

II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste.

Von G. v. Ubisch, Berlin-Lichterfelde.

Eingegangen 23. November 1917.

Einleitung.

Diese Arbeit ist eine Erweiterung und Fortführung meiner beiden früheren Arbeiten über denselben Gegenstand: Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkoppelung bei Gerste (diese Zschr. XIV, S. 226—237, 1915) und Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste (diese Zschr. XVII, S. 120—152, 1916). Da ich die Arbeit in dieser Form als Faktorenanalyse voraussichtlich nicht weiterführen werde, habe ich auch allerlei Hypothetisches mit beschrieben in der Hoffnung, daß andere Forscher, die über dasselbe Thema arbeiten, vielleicht Klarheit in die Sache bringen können.

Die Ursache, die mich zu dieser Arbeit veranlaßte, war, wie ich schon 1916 betont habe, praktischer Natur. Ich habe mich daher auch bemüht, alle Spekulationen beiseite zu lassen, um die Lektüre für Praktiker nicht ganz ungenießbar zu machen. Es wird sich zeigen, daß eine ganze Anzahl theoretisch interessanter Fälle auftreten, auf die ich hoffe, in einer andern Arbeit zurückkommen zu können.

Die Verhältnisse liegen bei Gerste für eine Faktorenanalyse sehr günstig, da sie fast durchgängig blüht, wenn die Ähre noch in der Scheide sitzt, wir also keine Fremdbestäubung zu befürchten brauchen, ebensowenig wie Degenerationserscheinungen durch Inzucht. Obwohl ich sechs Jahre lang die verschiedensten Formen nebeneinander kultiviert habe, ist mir nie ein Fall von Fremdbestäubung vorgekommen. Das steht im Widerspruch mit dem, was vielfach in der Literatur über Neigung der Nutans-Formen zur Fremdbestäubung behauptet worden

ist. Dabei ist die Gefahr bei einem Zuchtbetrieb im großen lange nicht so groß wie bei mir, wo 100 verschiedene Beete zu je etwa 100 Pflanzen dicht nebeneinander kultiviert wurden. Bei meinen diesjährigen Versuchen, wo ich etwa 10000 Pflanzen gezogen habe, waren unter den reinen Linien keine „falschen“ Pflanzen, in den Beeten mit Kreuzungen drei. Bei allen dreien konnte ich mit absoluter Sicherheit sagen, in welches Beet sie gehörten. Es war regelmäßig eins der vorhergehenden. Da ich beim Auspflanzen nicht beständig dabei sein konnte, ist dieser Fehler leicht verständlich. Ich glaube daher, daß man vorsichtig sein sollte, ehe man bei Gerste von Fremdbestäubung redet, und es jedenfalls nur dann tun, wenn man von der tadellosen Beschaffenheit des Materials und der Kultur überzeugt sein kann.

Kulturmethode.

Über meine Kulturmethode möchte ich einiges bemerken. Ich habe, da ich nur mit Sommergerste gearbeitet habe, die Körner um den 1. April in Töpfe oder ins kalte Mistbeet ausgesät und sie 14 Tage bis vier Wochen später ins freie Land pikiert. Dies etwas umständliche Verfahren wurde deshalb gewählt, weil ich keine Lücken durch unvollkommene Keimfähigkeit haben wollte, da der verschieden große Raum, den eine Pflanze zur Verfügung hat, viele Eigenschaften beeinflußt. Zum Auspflanzen bediente ich mich eines einfachen Rahmens, der mit Bindfäden überspannt war (Fig. 1). Die Breite entsprach der Breite meiner Beete = 1,05 m lichte Weite. Er wurde quer über das Beet gelegt und in die Mitte jedes Vierecks eine Pflanze pikiert. Der Abstand in der Reihe betrug 10 cm, der Reihen voneinander 15 cm. Die Anordnung der Bespannung war so gewählt, daß man, nachdem die letzte Reihe pikiert war, den Rahmen ohne Verletzung der Pflanzen so weiter legen konnte, daß die letzte Reihe jetzt die erste wurde.

Den Einfluß des Abstandes zeigt folgende kleine Tabelle, wo Pflanzen derselben reinen Linie H 40 und zwar von drei Pflanzen je ein

	Abstand weit	Abstand eng
Pflanzenhöhe	70,6 cm	62 cm
Grannenlänge	15,6 „	14,2 „
Bestockung	3,9 Halme	1,6 Halme
Ertrag pro 100 Pflanzen	191 g	62,9 g

Teil der Nachkommen im Abstand 10×15 und ein Teil im Abstand $5 \times 7,5$ cm ausgepflanzt wurden.

Man sieht aus der Zusammenstellung zweierlei: 1. daß für Vererbungsversuche nur unter ganz gleichen Bedingungen gezogene Pflanzen vergleichbar sind, 2. daß es sich für die Züchtung, die möglichst viel Nachkommen desselben Materials züchten will, empfiehlt, die Pflanzen nicht zu eng zu pflanzen. (Ein allzugroßer Abstand ist natürlich auch nicht zweckmäßig, weil dann die Ähren spät und zu ungleicher Zeit reifen, die Pflanzen sich gegenseitig nicht genügend gegen Wind und Wetter schützen, und der Boden nicht genügend ausgenutzt wird.)

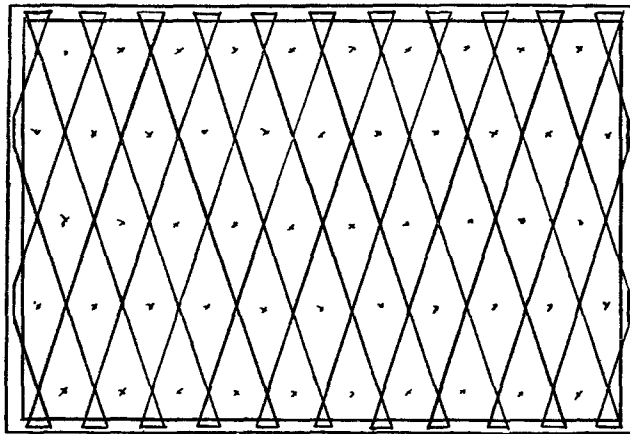


Fig. 1.

Es ist noch einem Einwande zu begegnen, der vielfach von Praktikern gemacht wird, daß nämlich unter so abnormen Bedingungen (säen, pikieren) gezogene Gerste sich abnorm verhalten müsse, und man aus ihr keine allgemeingültigen Schlüsse ziehen könne. Sie verhält sich nicht anders abnorm gegenüber feldmäßig gebauter Gerste als sich ein gut gehaltenes Feld einem schlecht gehaltenen gegenüber verhält: sie ist üppiger und ertragreicher, an den Eigenschaften wird nichts geändert.

Wir kommen damit zu einem anderen Punkte, der großen Abhängigkeit der Gerste von äußeren Einflüssen. Als Beispiel seien die mittleren Halmlängen (ohne Ähre) der reinen Linien im Jahre 1916 und 1917 gegeben. Sie sind nach der Länge von 1916 geordnet.

H	1916	1917	Reihenfolge 1917 bezogen auf 1916
34	52,6 cm	26,76 cm	1
11	71,6 "	31,1 "	2
37	74 "	46 "	7
10	80,1 "	39,72 "	5
40	92,5 "	46,98 "	8
29	103,6 "	37,3 "	4
20	105,4 "	34,25 "	3
9	111 "	49,65 "	9
4	118,3 "	44,77 "	6

Während also die Halmlängen 1916 von 52,6—118,3 cm variierten, variieren sie 1917 nur von 26,76—49,65 cm. Die längste Sorte ist 1917 noch nicht einmal so lang wie 1916 die kürzeste. Dazu kommt, daß die Reihenfolge nicht einmal dieselbe bleibt, H 37 steht 1916 an dritter, 1917 an siebenter Stelle usw. 1917 war bekanntlich ein abnorm trockener Sommer; in Petkus/Mark, wo die Pflanzen kultiviert wurden, gab es im April 25,4 mm, Mai 15,0 mm, Juni 17,4 mm Niederschläge und erst im Juli, als die Pflanzen z. T. schon geerntet waren, fielen 65,3 mm. 1916 hatte ich meine Kulturen in Luckenwalde/Mark. Einmal war das Jahr bedeutend feuchter, dann konnte ich sie in der ersten Entwicklungszeit öfters gießen.

Eine solche Abhängigkeit von äußeren Bedingungen, eine so große Modifikationsbreite, erschwert natürlich eine Analyse sehr, wenn man es, wie wir hier fast durchgängig, mit quantitativen Eigenschaften zu tun hat.

Bei der Auswertung meiner Resultate habe ich mich meist der graphischen Methode bedient, da sie die einzige zu sein scheint, die bei der Häufung von Faktoren und Faktorenkoppelungen ein einigermaßen übersichtliches Bild gibt. Indem ich die Elternpflanzen jedes Jahr in ungefähr 100 Exemplaren zum Vergleich mit gezogen habe, konnte ich mittels der Kurven stets feststellen, ob die Eltern sich in mehr als einem Faktorenpaar unterscheiden, ganz unabhängig von dem Spaltungsverhältnis. Nehmen wir ein konkretes Beispiel. Die Spaltung in F_2 sei 3:1. Handelt es sich nur um ein Faktorenpaar, so muß die rezessive Kurve denselben Gipfelpunkt haben wie der rezessive Elter, ja mit derselben Anzahl dieselbe Kurve geben. Die dominierende Kurve muß dagegen nach dem rezessiven Gebiet verschoben sein im Verhältnis zur Kurve des dominierenden Elter. Ist dies nicht der Fall, so

müssen mehrere Faktorenpaare im Spiel sein. Je nachdem, ob in F_2 , F_3 usw. die rezessiven Kurven $\geq P_1$ und die dominierenden $\geq P_2$ sind, müssen verschieden viel Faktorenpaare angenommen werden, die die Eigenschaft modifizieren.

Zur Nomenklatur möchte ich nochmals bemerken, daß die reinen Linien als H (= Hordeum) 1—40 bezeichnet sind, die Kreuzungen und höheren Generationen zur Unterscheidung mit 01—0337. Am Schlusse der Arbeit befindet sich wieder eine Beschreibung der Linien, mit denen gearbeitet wurde.

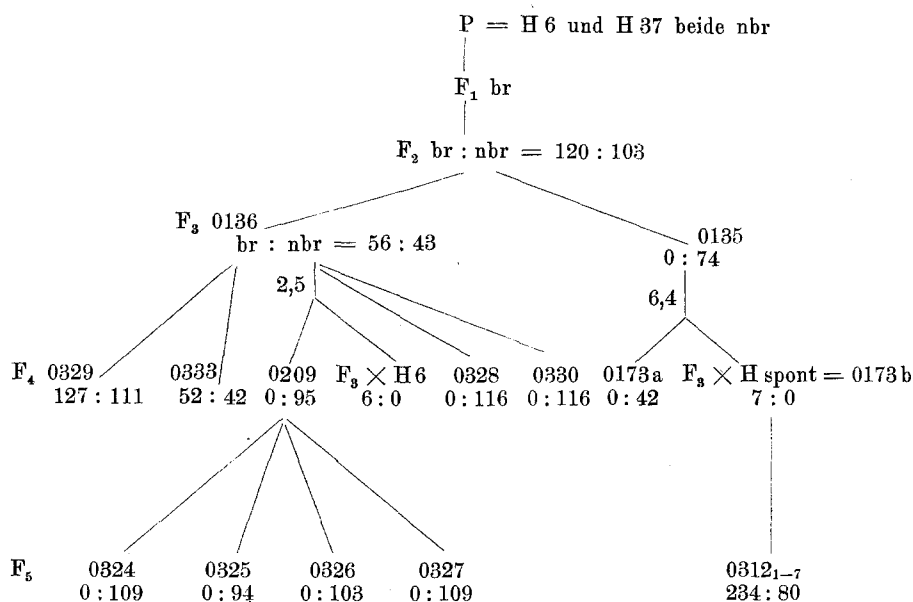
I. Brüchigkeit der Spindel.

Ich habe 1915¹⁾ das Auftreten von Exemplaren mit brüchiger Spindel in Kreuzungen von Kulturgersten, die selbst nicht brechen, beschrieben und die Zahlenverhältnisse angegeben, unter denen diese neue Eigenschaft auftritt. Danach kommen in der zweiten Generation einer solchen Kreuzung neun brüchige auf sieben nichtbrüchige Exemplare. Bei diesem Zahlenverhältnis handelt es sich stets um zwei Faktorenpaare, die homo- oder heterozygotisch, aber gemeinsam vorhanden sein müssen, damit die neue Eigenschaft auftritt. Die Faktoren für Brüchigkeit waren B und R genannt worden. In der dritten Generation wird ein Teil der brüchigen Exemplare konstant brüchig bleiben (BBRR); ein Teil wird im Verhältnis 3:1 spalten (BBRr und BbRR), ein Teil schließlich wird wieder wie F_2 spalten (BbRr). Die nichtbrüchigen Exemplare werden konstant nichtbrüchig bleiben, ihre Genenformel kann man nur durch Rückkreuzungen mit den Eltern oder anderen Formen bekannter Zusammensetzung feststellen.

1915 erstreckten sich meine Versuche erst bis F_2 , ich habe jetzt die Analyse bis F_3 weiter geführt und gebe auf S. 70 einen kleinen Stammbaum nebst den Spaltungszahlen wieder.

Daraus geht hervor, daß das Beet 0136 aus der F_3 -Generation die Formel BbRr hatte, da es im Verhältnis $56:43 = 9:7$ spaltet. Zwei brüchige Exemplare geben die F_4 -Generationen 0329 und 0333, beide ebenfalls BbRr. Von den nichtbrüchigen Exemplaren aus F_3 wurde eine (Reihe 2, Platz 5 des Beetes) mit H 6 rückgekreuzt und die nichtgekreuzten Ähren als 0209 ausgesät. Da alle sechs Pflanzen

¹⁾ G. v. Ubisch, Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkoppelung bei Gerste. Diese Zschr. Bd. XIV, Heft 3/4, S. 226—237, 1915; siehe auch Publ. 1916, S. 148—152.



der Rückkreuzung brechen, des Kontrollbeetes dagegen nicht, muß die Pflanze 0136_{2,5} die Formel BBrr gehabt haben, da wir für H 6 die Formel bbRR angenommen hatten. Dieselbe Formel haben das F₄-Beet 0209 und die F₅-Beete 0324—0327. Auf den rechten Ast des Stammbaumes komme ich gleich zu sprechen.

Die Tabelle I gibt einige Werte für F₃-, F₄- und F₅-Generationen und Rückkreuzungen der Kreuzung 06 = H 11 × 29 wieder. Leider gelingt es bei Gerste schwer, Rückkreuzungen in genügender Zahl zu machen, da an einer Pflanze nicht mehr als 1—4 Ähren sind und man einige davon als Kontrollbeet zurückbehalten muß. Andererseits darf man auch nicht zuviel Körner einer Ähre kastrieren und fremdbestäuben, weil sie sich dann schlecht entwickeln. Eigentlich wäre hier eine Rückkreuzung derselben Pflanze mit beiden Eltern erforderlich gewesen, doch scheint mir das Resultat auch ohne dies gesichert.

Unsere weitere Annahme war, daß *Hordeum spontaneum*, das als Stamm-pflanze der Kulturgersten angesehen wird, beide Faktorenpaare enthält. Dies gründet sich einmal auf die starke Spindelbrüchigkeit, andererseits auf die Zahlenangaben von Biffen¹⁾, der *Hord. spont.* mit Kulturgersten kreuzte. Die Art, wie bei der Wildgerste die Spindelglieder

¹⁾ Näheres siehe Publ. 1915.

Tabelle I.
Kreuzung H 11 \times 29.

Nr.	Gene- ration	Jahrgang	Eltern- pflanze	An- zahl	br:nbr	Theor. Verh. und exp. und theor. F.	Spal- tung	Formel
06	F ₂	1914	Br	147	83 : 64	9,03 : 6,97 \pm 0,03 \pm 0,66	9 : 7	BbRr
0122	F ₃	1915	Br	62	40 : 22	10,3 : 5,7 \pm 1,3 \pm 1,01	9 : 7	"
0179	F ₄	1916	0122 _{1,3} Br	99	53 : 46	8,56 : 7,44 \pm 0,44 \pm 0,80	9 : 7	"
0180	F ₃ \times H 11	1916	0122 _{1,3} Br	7	4 : 3		2 : 2	BB (Rr + rr)
0123	F ₃	1915	Br	79	49 : 30	8,55 : 7,45 \pm 0,45 \pm 0,89	9 : 7	BbRr
0181	F ₄	1916	0123 _{4,2} Br	74	45 : 29	9,75 : 6,25 \pm 0,75 \pm 0,92	9 : 7	"
0182	F ₃ \times H 11	1916	0123 _{4,2} Br	8	3 : 5		2 : 2	BB (Rr + rr)
0271	F ₅	1917	0181 Br	168	93 : 75	8,85 : 7,15 \pm 0,15 \pm 0,61	9 : 7	BbRr
0272	F ₅	1917	0181 Br	51	30 : 21	9,41 : 6,59 \pm 0,41 \pm 1,11	9 : 7	"
0126	F ₃	1915	Br	25	19 : 6	3,04 : 0,96 \pm 0,04 \pm 0,35	3 : 1	BBRr oder BbRR
0132	F ₃	1915	Br	93	71 : 22	3,05 : 0,95 \pm 0,05 \pm 0,18	3 : 1	" "
0133	F ₃	1915	Br	104	56 : 48	8,62 : 7,38 \pm 0,38 \pm 0,77	9 : 7	BbRr
0199	F ₄	1916	0133 _{13,1} NBr	88	0 : 88		0 : 16	bbRR oder bbRr
0200	F ₃ \times H 11	1916	0133 _{13,1} NBr	1	1 : 0			BBrr \times bbRR oder \times bbRr

auseinander brechen, gibt Textfigur 2 wieder. Die Trennungslinie geht ohne Berücksichtigung der Zellen schnurgerade ihren Weg. Oben rechts findet sich das von Schindler beschriebene Gewebestück, das aber hier aus parenchymatischen Zellen mit starken Verdickungsschichten besteht. (Siehe Arbeit 1915.) Die beiden Spindelglieder gehören nicht zusammen, entsprechen sich aber vollkommen. Zur Kontrolle der für *Hord. spont.* angenommenen Formel BBRR wurden Kreuzungen mit H 6, H 37 und einer nichtbrüchigen Pflanze aus der F₃-Generation von H 6 \times 37 gemacht. Die Resultate sind in Stammbaum I rechter Ast und Tabelle II wiedergegeben. Da wir bei der nichtbrüchigen Pflanze 0135_{6,4} nicht wissen können, ob sie BBrr, Bbrr, bbRR, bbRr oder brrr heißen hat, sind in F₂ die Zahlenverhältnisse 3 : 1, 9 : 7 und

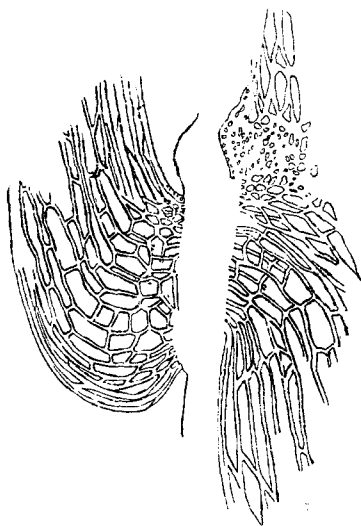


Fig. 2.

Auseinandergebrochene Spindelglieder von *Hordeum spontaneum* (gez. mit 120facher Vergrößerung).

21:11 von vornherein möglich. Da das Zahlenverhältnis 3:1 auftritt, muß sie entweder BBrr oder bbRR gewesen sein.

Tabelle II.

No.	Gene- ration	Eltern	An- zahl	br: nbr	theor. Verb. + exp. + theor. Fehler	Formel
0310	F ₂	H sp × H 6	34	25:9	2,94:1,06 ± 0,06 ± 0,30	BbRR
0311	F ₂	H sp × H 37	62	49:13	3,16:0,84 ± 0,16 ± 0,22	BBRr
0320		H 37 × (H sp × 37)	11	7:4	1:1	BB (Rr + rr)
0321		(H sp × 37) × 37	5	4:1	1:1	BB (Rr + rr)
0312	F ₂	H sp × 0135	314	234:80	2,98:1,02 ± 0,02 ± 0,10	BBRr oder BbRR

Wie ich schon 1915¹⁾ erwähnt habe, gibt es Punkte, die uns annehmen lassen, daß die Dinge nicht immer so einfach liegen, wie es hier beschrieben und durch Zahlen belegt ist. Das ist einmal der Umstand, daß nicht alle Kreuzungen gleich brüchig sind. Ferner, daß man in F₁ immer mit Leichtigkeit feststellen kann, ob die Pflanzen brüchig sind, in F₂ aber oft zweifelhaft ist, in welche Kategorie man eine Pflanze rechnen soll, trotzdem doch die am wenigsten brüchigen Kombinationen unserer Annahme nach ebenso wie F₁ = BbRr heißen (abgesehen von den Kreuzungen mit *Hord. spont.*). Dazu kommt, daß einige Kulturgersten an der Spitze etwas brüchig sind, andere überhaupt an Spindel, Grannen, Spelzen und Stroh spröde wie Glas und brechen, wo man sie anfaßt.

Die Ursachen dafür scheinen mir in der Hauptsache folgende zu sein:

1. Abhängigkeit der Brüchigkeit von der Ährendichte.

Aus rein mechanischen Erwägungen ist es klar, daß kurze dicke Spindeln viel weniger zum Auseinanderbrechen neigen als lange dünne.

1918 erhielt ich in drei F₃-Beeten der Kreuzung H 34 × 27 folgende Spaltungszahlen:

Nr.	Locker und gestaucht brüchig: nichtbrüchig	Nur locker brüchig: nichtbrüchig	Theoretisch 9:7 brüchig: nichtbrüchig
0361	34:37	33:23	32:24
0362	78:120	69:58	71:56
0363	91:91	73:58	74:57

¹⁾ 1915, S. 228 und 230.

Während also die Verhältniszahlen für lockere und gestauchte Ähren ganz herausfallen, stimmen die für lockere allein glänzend mit dem verlangten Verhältnis überein. Da nun die F_1 -Generation zwischen lockeren und gestauchten Gersten stets locker ist, ist hierdurch erklärt, warum in F_1 die Analyse stets leicht, in den höheren Generationen oft schwer ist. Ebenso, weshalb verschiedene Kreuzungen verschieden brüchig sind; in einem Falle sind beide Eltern locker, also alle Nachkommen ebenfalls locker und daher leicht analysierbar (z. B. die oben untersuchte Kreuzung H 11 \times 29); im anderen Falle ist einer der Eltern gestaucht und ein Teil der Nachkommen ebenfalls und daher schwer analysierbar (alle Kreuzungen, die H 34 und H 37 enthalten).

Dabei ist keiner der Brüchigkeitsfaktoren mit Lockerkeit gekoppelt, es handelt sich hier nicht um eine genetische Koppelung, sondern um eine physiologische Korrelation.

2) Abhängigkeit der Brüchigkeit von Außenbedingungen.

In trockenen Jahren äußert sich die Brüchigkeit viel weniger als in feuchten. Der nasse Sommer 1914 und das feuchte Klima von Münster waren geradezu ideal für diese Untersuchung, der abnorm trockene Sommer 1917 ungemein ungünstig.

Eine schöne Bestätigung hierfür erhielt ich ungewollt 1918. Das Jahr 1918 war bekanntlich bis zum Juli ungemein trocken in der Mark, wo die Regenperiode gerade zur Ernte einsetzte. Die Niederschläge in den einzelnen Monaten waren in Falkenrehde/Potsdam folgende: März 7,7 mm; April 31,3 mm; Mai 26,5 mm; Juni 46 mm. Meine Pflanzen standen auf einem besonders trockenen Acker, der obendrein leicht verkrustete. Quer durch das Versuchsfeld zogen sich zwei dem Auge kaum bemerkbare Senkungen, die aber groß genug waren, das Regenwasser aufzusammeln (es handelte sich in diesem Jahre meist um Gewitterregen). In der einen Senkung befanden sich die beiden Beete 0339₄ und 0339₅, während 0339₁₋₃ und 0339₆ auf beiden Seiten davon im Trockenen standen. 0339 ist die F_2 -Generation einer Kreuzung H 4 \times 37, die Nummern 1—6 bedeuten die Nachkommen sechs verschiedener (aber selbstverständlich genetisch gleicher) F_1 -Pflanzen. Die größere Feuchtigkeit von 0339₄ und 0339₅ veranlaßte, daß diese Beete nicht nur üppiger waren und später reiften, sondern auch eine größere Anzahl brüchiger Individuen aufwiesen (allerdings erreichten auch sie den theoretischen Wert nicht wegen der großen Dürre dieses Jahres). Das Gesagte illustriert folgende kleine Tabelle:

Beetnummer	Brüchig : nichtbrüchig	Anzahl	% Brüchig	
0339 ₁	30 : 94	124	0,24	} trockener
0339 ₂	34 : 65	99	0,34	
0339 ₃	45 : 70	115	0,39	
0339 ₄	42 : 55	97	0,43	} feuchter
0339 ₅	51 : 65	116	0,45	
0339 ₆	31 : 53	84	0,37	} trockener

Ich glaube, daß auf diese Modifikationsbreite die abweichenden Zahlenverhältnisse zu schieben sind, die z. B. von E. Schiemann¹⁾ erwähnt werden, wenn ich auch einen Modifikationsfaktor nicht in Abrede stellen will. Bedenken muß man auch eins, nämlich daß es sich hier um quantitative Faktoren handelt. Der mittlere theoretische Fehler, der im Verein mit dem experimentell gefundenen Fehler angibt, ob die Abweichung von einem angenommenen Zahlenverhältnis größer als erlaubt ist, berücksichtigt aber nur die durch geringe Anzahl bedingte Abweichung, also die Abweichung bei alternativer Vererbung. Er wird 0, wenn die Anzahl sehr groß wird, da er umgekehrt proportional der \sqrt{n} . Der durch Modifikationsbreite bedingte Fehler braucht aber bei größerem Material nicht unbedingt kleiner zu werden. Der bei quantitativen Faktoren erhaltene Fehler setzt sich demnach zusammen aus dem tatsächlichen Fehler, der durch die Anzahl bedingt ist und der gleich dem Fehler bei alternativer Vererbung ist, und dem Beobachtungsfehler, bedingt durch die Übergänge von einer Kategorie in die andere. Für diesen letzten Fehler wird sich schwer eine Formel finden lassen, ist er doch eine sehr komplexe Größe, bei der die Person des Beobachters (seine Beobachtungsgabe, Erfahrung usw.) eine große Rolle spielt.

Obwohl die Sache hier keine große Bedeutung hat, habe ich doch gleich die erste Gelegenheit benutzen wollen, um auf die Schwierigkeit einer quantitativen Analyse hinzuweisen und zu betonen, daß es mir keine Veranlassung zu sein scheint, eine Spaltungsformel zu verwerfen, weil der experimentelle Fehler etwas größer ist als der theoretisch berechnete. Wenn man, wie es später bei den Koppelungen der Fall sein wird, sieben verschiedene Faktorenpaare auf einmal berücksichtigen muß, die sich zum Teil gegenseitig beeinflussen, wird diese Bemerkung ihre Berechtigung finden.

¹⁾ E. Schiemann. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1917, Nr. 6, S. 395.

Ich komme nun auf die Spaltungsverhältnisse zurück, die E. Schiemann angibt. Es handelt sich da um Spaltungszahlen bei Kreuzungen von Kulturgersten mit *Hord. spont.* 1. nach Liebscher, der in $F_2 = 54 : 11$ findet, 2. nach ihren eigenen Versuchen, wo sie die Verhältnisse $290 : 63$ und $33 : 22$ findet. Fügen wir noch die von mir gefundenen Werte der Kreuzung $H \text{ spont} \times H 6 = 49 : 13$ hinzu und berechnen den theoretischen Fehler.

Tabelle III.

Nr.	Anzahl	br : nbr	Verh. 3 : 1	Exp. Fehler	Theor. Fehler	Beobachter
1	65	54 : 11	3,32 : 0,68	$\pm 0,32$	$\pm 0,22$	Liebscher
2	353	290 : 63	3,28 : 0,72	$\pm 0,28$	$\pm 0,09$	Schiemann
3	55	33 : 22	2,40 : 1,60	$\pm 0,60$	$\pm 0,23$	"
4	62	49 : 13	3,16 : 0,84	$\pm 0,16$	$\pm 0,22$	v. Ubisch

Mit Ausnahme der zweite Reihe ist die Individuenzahl zu klein für solche Versuche, der einzige Fall, wo das Überschreiten des theoretischen Fehlers bedenklich sein könnte, ist also Reihe 2. Bei dieser ist aber E. Schiemann ein merkwürdiges Versehen passiert. Sie schreibt wörtlich: „Ich selber fand bei Kreuzung von *H. spontaneum* mit einer sechszeiligen Nacktgerste in F_1 die volle Brüchigkeit der Wildgerste, in F_2 aber nicht das zu erwartende Verhältnis $3 : 1$ bzw. $1,28 : 1$, sondern $290 : 63 = 4,5 : 1$, — oder, wenn man die nur schwach an der Spitze brüchigen zu den nichtbrüchigen rechnet $303 : 50 = 6 : 1$.“ (Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß es, worauf schon Johannsen¹⁾ aufmerksam gemacht hat, sehr unzweckmäßig ist das Verhältnis $290 : 63$ zu $4,5 : 1$ zu berechnen, es muß vielmehr $= \frac{290 \cdot 4}{290 + 63} = 3,28 : 0,72$ heißen, wenn es mit dem Zahlenverhältnis $3 : 1$ verglichen werden soll.) Wenn nun die Verfasserin, wie sie schreibt, die nur schwach an der Spitze brüchigen zu den nichtbrüchigen zählen will, so muß sie sie doch das erste Mal zu den brüchigen gerechnet haben! Dann heißt aber das zweite Verhältnis $277 : 76 = 3,14 \pm 0,14 \pm 0,09$, der experimentelle Fehler ist also kaum größer als der theoretische! Wer einmal mit Gerste gearbeitet hat, weiß, daß viele Kulturgersten gelegentlich an der Spitze schwach brüchig sind, diese sind bei unserer Einteilung also selbstverständlich zu nichtbrüchig zu zählen.

¹⁾ Johannsen, Elemente usw., S. 509.

Bevor nicht noch genaueres Zahlenmaterial vorliegt, oder eine andere Methode zur Bestimmung brüchiger und nichtbrüchiger Exemplare gefunden ist, möchte ich mir daher an den zwei Faktorenpaaren genügen lassen.

Für die Praxis ist das Ergebnis von Wichtigkeit, daß der gewünschte Fall, der nichtbrüchige, rezessiv ist und daß, da keine Kopplung mit anderen Eigenschaften vorzuliegen scheint, man aus jeder Kreuzung die gewünschten Eigenschaften mit Nichtbrüchigkeit vereint erhalten kann.

II. Ährendichte¹⁾.

Die Ährendichte wurde 1916¹⁾ von mir als „Spindelgliedlänge“ im mittleren Drittel der besten Ähre gemessen. Danach wurden Ähren mit $> 3,5$ mm Spindelgliedlänge als locker bezeichnet, mit $< 3,5$ mm als gestaucht. Ich habe mich nun in dieser Arbeit meist einer anderen Meßmethode bedient, die mir größere Genauigkeit versprach und außerdem bequemer war, nämlich den Platz von 10 Körnern gemessen von der Basis des zweituntersten bis zur Spitze des elften Kornes. Durch die größere Länge dividiert sich der etwaige Fehler. Die neue Meßmethode ist natürlich der alten streng korrelativ. Die Umrechnung stellt eine schräge Linie dar. Der Zunahme des Spindelglieds um 0,5 mm entspricht eine Zunahme der Lockerheit um 8 mm. Für 1,5 mm haben wir 27 mm, für 2 mm = 35 mm, usw. für 5,0 mm = 83 mm.

Die verwendeten reinen Linien hatten danach 1917 folgende Lockerheit:

Nr.	Lockerheit	Genenformel	
H spont.	92,00 mm	LLMMNN	} locker
H 40	86,43 "	LLMMnn	
H 27	86,00 "		
H 6	85,52 "		
H 10	78,86 "	LLmmNN	
H 4	78,19 "		
H 11	77,76 "		
H 29	75,40 "		
H 9	72,05 "	LLmmnn	} gestaucht
H 20	66,63 "		
H 15	63,61 "		
H 37	50,44 "	llMMnn	
H 34	33,30 "	llmmnn	

¹⁾ Arbeit 1916, S. 121—126.

Aus der großen Zahl verschiedener Dichten geht schon hervor, daß wir es hier nicht mit nur einem Faktorenpaar zu tun haben können, wie es aus dem 1916 durchgängig erhaltenen Spaltungsverhältnis 3:1 auf den ersten Blick hervorzugehen scheint. Andererseits beweist gerade dies Spaltungsverhältnis, daß ein Faktorenpaar die Abgrenzung der beiden Kategorien locker und gestaucht bewirkt: es ist der 1916 definierte Faktor L, der dominiert. Der Faktor M ist so zu definieren, daß er „lockere dichte Ähren“ bedingen soll, N eine ähnliche Funktion ausübt wie M, nur in geringerem Maße. Wenn weder M noch N vorhanden sind, ist lmmnn manchmal gestaucht. Andererseits spaltet lMm im Verhältnis 3:1 halblocker:gestaucht, nur liegt hier natürlich das Maximum niedriger als in Gegenwart von L.

Aus den Kreuzungen geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß die reinen Linien die ihnen auf Seite 76 zugeschriebenen Genenformel haben. (Nach der Lockerkeit allein sollte man z. B. annehmen, daß H 6 nicht LLmmNN sondern LLMMnn heißt, es kann aber nach den Spaltungen nicht sein.)

Nachdem wir so das Resultat vorweggenommen haben, wollen wir es an Hand der Spaltungszahlen, Mittelwertbildungen und Kurven zu beweisen suchen.

1. Die Eltern unterscheiden sich nur in **einem** Faktorenpaar.

Als Beispiel diene die Kreuzung H 37 \times 34, also nach den Formeln
llMMnn \times lmmnn.

Ich habe da nur die zweite Generation gezogen und zwar 1916.

Die Lockerheit für H 37 war 1916 $54,92 \pm 0,45$ mm,
für H 34 $41,12 \pm 0,34$ „.

Die F₂-Generation spaltete im Verhältnis $510:155 = 3,06:0,94$; die beiden Mittelwerte waren $54,97 \pm 0,19$ und $38,6 \pm 0,26$ mm.

2. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in **zwei** Faktorenpaaren.

1. *Hordeum spontaneum* \times H 37 = LLMMNN \times llMMnn.

Die Resultate leiden unter der geringen Anzahl in F₂. Das Verhältnis locker:gestaucht ist $45:17 = 2,9:1,1$, aber die lockeren sind deutlich in 25 sehr lockere und 20 weniger lockere geschieden. Die drei Mittelwerte waren $83,9 \pm 0,81$ mm, $72 \pm 0,7$ mm und $58,09 \pm 0,93$ mm, während die Mittelwerte von H 37 = $50,44 \pm 0,36$ mm und von *H. spont.* etwa 92 mm waren.

2. $H\ 34 \times 40 = llmmnn \times LLMMnn$.

Diese Kreuzung ist ganz besonders interessant, da an ihr eine ganze Reihe von Koppelungen leicht verfolgt werden können. Ich gebe die Lockerkeitsverhältnisse in einer Tabelle wieder.

Tabelle IV.
Lockerkeit der Kreuzung $H\ 34 \times 40$.

Nr.	Jahrgang	Generation	Lockerkeit der Elternpflanze	Locker: gestaucht	Verhältnis exp. F. theor. F.	Spaltung	Mittelwerte in mm		
							$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	$M_3 \pm m_3$
H 34	1916	P ₁							41,12 \pm 0,34
H 40	1916	P ₂					92 \pm 1,32		
0259	1916	F ₂		146 : 87	10,01 : 5,99 \pm 0,01 \pm 0,51	10 : 6			
H 34	1917	P ₁							38,34 \pm 0,29
H 40	1917	P ₂					86,43 \pm 0,01		
0301	1917	F ₃	62,4 mm					50,52 \pm 0,21	
0302	1917	"	78,5 "	83 : 39	2,74 : 1,26 \pm 0,26 \pm 0,16	3 : 1		52,21 \pm 0,32	\pm 30 \pm 0,48
0303	1917	"	57,4 "	87 : 28	3,32 : 0,68 \pm 0,32 \pm 0,17	3 : 1		52,68 \pm 0,42	\pm 33,93 \pm 0,56
0304	1917	"	57,4 "	74 : 25	2,99 : 1,01 \pm 0,01 \pm 0,17	3 : 1		56,4	\pm 37,25
0305	1917	"	67,1 "					58,99 \pm 0,48	
0306	1917	"	54,1 "						44,24 \pm 0,56

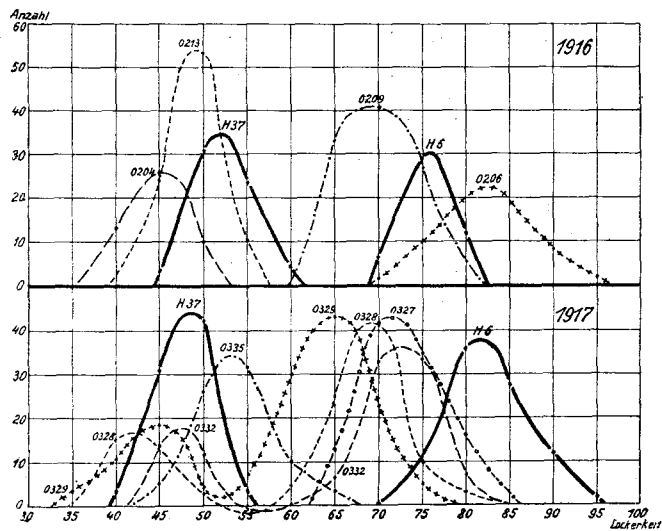
In F₂ tritt hier der Fall ein, den ich bei Definition der Faktoren erwähnte, daß die Kombination Llmmnn gestaucht ist. Dadurch erhalten wir das Verhältnis 10 : 6 statt 3 : 1. Die F₃-Beete enthalten alle den Faktor L nicht, sie spalten daher entweder im Verhältnis 3 : 1 = halb-locker : gestaucht entsprechend der Formel llMmnn oder sind konstant halblocker llMMnn oder gestaucht llmmnn.

3. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in allen **drei**
Faktorenpaaren.

Untersucht wurden die Kreuzungen $H\ 37 \times 10$, $H\ 37 \times 6$, $H\ 37 \times 4$, die alle dieselbe Formel llMmnn \times LLmmNN haben müssen. Da sie sich alle gleich verhalten, beschränke ich mich darauf, die schon 1916 in F₂ und F₃ angegebene Kreuzung $H\ 37 \times 6$ näher zu analysieren.

In der Tabelle V sind nur die 1917 gezogenen Beete verzeichnet. In der Kurventafel I dagegen sind auch die Werte von 1916 wiedergegeben und zwar für sich gemeinsam mit den Elternwerten für dieses Jahr. Es kommt mir darauf an, zu zeigen, daß auch größere Werte als H 6 auftreten können: Beet 0206. [Die Mittelwerte sind teils nach der alten Methode ausgerechnet (in Klammern) und daraus die neuen Werte extrapoliert und ohne Fehlerangabe wiedergegeben.] Aus der

Tabelle geht mit Sicherheit hervor, daß das Spaltungsverhältnis 3 : 1 ist, wobei locker dominiert. Man sieht ferner darauf, noch deutlicher aber an den Kurven, die mit einem Klassenabstand von 5 mm gezeichnet sind, daß wir es unmöglich mit nur einem Faktorenpaar zu tun haben können. Die Werte der rezessiven Kurven sind $\geq H 37$, die der dominierenden $\geq H 6$. Wie wir schon in der Einleitung auseinandersetzen, müssen wir demnach mindestens drei Faktorenpaare annehmen, in denen sie sich unterscheiden.



Kurventafel I. Lockerkeit der Kreuzung 07 = H 37 \times 6.

Mit der obigen Annahme $H 37 = llMMnn$ und $H 6 = LLmmNN$ erhalten wir dann unter andern folgende Kombinationen:

$$\begin{array}{lcl}
 \left. \begin{array}{l} llmmnn \\ llmmNN \end{array} \right\} < H 37 & . & . \\
 llMMnn = H 37 & . & . \\
 llMMNN > H 37 & . & . \\
 \left. \begin{array}{l} LLmmnn < H 6 \\ LLmmNN = H 6 \\ LLMMnn \\ LLMMNN \end{array} \right\} > H 6 & . & . \\
 \end{array}
 \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{rezessive Kurve,} \\ \\ \\ \text{dominierende Kurven.} \end{array}$$

Bei den spaltenden Beeten verhält es sich dementsprechend. Im einzelnen ist es natürlich nicht immer möglich, genau die Formel

Tabelle
Lockerkeitsverhältnisse der Kreuzung

Nr.	Gene- ration	Ab- stammung	Aus Jahr- gang	Lockerkeit der Eltern- pflanzen	Anzahl	Locker : gest.	3 : 1
H 6	P ₁				83		
H 37	P ₂				80		
0316	F ₁				28		
0328	F ₄	0136	1915	74 mm	116	84 : 32	2,9 : 1,1
0329	"	0136	1915	71 "	227	162 : 65	2,86 : 1,14
0330	"	0136	1915	79 "	110	85 : 25	2,9 : 1,1
0331	"	0136	1915	71 "	79		
0332	"	0136	1915	92 "	107	81 : 26	3,03 : 0,97
0333	"	0136	1915	92 "	96	67 : 29	2,8 : 1,2
0334	"	0136	1915	70 "	76	62 : 14	3,26 : 0,74
0335	"	0136	1915	69 "	77		
0336	"	0136	1915	86 "	115	85 : 30	2,96 : 1,04
0337	"	0136	1915	62 "	72	54 : 18	3,0 : 1,0
0282	"	0138	1915	72 "	108	80 : 28	2,96 : 1,04
0324	F ₅	0209	1916	80 "	109		
0325	"	0209	1916	80 "	94		
0326	"	0209	1916	95 "	100		
0327	"	0209	1916		109		

anzugeben, ohne daß man die Nachkommen getrennt gezogen hat. Man kann aber immer sagen, ob L, der Hauptfaktor vorhanden ist.

III. Zwei- und Sechszelligkeit.

Zu dem 1916¹⁾ Gesagten ist wenig hinzuzufügen, meine umfangreichen F₂- und F₃-Kulturen bestätigen die damaligen Annahmen.

Daß die Formel mit den beiden Faktorenpaaren Z und W nicht ideal ist, sieht man schon daraus, daß das Verhältnis nichtsechs : sechszellig stets 3 : 1 ist, die Abgrenzung von zwei- und zwei- bis sechszellig dagegen sehr schwer. Ferner haben wir unserer gewöhnlichen zweizeiligen Gerste mit rundlichen Spelzen der ♂ Seitenblüten die einzige konstante zweizeilige Form ZZWW geben müssen, während doch die geschlechtslose *decipiens*-Form mit verschwindend schmalen Spelzen der extremste Fall einer zweizeiligen Gerste ist. Da ich keine solche Form zur Kreuzung verwandt habe und keine aufgetreten ist, ist es mir nicht

¹⁾ 1916, Abschnitt II, S. 126—131.

V.

07 = H 37 \times 6, gezogen 1917.

Exp. + theor. Fehler	Mittelwerte		Verhältnis zu P ₁ und P ₂	
	M ₁ \pm m ₁	M ₂ \pm m ₂		
	85,52 \pm 0,51			
		50,44 \pm 0,36		
	72 (4,3 \pm 0,04)		< 6	
\pm 0,1 \pm 0,16	71,49 \pm 0,5	+ 46,31 \pm 0,62	< 6	< 37
\pm 0,14 \pm 0,11	67,25 (4,03 \pm 0,02)	+ 46,75 (2,75 \pm 0,03)	< 6	< 37
\pm 0,10 \pm 0,16	69,25 (4,3 \pm 0,04)	+ 47,25 (2,78 \pm 0,3)	< 6	< 37
	74,29 \pm 0,5		< 6	
\pm 0,03 \pm 0,17	75,12 \pm 0,47	+ 47,96 \pm 0,46	< 6	< 37
\pm 0,2 \pm 0,18	76,54 \pm 0,63	+ 51,12 \pm 0,59	< 6	= 37
\pm 0,26 \pm 0,20	68 (4,05 \pm 0,04)	+ 46 (2,7 \pm 0,03)	< 6	< 37
		56,33 \pm 0,54		> 37
\pm 0,04 \pm 0,16	77,03 \pm 0,58	+ 51 \pm 0,63	< 6	= 37
\pm 0 \pm 0,20	64 (3,8 \pm 0,02)	+ 46 (2,7 \pm 0,08)	< 6	< 37
\pm 0,04 \pm 0,16	71,75 (4,24 \pm 0,04)	+ 49,5 (2,92 \pm 0,05)	< 6	< 37
	70,89 \pm 0,38		< 6	
	74,63 \pm 0,04		< 6	
	73,35 \pm 0,44		< 6	
	75,38 \pm 0,53		< 6	

bekannt, nach welchen Gesetzen sie sich vererbt. Es ist ja auch möglich, daß ein ganz anderer Faktor, etwa ein Geschlechtsfaktor, die Spelzenform modifiziert. Die Breite der Spelzen ist eine Platzfrage: ist die Blüte ♂, so braucht sie mehr Platz als wenn sie völlig steril ist, weniger als wenn sie ♀ oder gar zwittrig ist. Das sieht man schon daran, daß oft verschiedene Formen an derselben Ähre auftreten, wenn einige Blüten fertil, andere steril sind.

IV. Grannenlänge¹⁾.

Nach der Grannenlänge geordnet erhalten wir folgende Reihe der zu den Kreuzungsversuchen benutzten reinen Linien (s. oben S. 82). Zugleich ist die Genenformel hinzugefügt, die ihnen wahrscheinlich zukommt.

Die Gene A und V sind dieselben, die 1916 definiert wurden:

A Faktor für lange Grannen an sich, A muß vorhanden sein, wenn lange Grannen auftreten sollen. A dominiert.

¹⁾ 1916, S. 131—134.

Nr.	Grannenlänge	Formel	
H spont	circa 22 cm	AAVVUU	} lange Grannen
H 40	15,6 cm	AAVVuu	
H 13	14,5 "		
H 9	12,87 "	AAvvUU	
H 4	12,70 "		
H 6	12,49 "		
H 10	12,36 "		
H 11	11,00 "	AAvvuu	} kurze Grannen
H 34	4,3 "	aavvUU	
H 37	2,5 "	aaVVuu	

V Verkürzungsfaktor, verkürzt A, alle aaVV-Pflanzen sind kurzgrannig, aber AaVV ist lang.

Dazu kommt der Faktor U. Es ist ein Faktor für kurze Grannen, der aber A nicht verkürzt, sondern verlängert, er wirkt also wie eine Addition einer kleinen Strecke zu einer großen Strecke: er verlängert sie um ein wenig. U und V zusammen verhalten sich wie die beiden Brüchigkeitsfaktoren B und R: sie geben mittellange Grannen zu kurzen Grannen im Verhältnis 9 : 7, wenn aa nicht zugegen ist. Ist A zugegen, so gehören aaVVUU und aaVvUU oft zur langen Kategorie, so daß wir bei einer Kombination AaVvUu das Verhältnis 51 : 13 statt 48 : 16 erhalten.

Gehen wir jetzt zu den einzelnen Kreuzungen über.

1. Die Elternpflanzen unterscheiden sich nur in **einem** Faktorenpaar.

1. Das heterozygote Faktorenpaar ist Uu.

$$H 11 \times 10 = AAvvuu \times AAvvUU$$

$$H 11 \times 9 \quad \quad \quad \text{''} \quad \quad \quad \text{''}$$

Es tritt keine Spaltung ein, die Kurve in F_2 überlagert die beiden Elternkurven.

Nr.	Generation	Anzahl	Mittelwert
H 9	P	100	12,87 ± 0,13 cm
H 10	P	81	12,36 ± 0,09 "
H 11	P	78	11 ± 0,09 "
H 11 × 10	F_2	558	12,18 ± 0,04 "
H 9 × 11	F_2	966	12,63 ± 0,04 "

2. Das heterozygote Faktorenpaar ist Vv.

$$\textit{Hordeum spontaneum} \times \text{H 6} = \text{AAVVUU} \times \text{AAvvUU}.$$

In F_2 tritt Spaltung ein, aber in 11 lange:32 kürzere, also 1:3, also AAVVUU steht AA(Vv + vv)UU gegenüber.

Die Mittelwerte sind:

Hordeum spont. etwa 22 cm,

H 6 $12,40 \pm 0,13$ cm,

F_2 $16,5 \pm 0,14 + 19,86 \pm 0,15$ cm.

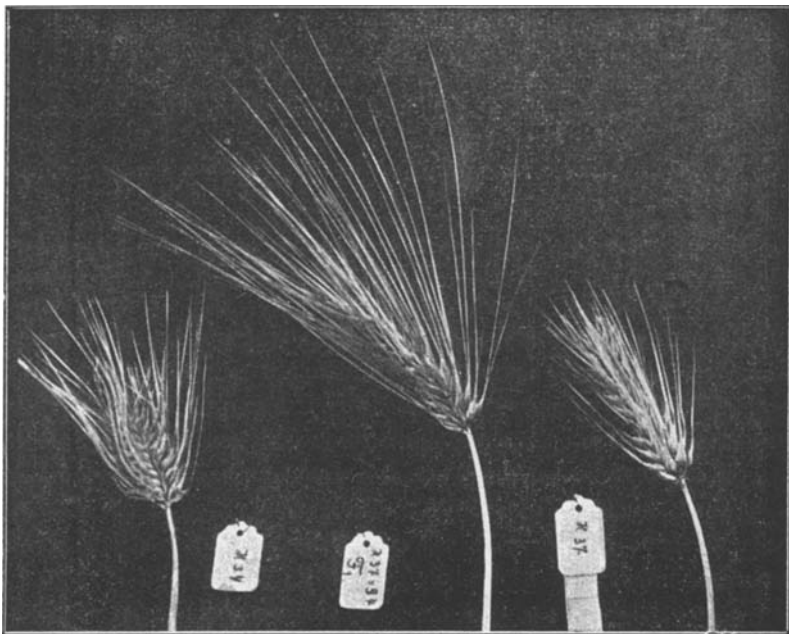


Fig. 3. H 34, H 37 und $F_1 \times H 37 \times 34$.

2. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in zwei Faktorenpaaren.

1. Hierher gehört die sehr interessante Kreuzung $H 37 \times 34 = \text{aaVVuu} \times \text{aavvUU}$.

Die Grannenlängen waren 1915 $H 37 = 2$ cm, $H 34 = 3,7$ cm
 $F_1 = 7,5$ cm. 1916 waren die Grannenlängen $H 37 = 3,33 \pm 0,07$ cm,
 $H 34 = 5,48 \pm 0,05$ „ .

F_2 spaltete in $366:307 = 8,71:7,29 \pm 0,29 \pm 0,31$ bezogen auf 9:7.
 Die Mittelwerte waren $9,88 \pm 0,08$ cm und $3,84 \pm 0,07$ cm.

Das Zahlenverhältnis 9 : 7 ist bei der großen Individuenzahl wohl sichergestellt. Danach müssen sich die beiden Faktoren V und U verstärken in der oben angegebenen Weise. Fig. 3 gibt die Elternpflanzen und das Kreuzungsprodukt wieder.

2. *Hordeum spontaneum* \times H 37 = AAVVUU \times aaVVuu.

Grannenlänge von *H. spont.* etwa 22 cm,

H 37 $2,5 \pm 0,06$ cm,

F₂ $13,28 \pm 0,36$ und $4,5 \pm 0,42$ cm.

Das Spaltungsverhältnis war bei 63 Pflanzen lg : kurz = 47 : 16
= $2,98 : 1,02 \pm 0,02 \pm 0,22$ cm.

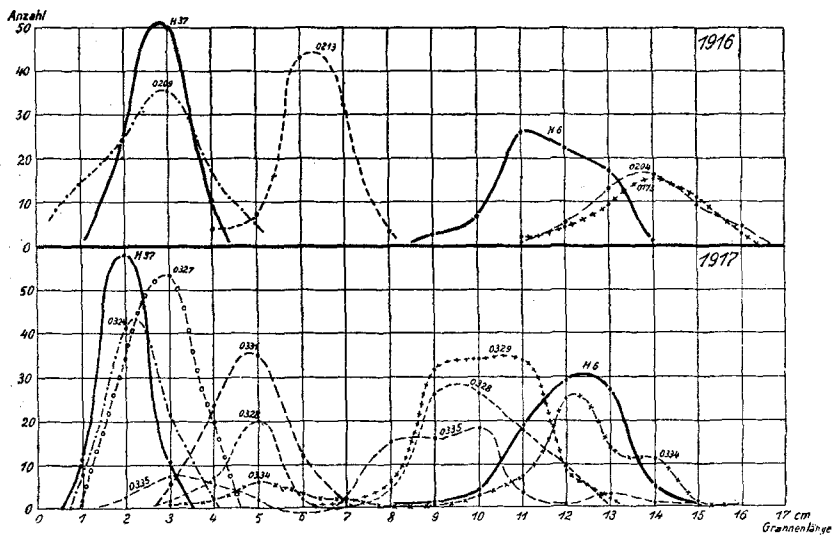
3. Die Elternpflanzen unterscheiden sich in allen drei Faktorenpaaren.

Hierher gehören die schon 1916 analysierten Kreuzungen H 37 \times 6, H 37 \times 4, ferner H 37 \times 10 und H 34 \times 40.

Für H 37 \times 6 seien die Werte von 1917 in Tabelle VI gegeben. Wir erhalten hier eine ganze Skala von Grannenlängen von < 37 bis > 6 .

Tabelle
Kreuzung 07 = H 37 \times 6

Nr.	Gene- ration	Abstammung	AusJahrgang	Grannenlänge cm	Zahl	Spaltung lang : kurz
* H 6	P ₁				83	
* H 37	P ₂				80	
0316	F ₁				28	
* 0328	F ₂	0136	1915	8,5	116	85 : 31
* 0329	"	0136	1915	9	238	
0330	"	6136	1915	8	109	75 : 34
* 0331	"	0136	1915	7,5	79	
0332	"	0136	1915	8,5	109	80 : 27
0333	"	0136	1915	8,5	97	80 : 17
* 0334	"	0136	1915	10	76	62 : 14
* 0335	"	0136	1915	10,5	77	60 : 17
0336	"	0136	1915	7,5	115	91 : 24
0337	"	0136	1915	9	71	49 : 22
0282	"	0138	1915	5,5	108	
* 0324	F ₅	0209	1916	1,5	109	
0325	"	0209	1916	2,5	94	
0326	"	0209	1916	2	103	
0327	"	0209	1916	3,5	109	

Kurventafel II. Grannnlängen der Kreuzung 07 = H 37 \times 6.

VI.

= aaVVuu \times AAvvUU, gezogen 1917.

3:1 exp. F. theor. F.	Mittelwerte cm		Genenformel
	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	
	12,49 \pm 0,13		AAvvUU
		2,5 \pm 0,06	aaVVuu
	10,57 \pm 0,01		AaVvUu
2,93 : 1,07 \pm 0,07 \pm 0,16	10,51 \pm 0,1	5,21 \pm 0,11	AavvUU
	10,54 \pm 0,09		AAVVuu
2,75 : 1,25 \pm 0,25 \pm 0,17	12,19 \pm 0,16	5,47 \pm 0,18	AavvUU
		5,27 \pm 0,09	aaVVUU
2,94 : 1,06 \pm 0,06 \pm 0,16	10,45 \pm 0,15	4,09 \pm 0,18	AavvUU
3,30 : 0,70 \pm 0,30 \pm 0,18	9,7 \pm 0,12	3,97 \pm 0,21	AavvUU
3,26 : 0,74 \pm 0,26 \pm 0,20			AaVvUU
3,12 : 0,88 \pm 0,12 \pm 0,20			AavvUU
3,16 : 0,84 \pm 0,16 \pm 0,16			AaVVuu
2,76 : 1,24 \pm 0,24 \pm 0,21			AavvUu
		5,68 \pm 0,10	aavvUU
		2,74 \pm 0,06	"
		3,68 \pm 0,09	"
		3,12 \pm 0,07	"
		3,34 \pm 0,07	"

Die Kurven zeigen dasselbe Bild (Kurventafel II). 1916 glaubte ich mit zwei Faktorenpaaren auskommen zu können, jetzt bei dem größeren Material ist das nicht möglich.

In der Kurventafel sind die Beete verzeichnet, die auf der Tabelle mit einem Stern versehen sind. Man sieht da auch, weshalb ich darauf verzichtet habe, die Mittelwerte von 0334 und 0335 zu bilden: die Kurven im Gebiet der langen Grannen sind komplex, eine Mittelwertbildung hätte demnach keinen Sinn gehabt, ohne die Kurven weiter zu zerlegen, und das wäre sehr hypothetisch gewesen. Die Tatsache, daß die Kurven komplex sind, wird uns nicht wundern, wenn wir die große Zahl der Kombinationsmöglichkeiten im Gebiet der langen Grannen bedenken. Vom Jahre 1916 sind die Kurven wichtig, die $> H 6$ sind, also 0204 und 0173.

Die Kreuzung $H 37 \times 4$ verhält sich genau wie $H 37 \times 6$; bei $H 37 \times 10$, die auch dieselbe Formel hat, tritt dagegen der Fall ein, daß die Kombination aaVVUU und aaVvUU zu „lang“ gehören. Das Zahlenverhältnis in F_2 ist $110:28$, was genau $51:13$ entspricht. Die Ungenauigkeit ist hier nicht so groß, daß sie mich zu der Annahme veranlassen würde, doch zwingen die Koppelungsverhältnisse mit Lockerkeit, auf die ich weiter unten komme, dazu.

Kreuzung $H 34 \times 40 = aavvUU \times AAVVuu$.

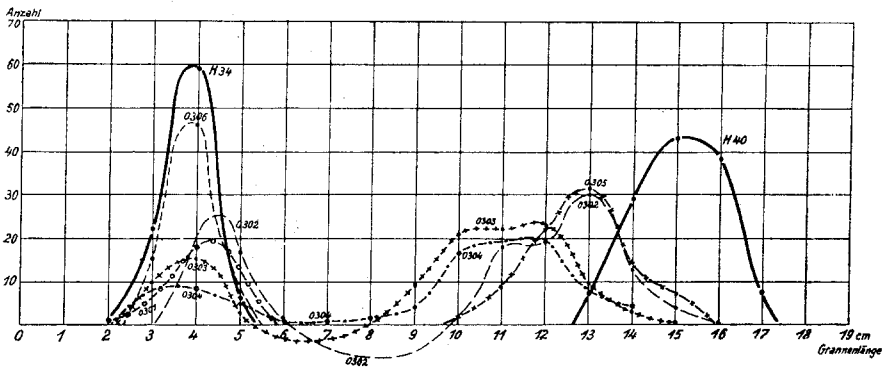
Hier sind die Faktoren in den Eltern anders kombiniert. Für die augenblicklich nur interessierende Frage nach der Grannenlänge macht das nichts aus, wohl aber für die Koppelungsverhältnisse. Ich gehe daher auch auf diese Kreuzung näher ein.

Die F_2 -Generation wurde 1916 gezogen, der Mittelwert von $H 34$ war $5,48 \pm 0,05$ cm, von $H 40 = 13,42 \pm 0,15$ cm. F_2 spaltete im Verhältnis $189:52 = 50,1:13,9 \pm 0,9 \pm 3,2$, bezogen auf das Verhältnis $51:13$ (oder bezogen auf $3:1 = 3,14:0,86 \pm 0,14 \pm 0,11$). Die Mittelwerte waren $12,64 \pm 0,11$ und $5,90 \pm 0,10$ cm. Die 1917 gezogenen F_3 -Beete hatten folgende Zahlen (s. Tabelle VII):

Die Kurventafel III gibt hier eine notwendige Ergänzung der Tabelle. Sie zeigt, daß die Werte von $H 40$ nie auch nur annähernd erreicht werden, wir es in diesen F_3 -Beeten also offenbar mit Pflanzen zu tun haben, die kein A enthalten und bei denen wie in Kreuzung $H 37 \times 34$ der Fall eintritt, daß aaVVUU und aaVvUU zu lang gehören, während aavvUU kurz ist. Daß sich alle F_3 -Beete so verhalten, ist kein Zufall. Es waren Pflanzen zur Nachzucht ausgewählt worden, die eine lockere Gestauchtheit zeigten, um diese Formen näher zu untersuchen. Diese

Tabelle VII.

Nr.	Generation	Grannenlänge cm	Anzahl	lang : kurz	3 : 1 exp. u. th. Fehler	$M_1 \pm m_1$	$M_2 \pm m_2$	$M_3 \pm m_3$
H 34	P ₁		88					4,3 ± 0,05
H 40	P ₂		126			15,60 ± 0,09		
0301	F ₃	6	38					4,63 ± 0,04
0302	"	14,8	129	89 : 40	2,76 : 1,24 ± 0,24 ± 0,15		13,09 ± 0,01	5,04 ± 0,1
0303	"	12	105	88 : 27	3,36 : 0,64 ± 0,36 ± 0,17		11,67 ± 0,14	4,28 ± 0,12
0304	"	14,5	99	74 : 23	2,99 : 1,01 ± 0,01 ± 0,17		11,73 ± 0,16	4,59 ± 0,22
0305	"	14,5	68				13,3 ± 0,13	
0306	"	5	141					4,42 ± 0,02



Kurventafel III. Grannenlängen der Kreuzung H 34 × 40.

Eigenschaft ist nun mit der hier beobachteten gekoppelt, wie wir in Abschnitt VI sehen werden.

V. Kapuze : Granne.

Alle Annahmen¹⁾ bezüglich des Kapuzenfaktors und seines Zusammenwirkens mit A, dem Faktor für lange Grannen, bestätigen sich in den Kreuzungen H 9 × 20, H 3 × 15, H 11 × 29, H 13 × 23, H 34 × 27, H 15 × 40, H 20 × 29. Nur in der Kreuzung H 37 × 15 findet sich eine bemerkenswerte Abweichung. Hier ist das Verhältnis Kapuze : lange Granne : kurze Granne = 202 : 63 : 85 = 9,24 : 2,88 : 3,88 also 9 : 3 : 4, während wir nach den Ausführungen von 1916 12 : 3 : 1 erwarten mußten!

¹⁾ 1916, Abschnitt V, S. 136—144.

Das Verhältnis Kapuze : Granne = 9 : 7 besagt, daß zwei Faktoren zur Kapuzenbildung nötig sind, das Verhältnis Kapuze + lange Granne : kurze Granne = 12 : 4, daß der eine dieser „Kapuzen“-faktoren unser Faktor für lange Grannen A ist. Auch aus dem Koppelungsverhältnis zwischen Grannenlänge und Ährendichte geht hervor, daß man alle Kapuzen mit zu langen Grannen zählen muß. Darauf wird weiter unten einzugehen sein.

Die Rückkreuzung von F_1 mit H 37 ergab 7 Kapuze : 11 lange Granne : 21 kurze Granne entsprechend der Erwartung $1 : 1 : 2$, da $F_1 = A'a'Kk$ und H 37 = $a'a'kk$ ist. $A'a'Kk$ = Kapuze; $A'a'kk$ lange Granne, $a'a'Kk$ und $a'a'kk$ kurze Granne.

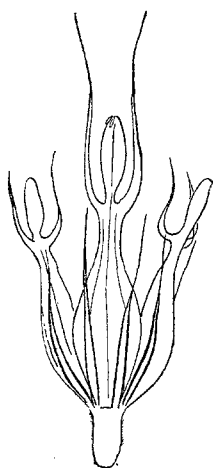


Fig. 4. H 20

Wir müssen nun eine Erklärung dafür suchen, daß Kapuze : Granne einmal im Verhältnis 3 : 1 spaltet, das andere Mal in 9 : 7. Die Schuld kann bei dem Kapuzenfaktor oder dem Faktor für lange Grannen liegen. Dabei kommt uns nun eine ganz andere Beobachtung zu Hilfe, die die Entscheidung mit großer Wahrscheinlichkeit zum mindesten zu treffen erlaubt: in dieser **einen** Kreuzung H 37 \times 15 stößt nämlich der Faktor für lange Grannen den für Bespelzung ab. Wie

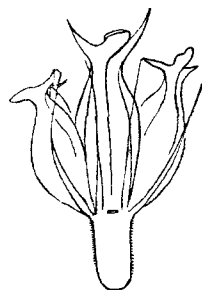


Fig. 5. H 15.

wir im Abschnitt X sehen werden, vererbt sich die Bespelzung nach dem monohybriden Verhältnis bespelzt : nackt = 3 : 1, wenigstens wenn man roh einteilt in Nichtnackt : Nackt, wobei die Bespelzung mehr oder weniger vollkommen sein kann.

Wir erhalten nun in unserer F_2 -Generation folgende Werte:

	n	lang, bespelzt	lang, nackt	kurz, bespelzt	kurz, nackt
exp.	350	186	: 79	: 85	: 0
theor.	350	$178 \pm 9,3$: $86 \pm 8,0$: $86 \pm 8,0$: 2 ± 4

Korrelationskoeffizient — 0,306. Koppelungsverhältnis 1 : 6 : 6 : 1¹⁾.

¹⁾ Zusatz bei der Korrektur.

8 F_3 -Beete, die 1918 gezogen wurden, gaben die Verhältniszahlen

exp.	442	:	226	:	200	:	5
theor.	$441 \pm 15,1$:	$214 \pm 12,7$:	$214 \pm 12,7$:	$4,5 \pm 2,1$

also eine Korrelationskoeffizienten = — 0,302; und danach dasselbe Abstoßungsverhältnis 1 : 6 : 6 : 1.

Hierbei sind alle Kapuzen zu lang gerechnet, da sie alle den Faktor A enthalten müssen.

Andererseits ist leicht zu zeigen, daß eine Koppelung des Kapuzenfaktors K mit Besselung nicht stattfindet. Wir haben nämlich folgendes Verhältnis:

	n	Kapuzenfaktor bsp.	Kap. nackt	keine Kap. bsp.	keine Kap. nackt
exp.	350	206	: 62	: 65	: 17
theor.	350	196	: 65	: 65	: 22

also wie die theoretischen Zahlen zeigen, ist das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1, entsprechend einer dihybriden Spaltung. (Bei der Einteilung ist hier zu berücksichtigen, daß 3/4 der kurzen Grannen, nämlich KKaa und 2 Kkaa den Kapuzenfaktor enthalten, also in die Kategorien 1 und 2 zu rechnen sind, 1/4 nämlich kkaa, dagegen in 3 und 4 gehören. Das ursprüngliche Verhältnis war nun

Kap. bsp.	Kap. nackt	lg. Gr. bsp.	lg. Gr. nackt	kz. Gr. bsp.	kz. Gr. nackt
142	: 62	: 44	: 17	: 85	: 0
64	: —	: 21	: —	: 85 : 4 = 21,	25 × 3 = 63,75
206	: 62	: 65	: 17)	

Da nun außer diesem Falle nie Abstoßung zwischen Grannen- und Besselungsfaktor beobachtet worden ist, sind wir wohl berechtigt, anzunehmen, daß hier der Grannenfaktor für die Unregelmäßigkeit in der Vererbung verantwortlich zu machen ist (während der Kapuzenfaktor sich ganz normal verhält). Ob wir es hier mit einem ganz andern Faktor für lange Grannen zu tun haben, oder ob A nur durch einen uns unbekannten Einfluß modifiziert ist, wage ich nicht zu entscheiden, glaube es aber schon deshalb nicht, weil er mit Lockerheit ebenso gekoppelt ist, wie in allen anderen Kreuzungen. Nennen wir den hier auftretenden zur Unterscheidung A'. Wir haben dann folgende beiden Serien:

1. K und A' zusammen geben Kapuzen.

Kapuzen können nur KKA'A' heißen,
 lange Grannen können nur kKA'A' heißen,
 kurze Grannen können KKa'a' und kka'a' heißen.

Dann erhalten wir

					Kapuzen	Lange Grannen	Kurze Grannen
I.	Kapuze	×	lange Granne	KKa'A' × kka'A'	3	1	
II.	"	×	kurze "	α) KKA'A' × KKa'a'	3		1
III.	"	×	" "	β) KKA'A' × kka'a'	9	3	4
IV.	lange Granne	×	" "	α) kka'A' × KKa'a'	9	3	4
V.	" "	×	" "	β) kka'A' × kka'a'		3	1

2. K gibt Kapuzen unabhängig von A.

Kapuzen können heißen γ) KKAA und δ) KKaa,
lange Grannen können nur heißen kkaA,
kurze Grannen können nur heißen kkaa.

Dann erhalten wir in F₂

					Kapuzen	Lange Grannen	Kurze Grannen
VI.	Kapuze γ)	×	lange Granne	KKAA × kkaA	3	1	
VII.	" δ)	×	" "	KKaa × kkaA	12	3	1
VIII.	" γ)	×	kurze "	KKAA × kkaa	12	3	1
IX.	" δ)	×	" "	KKaa × kkaa	3		1
X.	lange Granne	×	" "	kkaA × kkaa		3	1

Fall I und VI sind nicht zu unterscheiden, ihnen folgen alle Kreuzungen H 9 × 20, H 3 × 15 usw. Fall III ist die eben analysierte Kreuzung H 37 × 15, Fall VIII die 1916 analysierte H 34 × 27. Fall V und X gibt die Kreuzungen zwischen langen und kurzen Grannen wieder.

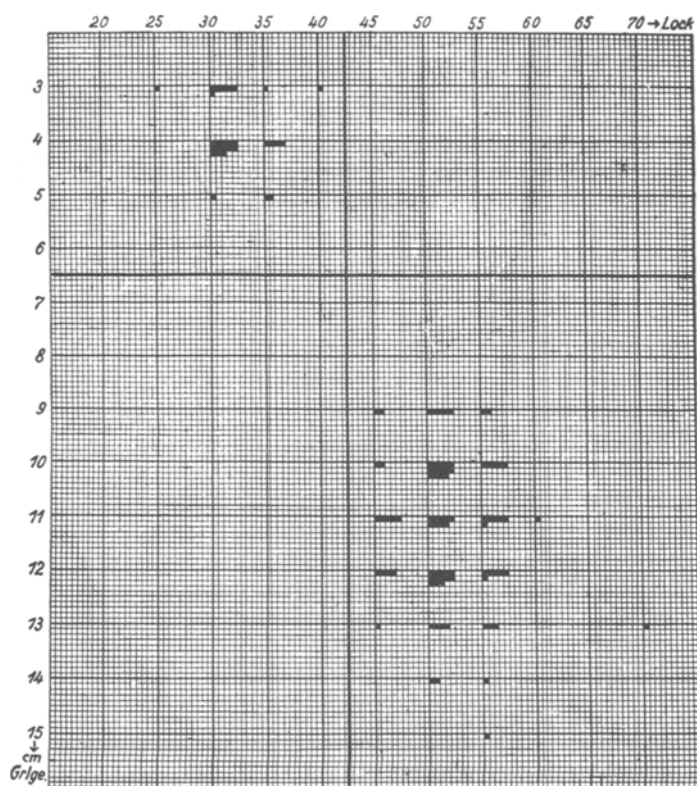
Die übrigen Fälle sind nicht aufgetreten, danach scheinen die kurzen Grannen nie die Formel KKa'a', die Kapuzen nie die Formel KKaa zu haben.

In den Kreuzungen H 37 × 15 und H 34 × 27 muß aber die eine resp. die andere Kombination aufgetreten sein, und es muß demnach möglich sein, aus einer Kreuzung von langen Grannen mit Kapuzen kurze Grannen als „Novum“ zu erhalten, sowie der auf den ersten Blick absurde Fall von $\frac{9}{16}$ Kapuzen aus einer Kreuzung von langen und kurzen Grannen!

VI. Koppelung zwischen Ährendichte und Grannenlänge¹⁾.

Da sich in Tabelle IV 1916¹⁾, S. 134 einige Schreib- und Rechenfehler befinden, gebe ich die dort verzeichneten Werte noch einmal wieder und schließe die neuen Beobachtungen daran an: Tabelle VIII.

Zu der Tabelle ist folgendes zu bemerken: in der siebenten Rubrik ist der Koppelungsfaktor angegeben, wie er sich nach der Tabelle bei



Korrelationstabelle IV. Beet 0303. Grannenlänge/Lockerkeit.

Johannsen²⁾ S. 573 aus dem in der sechsten Rubrik ausgerechneten Korrelationskoeffizienten ergibt.

Bei Berechnung des theoretisch zu erwartenden Zahlenverhältnisses von $H 37 \times 10$ sind nicht nur L und A berücksichtigt, sondern auch

¹⁾ 1916, Abschnitt IV, S. 134—136.

²⁾ W. D. Johannsen, Elemente der exakt. Erbliehkeitslehre, 1913.

Tabelle
Koppelung von Ähren-

Nr.	Jahr- gang	Gene- ration	Zahl	Exp. Spaltung lg lock : lg gest : kz lock : kz gest	Korrelations- koeffizient mit Fehler	Koppelungs- faktor
H 37 × 6	1914	F ₂	220	137 : 24 : 28 : 31	0,385 ± 0,0346	2—3
"	1915	F ₂	181	127 : 7 : 13 : 34	0,703 ± 0,0376	7—8
0139	1915	F ₃	141	89 : 11 : 16 : 25	0,521 ± 0,0614	4
H 37 × 4	1914	F ₂	76	47 : 6 : 7 : 16	0,590 ± 0,0266	5
"	1915	F ₂	507	345 : 39 : 38 : 86	0,595 ± 0,0271	5
0144	1915	F ₃	97	62 : 8 : 11 : 16	0,498 ± 0,076	3—4
H 34 × 27	1915	F ₂	45	29 : 4 : 5 : 7	0,476 ± 0,012	3—4
H spont × 37	1917	F ₂	63	38 : 8 : 8 : 9	0,358 ± 0,1098	2—3
Rückkr. F ₁ × 37	1917	F ₁ × P ₂	11	4 : 0 : 3 : 4		
H 37 × 15	1917	F ₂	350	238 : 29 : 28 : 55	0,579 ± 0,0155	4—5
Rückkr. 37 × F ₁	1917	P ₁ × F ₁	38	12 : 5 : 4 : 17		
H 37 × 10	1916	F ₃	138	99 : 11 : 12 : 16		
H 34 × 40	1917	F ₂	231	137 : 45 : 9 : 43		
0302	1917	F ₃	129	89 : : 40		
0303	1917	F ₃	105	88 : : 27		
0304	1917	F ₃	99	74 : : 23		

U und V, indem aaVVUU und aaVvUU in dieser Kreuzung langgrannig sind.

Man erhält dann folgendes Koppelungsverhältnis:

	Anzahl	lang locker	lang gestaucht	kurz locker	kurz gestaucht
4 : 1 : 1 : 4	1600	1083	192	117	208
5 : 1 : 1 : 5	2304	1585	251	143	325

und danach die in der Tabelle vermerkten Werte durch Umrechnung auf $n = 138$.

Bei der Kreuzung H 37 × 15 sind die Kapuzen der Auseinandersetzung des vorigen Abschnitts entsprechend als lange Grannen mitgezählt worden (da sie den Faktor A besitzen müssen), die lockeren als „lang locker“, die gestauchten als „lang gestaucht“. Das Verhältnis war folgendes:

VIII.

dichte und Grannenlänge.

Theoret. Spaltung 4:1:1:4 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest	Theoret. Spaltung 5:1:1:5 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest
145,2 ± 7,03: 19,8: 19,8 ± 4,24: 35,2 ± 5,43	148,0 ± 6,95: 16,8: 16,8 ± 3,93: 38,2 ± 5,62
119,5 ± 6,35: 16,3: 16,3 ± 3,84: 28,9 ± 4,92	121,8 ± 5,86: 13,82: 13,82 ± 3,63: 31,4 ± 5,09
93,1 ± 5,61: 12,7: 12,7 ± 3,39: 22,55 ± 4,34	94,9 ± 5,56: 10,75: 10,75 ± 3,18: 24,42 ± 4,5
50,1 ± 4,12: 6,84: 6,84 ± 2,49: 12,14 ± 3,19	51,1 ± 4,08: 5,8: 5,8 ± 2,31: 13,18 ± 3,3
334 ± 10,16: 45,5: 45,5 ± 6,74: 81 ± 8,24	334 ± 10,96: 38,73: 38,73 ± 5,97: 88,1 ± 8,5
64 ± 4,66: 8,74: 8,74 ± 2,82: 15,5 ± 3,36	65,4 ± 4,61: 7,41: 7,41 ± 2,67: 16,9 ± 3,74
29,7 ± 3,18: 4,04: 4,04 ± 1,92: 7,2 ± 2,46	30,3 ± 3,14: 3,44: 3,44 ± 1,78: 7,81 ± 2,54
41,6 ± 3,75: 5,7: 5,7 ± 2,28: 10 ± 2,9	42,4 ± 3,72: 4,8: 4,8 ± 2,19: 10,9 ± 3,3
4,4: 1,1: 1,1: 4,4	4,6: 0,9: 0,9: 4,6
231 ± 8,86: 31,5: 31,5 ± 5,35: 56 ± 6,64	236 ± 8,77: 26,8: 26,8 ± 4,96: 60,8 ± 7,06
15,2 ± 3,02: 3,8: 3,8 ± 1,85: 15,2 ± 3,02	15,8 ± 3,04: 3,16: 3,16 ± 1,71: 15,8 ± 3,04
93,5 ± 5,48: 16,7 ± 3,82: 10,1 ± 3,16: 18 ± 3,96	95 ± 5,44: 15 ± 3,66: 8,6 ± 2,94: 19,5 ± 4,1
133,4 ± 7,5: 52 ± 6,34: 12,7 ± 3,46: 34,6 ± 5,41	134 ± 7,5: 50 ± 6,25: 10,3 ± 3,13: 36,5 ± 5,54

	lang locker	lang gestaucht	kurz locker	kurz gestaucht
Grannen	59	3	29	55
Kapuzen	179	25	—	—
	238	28	29	55

Ganz anders wieder liegen die Dinge bei Kreuzung H 34 × 40. Da haben wir in den uns hier interessierenden Faktoren die Kreuzung aa ν vUu ℓ lmmnn × AA ν Vu ℓ lMMnn.

Es besteht hier nun nicht nur eine Koppelung zwischen L und A, sondern noch eine und zwar eine absolute zwischen M und V (oder U). Das geht mit Sicherheit aus den F₃-Beeten 0302—0304 hervor. Die Korrelationstabelle für 0303 ist wiedergegeben: Korrelationstabelle IV. Unter Berücksichtigung der Koppelung zwischen L und A (4 resp. 5) von Llmmnn gestaucht und aa(VV + Vv)UU langgrannig und von MV (∞)

erhält man die in der Tabelle wiedergegebene erwartete Spaltung, die mit der experimentell gefundenen hinreichend übereinstimmt. Die Koppelung $MV = \infty$ ist nicht immer vorhanden, sie scheint von der Gametenanordnung aller Grannen und Dichtigkeitsfaktoren in den Elternpflanzen abhängig.

Umkehrung der Koppelung von $H 37 \times 6$.

Ich komme jetzt auf den Fall zu sprechen, den ich 1916, S. 136 erwähnt habe und der mir damals unverständlich schien, daß nämlich in einem F_3 -Beet 0136 der Kreuzung 37×6 das Verhältnis lang locker : lang gestaucht : kurz locker : kurz gestaucht = 46 : 23 : 27 : 0 aufgetreten, also entsprechend der Gametenvereinigung 1 : 5 : 5 : 1, statt 5 : 1 : 1 : 5. Bei näherer Überlegung ist aber ein solches Verhalten sehr wahrscheinlich und es sind auch mehrere entsprechende Fälle bekannt. N. Heribert-Nilsson¹⁾ hat in seiner Arbeit: Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten ein sehr übersichtliches Schema der Kombinationen für das Faktorenabstoßungsverhältnis 1 : 7 : 7 : 1 gegeben.

Es sei mir gestattet, das entsprechende Schema für das Anziehungsverhältnis 4 : 1 : 1 : 4 danach zu konstruieren.

Das besagt für unsern Fall folgendes:

Von den 66 lang-locker-Kombinationen sind ihrer Entstehung nach

- 16 $AL \times AL$,
- 32 $AL \times al$,
- 8 $AL \times Al$,
- 8 $AL \times aL$,
- 2 $Al \times aL$.

Die $AL \times AL$, sowie $AL \times Al$, $AL \times aL$ werden keine

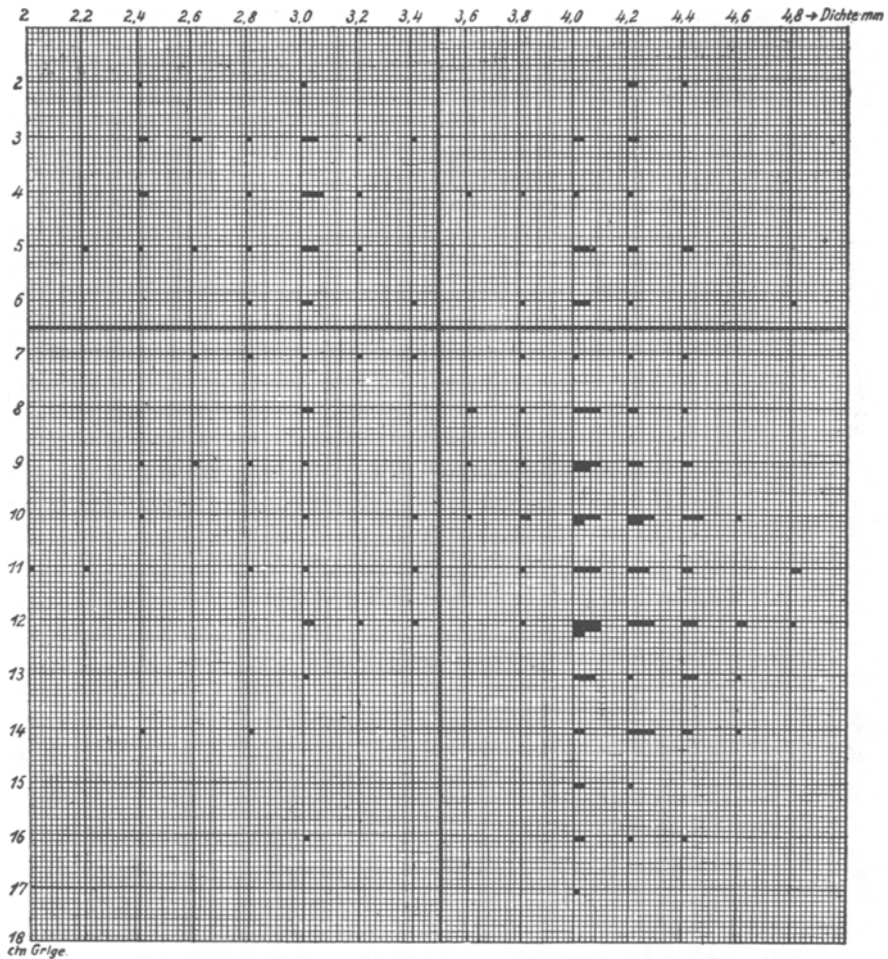
Koppelung zeigen, da sie nur in einem oder keinem Faktorenpaar unterschieden sind. Die 32 $AL \times al$ müssen wieder dieselbe Koppelung wie F_2 zeigen, also 4 : 1 : 1 : 4. Anders steht es mit den 2 $Al \times aL$. Bateson und Punnett²⁾ haben gefunden, daß in diesem Falle die Koppelung in Abstoßung übergeht.

	AL	AL	AL	AL	Al	aL	al	al	al	al
AL										
AL		16			4	4			16	
AL		$AL \times AL$			$\begin{smallmatrix} \times \\ Al \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} \times \\ aL \end{smallmatrix}$			$AL \times al$	
AL										
Al	4	$AL \times Al$			$\begin{smallmatrix} Al \\ Al \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} Al \\ aL \end{smallmatrix}$	4		$Al \times al$	
aL	4	$AL \times aL$			$\begin{smallmatrix} Al \\ aL \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} aL \\ aL \end{smallmatrix}$	4		$aL \times al$	
al										
al		16			4	4			16	
al		$AL \times al$			$\begin{smallmatrix} \times \\ Al \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} \times \\ aL \end{smallmatrix}$			$al \times al$	
al					$\begin{smallmatrix} \times \\ al \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} \times \\ al \end{smallmatrix}$				
al										

¹⁾ N. Heribert-Nilsson, Ber. d. bot. Ges. XXXIV, Heft 10, S. 873.

²⁾ Bateson and Punnett, Journal of Genetics, I, S. 293, 1911.

Das tritt offenbar hier bei Gerste auch ein. Die Anziehung ist in Abstoßung umgeschlagen. Es erklärt sich nun auch, weshalb der Fall nur einmal angetroffen wurde: es darf ja nur zweimal unter 66



Korrelationstabelle V. F_2 von $H 37 \times 6$. Grannenlänge/Dichtigkeit.

äußerlich nicht unterscheidbaren lang-locker-Pflanzen auftreten und wenn wir mit der Koppelung 5 rechnen, sogar nur zweimal unter 97. Es ist also ein ganz besonderer Glücksfall gewesen, daß diese Pflanze gerade zur Aussaat ausgesucht wurde.

Tabelle
Faktorenabstoßung 1:4:4:1 resp.

Nr.	Jahrgang	Generation	Zahl	Exp. Spaltung			
				lg locker	lg gest	kz locker	kz gest
0136	1915	F ₃	96	46	: 23	: 27	: 0
0328	1917	F ₄	116	55	: 29	: 30	: 2
0330	1917	F ₄	107	53	: 28	: 25	: 1
0332	1917	F ₄	108	58	: 23	: 23	: 4
0333	1917	F ₄	96	51	: 16	: 28	: 1
0334	1917	F ₄	76	50	: 12	: 13	: 1
0335	1917	F ₄	74	44	: 14	: 15	: 1
0336	1917	F ₄	115	62	: 23	: 29	: 1
0337	1917	F ₄	72	34	: 14	: 24	: 0

Bei den Nachkommen dieses Beetes mit der umgekehrten Koppelung müssen wir nun folgendes erwarten:

Unter 51 lang-locker-Pflanzen sind ihrer Entstehung nach

$$\begin{array}{l}
 1 \text{ AL} \times \text{AL} \text{ konstant,} \\
 32 \text{ Al} \times \text{aL} \text{ } 1:4:4:1, \\
 \left. \begin{array}{l} 8 \text{ AL} \times \text{Al} \\ 8 \text{ AL} \times \text{aL} \end{array} \right\} \text{ keine sichtbare Koppelung,} \\
 2 \text{ AL} \times \text{al} \text{ } 4:1:1:4.
 \end{array}$$

Jetzt müssen also wieder zwei von 51 Pflanzen Faktorenanziehung zeigen. Von den zehn Beeten, die ich zur Kontrolle der Faktorenabstoßung und in der Hoffnung, wieder eine Anziehung zu finden, ausgesät habe, zeigte keine diesen Fall. Von den zehn Beeten spalteten acht, wie Tabelle IX zeigt, nach dem Abstoßungsverhältnis 1:4:4:1; theoretisch zu erwarten wären $\frac{32 \cdot 10}{51} = 6,3$ gewesen, die Umkehr dagegen nur zweimal auf 51 Beeten.

Die Korrelationstabellen V und VI geben für F₂ die Koppelung 4:1:1:4, für 0336 die Abstoßung 1:4:4:1 wieder.

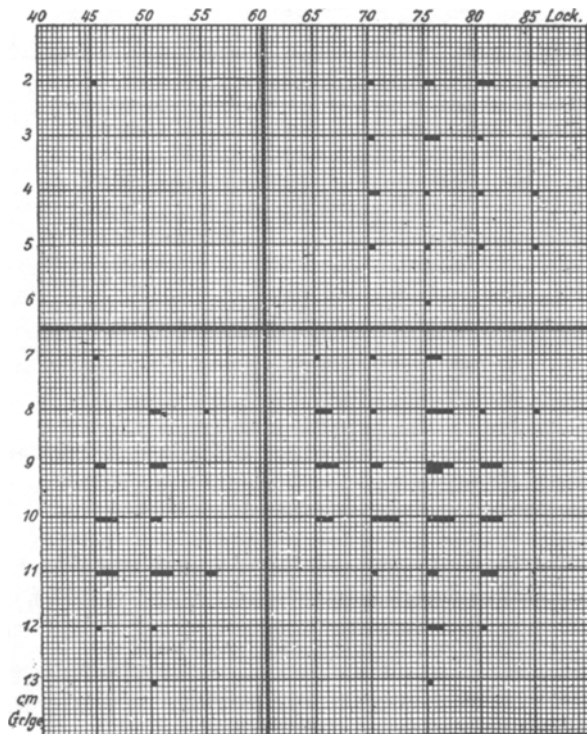
Ich habe hier immer so gerechnet, als wäre der Koppelungsfaktor 4 und nicht wie früher angegeben 5. Eine Entscheidung ist auch jetzt nach dem bedeutend größeren Material schwer. Nach dem Korrelationskoeffizienten ist 4 wahrscheinlicher, da er nur einmal größer als dem Koppelungsfaktor für 5 (Korrelationskoeffizient 0,593)

IX.

1:5:5:1 in Kreuzung H 37 \times 6.

Theoret. Spaltung 1:4:4:1 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest	Theoret. Spaltung 1:5:5:1 lg locker: lg gest: kz locker: kz gest
48,9 \pm 4,89: 23,1: 23,1 \pm 4,21: 0,96 \pm 0,97	48,7 \pm 4,89: 23,35: 23,35 \pm 4,2: 0,67 \pm 6,82
59,2 \pm 5,37: 27,8: 27,8 \pm 4,60: 1,16 \pm 1,07	58,9 \pm 5,38: 28,22: 28,22 \pm 4,61: 0,81 \pm 0,90
54,7 \pm 5,16: 25,7: 25,7 \pm 4,42: 1,07 \pm 1,03	54,3 \pm 5,21: 26,1: 26,1 \pm 4,4: 0,74 \pm 0,86
55,2 \pm 5,2: 25,95: 25,95 \pm 4,44: 1,08 \pm 1,04	54,8 \pm 5,2: 26,25: 26,25 \pm 4,46: 0,75 \pm 0,86
48,9 \pm 4,89: 23,1: 23,1 \pm 4,21: 0,96 \pm 0,97	48,6 \pm 4,80: 23,32: 23,32 \pm 4,2: 0,67 \pm 0,82
38,8 \pm 4,36: 18,2: 18,2 \pm 3,72: 0,76 \pm 0,87	38,5 \pm 4,36: 18,46: 18,46 \pm 3,74: 0,53 \pm 0,73
37,7 \pm 4,29: 17,74: 17,74 \pm 3,67: 0,74 \pm 0,86	37,6 \pm 4,29: 18: 18 \pm 3,68: 0,51 \pm 0,71
58,7 \pm 5,36: 27,6: 27,6 \pm 4,57: 1,15 \pm 1,06	58,4 \pm 5,17: 28: 28 \pm 4,6: 0,80 \pm 0,89
36,7 \pm 4,23: 17,27: 17,27 \pm 3,59: 0,72 \pm 0,84	36,5 \pm 4,18: 17,5: 17,5 \pm 3,58: 0,50 \pm 0,71

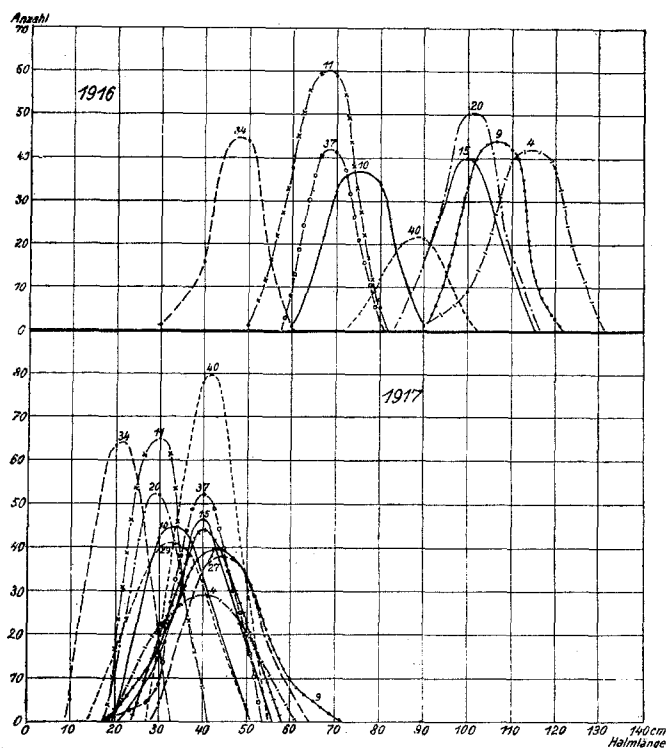
entspricht, aber öfters kleiner als für 4 (Korrelationskoeffizient 0,520) ist. Die Rückkreuzungen lassen uns hier leider im Stich, da man bei jeder Rückkreuzung nur ein Korn erhält. Die einzige Rückkreuzung, die ich in etwas größerer Individuenzahl erhielt, H 37 \times (H 37 \times 15), scheint mir eher für 4 als für 5 zu sprechen. Die Möglichkeit eines nicht ganz festen sondern variablen Kopplungsverhältnisses ist nach den Arbeiten der Morganschen Schule mehr als unwahrscheinlich.



Korrelationstabelle VI. 0336 = F_4 von H 37 \times 6.
Grannenlänge/Lockerkeit.

VII. Halmlänge.

Unter Halmlänge verstehe ich die Länge des bestentwickelten Halmes ohne Ähre. Wie ich schon in der Einleitung auseinander gesetzt habe, ist dieser Charakter von äußeren Einflüssen sehr abhängig. Die Kurventafel VII gibt die Halmlängen der reinen Linien 1916 und 1917 wieder¹⁾. Wie man sieht, sind die Längen nicht nur bedeutend geringer



Kurventafel VII. Halmlängen 1916 und 1917.

1917, sondern, was für die Untersuchung viel unangenehmer ist, sehr viel weniger zu unterscheiden. Es traf sich daher recht ungünstig, daß ich gerade 1917 meine Aussaaten zur Untersuchung der Länge gemacht hatte. Wenn ich so nicht in der Lage bin, ein umfassendes Bild zu geben, so möchte ich doch einige interessante und sicherstehende Ergebnisse mitteilen.

¹⁾ Mittelwerte, Seite 68.

Eine große Fehlerquelle sind wegen der großen Modifikationsbreite alle nicht unter absolut denselben Bedingungen gezogenen Pflanzen und dahin gehören alle Randpflanzen. Hätte ich aber diese fortgelassen, so hätte 1916 und 1917 jede fünfte, in den früheren Jahren jede zweite Pflanze fortlassen müssen. Dazu kommt noch, daß ich aus Zeitmangel viele Beete ohne Numerierung der einzelnen Pflanzen ernten mußte, also bei der Untersuchung nicht mehr feststellen konnte, welches Randpflanzen gewesen waren. Um darum möglichst einheitliche Verhältnisse zu schaffen, habe ich die Randpflanzen ein für allemal mitgezählt. Der Fehler, der dadurch entsteht, liegt allemal in derselben Richtung, nämlich der zu großen Länge. Ein Beispiel möge die Größe des Fehlers zeigen.

Bei der Kreuzung $H\ 34 \times 37$ war das Verhältnis hoch : niedrig ohne Randpflanzen 373 : 119, das ist bezogen auf 3 : 1 = 3,04 : 0,96, mit " 532 : 135, " " " " 3 : 1 = 3,20 : 0,80.

Wenn man dies im Auge behält, wird man, glaube ich, die Verhältnisse richtig beurteilen.

Die Kreuzungen, bei denen keine Spaltung eintrat, waren $H\ 11 \times 29$, $H\ 9 \times 20$, $H\ 10 \times 11$, $H\ 9 \times 11$. Sie zeigen schöne regelmäßige eingipfelige Kurven in F_2 . Man wird daher wohl mit Recht vermuten, daß die Eltern sich in keinem wesentlichen Höhenfaktor unterscheiden. (Der Fall, daß sie sich in soviel Erbinheiten unterscheiden, daß die Kombinationen sich zu einer einheitlichen Kurve ergänzen, ist allerdings auch nicht ausgeschlossen aber hier unwahrscheinlich.) Spaltung dagegen zeigen alle Kreuzungen mit $H\ 34$, also $H\ 34 \times 37$, $H\ 34 \times 27$, $H\ 34 \times 40$, $H\ 34 \times 11$. $H\ 34$ hat, wie wir auf der Tabelle Seite 100 und Kurventafel VII sehen, die weitaus kürzeste Halmlänge. Die Verhältniszahlen für diese Kreuzungen sind folgende: (s. Tabelle X auf S. 100).

Das Spaltungsverhältnis hoch : niedrig ist nicht einwandfrei 3 : 1, wobei allerdings Faktoren nach Art von M, N bei Dichte oder U, V bei Grannenlänge einige Abweichung bewirken. Daß wir solche Faktoren außer einem Höhefaktor einführen müssen, sehen wir aus den Mittelwerten der letzten Kreuzung $H\ 34 \times 40$, wo die rezessive Kurve $\geq H\ 34$, die dominierende $\geq H\ 40$ sein kann.

Nennen wir den Hauptfaktor für Höhe H, die Nebenfaktoren I und J, von denen $I > J$ sei. Alle hh-Pflanzen sind niedrig in einer Kreuzung, wo H vorkommt. In einer Kreuzung ganz ohne H tritt Spaltung in $II + 2\ Ii : ii$ ein.

Tabelle X.
Halmlängenspaltungen.

Jahrgang	Kreuzung	Generation	Anzahl	Hoch : niedrig	3:1 exp. theor. Fehler	$M_1 + m_1$	$M_2 + m_2$
1917	H 34 × 37	F ₂	673	507:166	3,02:0,98 ± 0,02 ± 0,07		
1914	H 34 × 11	F ₂	479	375:104	3,13:0,87 ± 0,13 ± 0,08		
1915	H 34 × 27	F ₂	166	126:40	3,04:0,96 ± 0,04 ± 0,13		
1916	0267	F ₂	100	79:21	3,16:0,84 ± 0,16 ± 0,17		
1916	0270	F ₃	23	17:6	2,96:1,04 ± 0,04 ± 0,36		
1916	H 34 × 40	F ₂	230	184:46	3,20:0,80 ± 0,20 ± 0,11		
1917	0302	F ₃	125	86:39	2,75:1,25 ± 0,25 ± 0,15	45,09 ± 0,68	23,75 ± 0,54
1917	0303	F ₃	115	87:28	3,02:0,98 ± 0,02 ± 0,16	43,2 ± 0,2	24,29 ± 0,77
1917	0304	F ₃	99	74:25	2,98:1,02 ± 0,02 ± 0,17	45,34 ± 0,78	25,33 ± 0,66
1917	0305	F ₃	84			51,25 ± 0,57	
1917	0306	F ₃	141				27,14 ± 0,40
1917	0301	F ₃	38				32,1 ± 1,11
1917	H 34	P ₁	88				26,76 ± 0,47
1917	H 40	P ₂	126			46,98 ± 0,48	

Es mögen nun heißen

H 34 hhiiJJ,
 H 37 hhIIjj,
 H 9, 10, 11, 20 . . HHii,
 H 27 HHII,
 H 40 HHIIjj,
H spontaneum . . . HHII.

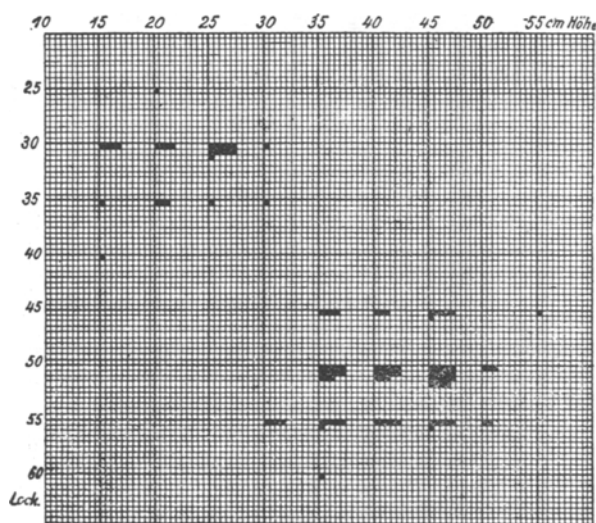
VIII. Korrelation von Halmlänge mit Grannenlänge und Dichtigkeit.

Interessant wird die Höhe dadurch, daß die Faktoren in bemerkenswerter Weise mit den Faktoren für Grannenlänge und Lockerkeit gekoppelt sind.

1917 erhielt ich drei F₃-Beete der Kreuzung H 34 × 40, die sehr merkwürdig aussahen: neben hohen lockeren langgrannigen Pflanzen standen kleine gestauchte kurzgrannige Exemplare. Die genauere Untersuchung ergab denn auch, daß andere als diese beiden Kategorien nicht gebildet wurden. Ich habe in Abschnitt VI die Korrelationstabelle von 0303, einem dieser Beete, für Lockerkeit/Grannenlänge wiedergegeben, es seien

hier noch die entsprechenden für Lockerkeit/Höhe VIII und Grannenlänge/Höhe IX wiedergegeben: alle drei entsprechen sich vollkommen. Es sind dieselben Pflanzen, die locker hoch und locker lang, die gestaucht niedrig und gestaucht kurz sind.

Durch diesen extremen Fall aufmerksam gemacht, stellte ich die Korrelationstabellen für verschiedene der spaltenden F_2 -Generationen auf, und fand bei $H\ 34 \times 40$, $H\ 34 \times 27$, $H\ 34 \times 37$, $H\ 34 \times 11$ gleichfalls Koppelungen, nur äußerten sie sich verschieden, je nach den Faktoren für Grannenlänge, Lockerkeit und Halmhöhe, die sie enthielten.



Korrelationstabelle VIII. 0303 = F_2 von $H\ 34 \times 40$.
Lockerkeit/Höhe.

Ich gebe nun zuerst die Theorie und wende sie dann auf die Kreuzungen an:

Die Faktoren für Grannenlänge waren A, V, U,
 " " " Lockerkeit " L, M, N,
 " " " Höhe " H, I, J.

Nach Abschnitt VI hatten wir die Koppelungen

$$\text{I. } AL : Al : aL : al = 5 : 1 : 1 : 5,$$

$$\text{II. } MV : Mv : mV : mv = \infty : 1 : 1 : \infty.$$

Wir müssen jetzt dazu annehmen

$$\text{III. } AH : Ah : aH : ah = \infty : 1 : 1 : \infty,$$

$$\text{IV. } VI : Vi : vI : vi = \infty : 1 : 1 : \infty,$$

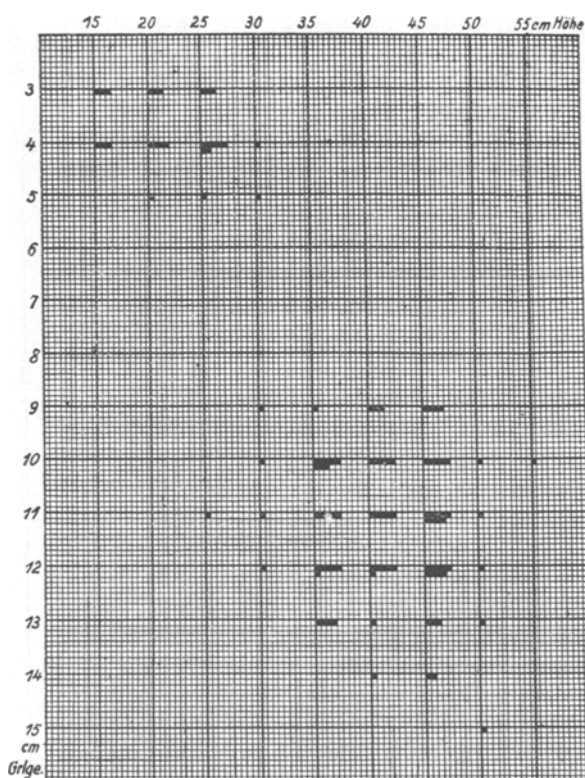
daraus folgt ferner

$$\text{V. LH : Lh : lH : lh} = 5 : 1 : 1 : 5,$$

$$\text{VI. MI : Mi : mI : mi} = \infty : 1 : 1 : \infty.$$

a) Was besagt das nun für die einfachste Kreuzung $H 34 \times 37$?
Diese hatte die Formel

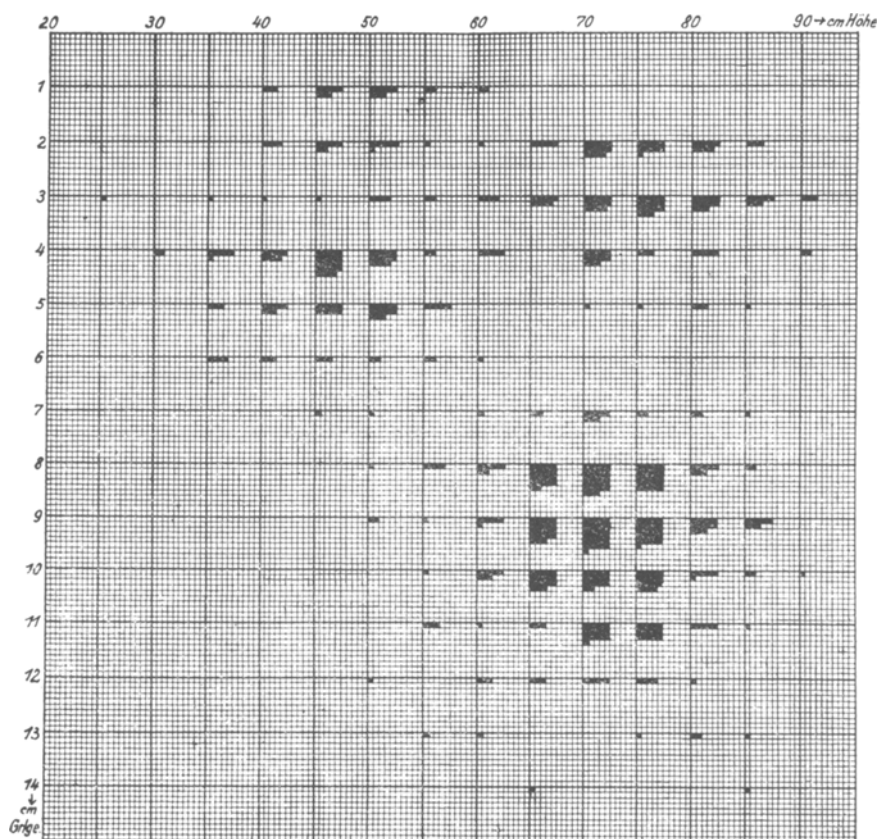
$$\text{llmmnnaavvUUhhiiJJ} \times \text{llMMnnaaVVuuhhIIjj}.$$



Korrelationstabelle IX. 0303 = F_3 von $H 34 \times 40$.
Grannenlänge/Höhe.

Hier treten nur die Koppelungen II, IV, VI auf, von diesen ist II und VI nicht zu prüfen, da alle ll-Pflanzen ohne Ausnahme gestaucht sind. Es bleibt also nur $VI : Vi : vI : vi = \infty : 1 : 1 : \infty$, wobei das Unendlichzeichen bedeutet, daß die Kombinationen VI und vi unendlich oft gegen vI und Vi gebildet wurden, d. h. also, daß nur VI und vi gebildet werden.

Wir müssen uns nun aus Abschnitt „Grannenlänge“ daran erinnern, daß aaVvUu halblange : kurze Grannen gibt im Verhältnis 9 : 7.



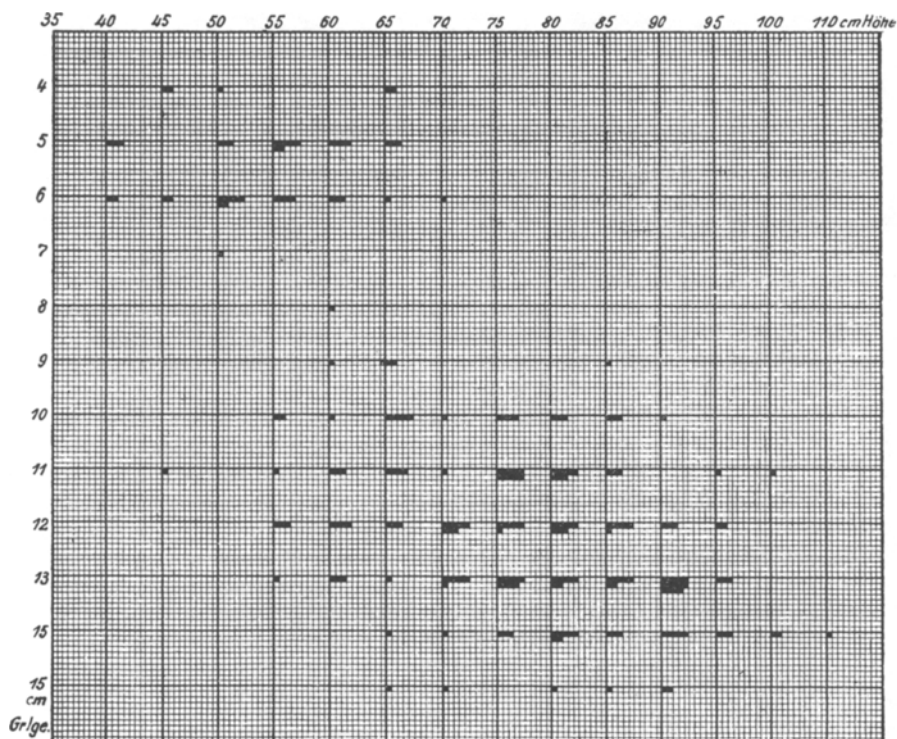
Korrelationstabelle X. F_2 von H 34×37 . Grannenlänge/Höhe.

U mendelt unabhängig, VI gemeinsam, das gibt also:

- UUVVII lang hoch,
 2 UUVvIi " "
 Uuvvii kurz niedrig, also lg hoch : kz hoch : lg niedrig : kz niedrig
 2 UuVVII lang hoch, 9 : 3 : 0 : 4
 4 UnVvIi " "
 2 Uuvvii kurz niedrig,
 uuVVII kurz hoch,
 2 uuVvIi " "
 nuvvii kurz niedrig.

Wie wir aus der Korrelationstabelle X ersehen, ist das tatsächlich der Fall:

1. treten keine langgrannigen niedrigen Pflanzen auf,
2. ist das Verhältnis lang hoch : kurz hoch : kurz niedrig = 366 : 141 : 166,
also auf 9 : 3 : 4 bezogen = 8,71 : 3,35 : 3,94.



Korrelationstabelle XI. F_2 von $H 34 \times 40$. Grannenlänge/Höhe.

b) Viel komplizierter liegt der Fall bei der Kreuzung $H 34 \times 40$. Wir mußten da die Formel

$$llmmnnaavvUUhhiiJJ \times LLMMnnAAVVuuHHIIjj$$

annehmen, also außer n lauter Heterozygoten und alle sechs Koppelungsverhältnisse.

Betrachten wir einmal nur Höhe und Grannenlänge, so sind A und H , V und I fest verkoppelt. Erinnern wir uns daran, daß $aaUU(Vv + VV)$ lange Grannen geben, so erhalten wir

		lang hoch : kurz hoch : lang niedrig : kurz niedrig						
	HHA ⁺ AVVII × (UU + 2 Uu + uu)	4						
2	„ VvIi ×	8						
	„ vvii ×	4						
2	HhAaVVII ×	8						
4	„ VvIi ×	16						
2	„ vvii ×	8						
	hhaaVVII ×			1	3			
2	„ VvIi ×			2	6			
	„ vvii ×			1	3			
		48	:	0	:	4	:	12

Es treten also hier keine kurzgrannigen hohen Exemplare auf (während in voriger Kreuzung keine langgrannigen niedrigen auftraten). Auch dies zeigt die Korrelationstabelle XI sehr schön. Die langgrannigen hohen und niedrigen sind wegen der vielen Faktoren nicht zu trennen. Das Verhältnis lang : kurz ist 52 : 12 oder 13 : 3, wie wir schon im Abschnitt „Grannenlänge“ zeigten.

Gehen wir jetzt zu Dichte und Höhe über, so haben wir da die Koppelungen $LH : Lh : lH : lh = 5 : 1 : 1 : 5$
 $VI : vi = n : n$ zu berücksichtigen, ferner nach Abschnitt Ährendichte, daß die Kombination Llmnn gestaucht ist. Dann erhalten wir

		lock hoch : lock niedr : gest hoch : gest niedr.			
25	LLHH × (MMII + 2 MmIi + mmii)	100			
10	LLHh	40			
10	LIHH	30		10	
50	LIHh	150		50	
10	Llhh		30		10
10	llHh			40	
1	llHH			4	
1	LLhh		4		
25	llhh				100
<hr/>					
142	× 4 = 568	320	:	34	:
Das gibt bezogen auf n = 230 =		130	:	14	:
und wenn der Koppelungsfaktor = 4 ist		127	:	16	:
und experimentell gefunden		126	:	14	:
			:	36	:
			:	54.	:

Bei den F₃-Beeten schließlich fallen einige Faktorenpaare fort, so daß wir die Beziehung VI, die in F₂ nicht zutage tritt, prüfen können.

Wir haben da die Formel aaVvUUllMnnhhIi und daraus die Höhenkoppelungen MI : mi = n : n,

$$VI : vi = n : n.$$

aaVVIIUU	3 halblang	llMMII	3 halblocker
2 aaVvIiUU	2 : halbhoch	2 llMmIi	2 : halbhoch
aaavviiUU	1 kurz niedrig	llmmii	1 gestaucht niedrig.

Siehe hierzu die Korrelationstabellen VIII und IX und die Werte auf Tabelle X.

In den Kreuzungen H 34 × 11 und H 34 × 27 liegen die Dinge ganz analog, ich gehe darum nicht weiter darauf ein.

Es drängt sich hier unwillkürlich die Frage auf: haben wir es bei diesen vielen absoluten Koppelungen überhaupt mit „Koppelungen“ verboten zu tun, oder äußert sich ein Faktor auf verschiedene Weise: als Höhen- und Grannenfaktor, als Lockerkeits- und Grannenlänge usw. Die praktische Bedeutung der Frage ist ja hier gering, da wir es mit so vielen Komplikationen zu tun haben, daß wir jeden gewünschten Typ werden herstellen können, auch wenn die Korrelation „unbrechbar“ ist. Ich glaube aus folgenden Gründen, daß es sich um verschiedene gekoppelte Gene handelt: einmal, weil man bei reinem Material keine korrelative Variabilität findet. Denn da infolge der Modifikationsbreite jedes Material Variationen zeigt, müßte man annehmen, daß, wenn es um eine physiologische Korrelation handelt, die +-Schwankung der einen Eigenschaft auch eine +-Schwankung der anderen Eigenschaft hervorruft usw. Man würde dann auch bei reinem Material eine schräge Korrelationslinie erhalten. Das ist nun ganz und gar nicht der Fall bei diesen Eigenschaften: trägt man eine Eigenschaft als Funktion der andern auf, so erhält man das Bild einer gänzlich fehlenden Beziehung. Im Gegenteil, Pflanzen, die aus irgend einem Grunde verkümmert sind, fallen vollkommen aus der Korrelationstafel von reinen Linien sowohl als auch von Kreuzungen heraus.

Anders liegt es bei einer anderen Eigenschaft, für die vielfach in der landwirtschaftlichen Literatur Korrelation mit allen möglichen Halm-eigenschaften angegeben wird, der Ährenlänge. Die Ährenlänge ist = Spindelgliedlänge × Anzahl Spindelglieder. Die Anzahl Spindelglieder ist wieder abhängig von der Halmlänge und Halmdicke usw. Wir werden also unter Umständen eine absolute Koppelung von Ährenlänge und Lockerkeit, oder Ährenlänge und Halmhöhe finden, ohne von einer Koppelung von Eigenschaften reden zu dürfen. Tatsächlich fallen denn auch die abweichenden Exemplare, Kümmerlinge usw. mit ihren Werten

nicht aus den für normale Pflanzen heraus d, h. die Eigenschaften zeigen bei ihnen dasselbe Verknüpfungsgesetz.

Die Aufstellung von Korrelationen begegnet uns in der landwirtschaftlichen Literatur auf Schritt und Tritt, ohne daß es gelingen könnte, viel Wertvolles dabei zu finden. Entweder handelt es sich um physiologische Gleichgewichtszustände oder die Angaben sind falsch. Aus dem vorzugsweise gemeinsamen Auftreten verschiedener Eigenschaften darf man doch noch nicht auf eine Korrelation schließen! Doch darüber ist schon oft genug geredet worden, ich weise darum nur auf die Darstellungen bei Johannsen, Elemente usw. und für landwirtschaftliche Literatur speziell über Korrelationen in Fruwirths Züchtung usw. Bd. IV, S. 14—23, 1910, hin.

IX. Zähnung¹⁾.

Über die Zähnungsfaktoren $GgG'g'$ sowie die Faktorenabstoßung mit Z, dem Faktor für Zweizeiligkeit, habe ich nichts Neues hinzuzufügen. Nur muß H 20 die Formel $ggG'G'$ nicht $GGg'g'$, wie ich früher angab, haben.

Was die feinen Zähne, die die dritte Art Zähnung bewirken, anbelangt, so habe ich an unreifem Material feststellen können, daß sie nicht nur auf den Nerven der äußeren Blütenspelzen stehen, wie die durch G und G' bedingten Zähne, sondern daß sie sich auf beide Seiten der ganzen äußeren und inneren Blütenspelze erstrecken und zwar auf die äußere Epidermis in reichlichem Maße, auf die innere Epidermis, die später mit dem Korn verwächst, viel seltener. Zähne auf der Innenseite der Blütenspelzen zeigen alle Gersten, die ich untersucht habe, selbst die $ggg'g'$ -Gersten. Bei beiden Spelzen zeigt die äußere Epidermis starkgewellte Zellwände und viele Spaltöffnungen, die innere dagegen fast glatte Zellwände und vereinzelte Spaltöffnungen. Einen Wert haben ja die Zähne nicht mehr, wenn das Korn erst mit der Spelze verwachsen ist. Vielleicht kann man aus ihrem Vorhandensein schließen, daß auch die Zähne auf der Oberseite der Deckspelze nur eine Funktion für die Blüte, nicht aber für das reifende Korn zu erfüllen haben. Bekanntlich ist man sich über den Zweck der Zähne noch gar nicht im klaren. Da man annimmt, daß die nackten aus den bespelzten Gersten entstanden sind, kann es ja keine atavistische Eigenschaft sein.

¹⁾ 1916, Abschnitt VI, S. 144—147.

X. Besselzte — nackte Körner.

Wie schon oben erwähnt, ist die Gerstenblüte von zwei Spelzen umgeben; verwachsen diese mit dem heranwachsenden Korn, so erhalten wir besselzte Gersten, tun sie dies nicht, so haben wir nackte Sorten. Unsere europäischen Gersten sind alle besselzt, die Kapuzen und sonst viele orientalischen Sorten dagegen nackt. Koernicke nimmt an, daß die nackten Gersten dadurch aus den besselzten entstanden seien, daß einzelne Körner der besselzten Sorten ihre Besselzung verloren und sich dies vererbt hätte.

Weder die Dicke noch die Struktur der Samenschale schien mir bei nackten und besselzten Sorten viel Unterschiede aufzuweisen (mit Ausnahme der Farbe). Die Dicke der Samenschale ist etwa 30—70 μ , der 2—3reihigen Aleuronschicht 50—60 μ , der Spelzen 50—80 μ .

Die Vererbungsweise ist von Biffen¹⁾, v. Tschermak²⁾ und Blaringhem³⁾ untersucht worden. Nach Biffen ist F_1 intermediär, in F_2 ist die Entscheidung schwer, wohl 3 : 1, wobei besselzt dominiert.

Nach v. Tschermak dominiert resp. prävaliert besselzt. In den Fällen reiner Spaltung und Dominanz ist die Spaltung in F_2 3 : 1. Nach bloßer Prävalenz ist die Spaltung stets unrein in besselzt, halbnackt und nackt. Die besselzten Körner sind z. T. konstant, z. T. spalten sie wieder in 3 besselzt : 1 nackt. Die halbnackten spalten nach allen drei Formen, die nackten sind konstant. Halbnackt + besselzt : nackt ist stets 3 : 1.

Meine Beobachtungen decken sich vollkommen mit denen v. Tschermaks. Wie aus Tabelle XI hervorgeht, ist fast durchgängig besselzt : nackt = 3 : 1. Hierbei habe ich besselzt und halbbesselzt zusammengezogen. Es ist nämlich so gut wie unmöglich, die halbnackten, fast besselzten und besselzten zu trennen, da oft jedes Korn anders besselzt ist. Die Besselzung ist außerordentlich abhängig von äußeren Bedingungen. So hatte ich 1916 ein Beet (0209) vergessen auszusäen und holte dies vier Wochen später nach. Dadurch fiel die Blüh- und Reifezeit in eine Regenperiode. Der Erfolg war der, daß das ganze Beet schlecht besselzt war und doch stammte es aus der Kreuzung H 37 \times 6, wo beide Eltern sehr gut besselzt sind. Ich säte nun dies Jahr (1917) vier von diesen schlecht besselzten Pflanzen aus und fand

¹⁾ Biffen, Journ. of agric. Science II, S. 183—206, 1907.

²⁾ v. Tschermak, Fruwirths Züchtung der landw. K. IV, S. 311, 1910.

³⁾ Blaringhem, C. R. 1908 und 1913.

Tabelle XI.

Nr.	Abstammung	Generation	Jahrgang	Anzahl	Besp : nackt	Theor. 3 : 1 + exp. + theor. Fehler
01/02	9 × 20	F ₂	1914	781	554 : 227	2,84 : 1,16 ± 0,16 ± 0,06
0151	9 × 20	F ₃	1915	94	76 : 18	3,24 : 0,76 ± 0,24 ± 0,18
0277	9 × 20	F ₅	1917	153	114 : 39	2,98 : 1,02 ± 0,02 ± 0,14
05	3 × 15	F ₂	1914	155	124 : 31	3,20 : 0,80 ± 0,20 ± 0,14
06	11 × 29	F ₂	1914	138	102 : 36	2,96 : 1,04 ± 0,04 ± 0,15
0122	11 × 29	F ₃	1915	62	48 : 14	3,10 : 0,90 ± 0,10 ± 0,22
0179	0122	F ₄	1916	101	75 : 26	2,96 : 1,04 ± 0,04 ± 0,17
0123		F ₅	1915	79	63 : 16	3,19 : 0,81 ± 0,19 ± 0,20
0181	0123	F ₄	1916	76	57 : 19	3,00 : 1,00 ± 0,00 ± 0,20
0124		F ₃	1915	83	60 : 23	2,89 : 1,11 ± 0,11 ± 0,19
0126		F ₃	1915	25	14 : 11	2,24 : 1,76 ± 0,76 ± 0,35
0128		F ₃	1915	61	60 : 1	
0129		F ₃	1915	65	52 : 13	3,20 : 0,80 ± 0,20 ± 0,21
0130		F ₃	1915	17	11 : 6	2,59 : 1,41 ± 0,41 ± 0,42
13 × 23		F ₂	1915	475	339 : 135	2,86 : 1,14 ± 0,14 ± 0,08
0249		F ₃	1916	51	34 : 17	2,66 : 1,34 ± 0,34 ± 0,24
0250		F ₃	1916	32	24 : 8	3,00 : 1,00 ± 0,00 ± 0,31
34 × 27		F ₂	1915	161	120 : 41	2,98 : 1,02 ± 0,02 ± 0,14
0269		F ₃	1916	18	14 : 4	3,11 : 0,89 ± 0,11 ± 0,41
0270		F ₃	1916	24	18 : 6	3,00 : 1,00 ± 0,00 ± 0,35
34 × 40		F ₂	1916	233	172 : 61	2,95 : 1,05 ± 0,05 ± 0,11
0301		F ₃	1917	38	30 : 8	3,16 : 0,84 ± 0,16 ± 0,28
0306		F ₃	1917	141	113 : 28	3,16 : 0,84 ± 0,16 ± 0,15
37 × 15		F ₂	1917	350	272 : 78	3,11 : 0,89 ± 0,11 ± 0,09

in dem trockenen Sommer vorzüglichen Spelzenschluß. Die Güte des Spelzenschlusses ist von großer praktischer Bedeutung, da nach ihm die Gerste bewertet wird. Ist die Spelze sehr fein und legt sich dem Korn fest an, so entstehen beim Wachstum auf der Rückseite des Kornes feine Querfalten, Kräuselung genannt. Diese hält man für ein Kriterium von hohem Extraktstoff und geringem Stickstoffgehalt.

Kreuzungen bespelzter Sorten untereinander gaben immer bespelzte Körner, nackter unter sich nackte. Ob es sich trotz des Spaltungsverhältnisses 3 : 1 bei Kreuzung bespelzter und nackter Sorten um nur ein Faktorenpaar handelt, möchte ich nicht entscheiden. Ich glaube

jedoch das Gegenteil, da ich in einer Kreuzung als Nachkommen halb-bespelzter Körner nur halbbespelzte Nachkommen erhielt. Diese halb-bespelzten Körner sehen anders aus als die gewöhnlichen Übergangsformen von bespelzt zu nackt: die Rückenspelze ist fest und gekräuselt angewachsen, die Vorderspelze dagegen ganz lose.

Ich komme nun zu den Versuchen Blaringhems und damit der Frage, ob die verschiedene Bespelzung, die Körner derselben Ähre zeigen können, etwas über die Bespelzung der aus ihnen hervorgehenden Pflanzen aussagt.

Blaringhem kreuzte eine zweizeilige bespelzte *nutans*-Form mit einer zweizeiligen Nacktgerste und erhielt in zwei Kreuzungen A und B auf der F₁-Pflanze folgende Körner.

	Ähren	Körner	Bespelzt	Halbnackt	Nackt
A	6	188	172	16	0
B	8	185	92	57	36

Unter halbnackt versteht er Körner, die innen fest, außen lose sind.

Das Auftreten der verschiedenen Typen auf einer Pflanze nennt er Mosaik.

Er säte nun diese Körner getrennt aus und erhielt folgendes:

1. die nackten Körner gaben nur nackte Körner,

2.	Ausgesät	Anzahl	Pflanzen mit Körnern		
			nackt	bespelzt	Mosaik
A	16 halbnackte . . .	12	2	3	7
	60 bespelzte . . .	33	11	22	20
B	57 halbnackte . . .	45	18	5	22
	60 bespelzte . . .	49	19	13	17

Bei einer zweiten gleichartigen Kreuzung erhielt er ein entsprechendes Resultat. Ich habe nun diese Versuche wiederholt, aber mit einem andern Resultat. Auf einer F₁- und zwei F₂-Pflanzen der Kreuzung H 9 × 20 erhielt ich folgende Körner:

	Bespelzt	Halbbespelzt	Nackt
F ₁	7	24	2
F ₂ α)	41	89	26
F ₂ β)	16	88	56

Ausgesät		Pflanzen mit Körnern		
		nackt	halbbespelzt und bespelzt	Mosaik
F ₁	2 nackt	1	1	
	22 halbnackt	6	13	3
	7 bespelzt	1	1	5
F ₂ α	21 nackt	4	15	2
	39 halbnackt	9	24	6
	21 bespelzt	0	15	6
F ₂ β	11 nackt	4	6	1
	44 halbnackt	11	21	12
	21 bespelzt	4	11	6

Meine Resultate unterscheiden sich also in zwei Punkten von denen Blaringhems, 1. die nackten Körner geben nicht wieder nur nackte, 2. es treten keine Pflanzen mit nur bespelzten Körnern auf, entweder sie sind halbbespelzt und bespelzt oder, wie Blaringhem es nennt, Mosaik, also nackt, halbnackt und bespelzt. Die Kategorien halbnackt und bespelzt habe ich nur aus Analogierücksichten zu Blaringhems Tabelle getrennt. Es hat meiner Ansicht nach gar keinen Wert, sie zu trennen, da alle Übergänge vorhanden sind. Ich glaube daher auch, daß es kein Wunder ist, wenn die nackten wieder spalten ebenso wie die bespelzten. Die nackten sind hier einfach extrem „wenig bespelzt“, und der Grund dazu ist die weniger gute Ausbildung dieser Körner. Sie befinden sich meistens ganz oben oder ganz unten in der Ähre, wo die Körner überhaupt weniger gut ausgebildet sind. Sie sind aus denselben Gründen nackt, aus denen die künstlich fremdbefruchteten Körner nackt sind, infolge von zu später Befruchtung usw. Experimentell müßte sich die Frage ja lösen lassen, indem man einen Teil der Pflanzen etwa im Gewächshaus unter ungünstigen Bedingungen hält und sieht, ob dann der Prozentsatz an nackten und halbbespelzten Körnern größer wird.

Woher der Unterschied zwischen Blaringhems und meinen Versuchen kommt, kann ich nicht sagen. Vielleicht spricht da ein zweiter Faktor für Bespelzung mit und es liegt danach an der Verschiedenheit des Materials. Ein Beobachtungsfehler scheint mir von beiden Seiten ausgeschlossen, denn man kann wohl über die Abgrenzung nackt —

halbnackt — bespelzt verschiedener Ansicht sein, nicht aber darin, ob nackte Körner nur nackte Nachkommen geben.

XI. Farben.

a) Schwarze = weiße Spelzenfarbe.

Die Farbe der Spelzen und des Korns kann hell und dunkel sein, weiß, gelb oder violett und schwarz.

Der Sitz der Farbe ist nach Harz¹⁾ Samenkunde, S. 1157, verschieden. So gibt er für *H. vulgare nigrum* an, daß die Ursache der Färbung ein gerbstoffhaltiges tiefbraunes harzartiges Pigment sei, das größtenteils in den inneren Sklerenchymzellreihen der Spelzen, aber auch in den äußeren Epidermiszellen enthalten sei. Bei *H. vulgare aestivum subcaeruleum* ist das gerbstoffhaltige Pigment in den Kleberzellen enthalten. Es ist löslich in Wasser, wird in Säure rot, in Alkalien wieder blau und grau. Bei den nackten schwarzen Gersten ist das Pigment in den äußeren und mittleren verdickten Zellen der Fruchtwand enthalten usw.

Entsprechend dem verschiedenen Sitz und der verschiedenen Beschaffenheit der Farbe werden wir auch eine sehr komplizierte Vererbung annehmen dürfen.

Ich habe nur mit einer schwarzen bespelzten Sorte Kreuzungen gemacht, mit H 13. Dabei dominierte die schwarze Farbe immer deutlich. Die Heterozygoten sind etwas heller als die Homozygoten. Das Verhältnis dunkel : hell war stets angenähert 3 : 1. Das stimmt mit den Resultaten v. Tschermaks²⁾ überein, der umfangreiche Untersuchungen über diesen Punkt angestellt hat. Dagegen kann ich für meine Kreuzungen nicht bestätigen, daß Spelzen und Kornfarbe korrelativ verknüpft sind. In den Elternpflanzen waren helle Korn- und helle Spelzenfarbe resp. dunkle Korn- und dunkle Spelzenfarbe beisammen, in F₂ dagegen war es nicht zulässig von der Spelzenfarbe auf die Kornfarbe zu schließen, wie mir eine Kreuzung mit einer nackten Gerste deutlich zeigt (denn wie schon v. Tschermak betont, kann man diese Verhältnisse nur an nackten Gersten genau analysieren). Wenn ein Koppelungsverhältnis da ist, und das ist ja sehr wahrscheinlich, so ist es jedenfalls nicht absolut. Die Untersuchung bietet wegen der Abhängigkeit der Eigenschaften von äußeren Einflüssen große

¹⁾ Harz, Samenkunde, S. 1157.

²⁾ v. Tschermak in Fruwirths Züchtung landw. Kulturpflanzen Bd. IV, S. 314, 1910.

Schwierigkeiten. Auch die Mehligkeit resp. Glasigkeit des Kornes spricht da mit.

Gelegentlich findet man auch auf hellen Sorten einen grauen Strich auf der Mittelrippe der äußeren Spelze; es ist nicht unmöglich, daß es sich dabei um einen weniger bedeutenden Schwarzfaktor handelt. Ich fand ihn z. B. auf einer Kreuzung von *Hord. spontaneum* \times H 6.

Der Faktor für schwarze Spelzenfarbe S ist außer dem Kapuzenfaktor K der einzige dominierende Faktor, den *Hord. spontaneum* nicht besitzt.

b) Rotfärbung der Ligula.

Es fiel mir bei einigen höheren Generationen-Beeten auf, daß die Knoten der Halme, die Ligulae und die unreifen Blütenspelzen oft karminrot waren, während mir diese Eigenschaft bei den Eltern entgangen war. Es handelt sich hierbei nicht um eine Rotfärbung, wie sie bei Kälte oder Dürre¹⁾ eintreten kann und wie man sie gerade in diesem trockenen Sommer an den Grannen der Gerste vielfach beobachten konnte. Vielmehr handelt es sich um eine erbliche Eigenschaft mit Dominanz von rot. Bei aufmerksamer Untersuchung findet man Spuren von dieser Rotfärbung an den reinen Linien H 4, 6, 11, 13 und 40. In Kreuzungen mit diesen Eltern trat die Eigenschaft denn auch nur auf, auffallenderweise in bedeutend stärkerem Maße als bei den Elternpflanzen. Es sieht danach wie eine chemische Reaktion aus.

XII. Basalborste.

Die Basalborste ist ein fadenförmiges Gebilde, das sich an der inneren Basis des Kornes zwischen den Lodicae oder Schwellkörperchen befindet. Sie wird²⁾ als das obere Ende der Ährchenspindel, d. h. als Spitze der Achse zweiter Ordnung angesehen. Bei Anomalien kann an Stelle der Basalborste ein zweites Korn treten, das dann an seiner hinteren Basis als Spitze der Achse dritter Ordnung eine Basalborste trägt. In der Hauptsache unterscheidet man zwei Typen³⁾, die besenförmig behaarte Basalborste der sogenannten Landsorten und die faden-

¹⁾ Tischler, Zschr. f. Pflanzenkrankh. IV, S. 262—266, 1894.

²⁾ Lermer u. Holzner.

³⁾ Fruwirth, Züchtung Bd. IV, S. 290.

⁴⁾ Bruun v. Neergaard, Jahrb. d. d. Landw. Gesellsch. Bd. 12 S. 157—163, 1897.

förmige zottig behaarte Basalborste der sogenannten Chevalliergersten. Bruun v. Neergard⁴⁾ benutzte sie wohl zuerst als Diagnostikon. Doch wird ihre Eignung dazu von Broili¹⁾ und anderen bestritten, da sie nicht absolut konstant sei.

Ehe man zu einer Analyse der Vererbung dieses Merkmals übergeht, muß man sich ein genaues Bild von dem Unterschied der beiden Typen machen und da ich nirgends eine detaillierte Abbildung habe finden können, gebe ich zwei mikroskopische Bilder der Spitzen der Land- und Chevallierform wieder, worauf ihre Verschiedenheit sichtbar wird (Fig. 6, 7). Danach beruht der Unterschied auf zweierlei: die Haare der Landborste sind lang und unverzweigt, die der Chevallierborste kurz und verzweigt. Dadurch bekommt die Landform ein seidiges Aussehen, da alle Haare in einer Richtung gehen, die Chevallierform dagegen etwas Ungekämmtes, Struppiges. (Im jugendlichen, unverkieselten Zustand geben die Haare ein schönes Objekt für Protoplasmaströmung.)

Mit der Behaarung der Basalborste geht die Behaarung der Spindel, sowie die der Hüllspelzen Hand in Hand.

Was nun die Vererbung anbelangt, so dominiert die Landform vollständig, die Heterozygoten sind von den Homozygoten nicht zu unterscheiden. Diese Beobachtung v. Tschermaks²⁾ kann ich nur bestätigen. Das Spaltungsverhältnis ist 3 : 1.

Gelegentlich traten bei mir langzottige³⁾ Exemplare auf, d. h. Basalborsten, die zwar verzweigte Haare hatten wie die Chevallierborsten, aber viel längere Haare. Diese Formen muß man zu den Chevallierborsten zählen, wie aus ihrer Nachkommenschaft hervorgeht, auch zeigen sie Chevallierspindelbehaarung. Diese Spindelbehaarung scheint mir überhaupt ein viel zuverlässigeres Merkmal zu sein als die Basalborste.

Nach meinen Untersuchungen ist also die Borste nicht inkonstant (d. h. es treten nicht Landborsten an Stelle von Chevallierborsten auf und umgekehrt), sondern sie sind nur schwer zu unterscheiden ohne mikroskopische Untersuchung.

Hordeum spontaneum hat eine sehr lange Form vom Landborstentyp, sie ist etwa dreimal so lang als die gewöhnliche. Ich glaube, daß die

¹⁾ Broili, Über die Unterscheidung der zweizeiligen Gerste am Korne. Deutsch. landw. Presse XXXIII, S. 658—659, 1906.

²⁾ v. Tschermak, Fruwirth a. a. O., S. 312.

³⁾ Atterberg, Journal f. Landw., S. 4, 1899.

Länge der Basalborste durch die Dichtigkeit der Ähre mitbedingt wird, aber nicht als Korrelation infolge von Koppelung, sondern als natürliche Folge ihrer Stellung als Achse zweiter Ordnung zur Achse erster Ordnung.

Was schließlich den Wert der Basalborste als Diagnosticon anbelangt, so scheint er mir nicht groß zu sein in Anbetracht der Un-

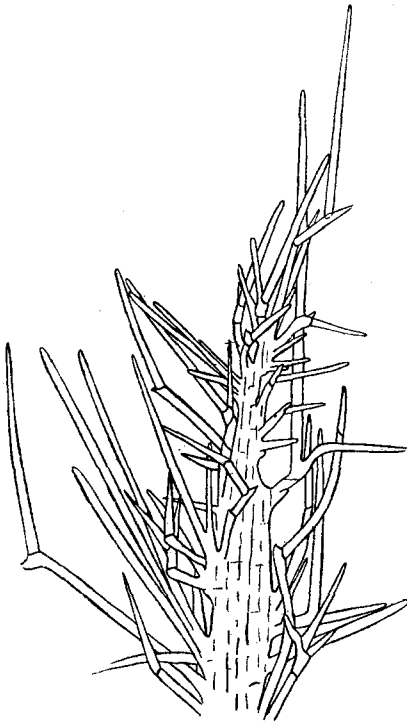


Fig. 6. Chevallierbasalborste. Vergr. 50.

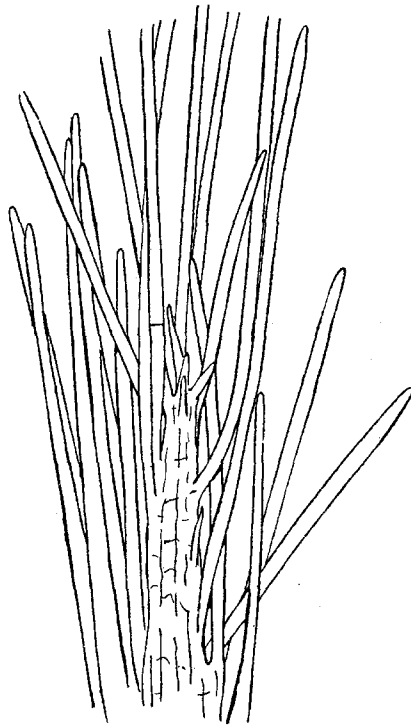


Fig. 7. Landbasalborste. Vergr. 50.

sicherheit der Bestimmung, hauptsächlich aber aus dem Grunde, daß die Basalborste absolut nichts über die sonstigen Eigenschaften der Gerste aussagt. Ich habe zwei Chevalliergersten H 4 und H 6, die sich in keiner der untersuchten Eigenschaften unterscheiden, außer der Basalborste. H 4 heißt dd und H 6 DD, wenn ich den Landborstenfaktor mit D bezeichne. Zur Unterscheidung von reinen Linien scheint mir daher diese Eigenschaft wertvoll wie jede andere, für die Praxis dagegen

nicht. Von meinen reinen Linien haben alle Landborsten mit Ausnahme von H 4, H 9, H 10 und H 13.

Schluß.

Wir können bei Gerste in der Hauptsache drei Spaltungstypen unterscheiden,

1. den gewöhnlichen Typ, daß n Faktorenpaare eine n -hybride Spaltung geben, dahin gehört der Zeiligkeitsfaktor Zz , der in 3 zweizeilig:1 sechszeilig spaltet. Ferner die Zähnungsfaktoren $GgG'g'$, die im Verh. 15 gezähnt:1 nichtgezähnt spalten.

2. Zwei Gene müssen zusammenkommen, damit eine Eigenschaft sich äußert, dahin gehören die Brüchigkeitsfaktoren $BbRr$, die Grannenlängenfaktoren $UuVv$ in Abwesenheit von a und der Kapuzenfaktor K , der nur in Gegenwart von A' Kapuzen gibt.

3. Der interessanteste Typ ist der, wo das Spaltungsverhältnis 3:1 bleibt, wenn auch eine größere Anzahl von Faktoren beteiligt sind. Dieser Fall tritt bei allen drei näher untersuchten quantitativen Eigenschaften, der Ährendichte, Grannenlänge und Halmhöhe auf. Es sieht dann so aus, als ob man es mit einem Hauptfaktor für die Eigenschaft zu tun hat, während die anderen untergeordnete Nebenfaktoren sind, die nur wenig an der durch den Hauptfaktor gegebenen Anordnung ändern können. Es ist zuzugeben, daß wir allerlei Einschränkungen und Erweiterungen machen mußten, um ihre oft verschiedene Wirkungsweise zu erklären. Wenn nun die Übereinstimmung mit den Spaltungszahlen auch recht gut ist, so möchte ich sie doch nur als Kompromiß aufgefaßt wissen, als Notbehelf, bis wir etwas Besseres finden.

Wenn wir in der Literatur nach Analogien suchen, werden wir auf die Faktoren in „verschiedenen Ausbildungen“ bei Baur¹⁾, auf die komplexen oder modifizierten Gene bei Johannsen²⁾, und auf die Modifikationsfaktoren bei Nilsson-Ehle³⁾ stoßen. Auf diese Fragen näher einzugehen, muß ich mir vorläufig versagen, da ich sie später in einer theoretischen Arbeit ausführlich zu behandeln gedenke.

¹⁾ Baur, Einführung, S. 164, 1914.

²⁾ Johannsen, Elemente, S. 607ff., 1913.

³⁾ Nilsson-Ehle, Kreuzungsuntersuchungen, S. 118, 1909.

Beschreibung der verwendeten Sorten.

	Brüchig- keit	Locker- keit	Zeilig- keit	Grannen- länge	Ka- puze	Höhe	Zäh- nung	Spelzfarbe	Borste	Bespelzung
<i>Hordeum spontaneum</i> .	BBRR	LLMMNN	ZZWW	AAVVUU	kk	HHII	GGG'G'	ff	DD	SS
H 3 Mandschureigerste .	BBr	LL	zzww	AA	"	HH	GGg'g'	"	"	"
H 4 Chevalliergerste .	bbRR	LLmmNN	ZZWW	AAvvUU	"	"	ggg'g'	"	dd	"
H 6 Hofbräu	"	"	"	"	"	"	"	"	DD	"
H 9 Norwegische Gerste	"	"	zzww	"	"	HHii	GGg'g'	"	dd	"
H 10 Samaria-Gerste .	BBr	"	ZZWW	"	"	"	"	"	"	"
H 11 Samaria-Gerste .	"	"	zzww	AAvvuu	"	"	"	"	DD	"
H 13 schwarze Algierg.	bbRR	"	"	AAVVuu	"	HH	"	FF	dd	"
H 15 4zeilige Nepalgerste	BBr	LLmmnn	"	AA	KK	"	GGG'G'	ff	DD	ss
H 20 " " "	"	"	"	"	"	HHii	ggG'G'	"	"	"
H 23 2zeilige Nepalgerste	bbRR	LL	ZZWW	"	"	HH	ggg'g'	"	"	"
H 27 " " "	"	LLMMnn	"	"	"	HHII	"	"	"	"
H 29 " " "	"	LLmmNN	"	"	"	"	ggG'G'	"	"	"
H 34 japanische Gerste										
Sekitori	BBr	llmmnn	zzww	aavvUU	kk	hhiiJJ	GGG'G'	"	"	SS
H 37 japanische Gerste										
Santoku	"	llMMnn	"	aaVVuu	"	hhII	"	"	"	"
H 40 nackte Granneng.	"	LLMMnn	ZZWW	AAVVuu	"	HHIIjj	GGg'g'	"	"	ss