Genetische Studien über die Bastarde zwischen *Geum urbanum* L. und *Geum rivale* L.

von

CZESŁAWA PRYWER

Geum intermedium, der Bastard zwischen *Geum urbanum* L. und *Geum rivale* L., interessiert schon längst die Genetiker infolge der Verschiedenheit der Angaben über sein Verhalten in der Nachkommenschaft.

G a e r t n e r (2) war der erste, der sich mit diesem Bastard beschäftigte; in seinem Werke von 1849 finden wir die Angabe dass: „...der primäre Bastard in den folgenden Generationen ein bastardartiges Aussehen beibehält und dass keine Individuen von reinem Elterntypus auftreten“.

W e i s s (5) dagegen beschrieb in 1912 in einer kurzen Abhandlung das Spalten des Bastardes *Geum urbanum* $\times$ *Geum rivale* in F_2 in Bezug auf einige Merkmale, ohne jedoch Zahlenverhältnisse anzugeben.

Die Widersprüche dieser Ergebnisse veranlassten R o s e n (4), Untersuchungen über *Geum intermedium* von neuem aufzunehmen.

Die erste Generation hatte, nach dem Verfasser, ein einförmiges und intermediäres Aussehen, dabei dominierten gewisse Merkmale des einen „Elterntypus, andere dagegen des zweiten. In F_2 stellte R o s e n in Bezug auf alle Merkmale, die bei den elterlichen Formen beobachtet wurden, eine Spaltung oder „Variation“ fest: „...dass F_2 in den folgenden Generationen nicht gleichförmig ist, sondern sich in eine grosse Anzahl untereinander

in einer oder mehreren Hinsichten verschiedene Formen spaltet". (Seite 165).

Geum intermedium wird in Westeuropa als ein spontaner Bastard gefunden. Man betrachtet ihn als eine Art, welche in floristischen Werken in zwei Untergruppen, nämlich *suburbanum* und *subrivale* geteilt wird. Auf Grund der in F_2 erhaltenen Resultate betrachtet Rosen die Teilung in solche zwei Untergruppen als künstlich, "da die Eigenschaftskombinationen in allen Richtungen gingen" (Seite 165).

In Bezug auf gewisse Merkmale, wie die Anwesenheit des Anthocyans in vegetativen Teilen und in Blumen, die Neigung der Blütenstiele, stellte der Verfasser eine kompliziertere Spaltung fest, die er mit der Anwesenheit von kumulativen Faktoren zu erklären versucht. Die Spaltungen der Färbung der Blumenblätter, sowie des Auftretens deren Ausschweifung, waren einfacher, das Verhältnis näherte sich 3:1. Rosen erwähnt jedoch nicht, ob er in F_2 Individuen, die dem Elterntypus entsprachen, erhalten hat.

In 1920 erschien die Abhandlung von Blaringhem (1) über *Geum urbanum* $\times$ *Geum rivale*. Dieser Verfasser erhielt kaum drei F_1 Pflanzen, aus welchen er die F_2 Generation züchtete. Auf Grund einer Beobachtung von 100 F_2 Individuen kam der Verfasser zum Schlusse, dass dieser Bastard in seiner Nachkommenschaft keine Spaltung aufweist. „La descendance F_2 de l'hybride *G. urbanum* $\times$ *G. rivale* est uniforme et régulièrement fertile. Ses caractères mixtes sont suffisamment distincts de ceux des parents pour fournir une diagnose précise, on doit la décrire comme une bonne espèce systématique, puisqu'elle croit et se propage sans variations à l'état sauvage".

Diese Ansicht veranlasste Marsden Jones (3) zu neuen Untersuchungen über diesen Bastard. Seine Resultate bestätigten im allgemeinen die Ergebnisse von Weiss und Rosen.

Einen Nachteil der Arbeit von Marsden Jones bildet die allzu kleine Anzahl der beobachteten Individuen. Indem Marsden Jones feststellte, dass das Aussehen der ersten künstlich erhaltenen Bastardgeneration demjenigen der wildwachsenden Pflanzen *Geum intermedium* entspricht, züchtete er die Nachkommenschaft von wildwachsenden Bastarden. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass phaenotypische Ähnlichkeit für das Feststellen der Identität des Genotypus nicht

genügt. Es muss auch erwähnt werden, dass die künstlich von Marsden Jones erhaltenen F_1 Pflanzen in Bezug auf zwei untersuchte Merkmale nicht ganz gleichförmig waren, was vermuten lässt, dass die zur Kreuzung verwendeten Arten keine Homozygoten waren. Die F_2 Generation war zwar ungleichförmig, wies aber keine typische Spaltung auf; der Verfasser teilte diese Generation in vier mehr oder minder *G. rivale* resp. *Geum intermedium* ähnliche Gruppen. Zur Gruppe **S** gehören Pflanzen, die *G. rivale* am nächsten stehen; zur Gruppe **T** — Pflanzen, die mehr *G. intermedium*, als *G. rivale* ähnlich sind; zur Gruppe **Y** — Pflanzen welche im Gegenteil *G. rivale* näher stehen als *G. intermedium*; zur Gruppe **Z** schliesslich gehören Pflanzen, die *Geum intermedium* ähnlich sind. Daraus resultiert, dass alle F_2 Pflanzen zwischen *Geum rivale* und *Geum intermedium* schwanken, es fehlen aber Pflanzen, welche einen Übergang zwischen *G. intermedium* und *G. urbanum* bilden, oder *G. urbanum* ähnlich wären. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in vielen Hinsichten besonders mit der Angaben von Rosen verglichen unklar. Bemerkenswert ist, dass keiner der obengenannten Forscher in F_2 das Entstehen der Elterntypen in der Spaltung beobachtet hat.

EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Infolge des oben erwähnten Unterschiedes in den Angaben von Gaertner und Blaringhem einerseits und Weiss und Rosen anderseits, schien eine Wiederholung der Beobachtungen erwünscht. Indem ich dem Rat von Fr. Professor Skalińska folgte, begann ich in 1926 Studien über das Verhalten der Bastarde *G. urbanum* $\times$ *G. rivale*.

Während des Bearbeitens der Angaben der F_2 Generation (1930 u. 1931) erschien die Publikation von Marsden Jones, welche zwecks Aufklärung desselben Problems vorgenommen wurde. Die Ergebnisse der Untersuchungen von Marsden Jones weichen in vielen Punkten von den meinigen ab; die Resultate meiner Beobachtungen sind, meines Erachtens, massgebend infolge eines umfangreicheren Materials und gewisser methodischen Unterschiede in der Zucht, deshalb halte ich es für zweckmässig meine Ergebnisse zu synthetisieren.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Laboratorium der Freien Polnischen Hochschule zu Warschau

ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet dem Leiter des Laboratoriums Fr. Prof. Dr. S k a l i ń s k a für ihre werten Ratschläge und Unterstützung meinen herzlichen Dank auszusprechen.

MATERIAL UND TECHNIK.

Die Kreuzungen wurden in 1926 ausgeführt. Das zur Kreuzung verwendete *G e u m u r b a n u m* stammte aus der Umgebung von Skierniewice, und wurde in den Botanischen Garten der Warschauer Universität verpflanzt, *G e u m r i v a l e* wuchs im Garten an Ort und Stelle. Die Kreuzungen wurden in beiden Richtungen ausgeführt, der Fruchtausatz aber hat nur dann stattgefunden, wenn *G e u m u r b a n u m* als mütterliche Pflanze verwendet wurde. In meinen Studien wurde grosses Gewicht auf die Reinheit der elterlichen Arten sowie auf die Erhaltung einer zahlreichen F_2 Generation gelegt.

Im Jahre 1926 habe ich einige Selbstungen beider elterlicher Individuen ausgeführt. Die auf diese Weise erhaltenen Pflanzen wiederholten in den beobachteten Merkmalen die Ausgangsformen. Die von der Kreuzung *G. u r b a n u m* $\times$ *G. r i v a l e* erhaltenen Samen wurden in 1927 im Botanischen Garten der Warschauer Universität ausgesät. In 1928 erblühten ungefähr 100 F_1 Pflanzen. Sie wurden geselbstet und ihre Samen in 1929 in der Genetischen Station M o r y bei Warschau ausgesät. Die zweite Bastardgeneration zählte ca 1000 Pflanzen, die im 1930 erblühten und in den Jahren 1930 und 1931 analysiert und beschrieben wurden. Infolge eines raschen Verblühens, welches in diesen beiden Jahren durch die Hitzen verursacht war, ist es mir gelungen nur 500 Pflanzen genau zu beschreiben.

Ich habe folgende Merkmale in Rücksicht genommen:

Die Zeit des Erblühens,

Die Höhe und der Habitus der Pflanzen,

Die Länge der Blätter und die Länge und die Breite der Blattspreite,

Die Anwesenheit des Anthocyans in vegetativen Teilen und in den Blumenblättern,

Andere Pigmente in Blumenblättern,

Länge und Breite der Blumenblätter,

Anwesenheit der Ausschweifung im oberen Teil der Blumenblätter,

Anwesenheit des Carpophors,
 Die Länge der Kelchblätter und des Hüllkelchs,
 Die Neigung der Blütenstiele,
 Stellung des Kelches und der Krone (aufrecht oder zurückgeschlagen).

BESCHREIBUNG DER ELTERLICHEN FORMEN UND DER F₁ GENERATION.

G. eum urbanum. Die Höhe beträgt 65—70 cm. Der Stiel hält sich aufrecht. Die Länge der Blätter der Rosette zusammen mit dem Blattstiel — 21 cm. Die Länge der Blattspreite von dem Ansatz der ersten Blättchen — 7 cm. Die Breite der Blattspreite — 6 cm. Die Pflanzen sind grün, entbehren Anthocyan in vegetativen Teilen und Blumen. Blumen mit aufrechten Blütenstielen, Krone weit geöffnet und Kelch zurückgeschlagen, bilden auf diese Weise offene Blumen. Gynäceum direkt auf dem Blütenboden, ohne Carpophor. Blumenblätter ohne Nagel, verkehrt eiförmig, im oberem Teil abgerundet (ohne Ausschweifung). Länge der Blumenblätter — 0.5 cm. Breite — 0.4 cm. Blumenblätter zitronengelb. Länge der Kelchblätter — 0.8 cm. Länge der Hüllblätter — 0.25 cm. Die Blütezeit in der zweiten Hälfte Mai.

G. eum rivale. Höhe 50—55 cm. Triebe etwas schlaff, im unteren Teil etwas gebogen. Länge der Blätter der Rosette zusammen mit dem Blattstiel — 33 cm. Länge der Blattspreite vom Ansatz der ersten Blättchen — 11 cm. Breite der Blattspreite — 12 cm. Das Anthocyan ist in den vegetativen Teilen in drei oberen Internodien, in Nebenblättern und Blumenstielen verbreitet. In den Blüten ist das Anthocyan im Kelche sowie in den Blumenblättern anwesend. Es gibt den vegetativen Teilen, in denen Chlorophyll anwesend ist, eine scheinbar braune Schattierung, während es den Nerven der Blumenblätter eine rötliche Färbung verleiht. Gefärbt sind hauptsächlich die Nerven, jedoch auch der Raum zwischen ihnen ist nicht frei von Anthocyan. Ausser dem Anthocyan befindet sich in den Blumenblättern auch ein crèmefarbenes Pigment. Länge der Blumenblätter — 1.0 cm, Breite — 0.9 cm. Die Form der Blumenblätter ist hier charakteristisch im oberen Teil erweitert, der obere Rand ist ausgeschweift, der untere Teil dagegen wird ungefähr von der Mitte ab plötzlich schmaler und bildet einen sogenannten Nagel. Länge der Kelchblätter — 1.50 cm, des Hüllkelchs — 0.75 cm. Blumen nickend. Im Gegensatz zu der weit offenen Krone und zurückgeschlage-

nem Kelch von *G. urbanum*, sind bei *G. rivalae* Kelch und Krone vom Anfang bis Ende der Blütezeit stets aufrecht. Blütezeit früher als bei *G. urbanum*, in der ersten Hälfte Mai. Das Gynäceum befindet sich auf einem Carpophor, dessen Länge 0.3 cm. beträgt und deswegen ragt das Gynäceum in den entfalteten Blüten aus den Blumenhüllen hervor.

DIE ERSTE BASTARDEN GENERATION.

F_1 zeichnete sich durch grosse Gleichförmigkeit in Bezug auf den Habitus und die Höhe der Individuen, Grösse ihrer Blätter, Form und Grösse der Blüten, Färbung der Blumenblätter, wie auch in Bezug auf alle übrigen in den Untersuchungen berücksichtigten Merkmale aus. Da die F_1 Generation aus 100 Pflanzen bestand, so spricht ihre Gleichförmigkeit zugunsten der Reinheit beider elterlichen Arten. Die Fruchtbarkeit der F_1 Pflanzen war ganz normal, was das Erhalten einer zahlreichen F_2 Generation ermöglichte.

Höhe der F_1 Pflanzen 70—75 cm. Triebe steif und aufrecht. Die Länge der Rosettenblätter mit dem Blattstiel gemessen 26.5 cm. Die Länge der Blattspreite von dem Ansatz der ersten Blättchen an beträgt 9 cm. Die Breite der Blattspreite beträgt 9 cm. Bei den F_1 Pflanzen befindet sich das Anthocyan ebenfalls in drei oberen Internodien und in dem Blütenstiel, jedoch in einer bedeutend kleineren Menge, da die Intensität der Färbung schwächer ist. Dasselbe betrifft auch die Kelchblätter sowie den Hüllkelch. Ausser dem Anthocyan enthalten die Blumenblätter eine abgeschwächte Dosis des gelben Pigmentes der mütterlichen Pflanze. Die Länge der Blumenblätter — 0.7 cm, ihre Breite — 0.6 cm. Form der Blumenblätter ist *G. urbanum* sehr ähnlich, es lässt sich jedoch die Anwesenheit eines sehr schwach ausgebildeten Nagels konstatieren. Dieses Merkmal wird also intermediär vererbt, obgleich eine grössere Ähnlichkeit mit der mütterlichen Form wahrzunehmen ist. Die Griffel befinden sich unmittelbar auf dem Blumenboden (Carpophor fehlt). Blumen mit aufrecht stehenden Blumenstielen. Die Stellung des Kelches und der Krone sind intermediär, grössere Ähnlichkeit mit *G. urbanum* zeigend. Blütezeit intermediär — Mitte Mai.

Aus obiger Beschreibung folgt, dass folgende Merkmale von *G. urbanum* dominant sind:

1. Höhe und Habitus der Pflanzen,
2. Aufrecht stehende Blütenstiele,

3. Gelbe Färbung der Blumenblätter,
4. Abwesenheit des Carpophors.

Eine intermediäre Ausbildung weisen dagegen folgende Merkmale auf:

1. Das Auftreten von Anthocyan im abgeschwächtem Grade,
2. Länge und Breite der Blumenblätter,
3. Die Ausbildung des Nagels,
4. Länge der Kelchblätter und des Hüllkelches,
5. Eine geringere Öffnung der Blumen als bei *G. urbanum*,
6. Blütezeit.

Aus obigem folgt, dass in F_1 kein einziges Merkmal der väterlichen Pflanze *G. rivale* völlig dominiert, was mit den Angaben von *Rosen* im Widerspruch steht. Nach diesem Verfasser dominieren folgende Merkmale von *Geum urbanum*: 1) grosse Nebenblätter, 2) die Blumenblätter ohne Ausschweifung und 3) offene Blumen. Von *G. rivale* dagegen dominieren nach *Rosen*: 1) Blumen nickend, 2) Blumen gross, 3) Stiel braun, 4) Kelch braun. Nur ein Merkmal wird nach diesem Verfasser intermediär vererbt, nämlich die Ausbildung des Nagels. Auch in Bezug auf die Blütezeit der F_1 Pflanzen weichen meine Beobachtungen von denjenigen von *Rosen* ab. Die von *Rosen* untersuchten F_1 Pflanzen erblühten einige Wochen früher, als *G. rivale*. Der Verfasser bemerkt jedoch dass hier günstigere äussere Bedingungen einen Einfluss ausüben konnten.

Die Angaben von *Blaringhem* über F_1 sind sehr spärlich. Dieser Verfasser bemerkt nur kurz, dass seine drei *G. urbanum* $\times$ *G. rivale* Pflanzen identisches Aussehen und normale Fruchtbarkeit hatten.

In den von *Marsden Jones* erhaltenen Resultaten muss vor allem betont werden, dass die von der Kreuzung zwischen *G. urbanum* $\times$ *G. rivale* erhaltenen Pflanzen zwar in Bezug auf eine Anzahl von Merkmalen identisch sind, dennoch in Bezug auf die Zahl von Drüsen und die Länge des Carpophors Unterschiede aufweisen.

„The F_1 plants resulting from a cross between *G. urbanum* and *G. rivale* are always identical, with exceptions only in the number of glands and length of carpophore (S. 393).

Aus der eingehenden Analyse der Merkmale dieser F_1 Generation kann man schliessen, dass hier eine Spaltung der oben genannten zwei Merkmale stattfindet, was klar beweist, dass die elterlichen Pflanzen Heterozygoten waren. Zugunsten dieser Annahme spricht der Umstand, dass in England spontane Bastarde zwischen *G. urbanum* und *G. rivale* (*G. intermedium*) oft gefunden werden, und wie Marsden Jones selbst in seiner Arbeit angibt, neben ihnen auch zahlreiche Produkte ihrer Spaltung sowie der Rückkreuzung mit den elterlichen Formen auftreten. Das von mir bearbeitete Material übertrifft das englische an Reinheitsgarantie auch deshalb, weil in der Woiewodschaft Warschau bekanntlich keine natürlichen Bastarde unter den beiden Arten auftreten.

TABELLE I.

Merkmale	<i>G. urbanum</i>	F_1	<i>G. rivale</i>
Blütezeit	20. V	14. V	7. V
Höhe der Pflanzen	65—70	70—75	50—55
Länge der Blätter	21 cm.	26.5 cm.	33 cm.
Länge der Blattspreite	7 „	9 „	11 cm.
Breite der „ „	6 „	9 „	12 cm.
Anthocyan in vegetativen Teilen	abwesend	intermediär	anwesend
Anthocyan in Blumenblättern	abwesend	intermediär	anwesend
Andere Pigmente in Blumenblättern	gelb	gelb	crème
Länge der Blumenblättern	0,5 cm.	0,7 cm.	1.0 cm.
Breite „ „ „	0,4 cm.	0.6 cm.	0.9 cm.
Anwesenheit des Nagels	abwesend	intermediär	anwesend
„ „ der Ausschweifung	abwesend	sehr klein	anwesend
Länge der Kelchblätter	0,8 cm.	1.0 cm.	1.5 cm.
„ des Hüllkelches	0.25 cm.	0.4 cm.	0.75 cm.
Stellung des Kelches	zurückgeschlagen	wagerecht abstehend	aufrecht
Stellung der Blumenblätter	wagerecht abstehend	wagerecht abstehend	aufrecht
Stellung der blühenden Triebe	aufrecht	aufrecht	etwas schlaff
Stellung des Blütenstieles	aufrecht	intermediär	nickend
Anwesenheit des Carpophors	abwesend	abwesend	anwesend

ZWEITE BASTARDGENERATION.

Die Widersprüche in den Angaben, welche das Spalten betreffen, berücksichtigend, legte ich besonderen Wert auf das

Untersuchen einer möglichst grossen Anzahl F_2 Individuen: so betrug auch das F_2 Material im Ganzen etwa 1.000 Pflanzen, an denen im Jahre 1930 Orientationsbeobachtungen ausgeführt wurden; 500 Individuen wurden während den Vegetationsperioden 1930 u. 1931 eingehend auf die einzelnen Merkmale studiert und genau beschrieben.

BLÜTEZEIT.

Nur der Moment des Erscheinens der ersten Blüten wurde in jeder Pflanze berücksichtigt; weitere Beobachtungen in dieser Hinsicht waren schwer; zwar endet das Blühen der Pflanzen in der zweiten Hälfte von Juni, nach einer gewissen Ruhezeit aber fangen die Pflanzen oft an wieder zu blühen und die Zeit des Blühens erstreckt sich manchmal bis zum Ende August; oft kommen noch im Oktober Blumen auf einigen Pflanzen vor.

TABELLE II.

Daten des Erblühens im Jahre 1931								
	5/V	9/V	12/V	15/V	18/V	21/V	24/V	27/V
Zahl der F_2 Individuen			6	78	155	234	91	9
Stelle von P und F_1								
in der Variabilitäts- skala:	R			F_1		U		

Die Tabelle II zeigt an, dass *G. r i v a l e* am frühesten (im J. 1931 gegen den 7 Mai), *G. u r b a n u m* am spätesten zu blühen anfängt, F_1 dagegen genau intermediär ist.

Die ersten Blumen in F_2 erschienen im Jahre 1931 am 12. V., die letzten Pflanzen dagegen erblühten am 27. V., im Laufe also von 15 Tagen erblühten alle F_2 Pflanzen. Die grösste Anzahl der Pflanzen erblühte zwischen dem 15. und 21. V. Aus der Tab. II. ist eine deutliche einseitige Verschiebung der F_2 gegen beide elterliche Formen und F_1 ersichtlich, sie konnte jedoch wahrscheinlich durch den Unterschied in äusseren Bedingungen hervorgerufen werden. Die Erweiterung der Variabilitätsskala der Blütezeit spricht zugunsten einer Spaltung die für die Anwesenheit von kumulativen Faktoren charakteristisch ist.

HÖHE UND HABITUS DER PFLANZEN.

Der Unterschied in der Höhe beider elterlichen Formen ist verhältnismässig gering, da die Höhe von *G. u r b a n u m* 70 cm.

diejenige von *G. rivale* — 55 cm. beträgt. Der Unterschied zwischen beiden elterlichen Formen scheint jedoch grösser zu sein, da *G. urbanum* aufrechte Triebe besitzt, dagegen sind die Triebe von *G. rivale* schlaff. Der Habitus ist gewiss durch besondere Faktoren bedingt. Zugunsten dieser Annahme spricht das Auftreten in F_2 einer charakteristischen Form vom ausgesprochen kriechenden Habitus. F_1 entspricht dem *G. urbanum* in Bezug auf die Höhe und übertrifft sie sogar, die Pflanzen sind üppiger, als die elterlichen Formen, was übrigens bei Bastarden eine häufige Erscheinung ist. Ihre Triebe sind auch aufrecht wie bei *G. urbanum*. Es dominieren also in diesem Falle beide Merkmale der mütterlichen Form. In F_2 erfolgte eine deutliche beiderseitige Erweiterung der Variabilitätsskala mit Überschreiten beider elterlichen Formen und der F_1 Generation. Zwischen den verschiedenen F_2 Typen befanden sich niedrige, nur gegen 30 cm. hohe Pflanzen, sowie auch solche, deren Höhe einen Meter erreichte.

TABELLE III.

	Höhe der Pflanzen in cm.															
	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100
Anzahl der F_2 Individuen	8	8	6	30	64	84	109	92	71	48	18	11	5	2	1	
Stelle von P. u F_1 in der Variabilitätsskala						R				U	F_1					

Auch hier finden wir eine Erweiterung der Variabilitätsskala, die für das Spalten einer grösseren Anzahl kumulativer Faktoren charakteristisch ist.

BLÄTTER.

Die Blätter der beiden elterlichen Formen wie auch der F_1 und F_2 Pflanzen bilden grosse Rosetten. Die Blätter sind leierförmig gefiedert, ihre Ränder unregelmässig gesägt. Die ersten Blätter der Rosetten, die im Frühling erscheinen, sind aus fünf oder sogar aus sieben Blättchen zusammengesetzt. Später entwickeln sich auch zusammengesetzte Blätter, die jedoch nur aus drei Blättchen bestehen. Diejenigen Blätter, die sich während der

Entwicklung der Blütensprosse entfalten, zeige eine noch grössere Vereinfachung, indem sie Übergänge zum einfachen Blatt geben.

Gemessen wurden: die Länge des ganzen Blattes, sowie die Länge und die Breite der Blattspreite. Von jedem Individuum sind die Dimensionen eines typischen Blattes der Rosette gegeben.

Die Länge der Blätter.

G. urbanum — 21 cm. G. rivale 33 cm. F_1 — 26.5 cm. F_2 — 12 — 42 cm. Die zweite Bastardgeneration zeigt eine Spaltung mit Überschreiten der elterlichen Formen in + und in —

TABELLE IV.

	Länge der Blätter in cm.															
	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42
Zahl der F_2 Individuen	3	6	11	20	32	35	51	37	26	16	4	6	6	3	1	
Stelle der P u. F_1 in der Variabilitätsskala						U			F_1			R				

Länge und Breite der Blattspreite.

Länge: G. urbanum — 7 cm, G. rivale — 11 cm, F_1 — 9 cm, F_2 — 4 — 18 cm.

Breite: G. urbanum — 6 cm, G. rivale — 12 cm, F_1 — 9 cm, F_2 — 3 — 15 cm.

TABELLE V.

	Länge der Blattspreite															
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16				
Zahl der F_2 Individuen		2	7	38	74	67	41	15	7	2	1	2				
Stelle der P u. F_1 in der Variabilitätsskala					U		F_1		R							

Beide Merkmale: die Länge und Breite der Blattspreite der F_2 Generation zeigen ebenfalls im Verhältnis zu den elterlichen Formen und zu der F_1 Generation ein Überschreiten in + und in —, welches für die Anwesenheit kumulativer Faktoren charakteristisch ist.

TABELLE VI.

	Breite der Blattspreite in cm.														
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Zahl der F ₂ Individuen	1	8	18	47	73	52	28	18	7	4	2	1			
Stelle des P u. F ₁ in der Variabilitätsskala			U			F ₁			R						

Es muss bemerkt werden, dass Faktoren, welche die Höhe der Pflanzen bedingen, sich ganz unabhängig von Faktoren für die Grösse der Blätter vererben. Es erschienen nämlich in F₂ Individuen von hervorragend üppigem Wuchs in den vegetativen Teilen mit ausserordentlich grossen Blättern der Rosette, so dass sie vor dem Blühen den Eindruck riesiger Formen machten. Jedoch erwiesen sich ihre Blütenprosse als bedeutend niedriger als diejenigen der Mehrzahl der F₂ Pflanzen mit mittleren Dimensionen der Rosettenblätter.

ANWESENHEIT DES ANTHOCYANS.

Ich untersuchte das Auftreten von Anthocyan 1) in vegetativen Teilen, d. h. in Stielen, in Blütenstielen und im Kelche, da es in diesen Teilen am deutlichsten zu beobachten war und 2) in Blumenblättern.

1. Anthocyan in vegetativen Teilen: Wie oben erwähnt, tritt das Anthocyan nur bei einer der elterlichen Formen auf, namentlich bei *G. rivale*, dagegen in allen Pflanzen von *G. urbanum* ist es in vegetativen Teilen gänzlich abwesend. In F₁ Individuen ist das Anthocyan sichtbar, doch ist es abgeschwächt. In F₂ wurde das Anthocyan bei 395 Pflanzen gefunden bei 122 dagegen war es abwesend, diese Spaltung nähert sich dem theoretischen Verhältniss 3:1 (387:129). Die Anwesenheit des Anthocyans in vegetativen Teilen ist also durch ein Paar Faktoren bedingt.

Es muss erwähnt werden, dass die Intensität der roten Färbung bei einzelnen F₂ Individuen verschieden ist. Es lassen sich hier Individuen mit sehr intensiver Färbung, wie *G. rivale*, mit intermediärer und schwacher Färbung beobachten. Da F₁ eine mittlere Dosis von Anthocyan besitzt, so kann man an-

nehmen, dass die intensiver gefärbten Individuen homozygot sind, die schwächer gefärbten dagegen diesen Faktor heterozygotisch besitzen. Die Intensität der Färbung wird jedoch, wie bekannt, stark von äusseren Umständen beeinflusst (Beleuchtung, Temperatur, Feuchtigkeit) was zu Folge hat, dass der durch die genetische Zusammensetzung verursachte Unterschied weniger deutlich zutage kommt.

Rosen analysierte die Anwesenheit des Anthocyans 1) in Stielen, 2) im Kelch und 3) in Blumenblättern. Die von ihm erhaltenen Resultate weichen bedeutend von den meinigen ab. Erstens trat in den von mir beobachteten Pflanzen ein Korrelation in der Färbung der Stiele, der Blütenstiele und des Kelches auf und deshalb wurden diese Merkmale immer zusammen besprochen. Rosen aber erhielt keine einzige Pflanze ohne Anthocyan im Kelch. Das Auftreten dieses Zahlenverhältnisses sucht Rosen mit der Anwesenheit zweier Paare gleichsinniger Faktoren, von denen der eine heterozygotisch in der väterlichen Form (*G. rivale*) ist, zu erklären.

Es ist jedoch schwer, meiner Meinung nach, solch eine Erklärung anzunehmen, wenn keine anderen Beweise für die behauptete Heterozygotie von *G. rivale* vorliegen.

2. Anthocyan in den Blumenblättern. In F_2 trat ebenfalls eine deutliche Spaltung auf, 390 Individuen besaßen Anthocyan in den Blumenblättern, 127 dagegen entbehrten diesen Farbstoff, was sich dem theoretischen Verhältnis 3:1 nähert. Bei allen Individuen, bei denen das Anthocyan in den Blumenblättern anwesend war, trat es auch gleichzeitig in vegetativen Organen auf, nicht immer aber umgekehrt, da ich unter beobachteten Pflanzen 5 Individuen fand, bei denen das Anthocyan zwar in vegetativen Teilen auftrat, in Blumenblättern aber abwesend war.

Meine Beobachtungen über das Auftreten des Anthocyans in den Blumenblättern stimmen mit den Angaben von Rosen nicht völlig überein, da dieser Verfasser in seinem Material bei allen 208 Individuen die Anwesenheit des Anthocyans in Blumenblättern feststellte, die Unterschiede bezogen sich nur auf dessen Intensität, was als Spaltung von kumulativen Faktoren erklärt wurde. In meinem Material dagegen traten recessive Formen auf, deren Blumenblätter weder Anthocyan, noch irgend einen anderen Pigment enthielten und deshalb rein weiss erschienen. Solche Spaltungsprodukte wurden von keinem der obenerwähnten Autoren beschrieben.

ANDERE BLUMENBLÄTTERPIGMENTE.

Die Blumenblätter von *G. urbanum* haben eine zitronengelbe Färbung, diejenigen von *G. rivale* sind cremefarbig. In F_1 dominiert die gelbe Farbe von *G. urbanum*, welche in den Blumenblättern aller Individuen auftritt.

In F_2 findet eine ziemlich komplizierte Spaltung statt: Es traten Pflanzen auf, deren Blumen eine intensiver gelbe Färbung hatten als die Mutterpflanze, sowie Individuen mit weissen Blumen, die also das Pigment beider elterlichen Formen entbehrten. Unter den Formen, welche in der Spaltung erschienen, wurden auch die Blumenblatffarben beider elterlichen Formen gefunden. Eine Klassifikation des Materials bot bedeutende Schwierigkeiten infolge des Auftretens einer ganzen Reihe Übergangsformen zwischen den Farbentypen. Die Spaltung der Pigmente ist auf der Tab. VII. dargestellt.

TABELLE VII.

Die Färbung der Blumenblätter								
	tief gelb	gelb	citr gelb	crème gelb	crème	hell crème	weiss- crème	weiss
Anzahl der F_2 Indiv. Stelle von PuF_1 in der Variabilitätsskala	15	96	118 U F_1	62	139 R	66	18	26

Die grösste Anzahl Individuen finden wir in vertikalen Reihen, die hinsichtlich der Blumenblätterfarbe den elterlichen Formen entsprechen. Der Übergang wird von Individuen mit intermediären Färbungen gebildet; sie stellen neue Kombinationen der Genen beider elterlichen Typen dar. Es ist möglich, dass auch die Pflanzen mit intensiverer gelber Färbung in ihrer genetischen Zusammensetzung ausser den Faktoren von *G. urbanum* auch gewisse Faktoren von *G. rivale*, welche die Intensität der Färbung steigern, besitzen. Die in der Tabelle zusammengestellten Zahlen beweisen, dass sich die Spaltung der Färbung nicht in ein einfaches Mendelsches Schema fassen lässt. Man muss das Vorhandensein von wenigstens zwei Paar Faktoren, welche die gelbe Färbung der Blumenblätter bedingen, annehmen. Die die Färbung der Blumenblätter bedingende Faktoren werden unabhängig von denjenigen der Anthocy anfärbung vererbt, was zur Bildung verschiedener Kombinationen führt. In F_2 treten gelb blühende In-

dividuen mit oder ohne Anthocyan, sowie auch Pflanzen mit cremefarbigem Blumenblättern wie *G. rivale* mit Anthocyan oder ohne dasselbe auf. Die letzte vertikale Reihe der Tabelle enthält 26 Individuen, von denen nur drei wirklich rein weisse Blumen haben, bei den übrigen 23 dagegen ist in den Blumenblättern Anthocyan anwesend.

Die Frage der Färbung von Blumenblättern ist in der Arbeit von *Rosen* nicht völlig klar aufgefasst. Die Pflanzen werden namentlich in zwei Gruppen geteilt. Zu der ersten zählt der Verfasser Pflanzen mit gelben und hellgelben Blumenblättern. Zu der zweiten — Pflanzen mit ungefärbten Blumen. Das in dieser Weise gruppierte Material gibt eine Mendelsche Spaltung im Verhältnis 3:1. Eine solche Einteilung ist jedoch ziemlich willkürlich, da *G. rivale* doch pigmentierte Blumenblätter besitzt. Ferner, falls man alle Pflanzen mit gelben Blumenblättern, ihre Schattierung ungeachtet, denjenigen mit cremefarbigem wie *G. rivale* resp. mit weissen Blumenblättern gegenüberstellt, wird nicht das theoretische Verhältnis 3:1, sondern ein Verhältnis das eher 9:7 näher steht, (291:249 anstatt 307,75:236,25) erhalten.

Marsden Jones gibt zwar in seinen Beobachtungen das Auftreten verschiedener Tönungen in der Spaltung des F_2 an, behandelt jedoch die Merkmale des gelben und cremefarbigem Pigments nicht gesondert vom Anthocyan; infolgedessen geben die von ihm angegebenen Schattierungen, die Dank der gleichzeitigen Wirkung des gelben Pigments und des Anthocyans im Blumenblatt entstanden sind, (zB: „orange veined pink above“), keinen genauen Begriff von der genetischen Zusammensetzung der betreffenden Pflanzen.

GRÖSSE UND FORM DER BLUMENBLÄTTER.

Die Form der Blumenblätter wird durch 1) das Verhältnis ihrer Länge zur Breite, 2) die Anwesenheit oder Abwesenheit des Nagels und 3) der Ausschweifung in ihrem oberen Teile bestimmt.

Die Länge der Blumenblätter.

Die Blumenblätter von *G. rivale* (1.0 cm. Länge) sind zweimal so lang als diejenigen von *G. urbantum* (0.5 cm.) F_1 weist eine intermediäre Länge auf. In F_2 tritt eine Spaltung auf, welche eine Erweiterung der Variabilitätsskala mit einer unbedeutenden Überschreitung im Verhältnis zu den elterlichen Formen zur Folge hat. Es trat nur eine Pflanze mit kürzeren Blumenblättern als *G. urbantum* auf. Pflanzen dagegen, deren Blumen-

blätter *G. rivalis* an Länge überschritten, traten verhältnismässig zahlreich auf. (32 Individuen mit der Länge über 1.0 cm auf 507 gemessene Pflanzen).

TABELLE VIII.

	Länge der Blumenblätter in cm.					
	0.2	0.4	0.6	0.8	1.0	1.2
Anzahl der F ₂ Individuen	1	52	280	142	32	
Stelle von P u. F ₁ in der Variabilitätsskala		U	F ₁	R		

Die Breite der Blumenblätter.

Die Blumenblätter von *G. rivalis* (0.9 cm Breite) sind zweimal so breit wie diejenigen von *G. urbanum* (0.4 cm). F₁ weist eine beinahe intermediäre Breite (0.6 cm) auf, indem es sich der mütterlichen Form etwas nähert. Das Merkmal der Breite der Blumenblätter vererbt sich in F₂ ähnlich wie die Länge, jedoch mit dem Überschreiten der Variabilitätsskala nur in +.

TABELLE IX.

	Breite der Blumenblätter in cm.								
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1
Anzahl der F ₂ Indiv.	19	86	178	138	50	22	1	3	
Stelle von P u. F ₁ in der Variabilitätsskala	U		F ₁			R			

Der Charakter der Spaltung beweist hier die Anwesenheit unabhängiger kumulativer Faktoren der Länge und Breite der Blumenblätter.

Anwesenheit der Ausschweifung im oberen Teile
der Blumenblätter.

Die Blumenblätter von *G. rivalis* zeichnen sich durch eine Ausschweifung im oberen Teil aus. Dieses Merkmal jedoch unterliegt grossen Schwankungen. Die Ausschweifung bei verschiedenen Blumenblättern im Gebiete eines Individuums ist mehr oder weniger deutlich. Die Blumenblätter von *G. urbanum* besitzen keine Ausschweifung; ihr oberer Teil ist ganzrandig. Die Ausschweifung erweist sich als recessiv in F₁.

Fig. 32.

Die Beobachtungen, die dieses Merkmal betreffen, beziehen sich auf 492 F₂ Individuen. 370 von ihnen besaßen Blumenblätter ohne Ausschweifung, bei 122 dagegen waren die Blumenblätter ausgeschweif, was eine Spaltung im Verhältnis 3:1 (3.03:0.97) ergibt.

Eine ähnliche Spaltung dieses Merkmals konstatierte R o s e n und führte sie ebenfalls auf das Verhältnis 3:1 zurück. Es ist begreiflich, dass im Material von R o s e n bei einer geringeren Anzahl analysierter Individuen (208 Pflanzen) die Abweichung von dem theoretischen Verhältnis grösser ist, als in meinen Beobachtungen.

Die Anwesenheit des Nagels.

Das Merkmal der Anwesenheit des Nagels wurde auch bei 492 Individuen untersucht. Die verkehrt eiförmigen Blumenblätter von G. u r b a n u m sind im unteren Teile abgerundet. Die Blumenblätter von G. r i v a l e dagegen verschmälern sich im unteren Teile und bilden den charakteristischen Nagel aus. In F₁ tritt der Nagel kaum in rudimentärer Gestalt auf infolge einer unvollkommenen Dominanz des mütterlichen Merkmals.

In F₂ erschienen in der Spaltung Individuen mit verschiedenen Formen der Blumenblätter, wie z. B. ohne Nagel wie G. u r b a n u m, mit einem Nagel, welcher G. r i v a l e entspricht, mit einem rudimentären Nagel wie F₁ und dabei eine Anzahl Formen, die intermediär zwischen F₁ und G. r i v a l e sind.

Die grösste Anzahl der Individuen (318) zeigte eine Ähnlichkeit mit F₁. Die nächst benachbarte Klasse mit 119 Individuen ist durch eine intermediäre Ausbildung des Nagels charakterisiert. In der Klasse von G. u r b a n u m befinden sich 34 Pflanzen, eine genaue Rekonstruktion von G. r i v a l e trat nur 4 mal auf, jedoch 18 Individuen sind G. r i v a l e stark genähert.

TABELLE X.

Ausbildung des Nagels					
	Fehlt	Rudi- mentär	Interme- diär	Etwas länger	Lang
Anzahl der F ₂ Individuen	34	318	119	18	4
Stelle von P u F ₁	U	F ₁			R
in der Variabilitätsskala					

Dieses Merkmal wurde von *Rosen* überhaupt nicht berücksichtigt, es wird dagegen von *Marsden Jones* besprochen. Die F_1 Individuen, die aus der Kreuzung stammten zeichnen sich durch Blumenblätter aus, die einen kleinen, aber nicht rudimentären Nagel haben, im Gegensatz zu meinen F_1 Pflanzen. Die Ausbildung des Nagels bei den Pflanzen von *Marsden Jones* entspricht in meiner Tabelle den Individuen aus der III-ten Klasse. In der zweiten Generation, die jedoch auf dem Wege der Selbstung des wilden Bastards (*G. intermedium*) entstanden ist, beobachtete *Marsden Jones* eine Spaltung, es werden die Individuen vom Verfasser in zwei Gruppen geteilt, nämlich mit kurzem („short“) Nagel (48 Pflanzen) und mit sehr kurzem („very short“) Nagel (15 Pflanzen). Es fehlt hier die volle kontinuierliche Variabilitätsskala, die in meinem Material auftrat, sowie die extremen Formen, welche den elterlichen Typen entsprachen. Ausserdem ist die grösste Frequenz in der III. Klasse mit grösserem Nagel zu beobachten, was auch gegenüber meinen Beobachtungen als Unterschied hervorzuheben ist. Wegen der kleinen Anzahl Individuen, die *Marsden Jones* zur Verfügung stand, ist es wahrscheinlich, dass in seinem Material nur Klassen vor der höchsten Frequenz aufgetreten sind (Klasse II und III meiner Tabelle). Jedoch muss hier das Übergewicht der III gegenüber der Klasse II. betont werden. Die Spaltung mit dem Erscheinen intermediärer Formen sucht der Verfasser auf das Verhältnis 3:1 zurückzuführen, es ist aber klar, dass ein einfaches Mendelsches Verhältnis nicht vorkommen kann, wo eine komplizierte Spaltung mit einer ganzen Reihe intermediärer Klassen zwischen den elterlichen Formen auftritt und keine Rekonstruktion der extremen Typen zustande kommt. Daraus folgt, dass es keine Rede von einer Identität des Materials von *Marsden Jones* und des meinigen sein kann. Der Vergleich der Abbildungen der Blumenblätter der von *Marsden Jones* benutzten mütterlichen Form *G. urbanum* (Tafel XIII, Fig. 1). und der F_1 Generation aus der künstlichen Kreuzung (Taf. XIV, Fig. 4) mit den Abbildungen der von mir zur Kreuzung gebrauchten mütterlichen Form und der F_1 Pflanzen, gestattet einige Unterschiede festzustellen, nämlich: die Blumenblätter *G. urbanum* von *Marsden Jones* haben einige Ähnlichkeit mit den von mir erhaltenen F_1 Blumenblättern, obgleich die Spur des Nagels in ihnen noch schwächer angedeutet ist. Die F_1 Individuen vom *Mars-*

den Jones erinnern an gewisse Spaltungsformen der von mir erhaltenen F_2 , indem die Formen ihrer Nägel mehr Ähnlichkeit mit *G. rivale* besitzen. Es muss hervorgehoben werden, dass in den Blumenblättern der 44 Pflanzen, welche der Autor in der Figur 4. der Tafel XIV darstellte, Unterschiede festgestellt werden können, die meiner Meinung nach nicht in den Grenzen einer fluktuierenden Variabilität stattfinden können, obgleich das Merkmal des Nagels bei ihnen ziemlich gleichförmig ausgebildet ist. Als solche Unterschiede betrachte ich die bedeutenden Schwankungen des Verhältnisses der Länge zur Breite der Blumenblätter, sowie die Grössenunterschiede.

Diese Einzelheiten gestatten anzunehmen, dass die von Marsden Jones verwendete mütterliche Pflanze nicht ein reines *G. urbanum* war, sondern ein Spaltungs- resp. Rückkreuzungsprodukt von *G. urbanum* $\times$ *G. rivale* ist das hinsichtlich seines äusseren Aussehens der reinen Art *G. urbanum* ausgesprochen ähnlich ist, obgleich es gewisse recessive Merkmale des *G. rivale* besitzt. Diese Voraussetzung erklärt die von Marsden Jones beobachtete Erscheinung des Verschiebens des Nageltypus gegen die väterliche Form in F_1 und den Überschuss an diesem Typus in F_2 .

Alle von mir obig beschriebenen Merkmale der Blumenblätter vererben sich in F_2 unabhängig, indem sie eine Anzahl neuer Kombinationen unter den Spaltungsformen bilden. Die unabhängige Vererbung der Faktoren, die Form der Blumenblätter bedingen, führt zur Bildung einer ganzen Reihe neuer Kombinationen; (Fig. 32) es sind zum Beispiel Blumenblätter aufgetreten in denen der breite obere Teil ausgeschweift ist, der Nagel jedoch im unteren Teile fehlt (Reihe 7, 32), was ihnen eine herzförmige Form verleiht; diese Form ist mit der väterlichen Form *G. rivale* durch eine Reihe Übergänge, die einen immer deutlicheren Nagel aufweisen, verbunden. Eine andere charakteristische Kombination stellt ein Blumenblatt dar, welches im oberen Teile schmal, *G. urbanum* oder F_1 ähnlich ist, im unteren Teile dagegen einen Nagel besitzt, der aber weniger deutlich erscheint infolge des kleinen Unterschiedes in der Breite des oberen und unteren Blatteiles. Solche langen und schmalen Blumenblätter waren mit *G. urbanum* mittels Übergangsformen mit allmählich kleiner werdendem Nagel verbunden.

Solche Kombinationen beweisen, dass die einzelnen Faktoren, welche die Blumenblattform bedingen, unabhängig vererbt werden.

Fig. 33

Fig. 34

Fig. 32, 33 u 34 stellt zahlreiche aus der Spaltung entstandene Formen dar. Daraus folgt dass das blosse Verhältnis der Länge zur Breite der Blumenblätter nicht ausreichend ist, um ihre Form zu bestimmen. Erst eine Zusammenstellung aller oben erwähnten Merkmale gibt einen Begriff von der vorliegenden Spaltung.

Was die Rekonstruktion der elterlichen Formen anbetrifft, so müsste, wenn die Summe aller Faktoren der Blumenblattform gleich fünf wäre, die väterliche Kombination theoretisch nur einmal auf 1024 Pflanzen erscheinen. Da die Zahl der beteiligten Faktoren noch höher sein kann, ist das Nichterscheinen einer genauen Rekonstruktion der elterlichen Typen unter 1.000 F_2 Pflanzen begreiflich. Das Erscheinen der Kombination dagegen, welche dem Blumenblatte von *G. urbanum* entspricht, findet seine Erklärung in einem recessiven Charakter der beiden Merkmale

von *G. rivale*: der Ausschweifung und des wenn auch unvollkommen recessiven Nagels; schliesslich überwiegen auch teilweise die Länge und Breite der Blumenblätter von *G. urbanum*.

DIE LÄNGE DER KELCHBLÄTTER UND DES HÜLLKELCHES.

Die Länge der Kelchblätter: *G. urbanum* 0.8 cm, *G. rivale* — 1.5 cm, Die Länge der Kelchblätter der F_1 nähert sich deutlich der mütterlichen Form (1.0 cm).

TABELLE XI.

	Länge der Kelchblätter in cm.								
	0.4	0.6	0.8	1.0	1.2	1.4	1.6	1.8	2.0
Zahl der F_2 Individuen	51	181	182	75	10	2	—	1	
Stelle von P u. F_1 in der Variabilitätsskala		U	F_1				R		

Länge des Hüllkelches: *G. urbanum* — 0.25 cm, *G. rivale* — 0.75 cm, F_1 — 0.4 cm.

TABELLE XII.

	Länge des Hüllkelches									
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
Zahl der F_2 Individuen		22	146	137	137	40	15	1	1	1
Stelle von P u. F_1 in der Variabilitätsskala			U	F_1				R		

Die Variabilitätsskala der F_2 Individuen beträgt für die Länge der Kelchblätter von 0.4 bis 2 cm, für die Länge des Hüllkelches dagegen von 0.1 bis 1.0 cm. Für diese beiden Merkmale trat also ein beiderseitiges Überschreiten der elterlichen Typen, welches deutlicher in + als in — ist, auf. Die Frequenz in einzelnen Klassen ist beachtungswert. In der Variabilitätsskala der Kelchblätterlänge gruppiert sich der weitgrösste Teil der Individuen (489) in Klassen, welche *G. urbanum* und F_1 entsprechen oder ihnen benachbart sind (0.4—1.2 cm.), dem Typus *G. rivale* dagegen und den Formen, welche ihm nahe stehen, (1.2—2 cm.) fallen kaum 13 Pflanzen zu. Nur ein einziges Mal konstatierte ich ein Überschreiten der Länge der Kelchblätter von *G. rivale* (Tab. XI). Die Frequenz der einzelnen Klassen in der Variabilitätsskala des Hüllkelches ist im allgemeinen ähnlich (Tab. XII).

G. urbanum besitzt einen aufrecht stehenden Blumenstiel, die Blüten von *G. rivale* dagegen sind stark nickenden. F_1 — zeigt eine intermediäre Ausbildung, die der mütterlichen Form näher steht, d. h. die Blütenstiele sind leicht geneigt.

Unter den 535 untersuchten F_2 Pflanzen fand man bei 43 Individuen ausgesprochen aufrecht stehende Blumenstiele, die übrigen 492 dagegen stellen eine ganze Reihe intermediärer Formen, welche in verschiedenem Grade nickende oder geneigte Blumen besaßen (Fig. 35). Die extrem nickenden Formen entsprachen *G. rivale*. Die Spaltung ist offenbar, erscheint jedoch ziemlich kompliziert. Eine eingehende Analyse wird durch den Umstand erschwert, dass in verschiedenen Entwicklungsstadien die Blumen eines und desselben Individuums mehr oder weniger deutlich herabhängen. Dies betrifft in erster Linie die Bastarde, obgleich auch bei *G. rivale*, wo dieses Merkmal extrem ausgebildet ist, die Blumenstiele nach dem Bestäuben sich langsam aufzurichten beginnen; während der Entwicklung der Früchte sind die Blumenstiele schon aufgerichtet.

DIE STELLUNG DER KRONE UND DES KELCHES.

Die *G. urbanum* Blumen besitzen eine wagrecht stehende Krone und einen zurückge-

Fig. 35

schlagenen Kelch, bei *G. rivale* dagegen sind die Kelch — und Blumenblätter vom Anfang des Erblühens bis zum Ende stets aufrecht. Die F_1 Pflanzen sind in Bezug auf dieses Merkmal intermediär, ihre Kelch- und Blumenblätter erscheinen wagerecht.

In F_2 tritt in der Spaltung eine Reihe von Formen auf (Fig. 36); die wichtigsten davon sind folgende:

1. Individuen mit stets aufrechten Kelch und Blumenblättern vom Anfang bis Ende des Blühens (wie *G. rivale*).

2. Kelch — und Blumenblätter, die am Anfang des Blühens aufrecht stehen wie bei *G. rivale*, später aber eine wagerechte Stellung annehmen.

3. Blumen, die von Anfang bis zu Ende ein intermediäre Ausbildung zeigen.

4. Weit offene Blumen wie *G. urbantum*, mit zurückgeschlagenem Kelch und wagerecht stehenden Blumenblättern.

Die Gruppierung des Materials bietet infolge der zahlreichen intermediären Formen Schwierigkeiten, wahrscheinlich sind hier auch kumulative Faktoren im Spiel.

Fig. 36

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

Die erste Generation der Bastarde *G. urbantum* $\times$ *G. rivale* erwies sich als gleichförmig in Bezug auf alle analysierten Merkmale. Der Einfluss von *G. urbantum* überwiegt,

da gewisse von dieser Pflanze stammenden Merkmale dominieren, andere werden intermediär vererbt mit einem gewissen Überwiegen der mütterlichen Form. Kein einziges Merkmal der väterlichen Pflanze dagegen weist ein gänzlich dominieren auf.

Meine Beobachtungen, welche die Gleichförmigkeit von F_1 betreffen, stimmen im Allgemeinen mit den Angaben von Rosen überein: was dagegen das Verhalten der einzelnen Merkmale in F_1 betrifft, so traten im Vergleich mit den Angaben von Rosen einige Unterschiede auf. Bei Blaringhem finden wir keine genauen Angaben über F_1 . Die von Marsden Jones gegebene eingehende Beschreibung der F_1 Pflanzen weicht von der meinigen ab, da im Gegenteil zu meinen Beobachtungen ein ausgesprochener Einfluss der väterlichen Pflanzen G. rivale erkenntlich ist, gewisse Merkmale dagegen, wie z. B. die Länge des Carpophors und die Anzahl der Drüsen schon in F_1 eine Spaltung aufweisen, was zugunsten der Annahme spricht, dass das von Marsden Jones gebrauchte Material nicht genetisch rein war.

Die zweite Bastardegeneration weist in Bezug auf alle untersuchten Merkmale eine einfache oder eine komplizierte Spaltung auf, wobei die Unabhängigkeit der Vererbung zahlreicher Faktoren betont werden muss.

Die durch die Anwesenheit kumulativer Faktoren bedingte Spaltungen betreffen Merkmale, welche auf die Höhe und Habitus der Pflanzen wie auch die Breite der Blätter einen Einfluss haben. Diese Faktoren werden gänzlich unabhängig vererbt; in F_2 traten Pflanzen mit sehr niedrigen Blüten sprossen und gleichzeitig einer üppigen Blattrosette von hervorragend grossen Blättern auf.

Die Anwesenheit des Anthocyans in Stielen, Blumenstielen und im Kelch wies eine einfache Mendelsche Spaltung auf, im Verhältniss 3:1. Eine ähnliche Spaltung betrifft die Anwesenheit von Anthocyan in den Blumenblättern. Bei 390 Individuen, in denen Anthocyan in vegetativen Teilen anwesend war, befand es sich auch gleichzeitig in Blumenblättern; bei 5 Individuen aber trat Anthocyan nur in den vegetativen Teilen auf, es fehlte dagegen in den Blumenblättern. Auch eine einzige Pflanze wurde gefunden, die eine umgekehrte Kombination darstelle d. h. nur in Blumenblättern Anthocyan besass, sie entbehrte es aber in den vegetativen Teilen.

Die Gene, welche das Auftreten des gelben und des crème-farbenen Pigmentes bedingen, zeigen in F_2 eine kompliziertere Spaltung auf. Sie werden ganz unabhängig von der Anwesenheit des Anthocyans vererbt und bilden in F_2 mit diesem Farbstoff eine Reihe Kombinationen.

Faktoren, welche die Stellung des Kelches, der Blumenblätter sowie die Neigung der Blumenstiele bestimmen, wiesen auch in F_2 eine durch die Anwesenheit von kumulativen Faktoren bedingte Spaltung auf. Bei der Mehrzahl der Pflanzen war die aufrechte Stellung von Kelch und Blumenblättern mit dem nickenden Blütenstiel verbunden, es konnten aber auch Pflanzen beobachtet werden, die einen nickenden Blumenstiel und weit offenen Kelch und Blumenblätter besaßen, ebenso Pflanzen mit steif aufrechtstehendem Blumenstiel und aufrechtem Kelch und Blumenblättern. Das spricht für unabhängige Vererbung dieser Faktoren.

Die die Anwesenheit des Anthocyans bestimmenden Faktoren werden auch unabhängig von Faktoren vererbt, welche die Stellung der Kelch- und Blumenblätter und das Herabhängen des Blumenstieles bedingen.

Aus obiger Beschreibung kann man schliessen, dass der grosse Formenreichtum in der F_2 zahlreiche Kombinationen darstellt, deshalb die von Marsden Jones eingeführte Einteilung der F_2 Pflanzen in wenige Gruppen nicht zutreffend ist; übrigens war diese Einteilung von Marsden Jones eher auf dem allgemeinen Aussehen der einzelnen Pflanzen basiert, ohne die Aufmerksamkeit auf einzelne Merkmale zu lenken.

Das von Blaringhem angegebene Nichtspalten muss mit der kleinen Anzahl von Pflanzen, die diesem Autor zur Verfügung stand, erklärt werden, was hauptsächlich das Auftreten von Individuen mit intermediärem Charakter begünstigt und ein Konstantbleiben der Bastarde vortäuschen kann.

Beide gekreuzte Arten *G. urbanum* und *G. rivale* charakterisieren sich durch ziemlich hohe Chromosomenzahlen ($n=21$). Das Auftreten in der F_2 Spaltung zahlreicher Genenkombinationen ist mit dem Fehlen einer Koppelung (Linkage) zwischen einzelnen Genen verbunden, was die Konsequenz deren Lokalisierung in einer bedeutenden Anzahl von Chromosomen ist. Je kleiner die Zahl von Chromosomen, desto mehr Chancen für das Auftreten der Koppelungserscheinungen zwischen einzelnen Genen. Je grösser dagegen diese Zahl, desto zahlreicher sind Gene,

welche unabhängig vererbt werden und infolgedessen erscheinen umso seltener Rekombinationen, die den elterlichen Typen entsprechen.

ZUSAMMENFASSUNG.

Für die auf dem Wege der Kreuzung erhaltenen Bastarde *G. urbanum* × *G. rivale* ist folgendes Verhalten charakteristisch:

1. Eine grosse Gleichförmigkeit in F_1 .
2. Einfache oder mehr komplizierte unabhängige Spaltung in F_2 in Bezug auf alle untersuchten Merkmale. Das Merkmal der Anwesenheit von Anthocyan in vegetativen Teilen und in Blumenblättern, sowie das Merkmal der Anwesenheit der Ausschweifung am oberen Blumenblattrande weisen eine einfache Mendelsche Spaltung im Verhältnis 3:1 auf. Alle übrigen Merkmale, wie die Zeit des Erblühens, Höhe und Habitus der Pflanzen, Länge und Breite der Blätter, Länge und Breite der Blumenblätter, Anwesenheit des Nagels, Länge der Kelchblätter und des Hüllkelches, die Neigung der Blütenstiele und Stellung des Kelches und der Blumenblätter weisen eine kompliziertere Spaltung auf, welche auf die Anwesenheit kumulativer Faktoren zurückgeführt werden kann.

3. Die Spaltung eines jeden einzelnen Merkmals in F_2 ist regelmässig, d. h. es treten Formen auf, welche den elterlichen Typen für das betreffende Merkmal entsprechen. Das Entstehen von Pflanzen, die in Bezug auf alle Merkmale eine Rekonstruktion der elterlichen Typen darstellen würden, bietet grosse Schwierigkeiten infolge der hohen Chromosomenzahlen und des Fehlens einer Koppelung zwischen den einzelnen Genen, was die Anzahl der möglichen Kombinationen in der Spaltung F_2 erhöht.

Botanisches Laboratorium der Freien Polnischen Hochschule zu Warschau.

FIGURENERKLÄRUNG.

Fig. 32. Kontaktabdrücke der Blumenblätter von *G. urbanum*, *G. rivale* und deren Bastarde.

Erste Reihe: links — *G. urbanum*; rechts — *G. rivale*.

Zweite Reihe: F_1 Generation.

Reihen 3 bis 12: verschiedene Formen der Blumenblätter von F_2 .

Fig. 33. Blumenblätter von 8 F_2 Pflanzen, die eine Reihe Übergänge der Form und Grösse zwischen F_1 (obere Reihe) und *G. rivale* (untere Reihe) bilden (Kontaktabdrücke).

Fig. 34. Blumenblätter von 7 F_2 Pflanzen die eine Reihe Übergangsformen zwischen *G. urbanum* (untere Reihe) und F_1 bilden (Kontaktabdrücke).

Fig. 35. Eine Reihe Übergangsformen von einer aufrecht stehenden zu einer nickenden Blüte (etwas verkleinert).

Fig. 36. Übergangsformen der Blumengrösse sowie der Stellung des Kelches und der Blumenblätter:

Obere Reihe: erste Blüte links — Kelch zurückgeschlagen, Blumenblätter wagerecht; 2 bis 5: — Kelch und Blumenblätter wagerecht abstehend

Zweite Reihe, erste Blüte: Kelch wagerecht abstehend, Blumenblätter fast aufrecht; 2, 3: Kelch und Blumenblätter fast aufrecht. 4 und 5 extreme Formen der aufrechten Kelch und Blumenblätterstellung. (Etwas verkleinert).

LITERATUR.

1. **Blaringhem** M. L. Stabilité et fertilité de l'hybride *G. urbanum* $\times$ *G. rivale* L. Comptes rendus Acad. Sci. 1920, T. 170, p. 1284. Paris.

* 2. * **Gaertner**. Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, 1849, Stuttgart.

3. **Marsden Jones** E. M. The Genetics of *Geum Intermedium* Willd. Haud. Ehrh., and its back-crosses. Journ. of Genetics. 1930. v. 23, Nr. 3.

4. **Rosen** D. Kreuzungsversuche *Geum urbanum* L. $\times$ *G. rivale*. 1916. Botaniska Notiser för ar. pp. 163 — 172.

5. * **Weiss**. British Association, 1912, p. 675.