III.

Deszendenz von „mittleren“ bis „späten“ zweiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„mittel“	„spät“
I.	1	102	1905	7	7
II.	1	103	1905	7	5
III.	2	108	1905	16	7
IV.	2	110	1905	7	2
V.	2	112	1905	8	7
VI.	2	114	1905	7	3
Gesamtsumme				52	31
gefunden				1,7	: 1
berechnet				3	: 1

Tabelle IV.

Deszendenz von „mittleren“ dreiseitig spaltenden Hybriden:

Fall	Figur	Prot. Nr.	Jahr	„früh“	„mittel“	„spät“
I.	1	105 a	1906	8	10	15
II.	2	111	1905	1	11	2
III.	6	85	1906	1	2	8
		86 a	1906	5	4	1
		86 b	1906	3	1	4
Gesamtsumme				18	28	30
gefunden				3	: 4,7	: 5
berechnet				3	: 9	: 4
oder				3	: 6	: 3

Als weiteres interessantes Ergebnis sei das Auftreten einer Anzahl verfrühter und verspäteter Individuen in der Hybriden-deszendenz hervorgehoben.

So wurden in Vers. Nr. 104 ex 1906 (Fig. 1, A) Individuen mit Verfrühung gegenüber dem Blühbeginn der frühblühenden Stammmasse bis zu 6 Tagen, in Vers. Nr. 111 ex 1906 (Fig. 2, G) solche bis zu 5 Tagen, in Vers. 81 ex 1906 (Fig. 5) bis zu 7 Tagen, in Vers. 82 ex 1906 (Fig. 5) gar bis zu 9 Tagen beobachtet. Die Verspätung betrug in Vers. Nr. 84 ex 1906 (Fig. 5) und Vers. Nr. 81 ex 1906 (Fig. 5) bis zu 4 Tage, in Vers. 38 ex 1902 (Fig. 7) gar bis 7 Tage.

Dadurch resultiert — sozusagen — zum Teil eine noch weitere Trennung der Stammmassen in der Blütezeit bezw. im Blühbeginn als Folge von Bastardierung. Es scheint sogar, daß sich konstante verfrühte bezw. verspätete Typen gewinnen lassen. Eine solche Folge von Bastardierung hat zunächst Schribaux<sup>1)</sup> bei Bastardierung von Hannagerste  $\times$  Albert Wintergerste festgestellt, wobei die neugewonnenen Typen sofort konstant waren. Ähnliches hat Nilsson-Ehle<sup>2)</sup> bei gewissen Rassen von Weizen und Hafer beobachtet. Unter Umständen mag eine solche Wirkung der Bastardierung züchterisch verwertbar sein.

Neben dem Blühbeginn wurde zugleich auch die Vererbungsweise einiger anderer Unterscheidungsmerkmale der beiden bastardierten Formen studiert, speziell mit Rücksicht darauf, ob sie irgend eine Beziehung zum Merkmale Früh- oder Spätblütigkeit erkennen lassen. Betreffs des Merkmales Hoch-Niedrig sei von einer Erörterung abgesehen, da nur ein vereinzelter Fall mit verhältnismäßig geringer Individuenzahl registriert erscheint.

Unverkennbar ist eine gewisse, wenn auch durchaus nicht absolute und unüberwindbare Korrelation<sup>3)</sup> zwischen roter Blütenfarbe und späterem, weißer und früherem Blühbeginn.

1) Nach mündlichen und schriftlichen Mitteilungen.

2) Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil. Lund 1909, spez. S. 93, 103.

3) NB. Ueber diesen Begriff vergleiche meine Ausführungen „Allgemeines über Korrelation“ in Bd. IV von Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, herausgegeben von C. Fruwirth. 2. A. 1910. S. 14—23

Ein Blick auf die folgende Tabelle mag das belegen:

Tabelle V.

Reihenfolge	Rassenverbindung	Fig.	Prot. Nr.	Jahr	in F <sub>2</sub>					
					früh		mittel		spät	
					weiß	rot	weiß	rot	weiß	rot
I.	Graue Riesen ♀ × Allerfr. Mai ♂	2	72	1904	3	3	8	28	0	8
II.	Rotblühende Winter- erbse ♀ × Wunder von Amerika ♂	3	75	1904	(0	0	4	7	0	3)
III.	Telephon ♀ × Rot- blühende Wintererbse	4	70	1904	5	3	5	10	1	8
IV.	Allerfrüheste Mai ♀ × Rotblühende Winter- erbse ♂	5	73	1904	4	1	9	13	0	9
V.	Ebenso	"	83	1906	1	0	8	10	0	7
VI.	Ebenso	"	84	1906	2	2	9	8	1	6
VII.	Rotblühende Winter- erbse ♀ × Allerfr. Mai ♂	"	74	1904	(3	0	1	8	0	0)
VIII.	Ebenso	"	80	1906	3	3	3	12	1	7
IX.	Ebenso	"	81	1906	4	8	2	6	0	8
X.	Ebenso	"	82	1906	3	2	4	7	1	11

exkl. 75 + 74 ex 1904  
gefundenWeiß : Rot  
nach GruppenWeiß : Rot  
im Ganzen

25	22	48	94	4	64
1 : 0,88		1 : 1,96		1 : 1,16	
77 : 180 = 1 : 2,34					

Eine solche Korrelation zwischen Frühtermin und weißer Blüte, Spätertermin und roter Blütenfarbe hat auch R. H. Lock<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Studies in plant breeding in the tropics. Nr. I. Annales of the Royal Botanic Gardens Peradeniya. Vol. II. Part. II. July 1904 p. 299—356, spez. p. 343—344 und Nr. II. Ibidem Vol. II. Part. III. July 1905 p. 357—414, spez. p. 402; vgl. auch The present state of knowledge of Heredity in Pisum. Ibidem Vol. IV. Part. III. Juni 1908 p. 93—111, spez. p. 107.



auf Grund von Beobachtungen der dritten Hybridengeneration von auf Peradeniya bei Ceylon heimischer gelber Erbse und französischer Zuckerbse erschlossen, da zu einem relativ frühen Termin (25. Mai) rot und weiß im Verhältnis 1,17 : 1, zu einem späteren (30. Mai) 1,35 : 1, weiterhin (4. Juni), 1,68 : 1, schließlich 3,25 : 1 gezählt wurden.

Man kann demnach sagen, daß bei der Erbse *ceteris paribus* die Anthokyanbildung zu späterem Blühbeginn, der Albinismus zu früherem Blühbeginn disponiert.<sup>1)</sup> Dieses Verhalten scheint sogar allgemeinere Geltung zu besitzen, indem anscheinend auch bei *Rhododendron ponticum*, vielleicht auch bei anderen Arten die weißen Formen durchschnittlich früher blühen als die roten. Allerdings kann im Anschlusse an Bastardierung ein bemerkenswerter Bruch oder besser eine „Umgehung“ (Johannsen) der Korrelation zwischen Blütenfarbe und Blühbeginn erfolgen; so wurden in Vers. Nr. 111 ex 1906 (Fig. 2, G) sogar rotblühende Deszendenten (4. Generation) erhalten, welche 5 Tage vor der weißblühenden Vatterrasse zu blühen begannen, ebenso in Vers. 81 und 82 ex 1906 (Fig. 5).

### III. Rationelle Darstellung und Erklärung nach der Faktorenlehre.

Das im Vorstehenden geschilderte empirische Ergebnis einer Serienaufspaltung mit Erkennbarkeit des Verhältnisses 3 : 9 : 4 und Verschiedenartigkeit der Intermediärtypen — eine Vererbungsweise, die als „Erbsenblühzeittypus“ bezeichnet wurde — gestattet

<sup>1)</sup> Ob dieser Einfluß der Anthokyanbildung — etwa als Paralleleffekt — im Zusammenhang steht mit dem Einfluß der Anthokyanbildung auf die Transpirationsgröße und Widerstandsfähigkeit gegen Frost, muß dahingestellt bleiben. Bezüglich des letzteren Problems vgl. G. Tischler, Ueber die Beziehung der Anthokyanbildung zur Winterhärte der Pflanzen. Beil. z. Bot. Z. Bl. Bd. 18. Abt. I. H. 3. 1905; L. Bunsemann. Kosmos, Sept. 1909; Buscalioni e Polacci, Le Antocianine e il loro significato biologico nelle piante. Extr. d. Atti d. Ist. bot. d. Univ. di Pavia. N. Ser. Vol. VIII. 1903. p. 1—387. Betr. Winterhärte: E. v. Tschermak, Ueber Korrelationen. Landw. Umschau Magdeburg 2. Januar 1909, ferner Züchtung der landw. Kulturpflanzen Bd. IV. 2. A. S. 137, 206—207, 274. Betr. Beschränkung dieser Korrelation s. L. Wittmack, Welche Bedeutung haben die Farben der Pflanzen? Beiträge zur Pflanzenzucht. 1. Heft, Berlin, Parey 1911 S. 1—18, gegenüber Holdefleiß (S. 6, ferner S. 15) ebenda S. 13.



nun ungezwungen eine rationelle Darstellung und Erklärung nach der von Correns, Cuénot, Bateson, Saunders, Punnett und Shull aufgestellten und — speziell von E. Baur und H. Nilsson-Ehle — mannigfach weiterentwickelten Faktoretheorie <sup>1)</sup>.

Die prinzipielle Notwendigkeit und die Bedeutung einer klaren Unterscheidung der scheinbaren oder äußeren Vererbungsweise, welche durch empirische Formeln charakterisiert wird, und der wesentlichen oder inneren Vererbungsweise, welche durch rationelle oder Faktorenformeln dargestellt wird, braucht hier nicht weiter betont zu werden. Ebenso kann von einer allgemeinen Darstellung der Faktoretheorie als Lehre von den hypothetischen individualisierten Teilursachen für die einzelnen Merkmale hier abgesehen werden.

Das als „Zeotypus der äußeren Vererbungsweise“ bezeichnete Verhalten gewisser Merkmale ist bekanntlich zurückführbar auf einen Unterschied der beiden bastardierten Formen in einem einzigen Faktor, welcher in der einen vorhanden ist, in der anderen fehlt, und auf Abhängigkeit der Vollaussprägung des bewirkten Merkmales vom Gegebensein des Faktors in beiden Erzeugungszellen. Demgemäß wird ein solcher Bastardierungsfall in ersterer Hinsicht als „monohybrid“ (H. Nilsson-Ehle) bezeichnet; in letzterer Hinsicht wird von einem „Zeotypus des Faktors“ gesprochen (E. v. Tschermak).

Für eine rationelle Erklärung des oben geschilderten „Ersenblühzeittypus der äußeren Vererbungsweise“ reicht die Annahme eines monohybriden Charakters der Bastardierung nicht aus, vielmehr erweist sich die Hypothese einer zweifaktoriellen Verschiedenheit bzw. einer dihybriden Natur als notwendig, aber auch als ausreichend — trotz des anfangs vielleicht erweckten Anscheines höherer Komplikation.

Nehmen wir in der frühblühenden Stammmasse einen Faktor (A) an, welcher an sich eine mittlere, allerdings noch dem späteren Termin zuneigende Blühzeit bewirkt, und einen zweiten (B), welcher auf den ersteren Faktor so einwirkt, daß ein früher Blühbeginn resultiert, jedoch für sich allein an der Anlage zu Spätblüte nichts ändert. Man kann eine solche Wirkungsweise als Beschleunigung oder Verstärkung, den ersteren Faktor (A)

<sup>1)</sup> Vgl. meine Darstellung in Züchtung der landw. Kulturpflanzen Bd. IV. 2. A. S. 88—105, 1910.

vergleichsweise als Zugfaktor, den anderen (B) als Treibfaktor bezeichnen.

In den von mir benützten spätblühenden Stammformen sind diese beiden Faktoren als fehlend (ab) zu betrachten. Doch könnte es sehr wohl bereits gewisse spätblühende Kulturformen geben, welche den Treibfaktor allein enthalten und demgemäß mit frühblühenden eine monohybride Bastardierung mit Pisum- oder Zea-typus der äußeren Vererbungsweise d. h. entweder eine Spaltung in früh und spät (3 : 1) oder unreine Spaltung in durchwegs konstante frühe, in durchwegs spaltende und gleichwertige mittlere und in durchwegs konstante späte Individuen (1 : 2 : 1) ergeben.

Für die Spätblüte an sich mag man einen dritten positiven Faktor (C) verantwortlich machen, der jedoch auch in den Formen mit mittlerer oder früher Blütezeit als vorhanden zu betrachten ist und daher bei Erörterung der Verschiedenheit der einzelnen Formen außer Betracht bleiben kann.

Die Konsequenzen, welche sich aus der eben gemachten Annahme ergeben, sind aus der folgenden tabellarischen Uebersicht zu entnehmen:

Elternform I:	Elternform II:
A (Zugfaktor vorhanden)	a (Zugfaktor fehlend)
B (Treibfaktor vorhanden)	b (Treibfaktor fehlend)
Heterozygote, F <sub>1</sub> liefernd	A B a b
:	von mittlerer, dem Spättermin zuneigender Blühzeit
Gameten, von F <sub>1</sub> produziert: ♀	4 A B 4 A b 4 a B 4 a b
♂	4 A B 4 A b 4 a B 4 a b

Kombinationen bzw. Heterozygoten,

F<sub>2</sub> liefernd:

1. 1 A B A B	2 A B A b
frühblühend	frühblühend (bis mittel)
homozygotisch, konstant	einfach heterozygotisch, spaltend in 3 Typen: früh-konstant (1ABAB), früh-bis mittel-spaltend (2ABAb), mittel-konstant (1AbAb)

<p>2. 1 A b A b mittel- (bis früh-) blühend homozygotisch, konstant</p>	<p>2 A B a B mittelblühend einfach heterozygotisch, spaltend in 3 Typen: früh-konstant (1ABAB), mittel-spaltend (2ABaB), spät-konstant (1aBaB)</p>	<p>4 A B a b mittel- (bis spät-) blühend doppelt heterozygotisch, spaltend wie <math>F_1</math> in 7 Typen: früh-konstant, früh-spaltend, mittel-konstant, mittel-spaltend <math>T_1</math>, mittel-spaltend <math>T_2</math>, mittel-spaltend <math>T_3</math>, spät-konstant</p>
	<p>2 A b a b mittel- (bis spät-) blühend einfach heterozygotisch, spaltend in 2 Typen: mittel-konstant (1AbAb), mittel-spaltend (2Abab) spät (1abab)</p>	
<p>3. 1 a B a B homozygotisch, innerlich konstant</p>	<p>2 a B a b spätblühend, äußerlich alle konstant einfach heterozygotisch, innerlich spaltend in 1 aBaB 2 aBab 1 abab</p>	<p>1 a b a b homozygotisch, innerlich konstant</p>

Die in der vorstehenden Uebersicht vorgenommene Gruppierung der Zygoten bzw. der Hybriden zweiter Generation ist keine willkürliche, sondern trifft allem Anscheine nach — zur völligen Sicherstellung reicht mein Material allerdings nicht aus — bezüglich der durchschnittlichen Gruppierung der sieben unterschiedenen Typen in der Spaltungsweise tatsächlich zu. Man kann dieses Verhalten bzw. die siebenstufige Gliederung der Serie durch einen allerdings etwas banalen Vergleich recht

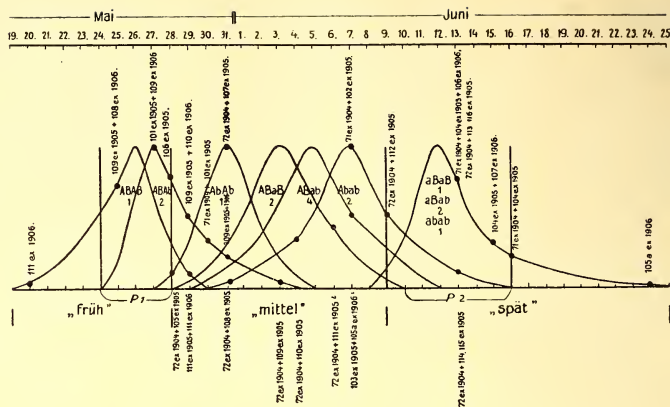
anschaulich machen, indem A einem vor einen Wagen gespannten Zugtier, B einem Treiber verglichen wird. Die erste Stelle in der Kolonne nehmen danach 2 Zugtiere mit 2 Treibern (ABAB) ein, es folgen 2 Zugtiere mit einem Treiber (ABAb), dann zwei Zugtiere ohne Treiber (AbAb), ferner 1 Zugtier und 2 Treiber (ABaB), sodann 1 Zugtier und 1 Treiber (ABab), wobei das Gespann sich schon hinter der Mitte der Kolonne hält, hierauf noch 1 Zugtier ohne Treiber (Abab). Am Schluß steht das Gefährt mit 2 Treibern, jedoch ohne Zugtiere (aBaB), ebenso mit 1 Treiber (aBab), desgleichen das Gefährt ohne Zugtiere und ohne Treiber (abab). Bei aller Banalität mag dieses Bild für den weniger mit der Theorie Vertrauten nicht ohne Nutzen sein.

In unserem Falle gilt allerdings die so geschilderte und veranschaulichte Gruppierung der 7 Typen oder Staffel zu einer Serie nur für den Durchschnitt, für den Mittel- oder Gipfelpunkt der Mengenkurve. Von jedem solchen Punkte aus verteilen sich nämlich Einzelindividuen in abnehmender Zahl nach beiden Seiten hin. Das Vorkommen der einzelnen Typen längs der Skala der Termine des Blühbeginnes ist offenbar durch Kurven zu charakterisieren, welche teilweise übereinandergreifen, wenn auch ihre Gipfel und wohl auch ihre Anfangs- und Endpunkte die oben bezeichnete Reihenfolge einhalten. Bedingen doch auch die Individualität, ebenso innere Ursachen überhaupt, sodann äußere Momente eine gewisse Variationsbreite, indem sie bald verfrühend, bald verspätend wirken.

Dieses Verhalten sei durch die Kurvenschar auf Fig. 8 charakterisiert, deren Details allerdings etwas hypothetischer Natur sind; würde doch nur eine ungemein große Zahl von Einzelbeobachtungen, durch mehrere Generationen verfolgt, eine rein empirische Feststellung der 7 Mengenkurven gestatten. Ich mußte mich darauf beschränken, bezüglich einzelner Punkte jeder Kurve der Figur auf mein Belegmaterial zu verweisen, welches übrigens nur für das Vertretensein der betreffenden Typenkurve an dem bezeichneten Blühtermin oder Abszissenpunkte zu entscheiden vermag, jedoch über die relative Frequenz oder Individuenmenge (also über den wahren Ordinatenwert) an den einzelnen Kurvenstellen keine sichere Aussage gestattet. (Siehe umstehende Fig. 8.)

Infolge des sichergestellten teilweisen Uebereinandergreifens der Kurven, welche die Verbreitung der einzelnen Typen charak-





Schematische Mengenverteilung der einzelnen Typen (7 bezw. 9) in  $F_2$ .

figur 8.

terisieren, ist eine scharfe und sichere Trennung der Individuen zweiter Generation nach ihrem inneren Charakter — ohne Nachprüfung jedes einzelnen Individuums in der dritten Generation — überhaupt unmöglich.

Die vorgenommene Einteilung in drei Gruppen — früh, mittel, spät, je nach der Uebereinstimmung mit der gleichzeitig festgestellten Variationsbreite des Blühbeginnes der Stammrassen — hat demnach nur schematischen Charakter und erscheint sicher und unvermeidlich mit Klassifikationsfehlern bezüglich einer nicht geringen Anzahl von Individuen behaftet.

Weñn trotz dieser nicht zu unterschätzenden Unvollkommenheit das in der zweiten Generation ( $F_2$ ) gefundene Spaltungsverhältnis mit der — unter Voraussetzung zuverlässiger Klassifizierbarkeit der einzelnen Individuen nach Typen — berechneten Relation 3 : 9 : 4 recht angenähert übereinstimmt, so ist das nur dadurch möglich, daß sich die aus der Frühgruppe hinüberreichenden Kurvenanteile und die aus der Mittelzone in das Frühgebiet vordringenden Stücke ungefähr das Gleichgewicht halten. Es werden also offenbar beiläufig ebensoviel Individuen, die eigentlich den Frühtypen angehören, fälschlich als „intermediär“ gezählt, als eigentlich „mittlere“ unter die „frühen“ gerechnet. Nicht ganz vollkommen erscheint dieser Ausgleich zwischen den als „mittel“ und den als „spät“ gezählten

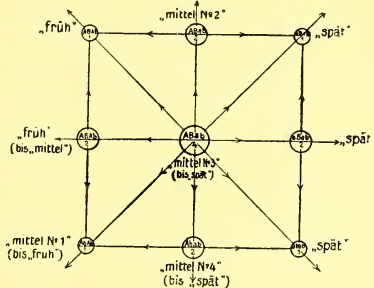


Individuen. Nachweisbar finden sich nämlich unter den „späten“ nicht wenige, die — gleich einer dem Spätertermin zuneigenden Gruppe der Intermediären — in „mittel“ und „spät“ spalten, während unter den zunächst als „intermediär (bis spät)“ gezählten, sich nur selten Individuen ( $F_2$ ) finden, deren Nachkommenschaft ( $F_3$ ,  $F_4$ ) sich ausschließlich als „spät“ erweist. Durch diesen Umstand fällt die Zahl der auf Grund bloßer Beobachtung der zweiten Generation als „spät“ gezählten etwas zu groß aus auf Kosten der als „mittel“ gezählten. So ist die Abweichung der gefundenen Zahlen 57 : 170 : 85 gegenüber den berechneten 56,4 : 170 : 75,2 ohne weiters verständlich und die Annahme der Gültigkeit des Spaltungsverhältnisses 3 : 9 : 4 bei fehlerfreier Gruppierung der Typen erheblich gestützt.

Die theoretisch angenommene und bis zu einem gewissen Grade der Annäherung oder Wahrscheinlichkeit erhärtete Aufstellung von 7 Typen bzw. 9 Kombinationen sei noch durch das nachstehende Diagramm — für  $F_2$ , mit Angabe der Vererbungsweise für  $F_3$  — erläutert, wie ich ein solches bereits früher für Fälle von bifaktorieller und von trifaktorieller Verschiedenheit (dihybrider und trihybrider Bastardierung) angegeben habe.<sup>1)</sup>

Nochmals sei darauf hingewiesen, daß sehr wohl ein besonderer positiver Faktor C für Spätblütigkeit zugesetzt werden kann, so daß die eine Stammform durch die Formel ABC, die andere durch abC charakterisiert wäre.

Ob die schon früher erwähnte Erscheinung der „Verfrühung“ bzw. der „Verspätung“ einzelner Hybriden im Vergleich zu den Stammformen<sup>2)</sup> schon zur Statuierung einer weiteren Faktorenkomplizierung berechtigt oder einfach auf Neben-



Figur 9.

1) Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. Fig. 3 a S. 96 und Fig. 3 b S. 100.

2) Man vergleiche danach das von Nilsson-Ehle (a. a. O. S. 98, 103) konstatierte Vorkommen von Ueberschreitungen der Elterneigenschaften in beiden Richtungen seitens einzelner Hybriden von Rispenhafer  $\times$  Fahnenhafer.

wirkungen zu beziehen ist, muß dahingestellt bleiben. Die einfachste Möglichkeit ersterer Art wäre gegeben in der Annahme eines zweiten Treibfaktors ( $B'$ ) in der spätblühenden Stammform, welcher in der frühblühenden Stammform fehlen und auf den Spätblühigkeitsfaktor ( $C$ ) selbst etwas verfrühend einwirken würde. Aus den Stammformen  $ABb'C$  und  $abB'C$  würden unter anderen verfrühte Hybriden von der Formel  $ABB'CABB'C$  und verspätete von der Formel  $abb'Cabb'C$  hervorgehen. Es wäre müßig die Möglichkeit einer noch weitergehenden Komplikation bezüglich des Faktors  $C$  zu erörtern.

Jedenfalls hat sich die Faktorentheorie für diese rationelle und verhältnismäßig einfache Erklärung des geschilderten „Erbsenblühzeitypus“ geradezu glänzend bewährt; sie erhält durch dieses Ergebnis eine neue prinzipielle Stütze.

Dies darf als umso erfreulicher bezeichnet werden, als anscheinend nicht wenige analoge Vererbungsfälle, die gleichfalls auch züchterisch bedeutsam sind, bereits empirisch festgestellt wurden und nun eine befriedigende Aufklärung erfahren.

Ganz analoges ergaben die Untersuchungen von Nilsson-Ehle<sup>1)</sup> über die Bastardierung gewisser Elementarformen von Fahnen- und Spreiz-Rispenhafer. Auch hier gilt augenscheinlich der Erbsenblühzeitypus der äußeren Vererbungsweise und die Zurückführung auf bifaktoriellen Unterschied bzw. dihybride Natur der Bastardierung — im Gegensatze zu dem bei Bastardierung anderer solcher Elementarformen zutreffenden Zeatypus. In Uebereinstimmung damit wurden auch konstante Intermediärformen [zwei bestimmte Steifrispentypen: ( $AbAb$  und  $aBaB$ ), welche bei Bastardierung untereinander sowohl Spreizrispen- ( $ABAB$ ) als Fahnentypen ( $abab$ ) als Nova hervortreten lassen,] erhalten. Der Spreizrispentypus wird betrachtet als bewirkt durch den Besitz von zwei Faktoren, von denen der eine stärker, der andere schwächer wirksam ist ( $ABAB$ ), der Fahnentypus als bewirkt durch deren Mangel ( $abab$ ). In gewissen anderen Bastar-

<sup>1)</sup> Einige Ergebnisse von Kreuzungen an Hafer und Weizen. Botan. Notizen 1908, p. 257—298; Om hafre sorters konstans. Sver. Utsädesfören. Titsks. 1907, p. 228; Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil, speziell S. 91—104. Lund 1909. Vgl. meine Darstellung über Bastardierung beim Hafer in „Die Züchtung der landw. Kulturpflanzen“. Herausgegeben von C. Fruwirth. Bd. IV. 2. A. S. 360—365, spez. S. 363.

dierungsfällen kommt jedoch ein trifaktorieller Unterschied in Betracht.

Weiters ist es als wahrscheinlich zu bezeichnen, daß der „Erbsenblühzeittypus“ auch für die Vererbung der Früh- und Spätblüte bzw. Reife bei den Getreidearten gilt. Diese beiden Merkmale wurden bei Weizen, Roggen, Gerste <sup>1)</sup> in der I. Hybridengeneration scheinbar gleichwertig (bis zu Praevalenz der Frühreife) befunden; in der zweiten Generation trat unreine Spaltung ein. Obzwar ein solches Verhalten auch nach dem Zeatypus möglich ist, erscheint doch ein bifaktorieller Unterschied — wenigstens für gewisse Fälle — wahrscheinlicher.

Von speziellem Interesse ist das Entstehen von konstanten Intermediärformen auf dem geschilderten Wege — geradezu ein Charakteristikum des oben geschilderten „Erbsenblühzeittypus“ — und ihre Erklärung aus der Faktorentheorie. Die Möglichkeit in Fällen, für welche der Erbsenblühzeittypus bzw. ein bifaktorieller Unterschied mit Kombination beider Faktoren in der einen, Fehlen beider Faktoren in der anderen Stammform gilt, konstante Intermediärformen von einem (AbAb in meinem Falle des Erbsenblühtermins und wohl auch der Bastardierung Wildhafer  $\times$  Kulturhafer) oder von zwei Typen (AbAb und aBaB in N. Ehles Bastardierungsfall von Spreizrispen  $\times$  Fahnenhafer) zu erhalten, kann gewiß unter Umständen auch züchterisch bedeutsam und verwendbar sein. Dasselbe gilt von der analogen Möglichkeit bei tri- oder pluri-faktoriellem Unterschied.

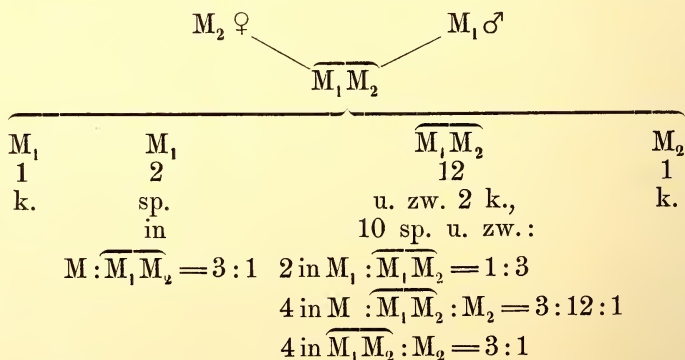
Doch auch auf eine andere Konsequenz sei hingewiesen. So manche in der gegenwärtigen Flora scheinbar spontan vorkommende, als auch manche im palaeontologischen Material vorgefundene Formenkomplexe, die sich zu Serien oder Stufenleitern ordnen lassen und überdies teilweise konstante Intermediärtypen aufweisen, können sehr wohl aus einer Bastardierung von zwei einander fernstehenden Formen hervorgegangen sein. Schon ein bloß bifaktorieller Unterschied reicht, wie oben dargelegt, hiefür aus. Die Zurückführung solcher Reihen von Zwischengliedern auf eine sogenannt spontane, etwa als fortschreitend gedachte Variation erscheint keineswegs immer notwendig, vielmehr dürfte der Gedanke an

<sup>1)</sup> Vgl. meine Angaben in der Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 175—176, 238, 314.



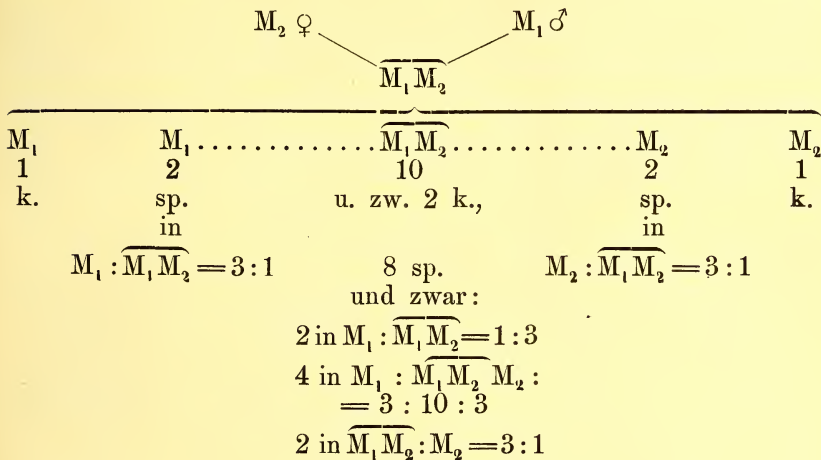
eine Herkunft aus Hybridisation nicht selten näher liegen und angesichts seiner experimentellen Erhärtnbarkeit plausibler sein. Vom Standpunkte der Systematik und der Deszendenztheorie erscheint es ebenso notwendig als wichtig diesen Gedanken zu betonen, da die Rolle des Hybridismus für die Bildung der organischen Formen noch nicht allgemein und ausreichend gewürdigt erscheint.

Anhangweise sei in Kürze darauf hingewiesen, daß sich auch andere komplizierte Typen der äußeren Vererbungsweise einer Erklärung durch die Faktorentheorie zuführen lassen. So können schon bei bifaktoriellem Unterschied bezw. bei dihybrider Natur der Bastardierung recht verschiedene Spaltungsverhältnisse — der äußeren Erscheinung nach — resultieren. Haben beispielsweise beide Faktoren eine gleichartige, eventuell nur verschieden intensive Wirkung, so ergibt sich das Spaltungsverhältnis 15 : 1, eventuell — wie N. Ehle<sup>1)</sup> speziell an der Vererbungsweise der braunen bis schwarzen Aehrenfarbe bei gewissen Elementarformen des Weizens (betr. Kornfarbe auch 63 : 1 vorkommend) und des Hafers gezeigt hat — eine Serie von Farbstufen in den Relationen 1 (ABAB) : 2 (ABAb) : 1 (AbAb) : 2 (ABaB) : 4 (ABab) : 1 (aBaB) : 2 (Abab) : 2 (aBab) : 1 (abab). Ist der eine Faktor (Hauptfaktor A) stark wirksam und gibt der zweite (Nebenfaktor B) sowohl bei doppeltem als bei einfachem Vorkommen in der Zygote denselben Verstärkungseffekt, so resultiert ein gleiches Aussehen von 1 (ABAB) — konstant und von 2 (ABAb) — spaltend. In diesem Falle gilt das Spaltungsverhältnis 3 (1 konstant, 2 spaltend) : 12 : 1 (konstant) bezw. folgendes empirische Vererbungsschema:



<sup>1)</sup> Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. I. Teil 1909, S. 53, 55; 71; 29. Vergl. E. von Tschermak, Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 174—175, 362—363.

Verrät sich hingegen — bei sonst gleichen Voraussetzungen, wie sie jetzt eben gemacht wurden — der zweite Faktor äußerlich nur bei doppeltem Vorkommen in der Zygote, nicht bei einfachem, so resultiert das Spaltungsverhältnis 3 (1 konstant, 2 spaltend) : 10 : 3 (1 konstant, 2 spaltend) = 1 : 3, 3 : 1 bzw. folgendes empirische Vererbungsschema :



Dem oben geschilderten „Erbseblühzeittypus“ nahe verwandt und rationell ebenfalls auf dihybride Bastardierung zurückzuführen ist der früher von mir aufgestellte „Gerstenspelzentypus“. Derselbe wurde von mir speziell für die Vererbungsweise der Beschulung bzw. Nacktheit des Kornes bei der Gerste und mit Wahrscheinlichkeit auch für die Zeilenzahl und die Aehrendichte bei der Gerste gültig befunden.<sup>1)</sup>

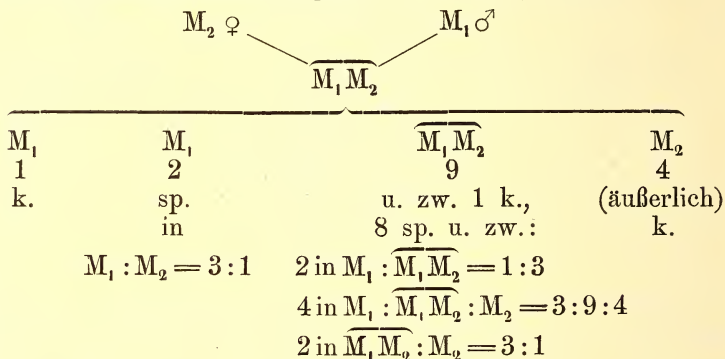
Diese Vererbungsweise gilt nach meinem Befunde auch für die Bastardierung von Wildhafer (*Avena fatua*) und Kulturhafer (*Avena sativa* „Dollarhafer“). Die erste Hybridengeneration zeigte ziemlich kräftige Behaarung der Deckspelzen, jedoch bloß der unteren Blüte, sowie ihrer Basis; die Begrannung kann dabei auch gänzlich fehlen und die Körner fallen nicht leicht aus.

Die zweite Generation bot Spaltung dar in eine Serie, welche von Vollaussprägung des für den Wildhafer besonders charakteristischen Merkmals: „besonders kräftige Behaarung der Deckspelzen der beiden Blüten der Aehrchen sowie auch am Callus und an der Rachis“ (in Korrelation mit diesem Merkmal steht Be-

<sup>1)</sup> Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. IV. 2. A. S. 311, 306, 308.

grannung beider Blüten und frühes Ausfallen der Körner) durch abgestufte Intermediärtypen bis zur Reinausprägung des Kulturhafermerkmals: „nackte Deckspelzen mit fehlender oder sehr schwacher Behaarung an der Basis der Deckspelzen“ reicht. Die Prüfung in der dritten Generation ließ bei ausgiebigem Nachbau das vollständige Konstantbleiben der wildhafergleichen Individuen, das teilweise Konstantbleiben, teilweise Aufspalten von kulturhafergleichen Individuen in Kulturform und Wildform, die Konstanz nur einzelner intermediärer Individuen erkennen; beispielsweise wurde ein Individuum zweiter Generation in 61 Tochterindividuen nach geprüft und samenbeständig befunden. <sup>1)</sup>

Die charakteristische empirische Formel <sup>2)</sup> lautet:



Der wesentliche äußerliche Unterschied gegenüber dem „Erbsenblühzeittypus“ besteht darin, daß einzelne, der einen Stammelternform gleichende Hybriden in die beiden reinen Elternformen, nicht in die eine Elternform und in Intermediäre spalten, und daß von den Intermediären  $\frac{2}{9}$  in Elternform I und Intermediär (beim Erbsenblühzeittypus fehlen schematisch solche Intermediäre),  $\frac{4}{9}$  (statt  $\frac{6}{9}$ ) in Elternform I, Intermediär und Elternform II spalten.

Die rationelle Erklärung dieses Verhaltens erscheint dadurch gegeben, daß in dem einen Elter 2 Faktoren (ABAB) gegeben sind, die im anderen Elter fehlen (abab). Von diesen Faktoren bleibt der eine (B), wenn allein vorhanden — gleichgiltig ob doppelt oder ob einfach in der Zygote gegeben — ohne sinn-

<sup>1)</sup> Züchtung der landw. Kulturpflanzen, Bd. IV., 2. A., S. 311, 306, 308. Die dort (S. 311) gemachte Angabe des Spaltungsverhältnisses der beschalten und halbbeschalten zu den nackten Formen ist von 3 : 1 auf 4, 3 : 1 (= 13 : 3) zu korrigieren.

<sup>2)</sup> In dieser bedeutet  $M_1$  Kulturform,  $M_2$  Wildform.

fällige Wirkung ( $1 a B a B$ ,  $2 a B a b$ ,  $1 a b a b$  äußerlich gleich erscheinend =  $M_2$ ), der andere Faktor (A) bringt jedoch — gleichgiltig ob doppelt oder ob einfach in der Zygote gegeben — das für die eine Stammform charakteristische Merkmal ( $M_1$ ) nur dann zur vollen Ausprägung, wenn der zweite Faktor (B) daneben doppelt vorhanden ist. Dies gilt für die Kombinationen  $1ABAB$  und  $2ABaB$ , von denen die erste homozygotisch ist, bzw. konstant bleibt, die andere einfach heterozygotisch ist, bzw. zweiseitig spaltet und zwar äußerlich in  $M_1 : M_2 = 3 : 1$  bzw. in  $(1AB AB + 2 AB aB) : (1 aB aB)$  spaltet. Hingegen bewirken die Kombinationen mit einfachem Vorkommen oder Fehlen von B äußerlich Mittelformen ( $\overline{M_1 M_2}$ ) u. zw.  $4 ABab$ ,  $2 ABAB$ ,  $2 Abab$  spaltende,  $1 AbAb$  konstante.

So finden die von mir seinerzeit <sup>1)</sup>, als es mir noch angezeigt schien mich auf die rein empirische oder phaenomenologische Darstellung zu beschränken, aufgestellten Schemata eine relativ einfache Erklärung nach der Faktorentheorie. Nur bezüglich des Polonicumtypus <sup>2)</sup> muß ich es, da meine bezüglichen Versuche noch nicht abgeschlossen sind, vorläufig unentschieden lassen, ob das Verschwinden des reinen Merkmales der einen Stammform ein absolutes ist, oder ob ein solches nur durch ein sehr weites Spaltungsverhältnis, etwa  $63 : 1$ ,  $255 : 1$ ,  $1023 : 1$  infolge 3, 4 oder 5 faktorieller Verschiedenheit vorgetäuscht ist, wobei allerdings das Auftreten konstanter Individuen mit bloß minimaler Andeutung des anderen stammelterlichen Merkmales noch unerklärt bliebe. Zur Erklärung der besonderen Vererbungsweise mancher Quantitätsmerkmale — Korngröße, Korngewicht — mit scheinbarem Verschwinden des einen oder der beiden durch die Stammeltern repräsentierten Extreme und mit Konstantwerden gewisser Zwischenstufen dürfte die Annahme eines plurifaktoriellen Unterschiedes heute schon als ausreichend zu bezeichnen sein.

<sup>1)</sup> Ueber die Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen. 1901. S. 1053—1056; Züchtung der landw. Kulturpflanzen. 1. A. S. 77—79. — 2. A. S. 84, 86.

<sup>2)</sup> Derselbe wurde von mir zuerst für das Merkmal: lange, schmale, schlafe Hüllspelzen, wie sie für *Triticum polonicum* charakteristisch sind, gegenüber kurzen, breiten, härteren Hüllspelzen von *Triticum vulgare* festgestellt; anscheinend gilt dieselbe Vererbungsweise für das Merkmal: stark gekielte bis geflügelte Spelzen (*Tr. Spelta*, *turgidum*, *polonicum*, *Secale*) gegenüber den abgerundeten Spelzen von *Tr. vulgare* (Züchtg. der landw. Kulturpflanzen. 1. A. S. 131, 136, 141—144. — 2. A. S. 171—172, 181—183).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Tschermak Erich von

Artikel/Article: [Ueber die Vererbung der Blütezeit bei Erbsen 169-191](#)