

Untersuchungen über Selbststerilität bei *Antirrhinum* und über Koppelung der Sterilitätsallele mit dem Faktor für radiäre Blütenform

Von

F. Gruber und O. Kühl

(Mit 8 Textfiguren)

(Eingegangen am 22. Februar 1932)

Einleitung

Das große Material an Speziesbastarden zwischen *Antirrhinum majus* und verschiedenen Wildsippen, welches im Sommer 1931 zur Beobachtung von Faktorensplaltungen zur Verfügung stand, ließ den Wunsch entstehen, die Beziehungen zwischen der Selbstfertilität von *A. majus* und der Selbststerilität der Wildsippen, über die schon früher (1911, 1919) von Baur Angaben gemacht worden waren, wieder einmal nachzuprüfen. Gleichzeitig bot sich die Gelegenheit, eine Klärung der abweichenden Spaltungsverhältnisse des Faktors für radiäre Blütenform in Kreuzungen zwischen radiärem *A. majus* und selbststerilen Wildsippen, wie sie von Baur (1914, 1919, 1924) und Lotsy (1911, 1912) beobachtet worden waren, zu versuchen, und zwar im Zusammenhang mit den Untersuchungen über Selbststerilität.

In seinen ersten Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Selbstfertilität und Selbststerilität fand Baur (1911) bei einer Kreuzung zwischen *A. majus* und *A. molle* in der F_2 eine Spaltung in eine Mehrzahl selbstfertiler und eine Minderzahl selbststeriler Individuen. In einem späteren Versuch kreuzte Baur (1919) ein radiärblütiges *A. majus* mit *A. hispanicum* „Segovia“¹⁾, und er erhielt in der F_2 bezüglich der Fertilitätsverhältnisse eine Spaltung in 190 Selbstfertile und 22 Selbststerile (Tab. 1). Baur sprach damals die Vermutung aus, daß es sich vielleicht um das Spaltungsverhältnis 15 : 1 handeln könnte, und daß „die Selbst-

¹⁾ Die Bezeichnung der Sippen erfolgt nach dem Fundort in „ (s. S. 481ff.).
Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. LXII

Tabelle 1
 Ergebnis der Kreuzung *A. majus* (rad) \times *A. hispanicum* „Segovia“
 (nach Baur)

F ₁	F ₂			
	zyg. fertil	rad. fertil	zyg. steril	rad. steril
5180	32	35	3	1
5181	29	22	4	5
5182	24	41	1	—
5183	7	—	6	2
	92	98	14	8
	190		22	
15:1 =	199,5		13,3	

fertilität auf zwei gleichsinnig wirkenden Erbfaktoren beruhe“. Er weist noch darauf hin, daß die einzelnen selbstfertilen Pflanzen in seinem Versuch sehr ungleich gut selbstfertil waren, daß aber eine Einteilung in irgendwelche Gruppen infolge völlig fließender Übergänge nicht möglich war. Eine Prüfung der F₃-Generation wurde nicht vorgenommen, zumal eine solche nur unter Schwierigkeiten möglich ist, weil „diese Speziesbastarde ganz auffällig starke Inzuchtsdegeneration zeigen“, die sich vornehmlich in einer „zunehmenden Sterilität der beiderlei Geschlechtszellen äußert“. Inzwischen ist durch die Forschungen von Correns, Lehmann, East und deren Mitarbeitern und Schülern das Problem der Selbststerilität in einer Weise geklärt worden, die auch der Betrachtung der Baurischen Ergebnisse neue Blickpunkte gibt: Gerade mit den Ergebnissen der Eastschen Schule bei *Nicotiana* zeigen Beobachtungen von Baur (1919) an *A. Segovia* eine auffallende Übereinstimmung. Baur fand, daß die Nachkommen zweier miteinander gekreuzter Pflanzen des selbststerilen *A. hispanicum* „Segovia“ in zwei Klassen zerfielen, wobei alle Pflanzen einer Klasse miteinander steril, mit jeder Pflanze der anderen Klasse aber fertil waren. Außerdem zeigten sich alle Pflanzen der einen Klasse fertil mit dem Pollen beider Eltern, während die der anderen Klasse mit dem Pollen des einen Elters fertil, mit dem des anderen steril waren. Diese Verhältnisse, für welche Baur seinerzeit eine Deutung offen ließ, wurden später gleichzeitig von East (1926) und Filzer (1926) mit Hilfe der Theorie der multiplen Sterilitätsallele erklärt, die inzwischen so allgemein bekannt geworden ist, daß wir uns mit einem kurzen Hinweis begnügen können. Auf Grund dieser Theorie wird die Selbststerilität, wenigstens

bei der Pflanzengruppe, zu der *Nicotiana*, *Veronica* und *Antirrhinum* gehören, durch eine Reihe multipler Sterilitätsallele bedingt, die stets in der Pflanze heterozygot vorhanden sind und die in der Weise wirken, daß beim Zusammentreffen gleicher Sterilitätsallele im Pollenkorn und im Griffelgewebe die Keimung oder das Wachstum des Pollenschlauches in jenem gehemmt wird, so daß keine Befruchtung erfolgen kann. Zu diesen Sterilitätsallelen steht der Faktor für Selbstfertilität, wie es die Kreuzungen Easts zwischen einer selbstfertilen und zwei selbststerilen Arten von *Nicotiana* gezeigt haben, anscheinend ebenfalls in einem allelomorphen Verhältnis, wobei die F_1 -Bastarde naturgemäß selbstfertil sind. Da aber die Selbststerilität nicht sporophytisch, sondern gametophytisch (Brieger 1930) bestimmt wird, so ergibt sich in Kreuzungen zwischen selbstfertilen und selbststerilen Formen bei der Heranzucht der F_2 -Generation aus selbstbestäubten F_1 -Pflanzen ein weiteres Problem. Nehmen wir für *A. majus* die Konstitution $S_F S_F$ an, wobei S_F der Faktor für Selbstfertilität sein soll, und für die selbststerile Pflanze die Konstitution $s_x s_y$, so würde die F_1 -Generation die Zusammensetzung $S_F s_x$ und $S_F s_y$ haben. Würden wir nun eine F_1 -Pflanze der Konstitution $S_F s_x$ mit eigenem Pollen (oder mit Pollen einer Geschwisterpflanze gleicher Konstitution) bestäuben, so käme der Pollen mit dem Faktor S_F natürlich ohne weiteres zur Befruchtung, die daraus sich ergebenden Zygoten $S_F S_F$ und $s_x S_F$ müssen selbstfertil sein. Anders verhält es sich mit den Pollenkörnern, die das Sterilitätsallel s_x enthalten. Durch das Zusammentreffen mit dem gleichen Allel im Griffelgewebe müßte eine Hemmung erfolgen, so daß selbststerile Zygoten der Konstitution $s_x s_x$ überhaupt nicht gebildet werden könnten. Andererseits wäre denkbar, daß der Faktor S_F diese hemmende Wirkung ganz oder teilweise aufhebt, so daß eine mehr oder minder große Zahl von selbststerilen Individuen zustande käme. Es wäre also auch mit dieser letzteren Annahme die von Baur gefundene Spaltung erklärbar.

Materialbeschreibung

Für die Untersuchung der Frage, ob die Selbstfertilität von *A. majus* mono- oder polyfaktoriell bedingt sei, standen uns drei Nachkommenchaften zur Verfügung, die aus Rückbestäubungen von F_2 -Bastarden zwischen *A. majus* und selbststerilen Wildsippen¹⁾ mit dem selbststerilen

¹⁾ Die Systematik der Wildsippen ist noch wenig bearbeitet. Ihre Benennung erfolgte mehr oder weniger willkürlich nach der vermutlichen systematischen Zugehörigkeit mit Angabe des Fundortes.

Elter hervorgegangen waren. Diese wurden sowohl auf ihre Selbstverträglichkeit als auch auf ihre Verträglichkeit mit dem Pollen des Wildelters geprüft. Ferner hatten wir eine F_2 -Generation aus *A. majus* \times *A. glutinosum* „Orgiva“, welche aus Selbstung einer F_1 -Pflanze gewonnen war. Diese eben genannten Untersuchungen wurden im Gewächshaus durchgeführt. Weiter befanden sich im Freiland zahlreiche F_2 -Generationen aus Kreuzungen zwischen radiärblütigen *A. majus* und verschiedenen Wildsippnen, welche zur Klärung der Frage dienen sollten, ob die unregelmäßige Spaltung des radiären Blütenfaktors in ursächlichem Zusammenhang mit der Selbststerilität stehe.

I. Die Verträglichkeitsverhältnisse bei Rückkreuzungsnachkommen

Wir wollen nun zunächst die Versuche besprechen, welche sich mit den Verträglichkeitsverhältnissen bei den Nachkommen aus Rückkreuzungen befassen. Wie schon erwähnt, waren einige F_1 -Bastarde zwischen *A. majus* und selbststerilen Wildsippnen mit dem selbststerilen Wildelter rückbestäubt worden. Die Rückkreuzungsnachkommen wurden nun sowohl selbstbestäubt, als auch, soweit es die Verhältnisse gestatteten, wieder mit Pollen des Wildelters rückbestäubt. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2—4 zusammengefaßt. Bei zwei Nachkommenschaften waren

Tabelle 2

Verhalten der Nachkommen aus der Rückkreuzung

A. majus (15594/429)¹⁾
A. majus „Zaragoza“ (15501/468) \times *A. majus* „Zaragoza“ (15501/468)
 bei Selbstbestäubung und Rückbestäubung mit dem Pollen des Wildelters

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen							Im ganzen bestäubt		
		Pikiert	Geselbstet und rückbestäubt		Geselbstet + Rückbestäubung -	Geselbstet - Rückbestäubung +	Nur geselbstet		Ergebnis zweifelhafte	Pflanzen	Blüten
			+ ²⁾	- ²⁾			+	-			
87	60055/128 \times 15501/468	313	104 (2)	99 (7)	13	1	25 (3)	9 (5)	6	257	2052

¹⁾ Über dem Bruchstrich Mutterpflanze, unter dem Bruchstrich Vaterpflanze des Bastards.

²⁾ + = Ansatz, - = Nichtansatz.

Tabelle 3

Verhalten der Nachkommen aus der Rückkreuzung

A. glutinosum „Orgiva“ (21007/4132) × *A. glutinosum* „Orgiva“ (21007/4132)
A. majus (15636/442)

bei Selbstbestäubung und Rückbestäubung mit dem Pollen des Wildelters

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen								Im ganzen bestäubt	
		Pikiert	Geselbstet und rückbestäubt		Geselbstet + Rückbestäubung -	Geselbstet - Rückbestäubung +	Nur geselbstet		Ergebnis zweifelhafte	Pflanzen	Blüten
			+	-			+	-			
95	60036/85 × 21007/4132	341	107 (6)	120 (32)	6	1	14	11 (3)	3	262	1998

Tabelle 4

Verhalten der Nachkommen aus der Rückkreuzung

A. majus (12872/520) × *A. linkianum* „Cintra“ (15505/464)
A. linkianum „Cintra“ (15505/464)

bei Selbstbestäubung und Rückbestäubung mit dem Pollen des Wildelters

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen								Im ganzen bestäubt	
		Pikiert	Geselbstet und rückbestäubt		Geselbstet + Rückbestäubung -	Geselbstet - Rückbestäubung +	Nur geselbstet		Ergebnis zweifelhafte	Pflanzen	Blüten
			+	-			+	-			
92	60044/206 × 15505/464	300	120	9?	9	5	60	23	0	226	1335

rund 50 % der Pflanzen selbstfertil und damit auch fertil mit dem Pollen des Wildelters und 50 % selbststeril und gleichzeitig steril mit dem Wildelterpollen (Tab. 2 und 3). Die dritte Nachkommenschaft zeigte abweichende Verhältnisse (Tab. 4). In einigen Fällen war eine Rückbestäubung nicht mehr möglich, so daß die Gruppierung dieser Pflanzen nur nach der Selbstverträglichkeit erfolgen konnte. Für die in den Spalten 6, 7 und 10 der genannten Tabellen zusammengefaßten Ergebnisse, welche mit den übrigen, sehr eindeutigen Befunden etwas in Widerspruch stehen,

hatten wir eine gesonderte Darstellung mit Angabe der Einzelansätze vorgesehen. Wegen Überschreitung des für die Arbeit zugelassenen Umfangs mußten wir aber diese Zusatztabellen wieder ausfallen lassen.

Wir legen unseren Betrachtungen zunächst die anscheinend vorherrschende Tatsache zugrunde, daß die Rückkreuzungsnachkommen in zwei Gruppen spalten, von denen die eine selbst- und rückkreuzungsfertil, die andere selbst- und rückkreuzungssteril ist. Nehmen wir für *A. majus* die Konstitution $S_F S_F$ an, für den Wildelter die Konstitution $s_x s_y$ an, wobei S_F der Faktor für Selbstfertilität, s_x und s_y zwei Glieder der Allelomorphenserie für die Selbststerilität sein sollen, so muß der F_1 -Bastard zur Hälfte aus Pflanzen der Konstitution $S_F s_x$, zur anderen Hälfte aus solchen der Konstitution $S_F s_y$ bestehen. Bei Rückbestäubung der F_1 -Bastarde mit Pollen des Wildelters können nur solche Pollenkörner zur Befruchtung gelangen, welche das in dem betreffenden Bastard nicht vorhandene s -Allel führen. Die Rückkreuzungsnachkommen müssen also erstens in selbstfertile und selbststerile zu gleichen Teilen spalten und zweitens müssen die selbststerilen Nachkommen die Konstitution des Wildelters, $s_x s_y$, besitzen und mit Pollen von diesem verträglich sein. Diese Annahmen wurden auch im allgemeinen durch den Versuch bestätigt. Die Zahl der abweichenden Einzelergebnisse ist im Vergleich zum Gesamtergebnis gering, die Abweichungen selbst sind wahrscheinlich auf verschiedene, teils technische, teils umweltsbedingte Ursachen zurückzuführen. Von besonderem Interesse sind aber die Fälle, in denen trotz offener Selbststerilität Ansatz bei Rückbestäubung erfolgte (Tab. 2—4, Spalte 7). Hier könnte es sich möglicherweise um Pflanzen handeln, die homozygot bezüglich der Sterilitätsallele, also von der Konstitution $s_x s_x$ bzw. $s_y s_y$ sind. Eine Nachprüfung durch die reziproke Rückbestäubung, d. h. durch Bestäubung des Wildelters der Konstitution $s_x s_y$ mit Pollen der „Homozygoten“, war nur in einem Falle (Pflanze 61982 der S.-Nr. 87/31) möglich. Von 7 Bestäubungen blieben 5 ohne Ansatz, eine Bestäubung brachte eine leere Kapsel und eine weitere Kapsel mit 5 Samen hervor. Für die Pflanze 61982 scheint also die Annahme der Homozygotie bezüglich der s -Allele richtig zu sein. Wodurch in manchen anscheinend seltenen Fällen das Zustandekommen von Zygoten mit gleichen s -Allelen ermöglicht werden könnte, läßt sich vorläufig nicht mit Bestimmtheit sagen.

Die Versuchsergebnisse, wenigstens bei den S.-Nr. 87/31 und 95/31 machen es sehr wahrscheinlich, daß die Bestimmung der Selbstfertilität monofaktoriell erfolgt.

Von den vorhergehenden ziemlich abweichend sind die Verträglichkeitsverhältnisse bei der S.-Nr. 92/31 (Tab. 4). Die Sippe *A. linkianum* „Cintra“, von welcher hier der Wildelter, und zwar als Pollenpflanze genommen wurde, ist für gewöhnlich vollkommen selbststeril. Doch treten nach mündlicher Mitteilung von Professor Baur öfters selbstfertile Pflanzen in dieser Sippe auf. Die in unserem Versuch verwendete Pflanze 15505 hatte sich in allen Kreuzungen stets als weiblich völlig steril erwiesen, während ihr Pollen in allen Kombinationen, auch in der hier untersuchten, guten Ansatz brachte. Die F_1 der vorliegenden Kreuzung war wiederum mit Pollen von 15505 rückbestäubt worden. Die Prüfung der Rückkreuzungsgeneration ergab aber nicht, wie in den beiden vorher besprochenen Fällen eine Aufspaltung in 50 % selbst- und rückkreuzungsfertile und 50 % selbst- und rückkreuzungssterile Individuen, sondern 189 selbstfertilen Pflanzen standen nur 37 Pflanzen gegenüber, welche bei Selbstbestäubung keinen Ansatz brachten¹⁾. Die selbstfertilen Pflanzen waren, soweit untersucht, auch rückkreuzungsfertil. Dieses Ergebnis ist nur mit der Annahme zu erklären, daß die Pflanze 15505 physiologisch selbstfertil war, welche Eigenschaft durch die weibliche Sterilität bisher verdeckt war. Auf eine nähere Besprechung werden wir bei der Betrachtung der Spaltungen des Faktors für radiäre Blütenform noch zurückkommen.

II. Die Verträglichkeitsverhältnisse einer F_2 -Generation aus Selbstung eines F_1 -Bastards

Die letzte der Nachkommenschaften, die wir im Gewächshaus untersuchten, war eine F_2 -Generation aus Selbstung eines F_1 -Bastards zwischen *A. majus* und *A. glutinosum* „Orgiva“. Wie aus Tabelle 5 ersichtlich, waren von 128 untersuchten Nachkommen 125 selbstfertil und 3 selbststeril, wobei von den letzteren in einem Falle nur 2, in den beiden anderen je 3 Blüten bestäubt worden waren. Ob es sich bei den Selbststerilen um Homozygote bezüglich der Sterilitätsallele handelte, konnte infolge Blütenmangels des Wildelters nicht nachgeprüft werden. Jedenfalls scheint eine Spaltung in selbstfertil und selbststeril im Verhältnis 15 : 1, wie es Baur (1911, 1919) für Kreuzungen zwischen *A. majus* und *A. molle* und ebenso (1919) zwischen *A. majus* und *A. hispanicum* „Segovia“ annimmt, in unserem Falle nicht vorzuliegen.

¹⁾ Die Nichtansätze bei den Letztgenannten sind dabei sehr wahrscheinlich auf ungünstige Versuchsbedingungen zurückzuführen, da diese Pflanzen wegen Platzmangel ins Freie unter einen Käfig gebracht werden mußten.

Tabelle 5
Verhalten der Nachkommen aus der Selbstung von
A. majus (60009/2012)
A. glutinosum „Orgiva“ (21007/4132) bei Selbstbestäubung

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen			Im ganzen selbstbestäubt		Bemerkung
		Pikiert	Geselbstet		Pflanzen	Blüten	
			+	-			
182	60353/33 × s	249	125	3	128	402	Ein Nichtansatz stützt sich auf nur 2 Blüten, zwei auf nur je 3 Blüten.

III. Die abweichende Spaltung des Faktors für radiäre Blütenform im Zusammenhang mit dem Selbststerilitätsproblem

Da es nun leider aus räumlichen Gründen nicht möglich war, weitere Nachkommenschaften im Gewächshaus zu untersuchen, andererseits aber die bisher besprochenen Fälle für eine allgemeine Schlußfolgerung keine genügende Grundlage bildeten, beschlossen wir, trotz schon etwas vorgerückter Jahreszeit noch einige der im Freiland stehenden F_2 -Generationen aus Spezieskreuzungen in Untersuchung zu nehmen.

Diese Nachkommenschaften waren noch insofern für den Versuch besonders geeignet, als sie aus Kreuzungen zwischen radiären *A. majus* und selbststerilen Wildsippn hervorgegangen waren. Für den Faktor für radiäre Blütenform, der in Kreuzungen innerhalb der Spezies *A. majus* normal im Verhältnis 3 : 1 spaltet, in Kreuzungen mit selbststerilen Arten dagegen eine Spaltung etwa im Verhältnis 1 : 1 zeigt, bestand aber die Vermutung (Brieger 1930), daß sein abweichendes Spaltungsverhältnis in Spezieskreuzungen in Zusammenhang mit der Selbststerilität der Wildsippn stehe.

Die abweichende Spaltung des radiären Blütenfaktors wurde von Baur (1911, 1919, 1924) und von Lotsy (1911, 1912), welcher einen Teil des Baurischen Materials zur Untersuchung der Faktorensplaltungen bei Artbastarden übernahm, zum erstenmal beobachtet. Lotsy fand 1911 in den Nachkommenschaften von 5 F_1 -Bastarden zwischen *A. molle* und radiärblütigem *A. majus* folgende Zahlen (Tab. 6):

Tabelle 6
 Aufspaltung in einer Kreuzung zwischen *A. majus* (rad) \times *A. molle*
 * (nach Lotsy)

Saat-Nr.	475	409	368	367	408
Zygomorph	135	42	66	7	88
Radiär	119	30	60	3	76



Fig. 1. *Antirrhinum majus* (rad rad-Rasse)

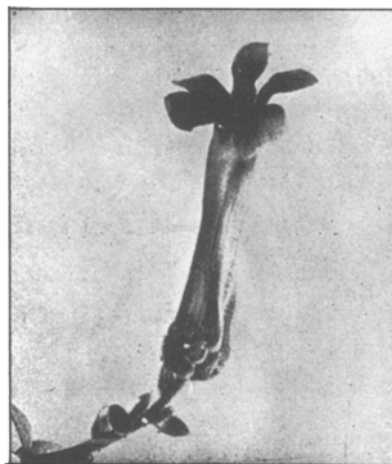
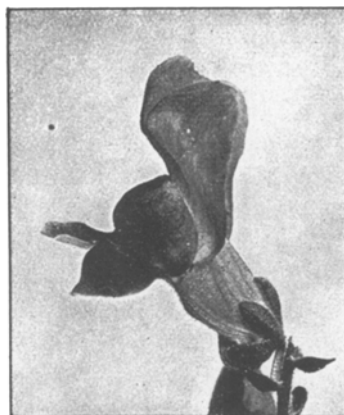


Fig. 2. Blüte einer Rad Rad-Rasse (oben) und einer rad rad-Rasse (unten) von *A. majus*

Ähnliche Ergebnisse zeitigten die Versuche von 1912 bei einer Kreuzung zwischen *A. glutinosum* und radiärem *A. majus*. Die F_1 -Generation war zygomorph, in der F_2 ergab sich eine Spaltung in zygomorphe und radiäre im Verhältnis 1 : 1. Von den zygomorphen F_2 -Pflanzen gaben einige nach Selbstbestäubung rein zygomorphe Nachkommenschaften, andere spalteten in zygomorphe und radiäre fast genau im Verhältnis 1 : 1. So waren z. B. in den Versuchen 1 und 2 von 1912 die Zahlen 871 zygomorphe : 867 radiäre.

Die Aufspaltung, welche Baur in einer Kreuzung zwischen *A. majus* und *A. hispanicum* „Segovia“ erhielt, ist in Tabelle 1 zu sehen. Das Verhältnis war in diesem Falle sogar genau 1 : 1. In einer später untersuchten Kreuzung (1924) fand er eine Spaltung in 132 zygomorphe und 128 radiäre. Von 6 zygomorphen F_2 -Pflanzen erwies sich eine als homozygot, die anderen 5 gaben aus Selbstbefruchtung eine Gesamtnachkommenschaft von 112 zygomorphen und 100 radiären.

Weder Baur noch Lotsy vermochten seinerzeit eine Erklärung für diese Abweichung von der normalen Spaltung zu geben, um so weniger, als eine große Zahl anderer Faktoren in Spezieskreuzungen regelmäßig mendelte. Erst mit den fortschreitenden Erkenntnissen auf dem Gebiet der Selbststerilität wurde eine Deutung möglich. Nachdem die schon eingangs erwähnten Versuchsergebnisse Baur's mit *A. hispanicum* „Segovia“ gezeigt hatten, daß die Selbststerilität bei *Antirrhinum* offenbar den von der Eastschen und der Lehmannschen Schule gefundenen Gesetzmäßigkeiten folge, lag es nahe, die unregelmäßige Spaltung des radiären Blütenfaktors in Zusammenhang mit den Sterilitätsallelen zu bringen. Brieger gibt in seinem Buch (1930) folgender Annahme Ausdruck:

In den selbststerilen *Antirrhinum*-Arten besteht eine enge Koppelung zwischen dem Faktor für zygomorphe Blütenform und den Selbststerilitätsallelen. Wird nun eine *majus*-Pflanze der Konstitution $\frac{S_{Fe}}{S_{Fe}}$ mit einer Wildpflanze der Konstitution $\frac{S_1E}{S_2E}$ gekreuzt, so erhalten wir in der F_1 folgende Kategorien¹⁾:

$$\frac{S_{Fe}}{S_1E} \text{ und } \frac{S_{Fe}}{S_2E}$$

¹⁾ E und e sind die ursprünglichen Bezeichnungen Baur's für den zygomorphen bzw. den radiären Blütenfaktor, die inzwischen durch die Symbole Rad und rad ersetzt sind. Auch für die Sterilitätsallele wählen wir in unseren eigenen Versuchsbeschreibungen statt S den kleinen Buchstaben ($s_1, s_2 \dots$ usw.) und behalten nur für die Selbstfertilität das Symbol S_F bei.

Bei Rückkreuzungen mit *A. majus* (z. B. $\frac{S_{Fe}}{S_1 E} \times \frac{S_{Fe}}{S_{Fe}}$) müßte eine normale Spaltung in 1 Ee : 1 ee, also in 50 % zygomorphe und 50 % radiäre Pflanzen erfolgen.

Kreuzen wir zwei F_1 -Pflanzen verschiedener Konstitution miteinander (z. B. $\frac{S_{Fe}}{S_1 E} \times \frac{S_{Fe}}{S_2 E}$), so müßten wir ebenfalls eine normale Spaltung erhalten, nämlich in 3 E- : 1 ee.

Wenn wir aber eine F_1 -Pflanze selbstbestäuben oder mit einer anderen von gleicher Konstitution kreuzen (z. B. $\frac{S_{Fe}}{S_1 E} \times \frac{S_{Fe}}{S_1 E}$), so können die Pollenkörner, welche den Faktor S_1 enthalten, nicht zur Befruchtung gelangen, da das Wachstum der Pollenschläuche durch die Anwesenheit des gleichen Allels im Griffelgewebe gehemmt wird. Je nach dem Grade der Koppelung von S_1 mit E wird sich daher die Aufspaltung zwischen 1 E- : 1 ee (absolute Koppelung) und 3 E- : 1 ee (freie Spaltung) bewegen.

Diese Hypothese wurde von uns an Hand von Kreuzungen zwischen radiären *A. majus* und verschiedenen selbststerilen Wildsippen an größerem Material nachgeprüft und fand auch im Prinzip eine Bestätigung durch den Versuch.

1. Gleichzeitige Auszählung der Selbststerilität und der radiären Blütenform

Nachdem nun schon die ersten Auszählungen sowie ein schätzungsweise Überprüfen weiterer Parzellen die prinzipielle Richtigkeit der Briegerschen Voraussetzungen vermuten ließen, ergab sich für uns folgende weitere Überlegung: Trifft die Annahme Briegers die wirklichen Verhältnisse, so muß neben den Verschiedenheiten in den Aufspaltungen der Blütenform auch eine Verschiedenheit in der Spaltung bezüglich der Selbstfertilität sich ergeben, je nachdem die F_2 -Generation aus Selbstung einer F_1 -Pflanze bzw. Kreuzung zweier gleich konstituierter Geschwister oder aus Kreuzung von zwei Geschwistern verschiedener Konstitution gewonnen wird. Mit anderen Worten: Bei Selbstbestäubung einer F_1 -Pflanze bzw. bei Kreuzung von Geschwistern mit dem gleichen s-Allel (z. B. $\frac{S_{Frad}}{s_1 Rad} \times \frac{S_{Frad}}{s_1 Rad}$) wird außer einem Fehlbetrag an zygomorphen Pflanzen auch ein solcher an selbststerilen eintreten infolge einer mehr oder minder starken Elimination von s_1 Rad-Pollen. Die Aufspaltungen

müßten sich bezüglich der Blütenform dem Spaltungsverhältnis 1 Rad : 1 rad rad nähern, bezüglich der Verträglichkeitsverhältnisse dem völligen Ausfall an Selbststerilen. Bei Kreuzung von F_1 -Geschwistern verschiedener Konstitution, oder auch bei Kreuzung von F_1 -Pflanzen verschiedener Herkunft muß dagegen für beide Faktoren eine normale 3 : 1-Spaltung stattfinden. Außerdem muß bei absoluter Koppelung zwischen S und Rad die Bildung selbststeriler radiärer Pflanzen unmöglich sein.

Wir benutzten für unsere Untersuchungen eine Kreuzung von *A. Ibanyezii* „Cartagena“ mit einer radiären Sippe von *A. majus*. Eine der Nachkommenschaften stammte aus Selbstbestäubung einer F_1 -Pflanze, zwei weitere aus Bestäubungen zweier F_1 -Geschwister mit Pollen einer dritten Geschwisterpflanze. Von den beiden letzteren schien die eine bei flüchtigem Überzählen der 3 : 1-Spaltung, die andere der 1 : 1-Spaltung zu folgen. Außerdem bezogen wir noch eine vierte Nachkommenschaft in den Versuch ein, die aus Bestäubung eines F_1 -Bastards obiger Kreuzung mit Pollen eines F_1 -Bastards aus *A. glutinosum* „Orgiva“ \times *A. majus* (rad) hervorgegangen war.

Die Durchführung der Bestäubungsversuche im Freiland war naturgemäß bedeutend mühsamer und zeitraubender als die derjenigen im Gewächshaus, und dadurch war auch ihre Ausdehnung ziemlich beschränkt. Außerdem wurden durch die vorgeschrittene Jahreszeit und die ungünstige Witterung die Ergebnisse mehr oder minder stark beeinträchtigt.

In den Tabellen 7—12 sind die Versuchsergebnisse zusammengefaßt. Die genaue Angabe der Bestäubungs- und Ansatzzahlen für die einzelnen Pflanzen ist aus räumlichen Gründen nicht möglich. Wie ersichtlich, wurden die Erwartungen nur zum Teil erfüllt, wenn auch zwei Kategorien von Aufspaltungen deutlich zu unterscheiden sind. Als Maßstab für die Brauchbarkeit der Ergebnisse hatten wir noch einen unabhängig von den Sterilitätsallelen mendelnden Faktor beobachtet, nämlich den Faktor Ros für normale rote Blütenfarbe bei den Wildsippen, für dessen rezessives Allel ros_{dor} (Rosarücken) der *majus*-Elter ebenfalls homozygot war.

Bei den Nachkommen aus Selbstbestäubung des F_1 -Bastards 60356/21 (Saat-Nr. 182, Tab. 7) sehen wir für die Blütenform eine Spaltung, die zwischen 2 : 1 und 1 : 1 liegt. Bezüglich der Selbstfertilen gegenüber den Selbststerilen ist das Verhältnis etwa 7 : 1. Die Aufspaltung in der Blütenfarbe weicht ziemlich stark von der Erwartung ab, sie ist beinahe 4 Ros : 1 $ros_{dor}ros_{dor}$.

Tabelle 7

Ergebnis der Selbstung von *A. Ibanyezii* „Cartagena“ (60023/548)
A. majus rad ros_{dor} (60004/259)
 (Monohybride Spaltungen)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen								Zahl der bestäubten Blüten
		Pikiert	S _F —	ss	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}	Im ganzen ausgezählt	
182	60356/21 × s	253	143 (4)	20 (5)	103	63	128 (1)	33	168	732

In der einen Nachkommenschaft aus F₁-Geschwisterkreuzung (Saat-Nr. 183, Tab. 8) ist das Verhältnis von zygomorphen zu radiären überraschenderweise 10 : 1, das Verhältnis von selbstfertilen zu selbststerilen Individuen auch nicht, wie erwartet, 3 : 1, sondern etwa 2 : 1. Allerdings ist auch die Spaltung in der Blütenfarbe ungefähr 2 Ros- : 1 ros_{dor}ros_{dor}.

Die Aufspaltungen aus der anderen Geschwisterkreuzung (Saat-Nr. 189, Tab. 8) waren ähnlich denjenigen aus der geselbsteten F₁-Pflanze: für die Blütenform wieder nahe an 2 Rad- : 1 rad rad, für die Selbstfertilität allerdings fast 12 S_F : 1 ss und für die Blütenfarbe nicht ganz 4 Ros- : 1 ros_{dor} ros_{dor}.

Tabelle 8

Ergebnis der Kreuzung zweier Geschwisterpflanzen der Konstitution *A. majus* rad ros_{dor} (60004/259) mit einer dritten Geschwisterpflanze *A. Ibanyezii* „Cartagena“ (60023/548)
 (Monohybride Spaltungen)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen								Zahl der bestäubten Blüten
		Pikiert	S _F —	ss	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}	Im ganzen ausgezählt	
183	60125/22 × 60133/22	247	119 (4)	50 (16)	150	15	108 (1)	53 (1)	171	957
189	60131/22 × 60133/22	321	253 (5)	22 (6)	172	100	205 (6)	54 (1)	281	1391

Die letzte Nachkommenschaft aus der Kreuzung (*A. majus* × *A. Ibanyezii* „Cartagena“) × (*A. glutinosum* „Orgiva“ × *A. majus*) (Tab. 9) gab bezüglich der Blütenform die ungefähre Spaltung in 6 Rad- : 1 radrad, bezüglich der Selbstfertilität in 2 S_F: 1 ss und bezüglich der Blütenfarbe fast genau in 3 Ros- : 1 ros_{dor} ros_{dor}.

Tabelle 9

Ergebnis der Kreuzungen $\frac{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}{A. Ibanyezii \text{ „Cartagena“ } (60023/548)}$
 × $\frac{A. glutinosum \text{ „Orgiva“ } (21007/4132)}{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}$
 (Monohybride Spaltungen)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Anzahl Pflanzen								Zahl der be- stäubten Blüten
		Pikiert	S _F —	ss	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}	Im ganzen aus- gezählt	
190	60131/22 × 60418/7	181	108 (2)	50 (3)	143	23	120 (1)	42	166	989

Die Tabellen 10—12 (S. 478 u. 479) zeigen uns die Zahlen für die 8 verschiedenen Phänotypen. Die Spaltungen in der Blütenfarbe geben uns nach ihrem stärkeren oder geringeren Abweichen vom erwarteten Verhältnis 3 : 1 einen Maßstab für die Zuverlässigkeit der Ergebnisse. Diese scheint im allgemeinen ziemlich schlecht zu sein. Die größten Fehler werden hier wahrscheinlich bei der Einreihung nach den Fertilitätsverhältnissen liegen. Wir rechneten nämlich alle Pflanzen, die mindestens eine Samenkapsel ansetzten, zu den selbstfertilen (solche mit nur einer Kapsel sind in den Tabellen in Klammern gesetzt). Meist waren die Ergebnisse der Bestäubung eindeutig, in ein paar Fällen traten aber neben einigen Ansätzen auch mehr oder minder zahlreiche Fehlbestäubungen auf. Im allgemeinen wurden bei Nichtansatz, der sich auf weniger als 6 Blüten stützte, noch weitere Blüten bestäubt, und wenn dann doch noch Ansatz eintrat, die Pflanze als selbstfertil notiert. Als einwandfrei selbststeril rechneten wir nur Pflanzen, bei denen bei einer Mindestzahl von 6 bestäubten Blüten kein Ansatz erfolgt war. Alle Pflanzen mit weniger als 6 Nichtansätzen wurden zwar auch unter die selbststerilen gereiht, aber ihre Anzahl in der Tabelle in den entsprechenden Rubriken in Klammern beigefügt.

Es ist daher sehr gut möglich, daß die Zahl der Selbststerilen in unseren Angaben zu groß ist.

Besondere Erwähnung verdient noch die Tatsache, daß auch einige selbststerile radiärblütige Pflanzen gefunden wurden, wenn auch in allen vier Nachkommenschaften zusammen nur 13, bei einer Gesamtzahl von 786 ausgezählten Pflanzen, oder 1,7 %. Für ihre Entstehung wäre die Annahme notwendig, daß ein durch crossing-over gebildetes Pollenkorn mit einer auf gleiche Weise entstandenen Eizelle gleicher Konstitution unter Aufhebung der durch die s-Allele bewirkten Hemmungen zur Vereinigung gelangt sei. Diese Annahme sei jedoch in Anbetracht des geringen Materials nur mit Vorbehalt gebracht.

Bevor wir in eine ausführliche Besprechung dieser Versuchsergebnisse eintreten, wollen wir noch die nachfolgenden Tabellen betrachten.

2. Aufspaltungen der radiären Blütenform in verschiedenen Spezieskreuzungen

Die Tabellen 13—36 bringen eine Zusammenstellung der gesamten Auszählungen bezüglich der radiären Blütenform, einschließlich der eben besprochenen Saat-Nummern. Es handelt sich bei den untersuchten Nachkommenschaften um 4 verschiedene Gruppen:

1. Rückkreuzungen von F_1 -Bastarden mit dem *majus*-Elter.
2. F_2 -Generationen aus Selbstbestäubungen von F_1 -Bastarden.
3. F_2 -Generationen aus Kreuzungen von F_1 -Geschwisterpflanzen untereinander.
4. Kreuzungen verschiedener F_1 -Speziesbastarde untereinander.

Der *majus*-Elter war in allen Kreuzungen radiärblütig und auch bezüglich verschiedener anderer rezessiver Blütenfaktoren homozygot, der Wildelter entstammte stets einer selbststerilen Art.

Die Tabellen sind nach der zunehmenden Ähnlichkeit der wilden Spezies mit *A. majus* geordnet, so daß die Kreuzungen mit der *A. majus* am wenigsten ähnlichen Wildart zuerst aufgeführt sind. Teilweise wurden zur Kontrolle auch noch normal mendelnde Blütenfaktoren ausgezählt, für welche die *majus*-Eltern homozygot rezessiv waren.

Die Auszählungen der Bastarde von *A. majus* \times *A. sempervirens*¹⁾ (Tab. 13 und 14) förderten nur sehr kleine Zahlen, so daß genaue Spaltungs-

¹⁾ Gesammelt von Prof. Baur im Dorfe Gèdre (Pyrenäen, Frankreich) s. Fig. 3, S. 480.

Tabelle
Ergebnis der Spaltung von
(Trihybride)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Anzahl					
			S _F —				ss	
			Rad —		rad rad		Rad —	
			Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
182	60356/21 × s	253	70 (2)	22	38	10	8 (1)	0

Tabelle
Ergebnis der Kreuzung zweier Geschwisterpflanzen der Konstitution
(Trihybride)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Anzahl					
			S _F —				ss	
			Rad —		rad rad		Rad —	
			Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
183	60125/22 × 60133/22	247	67 (2)	37 (2)	8	4	30 (8)	12 (4)
189	60131/22 × 60133/22	321	125 (1)	26	68 (5)	23 (1)	6	2

Tabelle
Ergebnis der Kreuzung *A. majus* rad ros_{dor} (60004/259)
A. Ibanyezii „Cartagena“ (60023/548)
(Trihybride)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Anzahl					
			S _F —				ss	
			Rad —		rad rad		Rad —	
			Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
190	60131/22 × 60418/7	181	62 (2)	24	14	8	36 (4)	10

10

A. Ibanyezii „Cartagena“ (60023/548)

A. majus rad ros_{dor} (60004/259)

Spaltungen)

Pflanzen			Außerdem wurden gefunden	Im ganzen ausgezählt	Zahl der bestäubten Blüten
ss		rad rad			
Ros —	ros _{dor} ros _{dor}				
8 (1)	0		1 S _F Rad, 2 S _F rad, 2 s rad, 2 s, 2 Rad Ros, 2 rad Ros, 1 rad ros _{dor}	168	732

11

A. majus rad ros_{dor} (60004/259)

A. Ibanyezii „Cartagena“ (60023/548)

Spaltungen)

Pflanzen			Außerdem wurden gefunden	Im ganzen ausgezählt	Zahl der bestäubten Blüten
ss		rad rad			
Ros —	ros _{dor} ros _{dor}				
1 (1)	0		2 S _F Rad, 1 S _F rad, 1 s Rad, 6 s, 1 Rad Ros, 1 rad Ros.	171	957
3 (1)	0		7 S _F Rad, 3 S _F rad, 2 s rad, 9 s, 2 Rad Ros, 2 Rad ros _{dor} , 1 rad Ros, 1 Rad.	281	1391

12

× *A. glutinosum* „Orgiva“ (21007/4132)

A. majus rad ros_{dor} (60004/259)

Spaltungen)

Pflanzen			Außerdem wurden gefunden	Im ganzen ausgezählt	Zahl der bestäubten Blüten
ss		rad rad			
Ros —	ros _{dor} ros _{dor}				
1	0		3 s Rad, 7 Rad Ros, 1 Rad	166	989

verhältnisse daraus nicht erschlossen werden können. Immerhin läßt sich ein sehr deutlicher Unterschied in den Spaltungen aus Selbstung von F_1 -Pflanzen gegenüber den Spaltungen aus Geschwisterkreuzungen erkennen.



Fig. 3. *A. sempervirens* (links), *A. molle* „Monsech“ (rechts)

Tabelle 13

Ergebnis der Selbstbestäubungen von $\frac{A. sempervirens (60022/21482)}{A. majus rad (60004/259)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
102	60173/17 × s	140	68	40	176	60269/17 × s	26	9	5
103	60175/17 × s	87	42	21					

Tabelle 14

Ergebnis der Bestäubungen von $\frac{A. sempervirens (60022/21482)}{A. majus rad (60004/259)}$ mit Pollen einer Geschwisterpflanze, sowie eines reziproken Bastards mit Pollen dieser Pflanze

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
105	60177/17 × 60269/17	42	32	5	108	60278/17 × 60269/17	35	26	8
107	60277/17 × 60269/17	177	55	14	181	60135/18 × 60269/17	35	22	4

Im Gegensatz zu den vorigen sind die Ergebnisse aus den Kreuzungen zwischen *A. majus* und *A. glutinosum* „Orgiva“¹⁾ (Tab. 15—20) bedeutend aufschlußreicher. In Tabelle 15 haben wir die Auszählungen zweier F_2 -Generationen aus Selbstungen von F_1 -Pflanzen mit nahezu 1 : 1-Spaltung. Dasselbe finden wir bei Rückkreuzungen mit radiären *A. majus* (Tab. 16). Die Tabelle 17 zeigt uns zwei Geschwisterkreuzungen, wobei

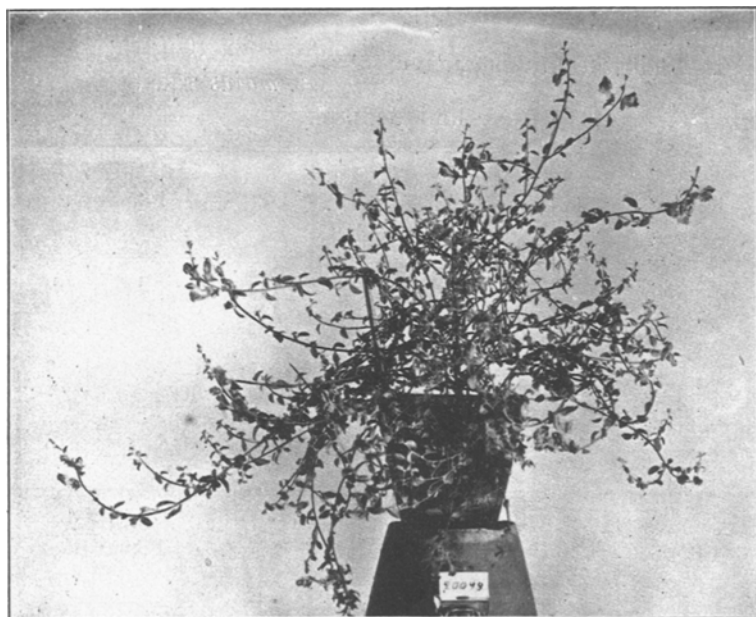


Fig. 4. *A. glutinosum* „Orgiva“

die Pflanze 60036 mit dem einen Geschwister als männlicher, mit dem anderen als weiblicher Partner gekreuzt wurde. Die Spaltung ist in beiden Fällen größer als 3 : 1. In der Tabelle 18 sehen wir eine Folge von Geschwisterkreuzungen, und zwar wurde die Pflanze 60117, die schon bei der Saat-Nr. 143/31 (Tab. 17) als weiblicher Elter benutzt worden war, mit Pollen von 7 anderen Geschwisterpflanzen bestäubt. In drei Nachkommenschaften war die Aufspaltung in zygomorphe und radiäre Blüten

¹⁾ Gesammelt von Prof. Baur bei Orgiva am Südfuße der Sierra Nevada, Andalusien (s. Fig. 4).

1 : 1, in den übrigen 3 : 1. Es geht daraus ziemlich klar hervor, daß die Pflanze 60117 das gleiche Sterilitätsallel wie die Pflanzen 60039, 60081 und 60098 hatte. Diese Annahme wird noch dadurch bestätigt, daß die Pflanze 60036, welche bei Kreuzung mit 60117 eine Nachkommenschaft mit 3 : 1-Spaltung ergab, dasselbe Ergebnis bei Kreuzung mit 60039 zeitigte (Tab. 17).

Tabelle 15

Ergebnis der Selbstbestäubungen von *A. glutinosum* „Orgiva“ (21007/4132)
A. majus rad (15636/442)
 und reziprok

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
32	60036/85 × s	97	46	41	33	60039/86 × s	255	101	93

Tabelle 16

Ergebnis der Rückbestäubungen der Bastarde aus Tab. 15 mit Pollen von *A. majus* rad (60073/285)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
143	60036/85 × 60073/285	300	161	114	35	60039/86 × 60073/285	270	130	122

Tabelle 17

Ergebnisse der Kreuzungen

a)					b)				
<i>A. majus</i> rad (15636/442)					<i>A. glut.</i> „Orgiva“ (21007/4132)				
× reziprok					× reziprok				
Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
143	60117/86 × 60036/85	220	146	36	77	60036/85 × 60039/86	244	128	38

Tabelle 18

Ergebnis der Bestäubungen von $\frac{A. majus \text{ rad (15636/442)}}{A. glutin., \text{Orgiva}'' (21007/4132)}$ (60177/86)
mit Pollen verschiedener Geschwisterpflanzen

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad
144	60117/86 × 60039/86	218	97	93	148	60117/86 × 60097/86	205	112	49
145	60117/86 × 60081/86	294	124	161	149	60117/86 × 60098/86	171	57	68
146	60117/86 × 60094/86	206	138	47	150	60117/86 × 60114/86	237	163	52
147	60117/86 × 60095/86	147	98	33					

Drei weitere F_2 -Familien aus Selbstung eines F_1 -Bastards und des entsprechenden reziproken (Tab. 19) von der gleichen Spezieskreuzung, wenn auch mit anderen Stammpflanzen, gaben in einem Fall ein fast genaues 1:1-Verhältnis, in den beiden anderen einen ziemlichen Überschuß an zygomorphen Pflanzen. Außerdem wurde der Blütenfaktor ros_{dor} , für den die *majus*-Pflanze homozygot war, ausgezählt und ergab eine ziemlich gute Spaltung in 3 Ros-: 1 $ros_{dor}ros_{dor}$. Die letzte Nachkommenschaft aus dieser Spezieskreuzung ging aus der Kreuzung zweier F_1 -Bastarde mit verschiedenem Wildelter, aber gleichem *majus*-Elter (einmal als Vater, einmal als Mutter) hervor (Tab. 20). Die Spaltung war bedeutend höher als 3:1, nämlich etwa 7:1, allerdings war auch die Spaltung bezüglich des Faktors ros_{dor} etwa 4:1.

Die näheren Erklärungsmöglichkeiten werden wir in der Diskussion erörtern.

Etwas abweichend von den Ergebnissen bei den Kreuzungen mit *A. glutinosum* „Orgiva“ sind diejenigen bei den Kreuzungen mit *A. Ibanyezii* „Cartagena“¹⁾.

Tabelle 21a—c zeigt uns F_2 -Generationen verschiedener Herkunft, aus Selbstbestäubung von F_1 -Pflanzen gewonnen (die Saat-Nr. 182/31 wurde bereits anlässlich der Selbststerilitäts-Untersuchungen besprochen).

¹⁾ Gesammelt bei Cartagena, Andalusien (s. Fig. 6).

Die Spaltung bewegt sich in drei Fällen zwischen 1:1 und 2:1, in einem Fall wurde dagegen ein Überschuß an Radiären gefunden. Die Zahlen für die Blütenfaktoren niv⁴) bzw. ros_{dor} weichen ziemlich stark von der erwarteten 3:1-Spaltung ab.

Tabelle 19

Ergebnis der Selbstung von $\frac{A. glutin. \text{ „Orgiva“ (21007/4132)}}{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}$
[S.-Nr. 154 u. 99] und reziprok [S.-Nr. 100]

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
154	60418/7 × s	462	172	171	246	96	100	60170/9 × s	400	193	133	256	70
99	60420/7 × s	207	99	67	123	43							

Tabelle 20

Ergebnis der Kreuzung

$\frac{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}{A. glutin. \text{ „Orgiva“ (21007/4132)}} \times \frac{A. glutin. \text{ „Orgiva“ (60028/4136)}}{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}$
(Die beiden „Orgiva“-Pflanzen waren miteinander fertil)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
163	60170/9 × 60367/10	361	237	35	199	48

Außerdem ausgezählt: 23 Rad—, 2 rad rad (ros_{dor} ros_{dor}?).

Bei den Rückkreuzungen mit radiären *A. majus* (Tab. 22) ist, bei verhältnismäßig guter 1:1-Spaltung bezüglich der Blütenfarbefaktoren, ein Überschuß an zygomorphen Pflanzen festzustellen.

Die Bestäubungen von 5 Geschwisterpflanzen mit Pollen einer 6. Pflanze geben keine ganz eindeutigen Verhältnisse (Tab. 23). Zwar ist die Aufspaltung bei der Familie 189/31 offensichtlich gleicher Art wie bei Nachkommen geselbsteter F₁-Pflanzen, so daß man annehmen kann, daß die Pflanzen 60131 und 60133 dasselbe Sterilitätsallel besitzen. Bei

⁴) niv niv-Pflanzen haben reinweiße Blüten, außerdem zeichnen sie sich durch langsamere Entwicklung und bedeutend geschwächte Lebenskraft aus.

der Familie 186/31 ist aber schon zweifelhaft, ob sie in dieselbe Gruppe gehört, da das Verhältnis, wenn auch nur wenig, größer als 2 : 1 ist. Die drei anderen Nachkommenschaften zeigen dagegen in zwei Fällen Spaltungen in genau 10 : 1 und einmal in etwa 5 : 1¹⁾. Die Spaltungen hinsichtlich der Blütenfarbe weichen teilweise sehr stark von der Erwartung ab. Immerhin sind aber hinsichtlich der Blütenformen zwei Gruppen deutlich unterscheidbar, eine mit einem hohen Verhältnis von normalblütigen zu radiärbblütigen Pflanzen und eine mit einer Spaltung, wie sie die Nachkommen aus Selbstung von F_1 -Pflanzen zeigen.

Bei den Nachkommen aus Kreuzung mit *A. Ibanyezii* „Chorro“ (Tab. 24—26) wurden ebenfalls nur sehr geringe Zahlen erhalten. Die Spaltungen liegen bei den Selbstungen von F_1 in zwei Fällen nahe an 2 : 1, in einem Falle nahe an 1 : 1. Die Auszählungen der Farbfaktoren gaben zweimal ein etwas größeres Verhältnis als 3 : 1, im dritten Fall einen starken Überschuß an Dominanten.

Die beiden Rückkreuzungen mit *A. majus* (Tab. 25) gaben einmal fast 2 Rad- : 1 rad rad, im anderen Fall ungefähr 1 Rad- : 1 rad rad.

Die Spaltungen in der Blütenfarbe weichen stark von der Erwartung ab.

Die einzige Nachkommenschaft aus F_1 -Geschwisterkreuzungen (Tab. 26), welche einigermaßen annehmbare Zahlen lieferte, zeigt in der Aufspaltung Ähnlichkeit mit den Nachkommen aus geselbsteten F_1 -Pflanzen, so daß die beiden F_1 -Geschwister wohl das gleiche Sterilitätsallel besitzen dürften.



Fig. 5. *A. Ibanyezii* „Chorro“

¹⁾ Die Familien 183/31 und 189/31 wurden ebenfalls anlässlich der Selbstfertilitätsuntersuchungen besprochen.

²⁾ Gesammelt von Prof. Baur in „El Chorro“ (Schlucht westlich Malaga, Andalusien) s. Fig. 5.

Tabelle 21

Ergebnis der Selbstungen von

- a) $\frac{A. majus \text{ rad niv (15599/473)}}{A. Ibany. „Cartagena“ (15513/548)}$ u. reziprok
- b) $\frac{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (15577/532)}{A. Ibany. „Cartagena“ (15513/548)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Niv—	niv niv	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
40	60041/189 × s	257	109	72	149	32	69	60069/195 × s	290	115	64	127	52
41	23928/188 × s	300	88	105	91	14							

Bei Saat-Nr. 41 wurden nur die radiären Pflanzen auf niv ausgezählt.

- c) $\frac{A. Ibanyezii „Cartagena“ (60023/548)}{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
182	60356/21 × s	siehe Tab. 7 und 10	103	63	128	33

Tabelle 22

Ergebnis der Rückkreuzungen

- a) $\frac{A. majus \text{ rad niv (15599/473)}}{A. Ibany. „Cartagena“ (15513/548)}$ × $A. majus \text{ rad niv (60065/108)}$
- b) $\frac{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (15577/532)}{A. Ibany. „Cartagena“ (15513/548)}$ × $A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60066/4 \text{ u. } 60063/43)$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Niv—	niv niv	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
42	60041/189 × 60065/108	338	76	41	64	53	70	60069/195 × 60066/4 bzw. 60063/43	150 140 290	60 62 122	61 58 119	64 46 110	55 67 122

Tabelle 23

Ergebnis der Bestäubungen von $\frac{A. majus \text{ rad } ros_{dor} (60004/259)}{A. Ibanyezii \text{ „Cartagena“ } (60023/548)}$
mit Pollen einer Geschwisterpflanze

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
183	60125/22 × 60133/22	siehe Tab. 8 u. 11	150	15	108	53	197	60283/22 × 60133/22	264	190	36	173	53
86	60127/22 × 60133/22	201	128	56	140	41	198	60284/22 × 60133/22	148	121	12	105	28
89	60131/22 × 60133/22	siehe Tab. 8 u. 11	172	100	205	54							

Die untersuchten Bastard-Nachkommenschaften aus *A. majus* × *A. majus* „Zaragoza“¹⁾ sind nicht zahlreich (Tab. 27—29), eine nähere Besprechung erübrigt sich, da alles aus den Tabellen ersichtlich ist.

Wir kommen nun zu den Bastarden, deren Wildelter von der Spezies *A. linkianum* „Cintra“²⁾ genommen wurde. Das Nähere über diese Spezies wurde schon anlässlich der Besprechung der Rückkreuzungs-Untersuchungen gesagt.

In den Nachkommenschaften aus Selbstungen dreier F₁-Bastarde verschiedener Herkunft (Tab. 30a—c) war die Aufspaltung in allen drei Fällen ungefähr 1 Rad- : 1 rad rad. Bei dem Bastard 60043, der die Nachkommenschaft 43/31 lieferte, diente die uns schon bekannte „Cintra“-Pflanze 15505 als männlicher Elter. Die Pflanze hatte sich, wie schon erwähnt, in allen Kreuzungsversuchen stets als weiblich völlig steril erwiesen, wogegen ihr Pollen in allen Versuchen voll befruchtungsfähig war. Bei der Prüfung der Nachkommen aus der Rückkreuzung

$$\frac{A. majus (12872)}{A. linkianum \text{ „Cintra“ } (15505)} \times A. linkianum \text{ „Cintra“ } (15505)$$

bezüglich der Verträglichkeitsverhältnisse ergab sich, wie schon erwähnt, daß die Nachkommen nicht, wie erwartet, in selbstfertile und selbst-

¹⁾ Gesammelt von Prof. Baur bei Zaragoza, Aragonien, s. Fig. 6, S. 488.

²⁾ Gesammelt von Prof. Baur bei Cintra, Portugal. Die Spezies *A. linkianum* steht *A. majus* so nahe, daß eine Berechtigung zur Trennung kaum vorhanden ist, s. Fig. 8.

sterile im Verhältnis 1 : 1 spalteten, sondern in 189 selbstfertile und nur 37 selbststerile. Wir kommen daher zu der Vermutung, daß die Pflanze 15505 heterozygot selbstfertil war, besonders, da das Auftreten von Selbstfertilen bei der Sippe „Cintra“, wie schon erwähnt, auch von Baur öfter beobachtet worden war. Wir könnten also annehmen, die Pflanze

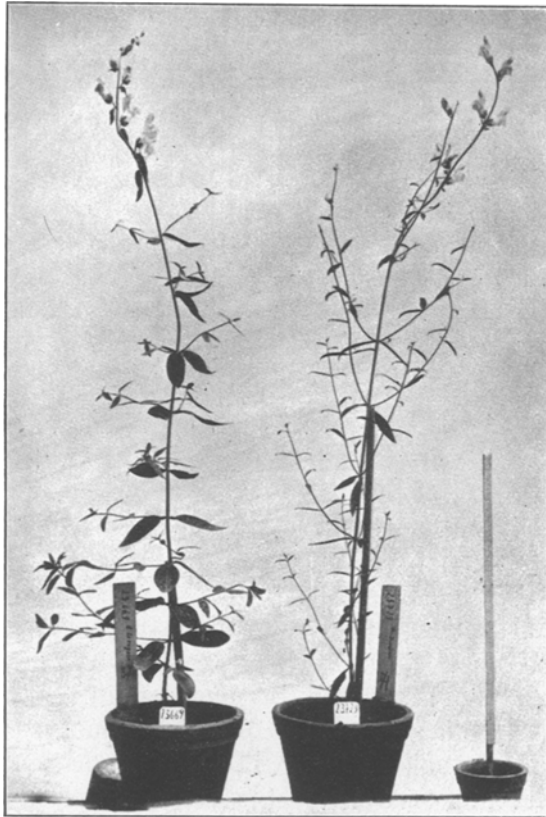


Fig. 6. *A. majus* „Zaragoza“ (links), *A. Ibanyezii* „Cartagena“ (rechts)

15505 habe die Konstitution $\frac{S_F \text{Rad}}{s_x \text{Rad}}$. Bastarde mit *A. majus* müßten daher zweierlei Art sein, je nachdem ein S_F' - oder ein s_x -Pollenkorn zur Befruchtung gelangte. Im ersteren Falle müßte nach Selbstung des Bastards die Aufspaltung in der Nachkommenschaft bezüglich des Blütenfaktors 3 Rad- : 1 rad rad, im letzteren Falle infolge der Koppelung von Rad mit dem s-Allel 1 Rad- : 1 rad rad sein. Dieser letztere Fall scheint

bei unserer Nachkommenschaft 43/31 vorzuliegen (Tab. 30). Bezüglich des Wildelters in der dritten Nachkommenschaft (Tab. 30c), welcher ein Bastard zwischen den Sippen „Cintra“ und „Cordoba“¹⁾ ist, sei bemerkt, daß nach den neuesten systematischen Feststellungen diese beiden Sippen lediglich Standortpopulationen derselben Art darstellen²⁾.

Die Spaltungen der Blütenfarbe-Faktoren in den Nachkommenschaften 43/31 und 49/31 sind an das Verhältnis 3 : 1 recht gut angenähert.

In den beiden Rückkreuzungen (Tab. 31a und b) ist bezüglich des Blütenform- wie des Farbfaktors die Spaltung erwartungsgemäß ungefähr 1 : 1.

Tabelle 24

Ergebnis der Selbstbestäubungen von

a) *A. Ibanyezii* „Chorro“ (21117/4070) *A. majus* rad niv (15599/473) b) *A. Ibanyezii* „Chorro“ (21117/4070) *A. majus* rad ros_{dor} (60004/259)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Niv—	niv niv	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros—	ros _{dor} ros _{dor}
36	60037/96 × s	197	74	39	89	24	302	60463/216 × s	316	120	70	145	45
37	60040/97 × s	239	42	35	62	6							

Tabelle 25

Ergebnis der Rückbestäubungen von *A. Ibanyezii* „Chorro“ (21117/4070) *A. majus* rad niv (15599/473)
u. reziprok mit Pollen von *A. majus* rad niv (60065/108)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Niv—	niv niv	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Niv—	niv niv
38	60037/96 × 60065/108	285	90	49	86	50	39	60040/97 × 60065/108	240	49	40	64	25

1) Gesammelt von Prof. Baur bei Cordoba, Südspanien.

2) Mündliche Mitteilung von Baur.

Tabelle 26
 Ergebnis der Kreuzung zweier Bastarde der Konstitution
 $\frac{A. Ibanyezii \text{ „Chorro“ (21170/4070)}}{A. majus \text{ rad ros}_{dor} (60004/259)}$ untereinander

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
301	60462/216 × 60463/216	117	57	33	61	29

Tabelle 27
 Ergebnis der Selbstbestäubungen von $\frac{A. majus \text{ „Zaragoza“ (15501/468)}}{A. majus \text{ rad niv (15599/473)}}$ u. reziprok

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Niv —	niv niv	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Niv —	niv niv
64	23825/129 × s	120	32	34	58	8	65	60053/130 × s	300	84	60	121	23

Tabelle 28
 Ergebnis der Rückkreuzung $\frac{A. majus \text{ rad niv (15599/473)}}{A. majus \text{ „Zaragoza“ (15501/468)}}$
 × $A. majus \text{ rad niv (60065/108)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Niv —	niv niv
66	60053/130 × 60065/108	277	63	50	70	43

Tabelle 29
 Ergebnis der Kreuzungen $\frac{A. majus \text{ rad (15599/473)}}{A. majus \text{ „Zaragoza“ (15501/468)}}$
 × $\frac{A. majus \text{ rad (15636/442)}}{A. majus \text{ „Zaragoza“ (15503/468)}}$ und reziprok

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad
83	60053/130 × 60056/140	683	454	109	84	60056/140 × 60053/130	358	279	79

Tabelle 30

Ergebnis der Selbstbestäubungen von

a) $\frac{A. majus \text{ rad } (60004/259)}{A. linkianum \text{ „Cintra“ } (15505/464)}$ b) $\frac{A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (15578/531)}{A. linkianum \text{ „Cintra“ } (15505/464)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
101	60143/14 × s	74	29	25	43	60043/208 × s	280	47	59	72	24

c) $\frac{A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (15577/532)}{A. linkianum \text{ „Cintra“ } \times \text{ „Cordoba“ } (15508/29)^1)}$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
49	60045/162 × s	157	45	50	67	28

Tabelle 31

Ergebnis der Rückkreuzungen

a) $\frac{A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (15578/531)}{A. linkian. \text{ „Cintra“ } (15505/464)}$ b) $\frac{A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (15577/532)}{A. linkian. \text{ „Cintra“ } \times \text{ „Cord.“ } (15508/29)}$
 × $A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (60063/43)$ × $A. majus \text{ rad } \text{ros}_{dor} (60066/4)$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad—	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
45	60043/208 × 60063/43	248	67	50	53	64	50	60045/162 × 60066/4	290	75	87	67	86 ¹⁾

Bei der Kreuzung zweier F₁-Geschwister aus einer Kombination, bei der wieder die Pflanze 15505 als Pollenelter verwendet worden war (Tab. 32), müssen anscheinend Pflanzen mit dem s_x-Allel zur gegenseitigen Befruchtung gelangt sein, denn die Aufspaltung ist fast genau 1 Rad- : 1 rad rad.

¹⁾ 9 Pflanzen wurden nur für rad ausgezählt.

Tabelle 32

Ergebnis der Kreuzung zweier Geschwisterpflanzen aus
A. majus rad (60004/259)
A. linkianum „Cintra“ (15505/464)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad
172	60147/14 × 60143/14	120	58	54

Sehr eigenartig ist das Ergebnis der Kreuzung eines F_1 -Bastards, der die „Cintra“-Pflanze 15505 als Wildelter hatte, mit einem anderen F_1 -Bastard, dessen Wildelter die Pflanze 15508 („Cintra“ × „Cordoba“) war (Tab. 33). Hier ist sogar eine nicht unbeträchtliche Minderzahl an normalblütigen Pflanzen festzustellen, doch darf man wohl das Verhältnis 1 Rad : 1 rad rad als das richtige annehmen. Demnach müßten also die beiden Bastarde trotz verschiedener Herkunft 1 s-Allel gemeinsam gehabt haben. Nachforschungen über etwaige verwandtschaftliche Zusammenhänge zwischen den Pflanzen 15505 und 15508 blieben leider ergebnislos.

Tabelle 33

Ergebnis der Kreuzung

A. majus rad (15578/531) × *A. majus* rad (15577/532)
A. linkian. „Cintra“ (15505/464) × *A. linkian.* „Cintra“ × „Cord.“ (15508/29)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad
80	60043/208 × 60045/162	291	69	101

Von den Bastarden mit *A. latifolium*¹⁾ als Wildelter (Tab. 34 a und b) wurden nur drei Nachkommenschaften aus Selbstung untersucht. Alle drei zeigten die typische Spaltung in nahezu 1 Rad : 1 rad rad.

Dasselbe Ergebnis brachte der Bastard zwischen *A. majus* und der sehr nahe verwandten wilden selbststerilen *majus*-Sippe „Loja“²⁾ (Tab. 35).

¹⁾ Gesammelt von Prof. Baur in Mentone (Frankreich), s. Fig. 8, S. 495.

²⁾ Gesammelt von Prof. Baur in Loja, Andalusien, s. Fig. 7, S. 494.

Tabelle 34

Ergebnis der Selbstbestäubungen von

- a) $\frac{A. majus \text{ rad } (15560/444)}{A. latifolium } (15510/545)$ b) $\frac{A. majus \text{ rad } (15577/532)}{A. latifolium } (15510/545)$
und reziprok

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad
51	60046/172 × s	267	67	72	55	60048/176 × s	300	100	65
					57	23917/181 × s	300	74	56

Tabelle 35

Ergebnis der Selbstbestäubung von $\frac{A. majus \text{ „Loja“ } (60029/4163)}{A. majus \text{ rad } ros_{dor} } (60004/259)$

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Ros —	ros _{dor} ros _{dor}
203	60305/30 × s	203	100	60	115	45

Die Ergebnisse der Kreuzungen verschiedener Spezies F_1 -Bastarde untereinander, wie sie in Tabelle 36 zusammengefaßt sind, erübrigen wohl einer näheren Besprechung. Die Spaltung in 3 : 1 ist vorherrschend, doch kommen auch höhere Zahlenverhältnisse vor.

3. Aufspaltungen der radiären Blütenform in Kreuzungen mit zwei heterozygot selbstfertilen Wildpflanzen

Als letztes wäre noch zu besprechen die Aufspaltungen in Bastardnachkommenschaften, welche aus Bestäubung einer radiären *majus*-Pflanze mit Pollen einer selbstfertilen Pflanze der Sippe *A. glutinosum* „Orgiva“ bzw. eines ebenfalls selbstfertilen Abkömmlings derselben hervorgegangen waren (Tab. 37 und 38).

Die selbstfertile „Orgiva“-Pflanze 21512 war in Versuchen über die Fertilitätsbeziehungen zwischen verschiedenen Pflanzen dieser sonst völlig selbststerilen Sippe im Sommer 1929 entdeckt worden (Gruber 1930 und 1932), und Rückkreuzungen mit selbststerilen Pflanzen hatten erbracht, daß sie für die Selbstfertilität heterozygot war

(Gruber 1932). Bei Kreuzungen mit radiären *majus*-Pflanzen mußten dann zwei Kategorien von F_1 -Bastarden entstehen: die eine mußte nach Selbstung eine F_2 -Generation liefern, die bezüglich der Blütenform normal spaltete, die andere eine solche, welche infolge des Besitzes eines aktiven Hemmungsalles und dessen Koppelung mit dem Faktor Rad einen Mangel an normalblütigen Pflanzen aufwies.



Fig. 7. *A. majus* „Loja“

Leider konnten, soweit es die Pflanze 21512 selbst betraf, die Nachkommen nur 4 solcher F_1 -Bastarde untersucht werden, und die erhaltenen Zahlen waren sehr klein (Tab. 37). Immerhin sind 2 Kategorien von Spaltungen deutlich zu erkennen, denn während 3 Nachkommenschaften ein sehr hohes Verhältnis von normalblütigen zu radiären Pflanzen aufwiesen, waren bei der Nachkommenschaft 336/31 die beiden Gruppen gleich groß.

Dieselbe *majus*-Pflanze, welche bei der eben genannten Kreuzung Verwendung gefunden hatte, war nun auch mit Pollen eines selbstfertilen Abkömmlings der Pflanze 21512 bestäubt worden. Von dieser Verbindung

wurden 8 F_2 -Generationen aus Selbstung von F_1 -Pflanzen herangezogen (Tab. 38). Wiederum waren 2 Kategorien deutlich zu unterscheiden: 3 Nachkommenschaften spalteten bezüglich der Blütenform in einem hohen Zahlenverhältnis, 5 im Verhältnis 1 : 1. Demnach mußte also der



Fig. 8. *A. linkianum* „Cintra“ (links), *A. latifolium* (rechts)

Abkömmling der Pflanze 21512 ebenfalls heterozygot für Selbstfertilität gewesen sein.

Eigenartig sind die hohen Spaltungsverhältnisse in der ersten Kategorie. Eine Erklärung könnte man vielleicht in der Annahme finden, daß die Pollenschläuche, welche den mit dem Faktor Rad gekoppelten „Fertilitätsfaktor“ des „Orgiva“-Elters enthalten, rascher wachsen als die Pollenschläuche mit dem Fertilitätsfaktor von *A. majus* und dem mit diesem Faktor gekoppelten Faktor rad für radiäre Blütenform.

Tabelle 36

Ergebnis der Kreuzungen verschiedener F₁-Speziesbastarde untereinander

Saat-Nr. 1931	Eltern		Pikiert	Rad—	rad rad
	Mutter	Vater			
190	<i>A. majus</i> rad ros _{dor} <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60131/22)	<i>A. glutin.</i> „Orgiva“ <i>A. majus</i> rad ros _{dor} (60418/7)	s. Tab. 9 u. 12	143	23
74	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60068/196)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60069/195)	438	264	81
322	<i>A. glutin.</i> „Orgiva“ <i>A. majus</i> rad (60036/85)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60041/189)	237	133	23
325	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60039/86)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60069/195)	335	220	64
71	<i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ <i>A. majus</i> rad (60037/96)	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60039/86)	334	241	48
78	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ (60040/97)	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60039/86)	498	338	90
321	<i>A. glutin.</i> „Orgiva“ <i>A. majus</i> rad (60036/85)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ (60040/97)	240	133	38
324	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60039/86)	<i>A. majus</i> rad <i>A. majus</i> „Zaragoza“ (60056/140)	240	190	43
329	<i>A. majus</i> rad <i>A. majus</i> „Zaragoza“ (60056/140)	<i>A. glutin.</i> „Orgiva“ <i>A. majus</i> rad (60036/85)	240	140	45
73	<i>A. majus</i> rad <i>A. glutin.</i> „Orgiva“ (60039/86)	<i>A. majus</i> rad <i>A. latifolium</i> (60048/176)	—	—	—
76	<i>A. glutin.</i> „Orgiva“ <i>A. majus</i> rad (60036/85)	<i>A. majus</i> rad <i>A. latifolium</i> (60048/176)	410	286	75
79	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60041/189)	<i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ <i>A. majus</i> rad (60037/96)	357	227	56

(Fortsetzung von Tabelle 36)

Saat-Nr. 1931	Eltern		Pikiert	Rad —	rad rad
	Mutter	Vater			
323	<i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ <i>A. majus</i> rad (60037/96)	<i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ <i>A. majus</i> rad (60070/205)	180	108	43
82	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ (60040/97)	<i>A. majus</i> rad <i>A. latifolium</i> (60048/176)	271	188	64
72	<i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ <i>A. majus</i> rad (60037/96)	<i>A. majus</i> rad <i>A. latifolium</i> (60048/176)	303	196	51
297	<i>A. Ibanyezii</i> „Chorro“ <i>A. majus</i> rad (60457/216)	<i>A. sempervirens</i> <i>A. majus</i> rad (60174/17)	51	32	10
81	<i>A. link.</i> „Cintra“ × „Cordoba“ (60045/162)	<i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ <i>A. majus</i> rad (60070/205)	164	53	—
327	<i>A. majus</i> rad <i>A. latifolium</i> (60046/172)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60041/189)	240	156	58
106	<i>A. sempervirens</i> <i>A. majus</i> rad (60178/17)	<i>A. majus</i> rad <i>A. Ibanyezii</i> „Cartagena“ (60126/22)	134	70	26
326	<i>A. majus</i> rad <i>A. link.</i> „Cintra“ × „Cordoba“ (60045/167)	<i>A. majus</i> rad <i>A. majus</i> „Zaragoza“ (60056/140)	120	66	12

Tabelle 37. Ergebnis der Selbstbestäubungen von
A. majus rad (60073/B. 285, unter S.-Nr. 348 : 60065/108)
A. glutinosum „Orgiva“ 21512/4139 (selbstfertile Mutante)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad —	rad rad
335	60528/286 × s	59	25	0	339	60537/286 × s	70	47	5
336	60529/286 × s	53	17	18	348	60503/285 × s	77	32	2

Tabelle 38
 Ergebnis der Selbstbestäubungen von
A. majus rad (60073/B.285, s. Tab. 37)

A. glutinosum „Orgiva“ 70157/3 (selbstfertil; aus Selbstung von 21512/4139)

Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad	Saat-Nr. 1931	Eltern	Pikiert	Rad	rad rad
281	60384/211 × s	289	216	15	286	60389/211 × s	389	261	32
282	60385/211 × s	257	83	91	287	60390/211 × s	183	57	37
283	60386/211 × s	149	53	40	288	60391/211 × s	145	41	36
284	60387/211 × s	261	150	24	289	60392/211 × s	322	78	69

Diskussion

Die besprochenen Versuche geben, soweit es ihr mehr orientierender Charakter erlaubt, folgenden Schlußfolgerungen Raum:

Zwischen der Selbstfertilität von *A. majus* und der Selbststerilität, wie sie bei den meisten Wildsippen angetroffen wird, besteht wohl nur, entgegen früheren Anschauungen ein monofaktorieller Unterschied. Der Faktor, welcher die Selbstfertilität von *A. majus* bedingt, scheint zu der Serie multipler Allele, welche die Selbststerilität der Wildsippen bewirkt, auch in einem allelomorphen Verhältnis zu stehen.

Die Bastarde zwischen *A. majus* und den selbststerilen Arten zeigen verschiedenartige Aufspaltung bezüglich der Selbstfertilität. Es erweckt den Anschein, als ob, je nach der verwendeten Wildart, in den F_1 -Bastarden vermöge der Anwesenheit des Selbstfertilitätsfaktors von *A. majus* die hemmende Wirkung des s-Allels im Griffel auf die Pollenkörner mit dem gleichen Allel mehr oder minder abgeschwächt würde, so daß also auch aus Selbstbestäubung von F_1 -Pflanzen selbststerile Nachkommen hervorgehen können.

Die schon anderweitig (Brieger 1930) näher formulierte Vermutung, daß die in F_2 -Generationen aus Kreuzungen zwischen radiärblütigem *A. majus* und selbststerilen Sippen in Erscheinung tretende normale Spaltung der radiären Blütenfaktors durch eine Koppelung des Faktors für zygomorphe Blütenform mit dem Selbststerilitätsallel bedingt sei,

wird durch unsere Versuche einwandfrei bestätigt. Denn in F_2 -Generationen, welche aus Kreuzungen von F_1 -Geschwisterpflanzen hervorgegangen sind, findet zum Teil eine normale 3:1-Spaltung, zum anderen Teil die abweichende Spaltung 1:1 statt. Die gleichzeitige Untersuchung der Selbststerilitätsverhältnisse dieser beiden Spaltungstypen führte zu der Schlußfolgerung, daß die Nachkommenschaften mit normaler Spaltung von rad aus Kreuzungen von F_1 -Geschwistern mit verschiedenem *s*-Allel hervorgegangen sein müssen, in welchem Falle also keine Hemmung der Pollenkörner mit *s* und Rad stattfand. Damit hat sich die bereits im speziellen Teil näher ausgeführte Hypothese Briegers über die Koppelung von Rad mit den Sterilitätsallelen als richtig erwiesen, und gleichzeitig scheint sich auch unsere Ansicht über die Beziehungen zwischen Selbstfertilität und Selbststerilität zu bestätigen.

Es ist aber für die Rad-Spaltungen bemerkenswert, daß sowohl in den Nachkommenschaften aus geselbsteter F_1 wie in denen aus Kreuzungen von Geschwisterpflanzen mit gleichem *s*-Allel das Verhältnis 1:1, wie wir es bei absoluter Koppelung erwarten müßten, nur selten eintritt. Meist ist ein Überwiegen der zygomorphen Pflanzen festzustellen. Zwischen den einzelnen Artkreuzungen scheinen dabei bestimmte spezifische Unterschiede zu bestehen. Am genauesten stimmen die Zahlenverhältnisse bei der Kreuzung *A. majus* × *A. glutinosum* „Orgiva“ und reziprok mit den Erwartungen überein. Auch Lotsy (1912) fand schon für die Nachkommen aus einer Kreuzung von *A. majus* × *A. glutinosum* eine ziemlich genaue Spaltung in 1 zygomorph:1 radiär, während bei der Kreuzung *A. molle* × *A. majus* in seinen Versuchen (1911) durchweg ein Mehr an zygomorphen Pflanzen zu bemerken war. In Baur's Kreuzung *A. hispanicum* „Segovia“ × *A. majus* war die Aufspaltung ebenfalls genau 50 % zygomorph:50 % radiär. Leider war die Sippe Segovia unter den von uns untersuchten Kreuzungen nicht vertreten. Bemerkenswert ist, daß auch bezüglich der Aufspaltung nach der Selbstfertilität bei der Kreuzung *A. majus* × *A. glutinosum* Orgiva die theoretische Erwartung voll erfüllt war, indem die Nachkommen aus Selbstbestäubung eines F_1 -Bastards praktisch nur selbstfertile Pflanzen lieferten (Tab. 5). Im Gegensatz hierzu zeigte die auf gleiche Weise begonnene F_2 -Generation der Kreuzung *A. Ibanyezii* „Cartagena“ × *A. majus* (Tab. 7) sowie die F_2 aus Kreuzung zweier „gleichkonstitutionierter“ Geschwister (Tab. 8, Saat-Nr. 189) sowohl ein Mehr an zygomorphen Pflanzen als auch eine beträchtliche Anzahl selbststeriler Individuen. Es ist demnach als ziemlich wahrscheinlich anzunehmen, wie wir schon weiter oben andeuteten, daß

in den F_1 -Bastarden die Hemmungswirkung des Sterilitäts-Allels gegenüber Pollen mit dem gleichen Allel mehr oder minder stark durch den Faktor für die Selbstfertilität von *A. majus* beeinflusst wird, und zwar in verschiedenen Speziesbastarden verschieden stark. Natürlich kann außerdem auch Koppelungsbruch in Wirkung treten. Alle diese Vermutungen müßten selbstverständlich an weit größerem Material unter genauester Berücksichtigung aller in Frage kommenden Beeinflussungen erst noch nachgeprüft werden. Besonders wichtig wäre die Untersuchung, ob die selbststerilen Individuen in der F_2 -Generation aus Selbstung tatsächlich homozygot bezüglich der s-Allele sind.

Ein Umstand verdient noch besondere Erwähnung, der zu häufig beobachtet wurde, als daß man ihn nur als „Versuchsfehler“ bewerten könnte. Es wurde nämlich bei den Nachkommen aus Geschwisterbestäubungen der Kreuzung *A. Ibanyezii* „Cartagena“ \times *A. majus* (Tab. 23, Saat-Nr. 183, 197 und 198) ein sehr hohes Verhältnis von zygomorphen zu radiären Individuen beobachtet (bis 10 : 1). Dasselbe war der Fall bei den Nachkommen aus Kreuzungen zweier F_1 -Bastarde verschiedener Herkunft von *A. majus* \times *A. glutinosum* „Orgiva“ (Tab. 20, Saat-Nr. 163), sowie bei zwei Nachkommenschaften aus Kreuzungen verschiedener F_1 -Speziesbastarde (Tab. 36, Saat-Nr. 190; 322), wobei in den beiden letztgenannten Fällen auch wieder die beiden Spezies *A. Ibanyezii* „Cartagena“ und *A. glutinosum* „Orgiva“ beteiligt waren. Eine Erklärung wäre mit der Annahme denkbar, daß die Pollenkörner mit dem Sterilitätsfaktor der Wildsippen und dem mit diesem gekoppelten Faktor Rad vor den „majus“-Pollenkörnern mit dem Faktor rad bei der Befruchtung bevorzugt werden. Eine ähnliche Beobachtung und Schlußfolgerung wurde schon bei den Nachkommenschaften gemacht, die aus Kreuzungen von radiärem *A. majus* mit selbstfertilen „Orgiva“-Pflanzen hervorgegangen waren.

Zum Schluß sei noch ein interessanter Fall mitgeteilt, der von Professor Baur im vergangenen Sommer beobachtet wurde und der für die Betrachtung unserer Versuche von Wert ist. Aus einer Bestäubung der selbststerilen Wildsippe *A. molle* „Monsech“ mit Pollen von *A. majus*, wobei die Blüten der ersteren nicht kastriert worden waren, gingen neben den typischen Bastarden auch reine „Monsech“-Pflanzen hervor. Es waren also offenbar durch Einwirkung des *majus*-Pollens auch „Monsech“-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt. Die Verträglichkeitsprüfung dieser „falschen Bastarde“ ist noch im Gange. Im Hinblick auf unsere Versuche ist aber aus dieser Tatsache schon zu entnehmen, daß bei *Antirrhinum*

offenbar entgegen früheren Beobachtungen doch eine Beeinflussung von natürlicherweise unverträglichem Pollen durch Pollen einer selbstfertilen Art in Erwägung zu ziehen ist.

Während der Drucklegung sind die Untersuchungen dieser „falschen“ Monsech-majus-Bastarde zu einem vorläufigen Abschluß gelangt mit dem Ergebnis, daß die muttergleichen Nachkommen, welche auch wieder selbststeril sind, in vier Unverträglichkeitsklassen zerfallen. Außerdem sind sie sämtlich mit dem „Monsech“-Elter in beiden Richtungen fertil. Daraus ergibt sich, daß die Entstehung dieser Pflanzen nicht etwa, wie zuerst angenommen, auf Befruchtung mit eigenem Pollen, sondern mit solchem einer anderen Pflanze derselben Sippe zurückzuführen ist. Weitere Untersuchungen über dieses Problem sind in Angriff genommen. Gr.

Zusammenfassung

1. Die Untersuchung der Fertilitätsverhältnisse zweier Nachkommenschaften, welche aus Rückbestäubung von F_1 -Bastarden zwischen *A. majus* und 2 selbststerilen Wildsippen mit Pollen der Wildeltern entstanden waren, brachte das Ergebnis, daß 50 % der Nachkommen selbstfertil und fertil mit dem Pollen des Wildelters, 50 % selbststeril und steril mit dem Pollen des Wildelters waren.

2. Die gleiche Untersuchung bei der Nachkommenschaft, bei der eine weiblich völlig sterile Pflanze der Sippe *A. linkianum* „Cintra“ als Wildelter benutzt worden war, ergab dagegen ein sehr starkes Überwiegen von selbstfertilen Individuen. Die „Cintra“-Pflanze scheint demnach physiologisch selbstfertil gewesen zu sein, was bisher infolge ihrer weiblichen Sterilität nicht in Erscheinung treten konnte.

3. Eine F_2 -Generation aus Selbstung eines F_1 -Bastards der Kreuzung *A. majus* \times *A. glutinosum* „Orgiva“ spaltete in 125 selbstfertile und 3 selbststerile Individuen.

4. Die Auszählung einiger F_2 -Generationen einer Kreuzung zwischen der selbststerilen Wildsippe *A. Ibanyezii* „Cartagena“ und einem radiären *A. majus* ergab 2 Kategorien von Aufspaltungen sowohl bezüglich der Selbststerilität wie der radiären Blütenform. Zwei Nachkommenschaften, eine aus Selbstbestäubung einer F_1 -Pflanze und eine aus Kreuzung von F_1 -Geschwistern, zeigten ein sehr hohes Spaltungsverhältnis von selbstfertilen zu selbststerilen Individuen und bezüglich der Blütenform eine Spaltung in ungefähr gleich viele zygomorphe und radiäre Pflanzen. Die dritte der untersuchten Nachkommenschaften, ebenfalls aus Geschwisterkreuzung, spaltete in selbstfertil und selbststeril ungefähr im

Verhältnis 2:1, bezüglich der Blütenform aber in einem sehr hohen Verhältnis von normalblütigen zu radiärbblütigen Individuen.

5. Die Untersuchung zahlreicher F_2 -Nachkommenschaften aus Kreuzungen von radiären *A. majus* mit verschiedenen selbststerilen Wildsippem, sowohl aus Selbstbestäubung von F_1 -Pflanzen wie aus Geschwisterkreuzungen, gab in bezug auf die Spaltung der radiären Blütenform ähnliche Ergebnisse wie die eben genannten. In den hohen Spaltungsverhältnissen war die 3:1-Spaltung vorherrschend.

6. Kreuzungen verschiedener F_1 -Speziesbastarde untereinander ergaben vorwiegend normale Spaltung der radiären Blütenform im Verhältnis 3:1, teilweise allerdings auch in einem höheren Verhältnis.

7. Bei der Kreuzung einer radiären *majus*-Pflanze mit einer heterozygot selbstfertilen Pflanze der Sippe *A. glutinosum* „Orgiva“ und einem selbstfertilen Abkömmling derselben zeigten sich in den F_2 -Generationen aus Selbstungen von F_1 -Pflanzen zwei Kategorien von Aufspaltungen bezüglich des rad-Faktors. Ein Teil spaltete nämlich im Verhältnis 1:1, ein anderer in einem sehr hohen Verhältnis.

8. Aus den Versuchen geht hervor, daß zwischen der Selbstfertilität von *A. majus* und der Selbstfertilität der Wildsippem nur ein monofaktorieller Unterschied besteht, und daß der Faktor, welcher die Selbstfertilität von *A. majus* bedingt, zu den Selbststerilitätsallelen ebenfalls in einem allelomorphen Verhältnis steht.

9. Weiterhin ist der Beweis erbracht, daß die schon von Baur und Lotsy beobachtete abweichende Spaltung des radiären Blütenfaktors in Spezieskreuzungen zwischen *A. majus* und selbststerilen Wildsippem auf einer Koppelung des Faktors für zygomorphe Blütenform mit den Selbststerilitätsallelen beruht.

10. Infolge der besonderen physiologischen Wirksamkeit der Faktoren für Selbstfertilität und Selbststerilität, die sich in der Beeinflussung der männlichen Geschlechtszellen durch den zu befruchtenden Sporophyten äußert, sind die Begriffe Dominanz und Rezessivität im sonst üblichen Sinne nicht anwendbar.

11. In den verschiedenen Speziesbastarden scheint eine mehr oder minder starke Beeinflussung der Sterilitätsallele durch den Selbstfertilitätsfaktor möglich zu sein, so daß auch an und für sich unverträgliche Kombinationen zustande kommen können.

12. Bei Kreuzbestäubungen zwischen F_1 -Bastarden mit verschiedenen Sterilitätsallelen scheint in manchen Fällen eine Bevorzugung der Pollenkörner, die ein s-Allel führen, gegenüber denjenigen, die den Selbstfertilitätsfaktor von *A. majus* besitzen, stattzufinden.

Literaturverzeichnis

- Baur, E., Einführung in die Vererbungslehre. Berlin, Gebr. Borntraeger (1911, 1914, 1919, 1922, 1930).
- Über Selbststerilität und über Kreuzungsversuche einer selbstfertilen und selbststerilen Art in der Gattung *Antirrhinum*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **21**, S. 48—52 (1919).
 - Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica **4** (1924).
- Brieger, F., Über genetische Pseudofertilität bei der selbststerilen *Nicotiana Sanderae* hort. Biol. Zbl. **47**, S. 122—128 (1927a).
- Über die Genetik und Physiologie der Selbststerilität. Naturwiss. **15**, S. 734—749 (1927b).
 - Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Berlin, Julius Springer (1930).
 - and A. I. Mangelsdorff, Linkage between a flower colour factor and self-sterility factors. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **12**, S. 248—255 (1926).
 - — Linkage between morphological characters and factors for self-sterility. Mem. Hort. Soc. New-York **3**, S. 369—371 (1927).
- Correns, C., Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Zbl. **33**, S. 389—423 (1913).
- Individuen und Individualstoffe. Die Naturwiss. **4**, S. 183—213 (1916).
 - Neue Untersuchungen an selbststerilen Pflanzen. Biol. Zbl. **48**, S. 759—768 (1928).
- East, E. M., Studies on self-sterility III. The relation between self-fertile and self-sterile plants. Genetics **4**, S. 341—345 (1919).
- The physiology of self-sterility in plants. The Journ. of Genetics **8**, S. 403—416 (1926).
 - Self-sterility. Bibliographia Genetica **5**, S. 331—368 (1929).
 - and A. J. Mangelsdorff, The genetics and physiology of self-sterility in *Nicotiana*. Mem. Hort. Soc. New-York **3**, S. 321—323 (1927).
 - and S. H. Yarnell, Studies on self-sterility VIII. Self-sterility allelomorphs. Genetics **14**, S. 455—487, 1929.
- Filzer, P., Die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **41**, S. 137—197 (1926).
- Gruber, F., Über Selbststerilität und Selbstfertilität bei *Antirrhinum*. Diss. Landw. Hochschule, Berlin (1930).
- Über die Verträglichkeitsverhältnisse bei einigen selbststerilen Wildsippen von *Antirrhinum* und über eine selbstfertile Mutante.
- Lehmann, E., The heredity of self-sterility in *Veronica syriaca*. Mem Hort. Soc. **3**, S. 313—320 (1926).
- Selbststerilität, Heterostylie. Handb. d. Vererbgs. **2**, Berlin, Borntraeger (1928).
- Lotsy, J. P., Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*, IV. Congr. Internat. de Génétique, Paris, S. 416—428 (1911).
- Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **8**, S. 325—333 (1912).