

Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. II.

Von Ernst Lehmann, Tübingen.

(Eingegangen am 10. April 1921.)

A. Einleitung.

In meiner ersten Abhandlung über Selbststerilität von *Veronica syriaca* (diese Zeitschrift, 1919, 21, S. 1 ff.) hatte ich in der Hauptsache das Folgende gezeigt:

1. *V. syriaca* ist ausgesprochen selbststeril.
2. In F₁ der Kreuzung zweier beliebig ausgewählter *syriaca*-Pflanzen traten bei wechselweiser Kreuzbestäubung von 131 Individuen vier intrasterile aber interfertile Gruppen, die ich als A, B, C und D bezeichnete, auf. Die Individuen jeder einzelnen Gruppe also waren untereinander bestäubt steril, während die Individuen der verschiedenen Gruppen miteinander sich stets fertil erwiesen.

Die vier Gruppen traten in folgenden Mengenverhältnissen auf:

A	B	C	D
35	27	37	31 Individuen.

Veronica syriaca verhielt sich also offenbar wie die Passiflora-Arten Munros, wie *Reseda*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Cardamine* und *Nicotiana*¹⁾. Die Gruppenbildung erwies sich bei *Veronica syriaca* als besonders scharf; die Pflanze glich in dieser Hinsicht *Reseda* und *Linaria* mehr als den anderen.

¹⁾ Siehe das folgende Referat über die Arbeiten von East, in welchem auch andere allgemeine Daten eingesehen werden können.

3. Selbstfertile Pflanzen traten in meinen Versuchen bei allen Kreuzungen nicht auf. Wohl fanden sich bei einzelnen Pflanzen ganz ausnahmsweise einige kleine Kapselchen mit vereinzelt reifen oder halbentwickelten Samen. Die reifen Samen führten auch, wie ich unterdessen festgestellt habe, wieder zu gesunden, soweit bisher betrachtet, wieder selbststerilen Pflanzen. Bei der äußersten Seltenheit dieser Samenbildung nach Selbstbefruchtung möchte ich aber einstweilen mit meinem Urteil über die Herkunft dieser Samen noch zurückhalten. Es wird indessen nicht schwer sein, diese Frage in Zukunft bindend zu beantworten.

Über das eigentliche Wesen der Selbststerilität meiner Versuchspflanze konnte ich, wie alle bisherigen Beobachter bei den ihrigen¹⁾, — wenn wir von Josts Feststellungen bei *Cytisus Laburnum* absehen — nichts Bestimmtes aussagen. Wir haben noch in keinem bisher mitgeteilten Versuche über Selbststerilität irgendwelche sichere Anhaltspunkte gewonnen, welche uns ermöglichen würden, festzustellen, warum die Individuen der einen Sippe einer Pflanzenart selbststeril sind, während die einer anderen Sippe derselben Art selbstfertil sind, wir wollten uns denn mit der Auskunft begnügen, daß Selbststerilität auf einem Gen für Selbststerilität, Selbstfertilität auf einem solchen für Selbstfertilität beruht.

Das Wesen der Selbststerilität auf rein mendelistischer Basis zu ergründen, wurde ja von Correns versucht, wie wir in meiner ersten Abhandlung sahen, allerdings bisher wohl ohne endgültigen Erfolg. Wie unverständlich uns auf rein mendelistischer Basis das Wesen der Selbststerilität noch ist, das ergibt sich, wie ich 1919, S. 44 an dem Beispiel von *Reseda* ausführte, daraus, daß alle rezessiven Selbststerilen einer Kreuzung zwischen selbstfertilen und selbststerilen *Reseda*-Pflanzen durchaus selbststeril aber mit allen anderen selbststerilen fertil sein sollen. Wie *Reseda* soll sich nach den neueren Untersuchungen von East auch die selbststerile Nachkommenschaft der Kreuzung *Nicotiana Langsdorffii* × *Forgetiana* verhalten¹⁾.

Was bisher auf dem Gebiete der selbststerilen Pflanzen festgestellt wurde, das besteht in der Hauptsache in der Beobachtung verschiedener kreuzungssteriler bzw. kreuzungsfertiler Stämme, deren Vererbung wir z. T. annähernd auf allgemein mendelistische Vorstellungen bringen können. In den Fällen von *Reseda* und der eben erwähnten *Nicotiana*-

¹⁾ Siehe Anmerkung S. 161.

Kreuzung, in denen Selbststerilität und Selbstfertilität einfach monohybrid spalten, haben wir Selbststerilität ohne Kreuzungssterilität vor uns; es ist also hier zweifellos nötig, für das Zustandekommen der Selbststerilität nach besonderen Erklärungen zu suchen. Den umgekehrten Fall, Kreuzungssterilität ohne Selbststerilität, kennen wir allerdings nicht, was uns doch wieder auf gewisse Zusammenhänge beider Erscheinungen schließen läßt.

Jedenfalls werden wir aber wohl, wie das East auch ausdrücklich bei seinen Nicotianen betont hat¹⁾, zwischen dem Problem der Selbststerilität und den Vorgängen, die der Kreuzungssterilität zu grunde liegen, wenigstens vorläufig scheiden müssen. Wir wollen uns deshalb im folgenden durchaus auf diesen Standpunkt stellen und werden hier ausschließlich dem Probleme der Kreuzungssterilität weiter nachgehen.

Schon 1919, S. 43/44 hatte ich dargelegt, daß es möglich sein müßte, in die damals noch gemeinsam behandelten Problemkomplexe dadurch tiefer einzudringen, daß bestimmt gerichtete Verbindungen meiner in F_1 erhaltenen intrasterilen Gruppen hergestellt würden. Ich führte dort ungefähr aus: Zunächst, wenn wirklich die Kombinatorik von verschiedenen Hemmungstoffen hier die Selbststerilität zu erklären imstande ist, so müssen bestimmtgerichtete Kreuzungsversuche darauf hinweisen. Denken wir uns in den Klassen A, B, C, D, welche ich bei *V. syriaca* aufgestellt habe, je eins oder auch mehrere Hemmungsgene, welche es eben nach sich ziehen, daß innerhalb dieser Gruppen dauernde Selbststerilität besteht. Nehmen wir diese Hemmungsgene, wie wir ja müssen, in den verschiedenen Gruppen verschieden an, so müssen sich doch zweifellos bei weiteren Kreuzungen in den Zahlenverhältnissen Verschiedenheiten ergeben. Bringen wir z. B. die Kreuzung Gruppe A mal Gruppe B zustande und bestäuben die F_1 -Individuen einer solchen Kreuzung untereinander, so müßte sich unter allen Umständen viel häufiger Selbststerilität finden, als wenn man die F_1 -Individuen genannter Kreuzung etwa mit F_1 -Individuen aus der Kreuzung der Gruppen C und D verbindet.

Ich habe nun unterdessen solche Kreuzungen angestellt, welche, wenn auch nicht, wie ursprünglich vermutet, über das Problem der Selbststerilität, so doch über Fragen der Kreuzungssterilität ziemlich weitgehende Klarheit erbringen. Allerdings können wir, auch mit Hilfe

¹⁾ Siehe Anmerkung S. 161.

dieser Kreuzungen, das Problem der Kreuzungssterilität bei *V. syriaca* noch keineswegs vollkommen durchschauen; immerhin aber glaube ich, daß meine Versuche doch einen erheblichen Schritt vorwärts bedeuten, so daß ich mit ihrer Veröffentlichung nicht zurückhalten möchte.

B. Die Versuche.

Bei der Versuchsanstellung bin ich in jeder Weise ebenso vorgegangen, wie im Jahre 1919. Ich brauche also an dieser Stelle nur auf das damals Gesagte zu verweisen (1919, S. 3). Die Darstellung der Ergebnisse möchte ich aber in einer erheblich kürzeren und übersichtlicheren Form bringen wie damals. Ich habe 1919, um eine sichere Grundlage für alle meine späteren Versuche zu erlangen, jede ausgeführte Kreuzung in ihrem Ergebnis mitgeteilt. Das schien mir zunächst zweckmäßig, damit man meinen Versuchen in allen Einzelheiten nachgehen konnte. Jetzt, wo die Sachlage schon eine erheblich geklärtere ist, beschränke ich mich auf tafelförmige Wiedergabe der Versuche, wie sie 1916 von Correns und verschiedentlich von East und seinen Mitarbeitern für diese Fragen verwendet wurde. In einer horizontalen Reihe werden die zur Kreuzung als Männchen verwandten, in einer vertikalen Reihe die zur Kreuzung als Weibchen verwandten Pflanzen angegeben. Die Angaben sind, wo nichts Besonderes bemerkt wurde, zumeist durch mehrere Kreuzungen ausreichend gesichert. Zweifelhafte Ergebnisse, die wegen mangelnder Zeit oder verdorbener Pflanzen nicht mehr nachgeprüft werden konnten, wurden in der Tabelle mit Fragezeichen angedeutet; zu dem Fragezeichen wurde eine Indexnummer gesetzt, zu welcher dann unter der Tabelle die Art der Abweichung beigefügt wurde. + bedeutet fertile, 0 sterile Verbindung, s = schwacher Ansatz, — nicht ausgeführt.

Ich habe dreierlei Kreuzungen angestellt:

1. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits gleicher Gruppen, z. B. $(B \times D) \times (B \times D)$.
2. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits verschiedener Gruppen, z. B. $(B \times D) \times (A \times C)$.
3. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits halbgleicher Gruppen, z. B. $(A \times D) \times (B \times D)$,

Ehe ich die Ergebnisse dieser Kreuzungen anführe, stelle ich zunächst zum Vergleich die ersten 20 Pflanzen meiner F_1 -Kreuzungen von 1919 hier ebenfalls in Tafelform zusammen.

I. Zusammenstellung der Kreuzungen zwischen den ersten 20 Individuen meiner F_1 -Kreuzungen von 1919.

Tabelle 1.

	B 1	A 2	A 3	D 4	A 5	C 6	B 8	C 9	C 10	A 11	C 13	D 14	A 17	B 18	D 21	C 22	A 23	B 24	C 25	A 26
B 1	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
A 2	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
A 3	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
D 4	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
A 5	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
C 6	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
B 8	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
C 9	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
C 10	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 11	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
C 13	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
D 14	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
A 17	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
B 18	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
D 21	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
C 22	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 23	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0
B 24	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+
C 25	+	+	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+
A 26	+	0	0	+	0	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	0	+	+	0

Eine sorgfältige Betrachtung dieses Tafelschemas läßt erkennen, daß die Individuen sich untereinander in vier verschiedenen Weisen verhalten, entsprechend den vier von uns beobachteten Gruppen; ich habe die Gruppenbezeichnung zu jedem Individuum hinzugeschrieben, um die Übersicht zu erleichtern. Im einzelnen habe ich zu dieser Tabelle nichts hinzuzufügen.

II. Die Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits gleicher Gruppen.

Wir wenden uns hier sogleich zur Darstellung der Tabellen.

Tabelle 2.
 $(B \times D) \times (B \times D)$.
 1902 (1801, 182 $\times$ 53) $\times$ 1902 (1801, 182 $\times$ 53).

	1902																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	—	+	+
2	+	0	0	0	+	+	—	+	s	+	0	0	0	0	+	+	+	—	0	0
3	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
4	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
5	0	+	+	+	0	0	—	0	—	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
6	0	+	+	—	—	0	0	0	—	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
7	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	—	0	0	0	+	+	+
8	0	+	+	+	0	—	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
9	+	s	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
10	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	—	—	+	0	0	0	+	+	+
11	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	? ₁	+	+	+	0	0	0
12	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	0	—	+	+	+	0	0	0
13	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	—	0	0	—	+	+	+	0	0	0
14	+	0	—	—	+	+	—	+	0	+	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0
15	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	—	0	0	0	+	+	+
16	0	+	+	+	—	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
17	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
18	+	0	0	0	—	+	+	+	0	+	0	0	—	0	+	+	+	0	0	0
19	+	0	0	0	+	+	+	+	0	—	0	0	—	0	+	+	+	0	0	0
20	+	—	s	0	+	+	+	+	0	+	0	0	—	0	+	+	+	0	0	0

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal + statt 0 gefunden.

Tabelle 3.
 $(A \times C) \times (A \times C)$.
 1909 (1801, 17 $\times$ 83) $\times$ 1909 (1801, 17 $\times$ 83).

	1909																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	—	+	0	0
2	0	0	0	0	? ₁	+	+	+	+	—	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
3	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	0	—	0	0
4	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
5	+	+	+	+	0	0	0	0	0	—	0	0	—	0	+	0	+	0	+	+
6	+	+	+	+	0	0	0	—	0	—	0	0	0	0	+	0	+	—	+	—
7	+	+	+	+	—	0	0	0	0	0	0	s	0	0	+	0	+	—	+	+
8	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	+	+
9	+	+	+	+	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	? ₂	0	? ₃	0	+	+
10	+	+	+	+	0	0	0	—	0	—	0	0	—	—	—	0	+	0	+	—
11	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	+	—	+	+

(Fortsetzung von Tabelle 3.)

	1909																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
12	—	+	+	+	0	0	—	0	0	—	0	0	—	0	—	0	—	0	+	—
13	+	+	—	+	0	0	0	0	0	—	0	—	—	0	? ₄	0	+	0	+	+
14	+	+	+	—	—	0	0	0	0	—	0	0	0	—	+	0	+	0	+	+
15	0	—	—	0	—	+	—	+	—	—	—	+	+	+	0	+	0	+	0	0
16	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	+	0	+	—	+	—
17	0	0	s	0	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	0	+	0	—	0	—
18	—	+	+	—	—	0	—	—	—	0	—	s	s	0	—	0	—	0	+	—
19	0	0	0	0	—	? ₅	+	+	+	—	+	+	+	+	0	+	0	+	0	—
20	0	0	0	0	—	0	+	—	+	—	? ₆	+	? ₇	? ₈	0	+	0	+	0	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,
 2 = 1 " 0 " +,
 3 = 1 " 0 " +,
 4 = 1 " 0 " +,
 5 = 1 " 0 " +,
 6—8 je 1 mal 0 statt + (offenbar zu früh abgezapft).

Tabelle 4.

(A × D) × (A × D).

1903 (1801, 26 × 12C) × 1903 (1801, 26 × 120).

	1903																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	—	—	+	0	+	s	+	+	0
2	+	0	0	0	—	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0	+
3	+	0	0	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	s	+	0	+	0	0	+
4	+	0	0	—	+	0	+	—	—	—	—	+	+	s	+	+	—	—	—	—
5	0	+	+	+	0	+	0	? ₁	+	? ₂	0	0	? ₃	+	0	+	0	+	+	—
6	+	0	0	0	+	0	+	—	0	+	+	+	+	0	+	0	s	0	0	+
7	0	+	+	+	0	+	0	? ₄	+	0	0	0	s	+	0	+	0	—	—	0
8	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	0	s	+	0	+	0	—	—	—
9	+	0	0	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	—	+	—	—	+
10	0	+	+	+	0	+	0	0	+	—	0	—	0	+	0	+	—	+	—	0
11	0	+	+	+	0	+	—	0	+	0	0	0	0	+	0	+	0	+	—	—
12	0	+	+	+	0	+	0	—	+	0	0	0	—	+	0	—	0	+	—	0
13	0	+	+	+	0	+	0	? ₅	s	0	—	0	+	s	+	+	—	—	—	0
14	+	0	0	0	+	0	? ₆	? ₇	—	+	+	+	+	0	+	s	+	s	—	s
15	0	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	0	0	s	0	+	0	+	—	s
16	+	0	0	0	+	0	+	+	? ₈	+	+	+	+	0	+	0	+	s	—	—
17	—	+	+	+	? ₉	+	0	0	+	0	0	0	0	+	s	+	0	+	—	s
18	—	0	s	0	+	0	+	+	0	+	+	+	+	0	+	0	+	s	—	+
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	0	+	+	+	? ₁₀	+	0	+	—	0	0	0	? ₁₁	+	s	+	s	+	—	0

Fragliche Fälle: 1—4 = 1 mal + statt 0,
 5—6 = 1 " 0 " +,
 7—10 = 1 mal + statt 0.

Tabelle 5.

$$(B \times C) \times (B \times C).$$

1904 (1801, 182 $\times$ 174) $\times$ 1904 (1801, 182 $\times$ 174).

	1904																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1904	1	—	0	0	+	0	+	+	0	+	—	—	+	+	? ₁	0	+	—	0	—
	2	0	0	0	+	0	+	—	0	+	0	—	+	+	—	0	—	0	0	—
	3	0	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	+	0	+	0	0	—
	4	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	—	0	0	—	+	0	+	+	—
	5	0	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	+	0	+	—	0	—
	6	—	—	+	0	+	0	0	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7	—	+	+	0	+	0	0	+	0	—	—	0	0	+	—	0	+	+	—
	8	—	0	0	+	0	+	+	0	+	0	—	+	+	—	+	0	0	—	—
	9	+	—	+	—	+	0	—	+	0	+	—	0	0	? ₂	—	0	+	+	—
	10	—	0	0	+	0	+	0	—	—	—	—	+	+	—	—	0	—	—	0
	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12	+	+	+	0	+	0	0	+	0	+	—	—	0	—	—	+	—	—	—
	13	—	—	+	—	—	—	0	—	0	+	—	—	0	—	—	—	—	—	—
	14	+	+	+	0	? ₄	0	0	+	0	+	—	—	s	—	—	+	—	—	—
	15	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2 = 1 „ 0 „ +,

3 = 1 „ 0 „ +,

4 = 1 „ 0 „ +.

Betrachten wir nun zunächst diese Zusammenstellungen näher, so ist leicht zu ersehen, daß wir in allen diesen Fällen nicht mehr zwischen vier, sondern zwischen zwei Gruppen von Individuen zu scheiden haben, die sich als intrasteril und interfertil erweisen. Wenn wir diese beiden Gruppen mit I und II bezeichnen, so sind alle Individuen der Gruppe I wie der Gruppe II je untereinander steril, mit den Individuen der anderen Gruppe aber fertil. Stellen wir die beiden Gruppen für die einzelnen Kreuzungen nach ihren Angehörigen zusammen, so erhalten wir (siehe S. 169, oben):

Wir erkennen, daß die einzelnen Gruppen, soweit denselben gleich viel Kreuzungen zugrunde liegen, ungefähr gleich groß sind.

Wir wollen indessen vorläufig diesen Resultaten nicht weiter nachgehen und uns vielmehr zunächst der zweiten Gruppe unserer Kreuzungen zuwenden.

Stammbuch- nummer	1902 × 1902		1909 × 1909		1903 × 1903		1904 × 1904	
Kreuzungen	(B × D) × (B × D)		(A × C) × (A × C)		(A × D) × (A × D)		(B × C) × (B × C)	
Gruppen	I	II	I	II	I	II	I	II
Nummer	1	2	1	5	1	2	1	4
In-	5	3	2	6	5	3	2	6
dividuen	6	4	3	7	7	4	3	7
	7	9	4	8	8	6	5	9
	8	11	15	9	10	9	8	12
	10	12	17	10	11	14	10	13
	15	13	19	11	12	16	15	14
	16	14	20	12	13	18		
	17	18		13	15			
		19		14	17			
		20		16	20			
				18				
Anzahl der Individuen	9	11	8	12	11	8	7	7

III. Kreuzungen zwischen Verbindungen beiderseits verschiedener Gruppen.

Tabelle 6.

(B × D) × (A × C).

1902 (1801, 182 × 53) × 1909 (1801, 17 × 83).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	—	—	0	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	0	—	—	—
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	0	+	—	+	—	0
6	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+	—	—
7	0	0	0	0	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	0	+	—	+	0	—
8	s	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	0	+	0	0
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0
11	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—
12	+	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
13	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	0	0	0	0	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	0	+	—	0

(Fortsetzung von Tabelle 6).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
16	0	0	0	0	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	0	—
17	0	0	s	0	—	+	+	+	+	—	+	—	+	+	s	—	0	+	0	0
18	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+
19	+	+	+	+	+	+	?	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
20	—	+	?	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2 = 1 „ 0 „ +,

3 = 1 „ 0 „ +.

Tabelle 7.

(A × C) × (B × D).

1909 (1801, 17 × 83) × 1902 (1801, 182 × 53).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	?	+	+	0	0	0	—	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
2	0	—	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	—	—	0	0	0	+	+	+
3	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	—	+	+	0	0	0	+	+	+
4	0	+	—	+	0	0	0	0	+	0	+	—	—	—	0	—	0	+	+	+
5	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+	+
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+
10	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—
11	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	+	+	+	+
12	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
13	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	+	+	+
14	+	+	+	+	—	+	+	+	?	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15	—	+	+	+	—	0	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+
16	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	0	+	+	+	0	0	0	0	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
18	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	+	+	+	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	?
20	0	+	+	+	0	—	0	0	+	0	+	+	—	—	0	0	—	+	+	+

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal 0 statt +,

2–4 = 1 mal 0 statt +,

5 = 1 mal 0 statt +.

Tabelle 8.

 $(A \times D) \times (B \times C)$.1903 (1801, 26×120) $\times$ 1904 (1801, 182×174),

	1	2	3	5	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	+	+	+	s	+	0	0	+	—	+	—	0	0	0	—	0	+	+	—	+
2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	—	+
3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	? ₁	—	? ₂
4	—	+	—	—	+	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
5	—	+	+	—	+	0	0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
6	+	—	+	+	+	+	+	—	0	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+
7	+	+	+	0	—	—	0	? ₃	0	—	—	0	0	0	0	0	+	—	—	—
8	—	+	+	0	+	—	0	? ₄	0	—	—	—	0	—	—	—	? ₅	—	—	—
9	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	s	—	—	+	—	—	+
10	—	+	+	0	+	? ₇	0	? ₈	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	+	+	—	+	—	0	s	0	? ₉	—	0	0	s	0	0	+	+	—	+
12	—	+	+	s	+	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	+	+	+	0	+	—	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Fragliche Fälle: 1–6 = 1 mal 0 statt +,

7 = 1 mal + statt 0,

8 = 1 mal 0 „ +,

9 = 1 mal + „ 0.

Wir wenden uns nun zur näheren Betrachtung dieser Übersichten.
Ohne weiteres lassen sich in all diesen Kreuzungen unter den Individuen

AC	BD	AC	BD	AC	BD	AC	BD
1909	1902	1909	1902	1909	1902	1909	1902
I	I	II	I	I	II	II	II
1	1	5	1	1	2	5	2
2	5	6	5	2	3	6	3
3	6	7	6	3	4	7	4
4	7	8	7	4	9	8	9
15	8	9	8	15	11	9	11
17	10	10	10	17	12	10	12
19	15	11	15	19	13	11	13
20	16	12	16	20	14	12	14
	17	13	17		18	13	18
		14			19	14	19
		16			20	16	20
		18				18	
0		+		+		+	

beiderseitiger Herkunft die schon aus den vorherigen Verbindungen bekannt gewordenen Gruppen I und II feststellen. Diese beiden Gruppen aber, welche von den beiden Elternverbindungen in die Kreuzungen eingebracht werden, verhalten sich verschieden zueinander; teils sind sie miteinander steril, teils fertil. Ich stelle im vorstehenden (S. 171) zunächst die Gruppen von 1902 und 1909 in ihrem gegenseitigen Verhalten zusammen.

Aus dieser Zusammenstellung können wir entnehmen, daß den Gruppen I von 1901 und 1902 die gleichen Hemmungsfaktoren zukommen dürften und daß diese den Gruppen II nicht zukommen.

Wir wenden uns nunmehr zur Nebeneinanderstellung von 1903 und 1904.

AD	BC	AD	BC	AD	BC	AD	BC
1903	1904	1903	1904	1903	1904	1903	1904
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	4	2	1	2	4
5	2	5	6	3	2	3	6
7	3	7	7	4	3	4	7
8	5	8	9	6	5	6	9
10	8	10	12	9	8	9	12
11	10	11	13	14	10	14	13
12	15	12	14	16	15	16	14
13		13		18		18	
15		15					
17		17					
20		20					
+		0		+		+	

Diese Zusammenstellung läßt erkennen, daß Gruppe I von 1903 und Gruppe II von 1904 die gleichen Hemmungsfaktoren besitzen dürften, welche aber Gruppe I von 1904 und Gruppe II von 1903 nicht zukommen.

Vergleichen wir indessen nun die Kreuzungen mit beiderseits gleichen und beiderseits verschiedenartigen Verbindungen, so werden wir im ersten Falle, also wenn wir $(B \times D) \times (B \times D)$ kreuzen, die vier Kombinationen $I \times I$, $I \times II$, $II \times I$ und $II \times II$ erhalten; ganz entsprechend in den anderen derartigen Verbindungen. $I \times I$, $II \times II$ haben beiderseits gleichartige Hemmungsgene, $I \times II$ und $II \times I$ nicht; wir erhalten also zur Hälfte sterile Kombinationen; stellen wir aber ungleichseitige Verbindungen her, so erhalten wir z. B. bei $(A \times D) \times (B \times C)$ oder $(A \times C) \times (B \times D)$ nur $\frac{1}{4}$ sterile Verbindungen, da nur in einem der vier Fälle beiderseits gleiche Hemmungsgene aufeinandertreffen.

Durch all diese Befunde war nun zunächst die Frage, auf welche die ganze Arbeit aufgebaut war, beantwortet: Wenn gleichartige Verbindungen wie $(B \times D) \times (B \times D)$, $(A \times C) \times (A \times C)$ usw. miteinander gekreuzt werden, treffen dieselben Hemmungsfaktoren häufiger aufeinander, als wenn verschiedenartige Verbindungen, wie $(A \times C) \times (B \times D)$, $(A \times D) \times (B \times C)$ usw. gekreuzt werden; im ersten Falle kommt es häufiger zu Kreuzungssterilität als im zweiten. Schon durch diese Ergebnisse wird eine kombinatorische Erklärung auch der Kreuzungssterilität bei *Veronica syriaca* außerordentlich nahegelegt.

Nun war es aber erwünscht, die kombinatorischen Verhältnisse durch weitere Kreuzungen noch näher zu prüfen. Obgleich mein Material zu

Tabelle 9.

 $(A \times D) \times (B \times D)$.1903 (1801, 26×120) $\times$ 1902 (1801, 182×53).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—
2	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	—	0	+
3	+	0	0	0	+	+	+	+	0	+	0	0	—	—	+
4	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—
6	—	+	0	0	? ₁	+	+	+	0	—	s	—	—	0	—
7	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	—
8	? ₂	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—
9	+	—	—	? ₃	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—
10	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—
11	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—	+
12	+	? ₄	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+	—	+	+
13	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+
14	? ₅	0	0	0	+	+	+	—	—	—	0	0	—	0	+
15	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+
16	+	s	0	0	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
17	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+	+
18	+	s	0	0	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	—

Zweifelhafte Fälle: 1 = 1 mal + statt 0,
 2 = 1 mal 0 „ +,
 3 = 1 mal + „ 0,
 4, 5 = 1 mal 0 statt +.

diesem Zwecke nicht mehr sehr vorteilhaft und die damals zur Verfügung stehende Zeit auch ziemlich beschränkt war,, so bin ich doch noch an die Arbeit gegangen und die angestellten Kreuzungen erbrachten noch besonders interessante Aufschlüsse über die kombinatorischen Verhältnisse. Ich stelle hier zunächst die eine der beiden Verbindungsgruppen, die ich ausführen konnte, zusammen (s. Tabelle 9, S. 173).

Wir lassen dann gleich die gruppenweise Gegenüberstellung, wie vorher folgen und erhalten:

AD	BD	AD	BD	AD	BD	AD	BD
1903	1902	1903	1902	1903	1902	1903	1902
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	2	2	1	2	2
5	5	5	3	3	5	3	3
7	6	7	4	4	6	4	4
8	7	8	9	6	7	6	9
10	8	10	11	9	8	9	11
11	10	11	12	14	10	14	12
12	15	12	13	16	15	16	13
13	16	13	14	18	16	18	14
15	17	15	18		17		18
17		17	19				19
20		20	20				20
+		+		+		0	

Wir finden auch hier zwei Gruppen, welche steril miteinander sind, es sind die beiden Gruppen II von 1902 und 1903; die übrigen Gruppen sind fertil untereinander. Bemerkenswert ist aber, daß Gruppe II von 1902 steril mit II von 1903 ist, während Gruppe I von 1902 steril mit I von 1909 war und Gruppe I von 1903 mit Gruppe II von 1904. Es blieben dann noch 1904 Gruppe I und 1909 Gruppe II übrig, von denen wir annehmen wollen, daß sie ebenfalls steril miteinander seien, wenngleich die Verbindung nicht ausgeführt wurde.

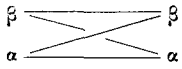
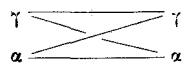
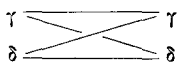
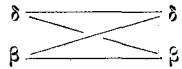
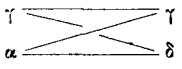
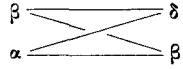
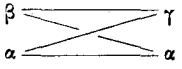
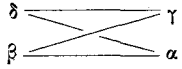
Nehmen wir nun an, daß den zu Kreuzungssterilität führenden Gruppen je ein gemeinsamer Hemmungsfaktor zukommt und bezeichnen wir diese Hemmungsfaktoren mit griechischen Buchstaben, so erhalten wir:

α	β	γ	δ
1903, II	1903, I	1909, I	1904, I
1902, II	1904, II	1902, I	1909, II.

Daraus ergäbe sich dann wieder der Aufbau der einzelnen Verbindungen

1902	1903	1904	1909
B × D	A × D	B × C	A × C
I II	I II	I II	I II
$\gamma \alpha$	$\beta \alpha$	$\delta \beta$	$\gamma \delta$

Setzen wir nun diese Buchstaben in unsere Kreuzungen ein, so erhalten wir unter der Bedingung, daß bei Zusammentreffen der beiderseits gleichen Gameten Kreuzungssterilität, bei Zusammentreffen beiderseits verschiedener Kreuzungsfertilität zustande kommt, die folgenden Ergebnisse.

1903 × 1903 (A × D) × (A × D)	1902 × 1902 (B × D) × (B × D)	1909 × 1909 (A × C) × (A × C)	1904 × 1904 (B × C) × (B × C)
 $\beta\beta \alpha\alpha \alpha\beta \beta\alpha$ 0 0 + +	 $\gamma\gamma \alpha\alpha \gamma\alpha \alpha\gamma$ 0 0 + +	 $\gamma\gamma \delta\delta \gamma\delta \delta\gamma$ 0 0 + +	 $\delta\delta \beta\beta \delta\beta \beta\delta$ 0 0 + +
1902 × 1909 (B × D) × (A × C)	1903 × 1904 (A × D) × (B × C)	1903 × 1902 (A × D) × (B × D)	1904 × 1902 (B × C) × (B × D)
 $\gamma\gamma \gamma\delta \alpha\gamma \alpha\delta$ 0 + + +	 $\beta\delta \beta\beta \alpha\delta \alpha\beta$ + 0 + +	 $\beta\gamma \beta\alpha \alpha\gamma \alpha\alpha$ + + + 0	 $\delta\gamma \delta\alpha \beta\gamma \beta\alpha$ + + + +

Wie man sieht, entsprechen die Ergebnisse durchaus den Erwartungen, soweit unsere bisherigen Untersuchungen reichen. 1904 × 1902 hatten wir aber noch nicht angeführt. Es war nun natürlich besonders interessant, ob hier wirklich lauter fertile Kombinationen auftraten wie der Ansatz verlangt. Ich habe diese Kreuzung allerdings bislang nur in noch unvollkommener Weise ausgeführt: dennoch ist nach der folgenden Übersicht kaum zu bezweifeln, daß das nach unseren Ableitungen zu erwartende Ergebnis, allgemeine Kreuzungsfertilität, erzielt wurde. Die wenigen 0-Kombinationen dürften auch hier Fehler irgendwelcher Art, wie in den vorausgehenden Tabellen darstellen.

Wir führen zunächst das Tafelschema an¹⁾:

Tabelle 10.
 $(B \times C) \times (B \times D)$.
 1904 (1801, 182 $\times$ 174) $\times$ 1902 (1801, 182 $\times$ 53).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
2	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
3	+	—	s	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+
4	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
5	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
6	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—
8	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
9	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
10	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	+	+	+	? ₁	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+
13	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—
14	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—
15	+	+	+	? ₂	+	s	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	+

Zweifelhafte Fälle: 1, 2 = 1 mal 0 statt +.

$(B \times D) \times (B \times C)$.
 2104 (1801, 89 $\times$ 21) $\times$ 2107 (1801, 62 $\times$ 28).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	s	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	+	—	+	—	+	+
4	+	+	+	+	—	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	—	+	—	—	+
6	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

¹⁾ Ein 1921 angestellter kleiner Kontrollversuch bringt die vollkommene Bestätigung der früheren Ergebnisse.

Auf Grund von Tabelle 10 müßten wir dann die folgenden Gruppen haben:

BC	BD	BC	BD	BC	BD	BC	BD
1904	1902	1904	1902	1904	1902	1904	1902
I	I	I	II	II	I	II	II
1	1	1	2	4	1	4	2
2	5	2	3	6	5	6	3
3	6	3	4	7	6	7	4
5	7	5	9	9	7	9	9
8	8	8	11	12	8	12	11
10	10	10	12	13	10	13	12
15	15	15	13	14	15	14	13
	16		14		16		14
	17		18		17		18
			19				19
			20				20
+		+		+		+	

Nach diesen Darlegungen ist wohl nicht mehr zu bezweifeln, daß kombinatorische Vorgänge bei dem Zustandekommen der Kreuzungssterilität eine wichtige Rolle spielen. Wir verkennen indessen durchaus nicht, daß die obige Ableitung noch nichts Endgültiges darstellen kann; vor allem trägt sie noch nicht in vollem Umfange gametischen Gesichtspunkten Rechnung, auch bietet sie noch keine ausreichende Erklärung der ursprünglichen Gruppen A—D. Andererseits entspricht sie den Versuchsdaten z. T. in so überraschender Weise, daß ich zu ihrer Darstellung berechtigt zu sein glaubte.

Ich habe weitere Kreuzungen vorbereitet und hoffe dann in diese Vorgänge noch tiefer eindringen zu können.