

# Versuche über Pflanzen-Hybriden.

Von

Gregor Mendel.

(Vorgelegt in den Sitzungen vom 8. Februar und 8. März 1865.)

---

## Einleitende Bemerkungen.

Künstliche Befruchtungen, welche an Zierpflanzen desshalb vorgenommen wurden, um neue Farben-Varianten zu erzielen, waren die Veranlassung zu den Versuchen, die her besprochen werden sollen. Die auffallende Regelmässigkeit, mit welcher dieselben Hybridformen immer wiederkehrten, so oft die Befruchtung zwischen gleichen Arten geschah, gab die Anregung zu weiteren Experimenten, deren Aufgabe es war, die Entwicklung der Hybriden in ihren Nachkommen zu verfolgen.

Dieser Aufgabe haben sorgfältige Beobachter, wie Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecocq, Wichura u. a. einen Theil ihres Lebens mit unermüdlicher Ausdauer geopfert. Namentlich hat Gärtner in seinem Werke „die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche“ sehr schätzbare Beobachtungen niedergelegt, und in neuester Zeit wurden von Wichura gründliche Untersuchungen über die Bastarde der Weiden veröffentlicht. Wenn es noch nicht gelungen ist, ein allgemein giltiges Gesetz für die Bildung und Entwicklung der Hybriden aufzustellen, so kann das Niemanden Wunder nehmen, der den Umfang der Aufgabe kennt und die Schwierigkeiten zu würdigen weiss, mit denen Versuche dieser Art zu kämpfen haben. Eine endgiltige Entscheidung kann erst dann erfolgen, bis Detail-Versuche aus den verschiedensten Pflanzen-Familien vorliegen. Wer die Ar-

beiten auf diesem Gebiete überblickt, wird zu der Ueberzeugung gelangen, dass unter den zahlreichen Versuchen keiner in dem Umfange und in der Weise durchgeführt ist, dass es möglich wäre, die Anzahl der verschiedenen Formen zu bestimmen, unter welchen die Nachkommen der Hybriden auftreten, dass man diese Formen mit Sicherheit in den einzelnen Generationen ordnen und die gegenseitigen numerischen Verhältnisse feststellen könnte. Es gehört allerdings einiger Muth dazu, sich einer so weit reichenden Arbeit zu unterziehen; indessen scheint es der einzig richtige Weg zu sein, auf dem endlich die Lösung einer Frage erreicht werden kann, welche für die Entwicklungs-Geschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist.

Die vorliegende Abhandlung bespricht die Probe eines solchen Detail-Versuches. Derselbe wurde sachgemäss auf eine kleinere Pflanzengruppe beschränkt und ist nun nach Verlauf von acht Jahren im Wesentlichen abgeschlossen. Ob der Plan, nach welchem die einzelnen Experimente geordnet und durchgeführt wurden, der gestellten Aufgabe entspricht, darüber möge eine wohlwollende Beurtheilung entscheiden.

---

## Auswahl der Versuchspflanzen.

Der Werth und die Geltung eines jeden Experimentes wird durch die Tauglichkeit der dazu benützten Hilfsmittel, sowie durch die zweckmässige Anwendung derselben bedingt. Auch in dem vorliegenden Falle kann es nicht gleichgiltig sein, welche Pflanzenarten als Träger der Versuche gewählt und in welcher Weise diese durchgeführt wurden.

Die Auswahl der Pflanzengruppe, welche für Versuche dieser Art dienen soll, muss mit möglichster Vorsicht geschehen, wenn man nicht in Vorhinein allen Erfolg in Frage stellen will.

Die Versuchspflanzen müssen nothwendig

1. Constant differirende Merkmale besitzen.
2. Die Hybriden derselben müssen während der Blüthezeit vor der Einwirkung jedes fremdartigen Pollens geschützt sein oder leicht geschützt werden können.
3. Dürfen die Hybriden und ihre Nachkommen in den aufeinander folgenden Generationen keine merkliche Störung in der Fruchtbarkeit erleiden.

Fälschungen durch fremden Pollen, wenn solche im Verlaufe des Versuches vorkämen und nicht erkannt würden, müssten zu ganz irrigen Ansichten führen. Verminderte Fruchtbarkeit, oder gänzliche Sterilität einzelner Formen, wie sie unter den Nachkommen vieler Hybriden auftreten, würden die Versuche sehr erschweren oder ganz vereiteln. Um die Beziehungen zu erkennen, in welchen die Hybridformen zu einander selbst und zu ihren Stammarten stehen, erscheint es als nothwendig, dass die Glieder der Entwicklungsreihe in jeder einzelnen Generation vollzählig der Beobachtung unterzogen werden.

Eine besondere Aufmerksamkeit wurde gleich Anfangs den Leguminosen wegen ihres eigenthümlichen Blütenbaues zugewendet. Versuche, welche mit mehreren Gliedern dieser Familie angestellt wurden, führten zu dem Resultate, dass das Genus *Pisum* den gestellten

Anforderungen hinreichend entspreche. Einige ganz selbstständige Formen aus diesem Geschlechte besitzen constante, leicht und sicher zu unterscheidende Merkmale, und geben bei gegenseitiger Kreuzung in ihren Hybriden vollkommen fruchtbare Nachkommen. Auch kann eine Störung durch fremde Pollen nicht leicht eintreten, da die Befruchtungsorgane vom Schiffchen enge umschlossen sind und die Antheren schon in der Knospe platzen, wodurch die Narbe noch vor dem Aufblühen mit Pollen überdeckt wird. Dieser Umstand ist von besonderer Wichtigkeit. Als weitere Vorzüge verdienen noch Erwähnung die leichte Cultur dieser Pflanze im freien Lande und in Töpfen, sowie die verhältnissmässig kurze Vegetationsdauer derselben. Die künstliche Befruchtung ist allerdings etwas umständlich, gelingt jedoch fast immer. Zu diesem Zwecke wird die noch nicht vollkommen entwickelte Knospe geöffnet, das Schiffchen entfernt und jeder Staubfaden mittelst einer Pinçette behutsam herausgenommen, worauf dann die Narbe sogleich mit den fremden Pollen belegt werden kann.

Aus mehreren Samenhandlungen wurden im Ganzen 34 mehr oder weniger verschiedene Erbsensorten bezogen und einer zweijährigen Probe unterworfen. Bei einer Sorte wurden unter einer grösseren Anzahl gleicher Pflanzen einige bedeutend abweichende Formen bemerkt. Diese variirten jedoch im nächsten Jahre nicht und stimmten mit einer anderen, aus derselben Samenhandlung bezogenen Art vollständig überein; ohne Zweifel waren die Samen blos zufällig beigemengt. Alle anderen Sorten gaben durchaus gleiche und constante Nachkommen, in den beiden Probejahren wenigstens war eine wesentliche Abänderung nicht zu bemerken. Für die Befruchtung wurden 22 davon ausgewählt und jährlich, während der ganzen Versuchsdauer angebaut. Sie bewährten sich ohne alle Ausnahme.

Die systematische Einreihung derselben ist schwierig und unsicher. Wollte man die schärfste Bestimmung des Artbegriffes in Anwendung bringen, nach welcher zu einer Art nur jene Individuen gehören, die unter völlig gleichen Verhältnissen auch völlig gleiche Merkmale zeigen, so könnten nicht zwei davon zu einer Art gezählt werden. Nach der Meinung der Fachgelehrten indessen gehört die Mehrzahl der Species *Pisum sativum* an, während die übrigen bald als Unterarten von *P. sativum*, bald als selbstständige Arten angesehen und geschrieben wurden, wie *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Uebrigens bleibt

die Rangordnung, welche man denselben im Systeme gibt, für die in Rede stehenden Versuche völlig gleichgiltig. So wenig man eine scharfe Unterscheidungslinie zwischen Species und Varietäten zu ziehen vermag, eben so wenig ist es bis jetzt gelungen, einen gründlichen Unterschied zwischen den Hybriden der Species und Varietäten aufzustellen.

### Eintheilung und Ordnung der Versuche.

Werden zwei Pflanzen, welche in einem oder mehreren Merkmalen constant verschieden sind, durch Befruchtung verbunden, so gehen, wie zahlreiche Versuche beweisen, die gemeinsamen Merkmale unverändert auf die Hybriden und ihre Nachkommen über; je zwei differirende hingegen vereinigen sich an der Hybride zu einem neuen Merkmale, welches gewöhnlich an den Nachkommen derselben Veränderungen unterworfen ist. Diese Veränderungen für je zwei differirende Merkmale zu beobachten und das Gesetz zu ermitteln, nach welchem dieselben in den aufeinander folgenden Generationen eintreten, war die Aufgabe des Versuches. Derselbe zerfällt daher in eben so viele einzelne Experimente, als constant differirende Merkmale an den Versuchspflanzen vorkommen.

Die verschiedenen, zur Befruchtung ausgewählten Erbsenformen zeigten Unterschiede in der Länge und Färbung des Stengels, in der Grösse und Gestalt der Blätter, in der Stellung, Farbe und Grösse der Blüten, in der Länge der Blütenstiele, in der Farbe, Gestalt und Grösse der Hülsen, in der Gestalt und Grösse der Samen, in der Färbung der Samenschale und des Albumens. Ein Theil der angeführten Merkmale lässt jedoch eine sichere und scharfe Trennung nicht zu, indem der Unterschied auf einem oft schwierig zu bestimmenden „mehr oder weniger“ beruht. Solche Merkmale waren für die Einzel-Versuche nicht verwendbar, diese konnten sich nur auf Charactere beschränken, die an den Pflanzen deutlich und entschieden hervortreten. Der Erfolg musste endlich zeigen, ob sie in hybrider Vereinigung sämmtlich ein übereinstimmendes Verhalten beobachten, und ob daraus auch ein Urtheil über jene Merkmale möglich wird, welche eine untergeordnete typische Bedeutung haben.

Die Merkmale, welche in die Versuche aufgenommen wurden, beziehen sich:

1. Auf den Unterschied in der Gestalt der reifen Samen. Diese sind entweder kugelrund oder rundlich, die Einsenkungen, wenn welche an der Oberfläche vorkommen, immer nur seicht, oder sie sind unregelmässig kantig, tief runzlig (*P. quadratum*).

2. Auf den Unterschied in der Färbung des Samen-Albumens (Endosperm's). Das Albumen der reifen Samen ist entweder blassgelb, hellgelb und orange gefärbt, oder es besitzt eine mehr oder weniger intensiv grüne Farbe. Dieser Farbenunterschied ist an den Samen deutlich zu erkennen, da ihre Schalen durchscheinend sind.

3. Auf den Unterschied in der Färbung der Samenschale. Diese ist entweder weiss gefärbt, womit auch constant die weisse Blütenfarbe verbunden ist, oder sie ist grau, graubraun, lederbraun mit oder ohne violetter Punctirung, dann erscheint die Farbe der Fahne violett, die der Flügel purpurn, und der Stengel an den Blattachseln röthlich gezeichnet. Die grauen Samenschalen werden im kochenden Wasser schwarzbraun.

4. Auf den Unterschied in der Form der reifen Hülse. Diese ist entweder einfach gewölbt, nie stellenweise verengt, oder sie ist zwischen den Samen tief eingeschnürt und mehr oder weniger runzlig (*P. saccharatum*).

5. Auf den Unterschied in der Farbe der unreifen Hülse. Sie ist entweder licht- bis dunkelgrün oder lebhaft gelb gefärbt, an welcher Färbung auch Stengel, Blattrippen und Kelch theilnehmen\*).

6. Auf den Unterschied in der Stellung der Blüten. Sie sind entweder axenständig, d. i. längs der Axe vertheilt, oder sie sind endständig, am Ende der Axe gehäuft und fast in eine kurze Trugdolde gestellt; dabei ist der obere Theil des Stengels im Querschnitte mehr oder weniger erweitert (*P. umbellatum*).

7. Auf den Unterschied in der Axenlänge. Die Länge der Axe ist bei einzelnen Formen sehr verschieden, jedoch für jede insofern ein constantes Merkmal, als dieselbe bei gesunden Pflanzen, die in gleichem Boden gezogen werden, nur unbedeutenden Aenderungen unterliegt. Bei den Versuchen über dieses Merkmal wurde der sicheren

---

\*) Eine Art besitzt eine schöne braunrothe Hülsenfarbe, welche gegen die Zeit der Reife hin in Violett und Blau übergeht. Der Versuch über dieses Merkmal wurde erst im verflossenen Jahre begonnen.

Unterscheidung wegen stets die lange Axe von 6—7' mit der kurzen von  $\frac{3}{4}$  bis  $1\frac{1}{2}'$  verbunden.

In zwei von den angeführten differirenden Merkmalen wurden durch Befruchtung vereinigt. Für den

1. Versuch	wurden	60	Befruchtungen	an	15	Pflanzen	vorgenommen.
2.	"	"	58	"	10	"	"
3.	"	"	35	"	10	"	"
4.	"	"	40	"	10	"	"
5.	"	"	23	"	5	"	"
6.	"	"	34	"	10	"	"
7.	"	"	37	"	10	"	"

Von einer grösseren Anzahl Pflanzen derselben Art wurden zur Befruchtung nur die kräftigsten ausgewählt. Schwache Exemplare geben immer unsichere Resultate, weil schon in der ersten Generation der Hybriden und noch mehr in der folgenden manche Abkömmlinge entweder gar nicht zur Blüthe gelangen, oder doch wenige und schlechte Samen bilden.

Ferner wurde bei sämtlichen Versuchen die wechselseitige Kreuzung durchgeführt, in der Weise nämlich, dass jene der beiden Arten, welche bei einer Anzahl Befruchtungen als Samenpflanze diente, bei der anderen als Pollenpflanze verwendet wurde.

Die Pflanzen wurden auf Gartenbeeten, ein kleiner Theil in Töpfen gezogen, und mittelst Stäben, Baumzweigen und gespannten Schnüren in der natürlichen aufrechten Stellung erhalten. Für jeden Versuch wurde eine Anzahl Topfpflanzen während der Blüthezeit in ein Gewächshaus gestellt, sie sollten für den Hauptversuch im Garten als Controlle dienen bezüglich möglicher Störungen durch Insecten. Unter jenen, welche die Erbsenpflanze besuchen, könnte die Käferspecies *Bruchus pisi* dem Versuche gefährlich werden, falls sie in grösserer Menge erscheint. Das Weibchen dieser Art legt bekanntlich seine Eier in die Blüthe und öffnet dabei das Schiffchen; an den Tarsen eines Exemplares, welches in einer Blüthe gefangen wurde, konnten unter der Loupe deutlich einige Pollenzellen bemerkt werden. Es muss hier noch eines Umstandes Erwähnung geschehen, der möglicher Weise die Einmischung fremden Pollens veranlassen könnte. Es kommt nämlich in einzelnen seltenen Fällen vor, dass gewisse Theile der übrigens ganz normal entwickelten Blüthe verkümmern, wodurch eine theilweise Entblössung der

Befruchtungs-Organ herbeigeführt wird. So wurde eine mangelhafte Entwicklung des Schiffchens beobachtet, wobei Griffel und Antheren zum Theile unbedeckt blieben. Auch geschieht es bisweilen, dass der Pollen nicht zur vollen Ausbildung gelangt. In diesem Falle findet während des Blühens eine allmälige Verlängerung des Griffels statt, bis die Narbe an der Spitze des Schiffchens hervortritt. Diese merkwürdige Erscheinung wurde auch an Hybriden von *Phaseolus* und *Lathyrus* beobachtet.

Die Gefahr einer Fälschung durch fremden Pollen ist jedoch bei *Pisum* eine sehr geringe und vermag keineswegs das Resultat im grossen Ganzen zu stören. Unter mehr als 10,000 Pflanzen, welche genauer untersucht wurden, kam der Fall nur einige wenige Male vor, dass eine Einmischung nicht zu bezweifeln war. Da im Gewächshause niemals eine solche Störung beobachtet wurde, liegt wohl die Vermuthung nahe, dass *Bruchus pisi* und vielleicht auch die angeführten Abnormitäten im Blütenbau die Schuld daran tragen.

---

## Die Gestalt der Hybriden.

Schon die Versuche, welche in früheren Jahren an Zierpflanzen vorgenommen wurden, lieferten den Beweis, dass die Hybriden in der Regel nicht die genaue Mittelform zwischen den Stammarten darstellen. Bei einzelnen mehr in die Augen springenden Merkmalen, wie bei solchen, die sich auf die Gestalt und Grösse der Blätter, auf die Behaarung der einzelnen Theile u. s. w. beziehen, wird in der That die Mittelbildung fast immer ersichtlich; in anderen Fällen hingegen besitzt das eine der beiden Stamm-Merkmale ein so grosses Uebergewicht, dass es schwierig oder ganz unmöglich ist, das andere an der Hybride aufzufinden.

Eben so verhält es sich mit den Hybriden bei *Pisum*. Jedes von den 7 Hybriden-Merkmalen gleicht dem einen der beiden Stamm-Merkmale entweder so vollkommen, dass das andere der Beobachtung entschwindet, oder ist demselben so ähnlich, dass eine sichere Unterscheidung nicht stattfinden kann. Dieser Umstand ist von grosser Wichtigkeit für die Bestimmung und Einreihung der Formen, unter welchen die Nachkommen der Hybriden erscheinen. In der weiteren Besprechung

werden jene Merkmale, welche ganz oder fast unverändert in die Hybride-Verbindung übergehen, somit selbst die Hybriden-Merkmale repräsentiren, als dominirende, und jene, welche in der Verbindung latent werden, als recessive bezeichnet. Der Ausdruck „recessiv“ wurde deshalb gewählt, weil die damit benannten Merkmale an den Hybriden zurücktreten oder ganz verschwinden, jedoch unter den Nachkommen derselben, wie später gezeigt wird, wieder unverändert zum Vorschein kommen.

Es wurde ferner durch sämtliche Versuche erwiesen, dass es völlig gleichgiltig ist, ob das dominirende Merkmal der Samen- oder Pollenpflanze angehört; die Hybridform bleibt in beiden Fällen genau dieselbe. Diese interessante Erscheinung wird auch von Gärtner hervorgehoben, mit dem Bemerkten, dass selbst der geübteste Kenner nicht im Stande ist, an einer Hybride zu unterscheiden, welche von den beiden verbundenen Arten die Samen- oder Pollenpflanze war.

Von den differirenden Merkmalen, welche in die Versuche eingeführt wurden, sind nachfolgende dominirend:

1. Die runde oder rundliche Samenform mit oder ohne seichte Einsenkungen.
2. Die gelbe Färbung des Samen-Albumens.
3. Die graue, graubraune oder lederbraune Farbe der Samenschale, in Verbindung mit violett-rother Blüthe und röthlicher Mackel in den Blattachsen.
4. Die einfach gewölbte Form der Hülse.
5. Die grüne Färbung der unreifen Hülse, in Verbindung mit der gleichen Farbe des Stengels, der Blattrippen und des Kelches.
6. Die Vertheilung der Blüthen längs des Stengels.
7. Das Längenmass der grösseren Axe.

Was das letzte Merkmal anbelangt, muss bemerkt werden, dass die längere der beiden Stamm-Axen von der Hybride gewöhnlich noch übertroffen wird, was vielleicht nur der grossen Ueppigkeit zuzuschreiben ist, welche in allen Pflanzentheilen auftritt, wenn Axen von sehr verschiedener Länge verbunden sind. So z. B. gaben bei wiederholtem Versuche Axen von 1' und 6' Länge in hybrider Vereinigung ohne Ausnahme Axen, deren Länge zwischen 6 und  $7\frac{1}{2}$ ' schwankte. Die Hybriden der Samenschale sind öfter mehr punctirt, auch fliessen die Punkte bisweilen in kleinere bläulich-violette Flecke zusammen. Die

Punctirung erscheint häufig auch dann, wenn sie selbst dem Stamm-Merkmale fehlt.

Die Hybridformen der Samen-Gestalt und des Albumens entwickeln sich unmittelbar nach der künstlichen Befruchtung durch die blosse Einwirkung des fremden Pollens. Sie können daher schon im ersten Versuchsjahre beobachtet werden, während alle übrigen selbstverständlich erst im folgenden Jahre an jenen Pflanzen hervortreten, welche aus den befruchteten Samen gezogen werden.

### Die erste Generation der Hybriden.

In dieser Generation treten nebst den dominirenden Merkmalen auch die recessiven in ihrer vollen Eigenthümlichkeit wieder auf, und zwar in dem entschieden ausgesprochenen Durchschnitts-Verhältnisse 3 : 1, so dass unter je 4 Pflanzen aus dieser Generation 3 den dominirenden und eine den recessiven Character erhalten. Es gilt das ohne Ausnahme für alle Merkmale, welche in die Versuche aufgenommen waren. Die kantig runzlige Gestalt der Samen, die grüne Färbung des Albumens, die weisse Farbe der Samenschale und der Blüthe, die Einschnürungen an den Hülsen, die gelbe Farbe der unreifen Hülse, des Stengels, Kelches und der Blattrippen, der trugdoldenförmige Blütenstand und die zwergartige Axe kommen in dem angeführten numerischen Verhältnisse wieder zum Vorscheine ohne irgend einer wesentlichen Abänderung. Uebergangsformen wurden bei keinem Versuche beobachtet.

Da die Hybriden, welche aus wechselseitiger Kreuzung hervorgingen, eine völlige Gestalt besaßen und auch in ihrer Weiterentwicklung keine bemerkenswerthe Abweichung ersichtlich wurde, konnten die beiderseitigen Resultate für jeden Versuch unter eine Rechnung gebracht werden. Die Verhältnisszahlen, welche für je zwei differirende Merkmale gewonnen wurden, sind folgende:

1. Versuch. Gestalt der Samen. Von 253 Hybriden wurden im zweiten Versuchsjahre 7324 Samen erhalten. Darunter waren rund oder rundlich 5474, und kantig runzlig 1850 Samen. Daraus ergibt sich das Verhältniss 2,96 : 1.

2. Versuch. Färbung des Albumens. 258 Pflanzen gaben 8023 Samen, 6022 gelbe und 2001 grüne; daher stehen jene zu diesen im Verhältnisse 3,01 : 1.

Bei diesen beiden Versuchen erhält man gewöhnlich aus jeder Hülse beiderlei Samen. Bei gut ausgebildeten Hülsen, welche durchschnittlich 6 bis 9 Samen enthielten, kam es öfters vor, dass sämtliche Samen rund (Versuch 1) oder sämtliche gelb (Versuch 2) waren; hingegen wurden mehr als 5 kantige oder 5 grüne in einer Hülse niemals beobachtet. Es scheint keinen Unterschied zu machen, ob die Hülse sich früher oder später an der Hybride entwickelt, ob sie der Hauptaxe oder einer Nebenaxe angehört. An einigen wenigen Pflanzen kamen in den zuerst gebildeten Hülsen nur einzelne Samen zur Entwicklung, und diese besaßen dann ausschliesslich das eine der beiden Merkmale; in den später gebildeten Hülsen blieb jedoch das Verhältniss normal. So wie in einzelnen Hülsen, ebenso variirt die Vertheilung der Merkmale auch bei einzelnen Pflanzen. Zur Veranschaulichung mögen die ersten 10 Glieder aus beiden Versuchsreihen dienen:

Pflanze	1. Versuch.		2. Versuch.	
	Gestalt der Samen.		Färbung des Albumens.	
	rund	kantig	gelb	grün
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

Als Extreme in der Vertheilung der beiden Samen-Merkmale an einer Pflanze wurden beobachtet bei dem 1. Versuche 43 runde und nur 2 kantige, ferner 14 runde und 15 kantige Samen. Bei dem 2. Versuche 32 gelbe und nur 1 grüner Same, aber auch 20 gelbe und 19 grüne.

Diese beiden Versuche sind wichtig für die Feststellung der mittleren Verhältnisszahlen, weil sie bei einer geringeren Anzahl von Versuchspflanzen sehr bedeutende Durchschnitte möglich machen. Bei der Abzählung der Samen wird jedoch, namentlich beim 2. Versuche, einige

Aufmerksamkeit erfordert, da bei einzelnen Samen mancher Pflanzen die grüne Färbung des Albumens weniger entwickelt wird und anfänglich leicht übersehen werden kann. Die Ursache des theilweisen Verschwindens der grünen Färbung steht mit dem Hybriden-Character der Pflanzen in keinem Zusammenhange, indem dasselbe an der Stamm-pflanze ebenfalls vorkommt; auch beschränkt sich diese Eigenthümlichkeit nur auf das Individuum und vererbt sich nicht auf die Nachkommen. An luxurirenden Pflanzen wurde diese Erscheinung öfter beobachtet. Samen, welche während ihrer Entwicklung von Insecten beschädigt wurden, variiren oft in Farbe und Gestalt, jedoch sind bei einiger Uebung im Sortiren Fehler leicht zu vermeiden. Es ist fast überflüssig zu erwähnen, dass die Hülsen so lange an der Pflanze bleiben müssen, bis sie vollkommen ausgereift und trocken geworden sind, weil erst dann die Gestalt und Färbung der Samen vollständig entwickelt ist.

3. Versuch. Farbe der Samenschale. Unter 929 Pflanzen brachten 705 violett-rothe Blüten und graubraune Samenschalen; 224 hatten weisse Blüten und weisse Samenschalen. Daraus ergibt sich das Verhältniss 3,15 : 1.

4. Versuch. Gestalt der Hülsen. Von 1181 Pflanzen hatten 882 einfach gewölbte, 299 eingeschnürte Hülsen. Daher das Verhältniss 2,95 : 1.

5. Versuch. Färbung der unreifen Hülse. Die Zahl der Versuchspflanzen betrug 580, wovon 428 grüne und 152 gelbe Hülsen besaßen. Daher stehen jene zu diesen in dem Verhältnisse 2,82 : 1.

6. Versuch. Stellung der Blüten. Unter 858 Fällen waren die Blüten 651mal axenständig und 207mal endständig. Daraus das Verhältniss 3,14 : 1.

7. Versuch. Länge der Axe. Von 1064 Pflanzen hatten 787 die lange, 277 die kurze Axe. Daher das gegenseitige Verhältniss 2,84 : 1. Bei diesem Versuche wurden die zwergartigen Pflanzen behutsam ausgehoben und auf eigene Beete versetzt. Diese Vorsicht war nothwendig, weil sie sonst mitten unter ihren hochrankenden Geschwistern hätten verkümmern müssen. Sie sind schon in der ersten Jugendzeit an dem gedrungenen Wuchse und den dunkelgrünen dicken Blättern leicht zu unterscheiden.

Werden die Resultate sämmtlicher Versuche zusammengefasst, so

ergibt sich zwischen der Anzahl der Formen mit dem dominirenden und recessiven Merkmale das Durchschnitts-Verhältniss 2,98 : 1 oder 3 : 1.

Das dominirende Merkmal kann hier eine doppelte Bedeutung haben, nämlich die des Stamm-Characters oder des Hybriden-Merkmals. In welcher von beiden Bedeutungen dasselbe in jedem einzelnen Falle vorkommt, darüber kann nur die nächste Generation entscheiden. Als Stamm-Merkmal muss dasselbe unverändert auf sämtliche Nachkommen übergehen, als Hybrides-Merkmal hingegen ein gleiches Verhalten wie in der ersten Generation beobachten.

### Die zweite Generation der Hybriden.

Jene Formen, welche in der ersten Generation den recessiven Character erhalten, variiren in der zweiten Generation in Bezug auf diesen Character nicht mehr, sie bleiben in ihren Nachkommen constant.

Anders verhält es sich mit jenen, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besitzen. Von diesen geben zwei Theile Nachkommen, welche in dem Verhältnisse 3:1 das dominirende und recessive Merkmal an sich tragen, somit genau dasselbe Verhalten zeigen, wie die Hybridformen; nur ein Theil bleibt mit dem dominirenden Merkmale constant.

Die einzelnen Versuche lieferten nachfolgende Resultate:

1. Versuch. Unter 565 Pflanzen, welche aus runden Samen der ersten Generation gezogen wurden, brachten 193 wieder nur runde Samen und blieben demnach in diesem Merkmale constant; 372 aber gaben runde und kantige Samen zugleich, in dem Verhältnisse 3:1. Die Anzahl der Hybriden verhielt sich daher zu der Zahl der Constanten wie 1,93:1.

2. Versuch. Von 519 Pflanzen, welche aus Samen gezogen wurden, deren Albumen in der ersten Generation die gelbe Färbung hatte, gaben 166 ausschliesslich gelbe, 353 aber gelbe und grüne Samen in dem Verhältnisse 3:1. Es erfolgte daher eine Theilung in hybride und constante Formen nach dem Verhältnisse 2,13:1.

Für jeden einzelnen von den nachfolgenden Versuchen wurden 100 Pflanzen ausgewählt, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besaßen, und um die Bedeutung desselben zu prüfen, von jeder 10 Samen angebaut.

3. Versuch. Die Nachkommen von 36 Pflanzen brachten ausschliesslich graubraune Samenschalen; von 64 Pflanzen wurden theils graubraune, theils weisse erhalten.

4. Versuch. Die Nachkommen von 29 Pflanzen hatten nur einfach gewölbte Hülsen, von 71 hingegen theils gewölbte, theils eingeschnürte.

5. Versuch. Die Nachkommen von 40 Pflanzen hatten blos grüne Hülsen, die von 60 Pflanzen theils grüne, theils gelbe.

6. Versuch. Die Nachkommen von 33 Pflanzen hatten blos axenständige Blüten, bei 67 hingegen waren sie theils axenständig, theils endständig.

7. Versuch. Die Nachkommen von 28 Pflanzen erhielten die lange Axe, die von 72 Pflanzen theils die lange, theils die kurze.

Bei jedem dieser Versuche wird eine bestimmte Anzahl Pflanzen mit dem dominirenden Merkmale constant. Für die Beurtheilung des Verhältnisses, in welchem die Ausscheidung der Formen mit dem constant bleibenden Merkmale erfolgt, sind die beiden ersten Versuche von besonderem Gewichte, weil bei diesen eine grössere Anzahl Pflanzen verglichen werden konnte. Die Verhältnisse 1,93:1 und 2,13:1 geben zusammen fast genau das Durchschnitts-Verhältniss 2:1. Der 6. Versuch hat ein ganz übereinstimmendes Resultat, bei den anderen schwankt das Verhältniss mehr oder weniger, wie es bei der geringen Anzahl von 100 Versuchspflanzen nicht anders zu erwarten war. Der 5. Versuch, welcher die grösste Abweichung zeigte, wurde wiederholt, und dann, statt des Verhältnisses 60:40, das Verhältniss 65:35 erhalten. Das Durchschnitts-Verhältniss 2:1 erscheint demnach als gesichert. Es ist damit erwiesen, dass von jenen Formen, welche in der ersten Generation das dominirende Merkmal besitzen, zwei Theile den hybriden Character an sich tragen, ein Theil aber mit dem dominirenden Merkmale constant bleibt.

Das Verhältniss 3:1, nach welchem die Vertheilung des dominirenden und recessiven Characters in der ersten Generation erfolgt, löst sich demnach für alle Versuche in die Verhältnisse 2:1:1 auf, wenn

man zugleich das dominirende Merkmal in seiner Bedeutung als hybrides Merkmal und als Stamm-Character unterscheidet. Da die Glieder der ersten Generation unmittelbar aus den Samen der Hybriden hervorgehen, wird es nun ersichtlich, dass die Hybriden je zweier differirender Merkmale Samen bilden, von denen die eine Hälfte wieder die Hybridform entwickelt, während die andere Pflanzen gibt, welche constant bleiben, und zu gleichen Theilen den dominirenden und recessiven Character erhalten.

### Die weiteren Generationen der Hybriden.

Die Verhältnisse, nach welchen sich die Abkömmlinge der Hybriden in der ersten und zweiten Generation entwickeln und theilen, gelten wahrscheinlich für alle weiteren Geschlechter. Der 1. und 2. Versuch sind nun schon durch 6 Generationen, der 3. und 7. durch 5, der 4., 5., 6. durch 4 Generationen durchgeführt, obwohl von der 3. Generation angefangen mit einer kleinen Anzahl Pflanzen, ohne dass irgend welche Abweichung bemerkbar wäre. Die Nachkommen der Hybriden theilten sich in jeder Generation nach den Verhältnissen 2:1:1 in Hybride und constante Formen.

Bezeichnet  $A$  das eine der beiden constanten Merkmale, z. B. das dominirende,  $a$  das recessive, und  $Aa$  die Hybridform, in welcher beide vereinigt sind, so ergibt der Ausdruck:

$$A + 2 Aa + a$$

die Entwicklungsreihe für die Nachkommen der Hybriden je zweier differirender Merkmale.

Die von Gärtner, Kölreuter und Anderen gemachte Wahrnehmung, dass Hybriden die Neigung besitzen zu den Stammarten zurückzukehren, ist auch durch die besprochenen Versuche bestätigt. Es lässt sich zeigen, dass die Zahl der Hybriden, welche aus einer Befruchtung stammen, gegen die Anzahl der constant gewordenen Formen und ihrer Nachkommen von Generation zu Generation um ein Bedeutendes zurückbleibt, ohne dass sie jedoch ganz verschwinden könnten. Nimmt man durchschnittlich für alle Pflanzen in allen Generationen eine gleich grosse Fruchtbarkeit an, erwägt man ferner, dass jede Hybride Samen

bildet, aus denen zur Hälfte wieder Hybriden hervorgehen, während die andere Hälfte mit beiden Merkmalen zu gleichen Theilen constant wird, so ergeben sich die Zahlenverhältnisse für die Nachkommen in jeder Generation aus folgender Zusammenstellung, wobei *A* und *a* wieder die beiden Stamm-Merkmale und *Aa* die Hybridform bezeichnet. Der Kürze wegen möge die Annahme gelten, dass jede Pflanze in jeder Generation nur 4 Samen bildet.

Generation				in Verhältniss gestellt:
	<i>A</i>	<i>Aa</i>	<i>a</i>	<i>A</i> : <i>Aa</i> : <i>a</i>
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
<i>n</i>				$2^n - 1$ : 2 : $2^n - 1$

In der 10. Generation z. B. ist  $2^n - 1 = 1023$ . Es gibt somit unter je 2048 Pflanzen, welche aus dieser Generation hervorgehen, 1023 mit dem constanten dominirenden, 1023 mit dem recessiven Merkmale und nur 2 Hybriden.

## Die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere differirende Merkmale verbunden sind.

Für die eben besprochenen Versuche wurden Pflanzen verwendet, welche nur in einem wesentlichen Merkmale verschieden waren. Die nächste Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, ob das gefundene Entwicklungs-Gesetz auch dann für je zwei differirende Merkmale gelte, wenn mehrere verschiedene Charactere durch Befruchtung in der Hybride vereinigt sind.

Was die Gestalt der Hybriden in diesem Falle anbelangt, zeigten die Versuche übereinstimmend, dass dieselbe stets jener der beiden Stammpflanzen näher steht, welche die grössere Anzahl von dominirenden Merkmalen besitzt. Hat z. B. die Samenpflanze eine kurze Axe, endständige weisse Blüten und einfach gewölbte Hülsen; die Pollenpflanze hingegen eine lange Axe, axenständige violett-rothe Blüten und eingeschnürte Hülsen, so erinnert die Hybride nur durch die Hülsenform an die Samenpflanze, in den übrigen Merkmalen stimmt sie mit

der Pollenpflanze überein. Besitzt eine der beiden Stammarten nur dominierende Merkmale, dann ist die Hybride von derselben kaum oder gar nicht zu unterscheiden.

Mit einer grösseren Anzahl Pflanzen wurden zwei Versuche durchgeführt. Bei dem ersten Versuche waren die Stammpflanzen in der Gestalt der Samen und in der Färbung des Albumens verschieden; bei dem zweiten in der Gestalt der Samen, in der Färbung des Albumens und in der Farbe der Samenschale. Versuche mit Samen-Merkmalen führen am einfachsten und sichersten zum Ziele.

Um eine leichtere Uebersicht zu gewinnen, werden bei diesen Versuchen die differirenden Merkmale der Samenpflanze mit *A*, *B*, *C*, jene der Pollenpflanze mit *a*, *b*, *c* und die Hybridformen dieser Merkmale mit *Aa*, *Bb*, *Cc* bezeichnet.

Erster Versuch: *AB* Samenpflanze,      *ab* Pollenpflanze,  
                   *A* Gestalt rund,            *a* Gestalt kantig,  
                   *B* Albumen gelb,        *b* Albumen grün.

Die befruchteten Samen erschienen rund und gelb, jenen der Samenpflanze ähnlich. Die daraus gezogenen Pflanzen gaben Samen von viererlei Art, welche oft gemeinschaftlich in einer Hülse lagen. Im Ganzen wurden von 15 Pflanzen 556 Samen erhalten, von diesen waren:

315 rund und gelb,  
 101 kantig und gelb,  
 108 rund und grün,  
 32 kantig und grün.

Alle wurden im nächsten Jahre angebaut. Von den runden gelben Samen gingen 11 nicht auf und 3 Pflanzen kamen nicht zur Fruchtbildung. Unter den übrigen Pflanzen hatten:

38 runde gelbe Samen . . . . . *AB*  
 65 runde gelbe und grüne Samen . . . . . *ABb*  
 60 runde gelbe und kantige gelbe Samen . . . . . *AaB*  
 138 runde gelbe und grüne, kantige gelbe und grüne Samen *AaBb*

Von den kantigen gelben Samen kamen 96 Pflanzen zur Fruchtbildung, wovon 28 nur kantige gelbe Samen hatten . . . . . *aB*  
 68 kantige, gelbe und grüne Samen . . . . . *aBb*

Von 108 runden grünen Samen brachten 102 Pflanzen Früchte, davon hatten: 35 nur runde grüne Samen . . . . . *Ab*  
 67 runde und kantige grüne Samen . . . . . *Aab*

Die kantigen grünen Samen gaben 30 Pflanzen mit durchaus gleichen Samen; sie blieben constant . . . . . *ab*

Die Nachkommen der Hybriden erscheinen demnach unter 9 verschiedenen Formen und zum Theile in sehr ungleicher Anzahl. Man erhält, wenn dieselben zusammengestellt und geordnet werden:

38	Pflanzen	mit	der	Bezeichnung	<i>AB.</i>
35	"	"	"	"	<i>Ab.</i>
28	"	"	"	"	<i>aB.</i>
30	"	"	"	"	<i>ab.</i>
65	"	"	"	"	<i>ABb.</i>
68	"	"	"	"	<i>aBb.</i>
60	"	"	"	"	<i>AaB.</i>
67	"	"	"	"	<i>Aab.</i>
138	"	"	"	"	<i>AaBb.</i>

Sämmtliche Formen lassen sich in 3 wesentlich verschiedene Abtheilungen bringen. Die erste umfasst jene mit der Bezeichnung *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*; sie besitzen nur constante Merkmale und ändern sich in den nächsten Generationen nicht mehr. Jede dieser Formen ist durchschnittlich 33mal vertreten. Die zweite Gruppe enthält die Formen *ABb*, *aBb*, *AaB*, *Aab*; diese sind in einem Merkmale constant, in dem andern hybrid, und variiren in der nächsten Generation nur hinsichtlich des hybriden Merkmales. Jede davon erscheint im Durchschnitte 65mal. Die Form *AaBb* kommt 138mal vor, ist in beiden Merkmalen hybrid, und verhält sich genau so, wie die Hybride, von der sie abstammt.

Vergleicht man die Anzahl, in welcher die Formen dieser Abtheilungen vorkommen, so sind die Durchschnitts-Verhältnisse 1 : 2 : 4 nicht zu verkennen. Die Zahlen 33, 65, 138 geben ganz günstige Annäherungswerthe an die Verhältnisszahlen 33, 66, 132.

Die Entwicklungsreihe besteht demnach aus 9 Gliedern. 4 davon kommen in derselben je einmal vor und sind in beiden Merkmalen constant; die Formen *AB*, *ab* gleichen den Stammarten, die beiden andern stellen die ausserdem noch möglichen constanten Combinationen zwischen den verbundenen Merkmalen *A*, *a*, *B*, *b* vor. Vier Glieder kommen je zweimal vor und sind in einem Merkmale constant, in dem andern hybrid. Ein Glied tritt viermal auf und ist in beiden Merkmalen hybrid. Daher entwickeln sich die Nachkommen der Hybriden, wenn in denselben zweierlei differirende Merkmale verbunden sind, nach dem Ausdrücke:

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb.$$

Diese Entwicklungsreihe ist unbestritten eine Combinationsreihe, in welcher die beiden Entwicklungsreihen für die Merkmale *A* und *a*, *B* und *b* gliedweise verbunden sind. Man erhält die Glieder der Reihe vollzählig durch die Combinirung der Ausdrücke:

$$\begin{aligned} A + 2Aa + a \\ B + 2Bb + b \end{aligned}$$

Zweiter Versuch: *ABC* Samenpflanze, *abc* Pollenpflanze.  
*A* Gestalt rund, *a* Gestalt kantig.  
*B* Albumen gelb, *b* Albumen grün.  
*C* Schale graubraun, *c* Schale weiss.

Dieser Versuch wurde in ganz ähnlicher Weise wie der vorangehende durchgeführt. Er nahm unter allen Versuchen die meiste Zeit und Mühe in Anspruch. Von 24 Hybriden wurden im Ganzen 687 Samen erhalten, welche sämmtlich punctirt, graubraun oder graugrün gefärbt, rund oder kantig waren. Davon kamen im folgenden Jahre 639 Pflanzen zur Fruchtbildung, und wie die weiteren Untersuchungen zeigten, befanden sich darunter:

8 Pflanzen	<i>ABC</i>	22 Pflanzen	<i>ABCc</i>	45 Pflanzen	<i>ABbCc</i>
14	" <i>ABc</i>	17	" <i>AbCc</i>	36	" <i>aBbCc</i>
9	" <i>AbC</i>	25	" <i>aBCc</i>	38	" <i>AaBCc</i>
11	" <i>Abc</i>	20	" <i>abCc</i>	40	" <i>AabCc</i>
8	" <i>aBC</i>	15	" <i>ABbC</i>	49	" <i>AaBbC</i>
10	" <i>aBc</i>	18	" <i>ABbc</i>	48	" <i>AaBbc</i>
10	" <i>abC</i>	19	" <i>aBbC</i>		
7	" <i>abc</i>	24	" <i>aBbc</i>		
		14	" <i>AaBC</i>	78	" <i>AaBbCc</i>
		18	" <i>AaBc</i>		
		20	" <i>AabC</i>		
		16	" <i>Aabc</i>		

Die Entwicklungsreihe umfasst 27 Glieder. Davon sind 8 in allen Merkmalen constant, und jede kommt durchschnittlich 10mal vor; 12 sind in zwei Merkmalen constant, in dem dritten hybrid, jede erscheint im Durchschnitte 19mal; 6 sind in einem Merkmale constant, in den beiden anderen hybrid, jede davon tritt durchschnittlich 43mal auf;

eine Form kommt 78mal vor und ist in sämtlichen Merkmalen hybrid. Die Verhältnisse 10 : 19 : 43 : 78 kommen den Verhältnissen 10 : 20 : 40 : 80 oder 1 : 2 : 4 : 8 so nahe, dass letztere ohne Zweifel die richtigen Werthe darstellen.

Die Entwicklung der Hybriden, wenn ihre Stammarten in 3 Merkmalen verschieden sind, erfolgt daher nach dem Ausdrücke:

$$\begin{aligned} & ABC + 2 ABCc + \\ & 2 AbCc + 2 aBCc + 2 abCc + 2 ABbC + 2 ABbc + 2 aBbC + 2 aBbc + \\ & 2 AaBC + 2 AaBc + 2 AabC + 2 Aabc + 4 ABbCc + 4 aBbCc + \\ & 4 AaBCc + 4 AabCc + 4 AaBbC + 4 AaBbc + 8 AaBbCc. \end{aligned}$$

Auch hier liegt eine Combinationsreihe vor, in welcher die Entwicklungsreihe für die Merkmale *A* und *a*, *B* und *b*, *C* und *c* mit einander verbunden sind. Die Ausdrücke:

$$\begin{aligned} & A + 2 Aa + a \\ & B + 2 Bb + b \\ & C + 2 Cc + c \end{aligned}$$

geben sämtliche Glieder der Reihe. Die constanten Verbindungen, welche in derselben vorkommen, entsprechen allen Combinationen, welche zwischen den Merkmalen *A*, *B*, *C*, *a*, *b*, *c* möglich sind; zwei davon, *ABC* und *abc* gleichen den beiden Stammpflanzen.

Ausserdem wurden noch mehrere Experimente mit einer geringeren Anzahl Versuchspflanzen durchgeführt, bei welchen die übrigen Merkmale zu zwei und drei hybrid verbunden waren; alle lieferten annähernd gleiche Resultate. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass für sämtliche in die Versuche aufgenommenen Merkmale der Satz Giltigkeit habe: die Nachkommen der Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Combinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differirende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, dass das Verhalten je zweier differirender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen.

Bezeichnet *n* die Anzahl der charakteristischen Unterschiede an den beiden Stammpflanzen, so gibt  $3^n$  die Gliederzahl der Combinationsreihe,  $4^n$  die Anzahl der Individuen, welche in die Reihe gehören, und

2<sup>n</sup> die Zahl der Verbindungen, welche constant bleiben. So enthält z. B. die Reihe, wenn die Stammarten in 4 Merkmalen verschieden sind,  $3^4 = 81$  Glieder,  $4^4 = 256$  Individuen und  $2^4 = 16$  constante Formen; oder was dasselbe ist, unter je 256 Nachkommen der Hybriden gibt es 81 verschiedene Verbindungen, von denen 16 constant sind.

Alle constanten Verbindungen, welche bei Pisum durch Combination der angeführten 7 charakteristischen Merkmale möglich sind, wurden durch wiederholte Kreuzung auch wirklich erhalten. Ihre Zahl ist durch  $2^7 = 128$  gegeben. Damit ist zugleich der factische Beweis geliefert, dass constante Merkmale, welche an verschiedenen Formen einer Pflanzensippe vorkommen, auf dem Wege der wiederholten künstlichen Befruchtung in alle Verbindungen treten können, welche nach den Regeln der Combination möglich sind.

Ueber die Blüthezeit der Hybriden sind die Versuche noch nicht abgeschlossen. So viel kann indessen schon angegeben werden, dass dieselbe fast genau in der Mitte zwischen jener der Samen- und Pollenpflanze steht, und die Entwicklung der Hybriden bezüglich dieses Merkmales wahrscheinlich in der nämlichen Weise erfolgt, wie es für die übrigen Merkmale der Fall ist. Die Formen, welche für Versuche dieser Art gewählt werden, müssen in der mittleren Blüthezeit wenigstens um 20 Tage verschieden sein; ferner ist nothwendig, dass die Samen beim Anbaue alle gleich tief in die Erde versenkt werden, um ein gleichzeitiges Keimen zu erzielen, dass ferner während der ganzen Blüthezeit grössere Schwankungen in der Temperatur und die dadurch bewirkte theilweise Beschleunigung oder Verzögerung des Aufblühens in Rechnung gezogen werden. Man sieht, dass dieser Versuch mancherlei Schwierigkeiten zu überwinden hat und grosse Aufmerksamkeit erfordert.

Versuchen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammenzufassen, so finden wir, dass jene differirenden Merkmale, welche an den Versuchspflanzen eine leichte und sichere Unterscheidung zulassen, in hybrider Vereinigung ein völlig übereinstimmendes Verhalten beobachten. Die Nachkommen der Hybriden je zweier differirender Merkmale sind zur Hälfte wieder Hybriden, während die andere Hälfte zu gleichen Theilen mit dem Character der Samen- und Pollenpflanze constant wird. Sind mehrere differirende Merkmale durch Befruchtung

in einer Hybride vereinigt, so bilden die Nachkommen derselben die Glieder einer Combinationsreihe, in welcher die Entwicklungsreihen für je zwei differirende Merkmale vereinigt sind.

Die vollkommene Uebereinstimmung, welche sämmtliche, dem Versuche unterzogenen Charactere zeigen, erlaubt wohl und rechtfertigt die Annahme, dass auch ein gleiches Verhalten den übrigen Merkmalen zukomme, welche weniger scharf an den Pflanzen hervortreten, und deshalb in die Einzel-Versuche nicht aufgenommen werden konnten. Ein Experiment über Blütenstiele von verschiedener Länge gab im Ganzen ein ziemlich befriedigendes Resultat, obgleich die Unterscheidung und Einreihung der Formen nicht mit jener Sicherheit erfolgen konnte, welche für correcte Versuche unerlässlich ist.

### Die Befruchtungs-Zellen der Hybriden.

Die Resultate, zu welchen die vorausgeschickten Versuche führten, veranlassten weitere Experimente, deren Erfolg geeignet erscheint, Aufschlüsse über die Beschaffenheit der Keim- und Pollenzellen der Hybriden zu geben. Einen wichtigen Anhaltspunct bietet bei Pisum der Umstand, dass unter den Nachkommen der Hybriden constante Formen auftreten, und zwar in allen Combinirungen der verbundenen Merkmale. Soweit die Erfahrung reicht, finden wir es überall bestätigt, dass constante Nachkommen nur dann gebildet werden können, wenn die Keimzellen und der befruchtende Pollen gleichartig, somit beide mit der Anlage ausgerüstet sind, völlig gleiche Individuen zu beleben, wie das bei der normalen Befruchtung der reinen Arten der Fall ist. Wir müssen es daher als nothwendig erachten, dass auch bei Erzeugung der constanten Formen an der Hybridpflanze vollkommen gleiche Factoren zusammenwirken. Da die verschiedenen constanten Formen an einer Pflanze, ja in einer Blüthe derselben erzeugt werden, erscheint die Annahme folgerichtig, dass in den Fruchtknoten der Hybriden so vielerlei Keimzellen (Keimbläschen) und in den Antheren so vielerlei Pollenzellen gebildet werden, als constante Combinationsformen möglich sind, und dass diese Keim- und Pollenzellen ihrer inneren Beschaffenheit nach den einzelnen Formen entsprechen.

In der That lässt sich auf theoretischem Wege zeigen, dass diese Annahme vollständig ausreichen würde, um die Entwicklung der Hybri-

den in den einzelnen Generationen zu erklären, wenn man zugleich voraussetzen dürfte, dass die verschiedenen Arten von Keim- und Pollenzellen an der Hybride durchschnittlich in gleicher Anzahl gebildet werden.

Um diese Voraussetzungen auf experimentellem Wege einer Prüfung zu unterziehen, wurden folgende Versuche ausgewählt: Zwei Formen, welche in der Gestalt der Samen und in der Färbung des Albumens constant verschieden waren, wurden durch Befruchtung verbunden.

Werden die differirenden Merkmale wieder mit  $A, B, a, b$  bezeichnet, so war:

$AB$ Samenpflanze,	$ab$ Pollenpflanze.
$A$ Gestalt rund,	$a$ Gestalt kantig.
$B$ Albumen gelb,	$b$ Albumen grün.

Die künstlich befruchteten Samen wurden sammt mehreren Samen der beiden Stammpflanzen angebaut, und davon die kräftigsten Exemplare für die wechselseitige Kreuzung bestimmt. Befruchtet wurde:

1. Die Hybride mit dem Pollen von  $AB$ .
2. Die Hybride " " " "  $ab$ .
3.  $AB$  " " " der Hybride.
4.  $ab$  " " " der Hybride.

Für jeden von diesen 4 Versuchen wurden an 3 Pflanzen sämtliche Blüthen befruchtet. War die obige Annahme richtig, so mussten sich an den Hybriden Keim- und Pollenzellen von den Formen  $AB, Ab, aB, ab$  entwickeln, und es wurden verbunden:

1. Die Keimzellen  $AB, Ab, aB, ab$  mit den Pollenzellen  $AB$ .
2. "  $AB, Ab, aB, ab$  "  $ab$ .
3. "  $AB$  "  $AB, Ab, aB, ab$ .
4. "  $ab$  "  $AB, Ab, aB, ab$ .

Aus jedem von diesen Versuchen konnten dann nur folgende Formen hervorgehen:

1.  $AB, ABb, AaB, AaBb$ .
2.  $AaBb, Aab, aBb, ab$ .
3.  $AB, ABb, AaB, AaBb$ .
4.  $AaBb, Aab, aBb, ab$ .

Wurden ferner die einzelnen Formen der Keim- und Pollenzellen von der Hybride durchschnittlich in gleicher Anzahl gebildet, so mussten bei jedem Versuche die angeführten 4 Verbindungen in numerischer Beziehung gleich stehen. Eine vollkommene Uebereinstimmung der Zahlenverhältnisse war indessen nicht zu erwarten, da bei jeder Befruchtung, auch bei der normalen, einzelne Keimzellen unentwickelt bleiben oder später verkümmern, und selbst manche von den gut ausgebildeten Samen nach dem Anbaue nicht zum Keimen gelangen. Auch beschränkt sich die gemachte Voraussetzung darauf, dass bei der Bildung der verschiedenartigen Keim- und Pollenzellen die gleiche Anzahl angestrebt werde, ohne dass diese an jeder einzelnen Hybride mit mathematischer Genauigkeit erreicht werden müsste.

Der erste und zweite Versuch hatten vorzugsweise den Zweck, die Beschaffenheit der hybriden Keimzellen zu prüfen, so wie der dritte und vierte Versuch über die Pollenzellen zu entscheiden hatte. Wie aus der obigen Zusammenstellung hervorgeht, mussten der erste und dritte Versuch, ebenso der zweite und vierte ganz gleiche Verbindungen liefern, auch sollte der Erfolg schon im zweiten Jahre an der Gestalt und Färbung der künstlich befruchteten Samen theilweise ersichtlich sein. Bei dem ersten und dritten Versuche kommen die dominirenden Merkmale der Gestalt und Farbe *A* und *B* in jeder Verbindung vor, und zwar zum Theile constant, zum Theile in hybrider Vereinigung mit den recessiven Characteren *a* und *b*, wesshalb sie sämtlichen Samen ihre Eigenthümlichkeit aufprägen müssen. Alle Samen sollten daher, wenn die Voraussetzung eine richtige war, rund und gelb erscheinen. Bei dem zweiten und vierten Versuche hingegen ist eine Verbindung hybrid in Gestalt und Farbe, daher sind die Samen rund und gelb; eine andere ist hybrid in der Gestalt und constant in dem recessiven Merkmale der Farbe, daher die Samen rund und grün; die dritte ist constant in dem recessiven Merkmale der Gestalt und hybrid in der Farbe, daher die Samen kantig und gelb; die vierte ist constant in beiden recessiven Merkmalen, daher die Samen kantig und grün. Bei diesen beiden Versuchen waren daher viererlei Samen zu erwarten, nämlich: runde gelbe, runde grüne, kantige gelbe, kantige grüne.

Die Ernte entsprach den gestellten Anforderungen vollkommen. Es wurden erhalten bei dem

1. Versuche 98 ausschliesslich runde gelbe Samen;
3.       "       94       "       "       "       "       "

2. Versuche 31 runde gelbe, 26 runde grüne, 27 kantige gelbe, 26 kantige grüne Samen;

4. Versuche 24 runde gelbe, 25 runde grüne, 22 kantige gelbe, 27 kantige grüne Samen.

An einem günstigen Erfolge war nun kaum mehr zu zweifeln, die nächste Generation müsste die endgiltige Entscheidung bringen. Von den angebauten Samen kamen im folgenden Jahre bei dem ersten Versuche 90, bei dem dritten 87 Pflanzen zur Fruchtbildung; von diesen brachten bei dem

Versuche

1.	3.		
20	25	runde gelbe Samen . . . . .	<i>AB.</i>
23	19	runde gelbe und grüne Samen . . . . .	<i>ABb.</i>
25	22	runde und kantige gelbe Samen . . . . .	<i>AaB.</i>
22	21	runde und kantige, gelbe und grüne Samen . . . . .	<i>AaBb.</i>

Bei dem zweiten und vierten Versuche gaben die runden und gelben Samen Pflanzen mit runden und kantigen, gelben und grünen Samen . . . . . *AaBb.*

Von den runden grünen Samen wurden Pflanzen erhalten mit runden und kantigen grünen Samen . . . . . *Aab.*

Die kantigen gelben Samen gaben Pflanzen mit kantigen gelben und grünen Samen . . . . . *aBb.*

Aus den kantigen grünen Samen wurden Pflanzen gezogen, die wieder nur kantige grüne Samen brachten . . . . . *ab.*

Obwohl auch bei diesen beiden Versuchen einige Samen nicht keimten, konnte dadurch in den schon im vorhergehenden Jahre gefundenen Zahlen nichts geändert werden, da jede Samenart Pflanzen gab, die in Bezug auf die Samen unter sich gleich und von den anderen verschieden waren. Es brachten daher:

2. Versuch. 4. Versuch.

31	24 Pflanzen Samen von der Form	<i>AaBb.</i>
26	25 „ „ „ „	<i>Aab.</i>
27	22 „ „ „ „	<i>aBb.</i>
26	27 „ „ „ „	<i>ab.</i>

Bei allen Versuchen erschienen daher sämtliche Formen, welche die gemachte Voraussetzung verlangte, und zwar in nahezu gleicher Anzahl.

Bei einer weiteren Probe wurden die Merkmale der Blütenfarbe und Axenlänge in die Versuche aufgenommen, und die Auswahl so getroffen, dass im dritten Versuchsjahre jedes Merkmal an der Hälfte sämtlicher Pflanzen hervortreten musste, falls die obige Annahme ihre Richtigkeit hatte. *A*, *B*, *a*, *b* dienen wieder zur Bezeichnung der verschiedenen Merkmale.

*A* Blüten violett-roth,      *a* Blüten weiss.  
*B* Axe lang,                      *b* Axe kurz.

Die Form *Ab* wurde befruchtet mit *ab*, woraus die Hybride *Aab* hervorging. Ferner wurde befruchtet *aB* gleichfalls mit *ab*, daraus die Hybride *aBb*. Im zweiten Jahre wurde für die weitere Befruchtung die Hybride *Aab* als Samenpflanze, die andere *aBb* als Pollenpflanze verwendet.

Samenpflanze *Aab*,              Pollenpflanze *aBb*.  
Mögliche Keimzellen *Ab*, *ab*,      Pollenzellen *aB*, *ab*.

Aus der Befruchtung zwischen den möglichen Keim- und Pollenzellen mussten 4 Verbindungen hervorgehen, nämlich:

$AaBb + aBb + Aab + ab.$

Daraus wird ersichtlich, dass nach obiger Voraussetzung im dritten Versuchsjahre von sämtlichen Pflanzen

die Hälfte violett-rothe Blüten haben sollte ( <i>Aa</i> ) . . .	Glieder: 1·3
„ weisse Blüte ( <i>a</i> ) . . . . .	„ 2·4
„ eine lange Axe ( <i>Bb</i> ) . . . . .	„ 1·2
„ eine kurze Axe ( <i>b</i> ) . . . . .	„ 3·4

Aus 45 Befruchtungen des zweiten Jahres wurden 187 Samen erhalten, wovon im dritten Jahre 166 Pflanzen zur Blüthe gelangten. Darunter erschienen die einzelnen Glieder in folgender Anzahl:

Glied:	Blütenfarbe:	Axe:	
1	violett-roth	lang . . .	47mal
2	weiss	lang . . .	40 „
3	violett-roth	kurz . . .	38 „
4	weiss	kurz . . .	41 „

Es kam daher die violett-rothe Blütenfarbe ( <i>Aa</i> ) an	85 Pflanzen vor
„ weisse „ ( <i>a</i> ) „	81 „ „
„ lange Axe ( <i>Bb</i> ) „	87 „ „
„ kurze „ ( <i>b</i> ) „	79 „ „

Die aufgestellte Ansicht findet auch in diesem Versuche eine ausreichende Bestätigung.

Für die Merkmale der Hülsenform, Hülsenfarbe und Blütenstellung wurden ebenfalls Versuche im Kleinen angestellt und ganz gleich stimmende Resultate erhalten. Alle Verbindungen, welche durch die Vereinigung der verschiedenen Merkmale möglich wurden, erschienen pünctlich und in nahezu gleicher Anzahl.

Es ist daher auch auf experimentellem Wege die Annahme gerechtfertigt, dass die Erbsen-Hybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, welche aus der Combinirung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen.

Die Verschiedenheit der Formen unter den Nachkommen der Hybriden, sowie die Zahlenverhältnisse, in welchen dieselben beobachtet werden, finden in dem eben erwiesenen Satze eine hinreichende Erklärung. Den einfachsten Fall bietet die Entwicklungsreihe für je zwei differirende Merkmale. Diese Reihe wird bekanntlich durch den Ausdruck:  $A + 2Aa + a$  bezeichnet, wobei  $A$  und  $a$  die Formen mit den constant differirenden Merkmalen und  $Aa$  die Hybrid-Gestalt beider bedeuten. Sie enthält unter 3 verschiedenen Gliedern 4 Individuen. Bei der Bildung derselben werden Pollen- und Keimzellen von der Form  $A$  und  $a$  durchschnittlich zu gleichen Theilen in die Befruchtung treten, daher jede Form zweimal, da 4 Individuen gebildet werden. Es nehmen demnach an der Befruchtung theil:

die Pollenzellen  $A + A + a + a$

die Keimzellen  $A + A + a + a$

Es bleibt ganz dem Zufalle überlassen, welche von den beiden Pollenarten sich mit jeder einzelnen Keimzelle verbindet. Indessen wird es nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit im Durchschnitte vieler Fälle immer geschehen, dass sich jede Pollenform  $A$  und  $a$  gleich oft mit jeder Keimzellform  $A$  und  $a$  vereinigt; es wird daher eine von den beiden Pollenzellen  $A$  mit einer Keimzelle  $A$ , die andere mit einer Keimzelle  $a$  bei der Befruchtung zusammentreffen, und eben so eine Pollenzelle  $a$  mit einer Keimzelle  $A$ , die andere mit  $a$  verbunden werden.

Pollenzellen	$A$	$A$	$a$	$a$
				
Keimzellen	$A$	$A$	$a$	$a$

Das Ergebniss der Befruchtung lässt sich dadurch anschaulich machen, dass die Bezeichnungen für die verbundenen Keim- und Pollenzellen in Bruchform angesetzt werden, und zwar für die Pollenzellen über, für die Keimzellen unter dem Striche. Man erhält in dem vorliegenden Falle:

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

Bei dem ersten und vierten Gliede sind Keim- und Pollenzellen gleichartig, daher müssen die Producte ihrer Verbindung constant sein, nämlich  $A$  und  $a$ ; bei dem zweiten und dritten hingegen erfolgt abermals eine Vereinigung der beiden differirenden Stamm-Merkmale, daher auch die aus diesen Befruchtungen hervorgehenden Formen mit der Hybride, von welcher sie abstammen, ganz identisch sind. Es findet demnach eine wiederholte Hybridisirung statt. Daraus erklärt sich die auffallende Erscheinung, dass die Hybriden im Stande sind, nebst den beiden Stammformen auch Nachkommen zu erzeugen, die ihnen selbst gleich sind;  $\frac{A}{a}$  und  $\frac{a}{A}$  geben beide dieselbe Verbindung  $Aa$ , da es, wie schon früher angeführt wurde, für den Erfolg der Befruchtung keinen Unterschied macht, welches von den beiden Merkmalen der Pollen- oder Keimzelle angehört. Es ist daher

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a.$$

So gestaltet sich der mittlere Verlauf bei der Selbstbefruchtung der Hybriden, wenn in denselben zwei differirende Merkmale vereinigt sind. In einzelnen Blüten und an einzelnen Pflanzen kann jedoch das Verhältniss, in welchem die Formen der Reihe gebildet werden, nicht unbedeutende Störungen erleiden. Abgesehen davon, dass die Anzahl, in welcher beiderlei Keimzellen im Fruchtknoten vorkommen, nur im Durchschnitte als gleich angenommen werden kann, bleibt es ganz dem Zufalle überlassen, welche von den beiden Pollenarten an jeder einzelnen Keimzelle die Befruchtung vollzieht. Desshalb müs-

sen die Einzelwerthe nothwendig Schwankungen unterliegen, und es sind selbst extreme Fälle möglich, wie sie früher bei den Versuchen über die Gestalt der Samen und die Färbung des Albumens angeführt wurden. Die wahren Verhältnisszahlen können nur durch das Mittel gegeben werden, welches aus der Summe möglichst vieler Einzelwerthe gezogen wird; je grösser ihre Anzahl, desto genauer wird das bloss Zufällige eliminirt.

Die Entwicklungsreihe für Hybriden, in denen zweierlei differirende Merkmale verbunden sind, enthält unter 16 Individuen 9 verschiedene Formen, nämlich:  $AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$ . Zwischen den verschiedenen Merkmalen der Stammpflanzen  $A, a$  und  $B, b$  sind 4 constante Combinationen möglich, daher erzeugt auch die Hybride die entsprechenden 4 Formen von Keim- und Pollenzellen:  $AB, Ab, aB, ab$ , und jede davon wird im Durchschnitte 4mal in Befruchtung treten, da in der Reihe 16 Individuen enthalten sind. Daher nehmen an der Befruchtung Theil die

Pollenzellen:  $AB + AB + ab$ .

Keimzellen:  $AB + AB + ab$ .

Im mittleren Verlaufe der Befruchtung verbindet sich jede Pollenform gleich oft mit jeder Keimzellform, daher jede von den 4 Pollenzellen  $AB$  einmal mit einer von den Keimzellarten  $AB, Ab, aB, ab$ . Genau eben so erfolgt die Vereinigung der übrigen Pollenzellen von den Formen  $Ab, aB, ab$  mit allen anderen Keimzellen. Man erhält demnach:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{ab}{ab}, \text{ oder}$$

$$AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab + AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb.$$

In ganz ähnlicher Weise erklärt sich die Entwicklungsreihe der Hybriden, wenn in denselben dreierlei differirende Merkmale

verbunden sind. Die Hybride bildet 8 verschiedene Formen von Keim- und Pollenzellen: *ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*, und jede Pollenform vereinigt sich wieder durchschnittlich einmal mit jeder Keimzellform.

Das Gesetz der Combinirung der differirenden Merkmale, nach welchem die Entwicklung der Hybriden erfolgt, findet demnach seine Begründung und Erklärung in dem erwiesenen Satze, dass die Hybriden Keim- und Pollenzellen erzeugen, welche in gleicher Anzahl allen constanten Formen entsprechen, die aus der Combinirung der durch Befruchtung vereinigter Merkmale hervorgehen.

### Versuche über die Hybriden anderer Pflanzenarten.

Es wird die Aufgabe weiterer Versuche sein, zu ermitteln, ob das für *Pisum* gefundene Entwicklungsgesetz auch bei den Hybriden anderer Pflanzen Geltung habe. Zu diesem Zwecke wurden in der letzten Zeit mehrere Versuche eingeleitet. Beendet sind zwei kleinere Experimente mit *Phaseolus*-Arten, welche hier Erwähnung finden mögen.

Ein Versuch mit *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus nanus* L. gab ein ganz übereinstimmendes Resultat. *Ph. nanus* hatte nebst der zwergartigen Axe grüne einfach gewölbte Hülsen, *Ph. vulgaris* hingegen eine 10—12' hohe Axe und gelb gefärbte, zur Zeit der Reife eingeschnürte Hülsen. Die Zahlenverhältnisse, in welchen die verschiedenen Formen in den einzelnen Generationen vorkamen, waren dieselben wie bei *Pisum*. Auch die Entwicklung der constanten Verbindungen erfolgte nach dem Gesetze der einfachen Combinirung der Merkmale, genau so, wie es bei *Pisum* der Fall ist. Es wurden erhalten:

Constante Verbindung:	Axe:	Farbe der unreifen Hülse:	Form der reifen Hülse:
1	lang	grün	gewölbt
2	„	„	eingeschnürt
3	„	gelb	gewölbt
4	„	„	eingeschnürt
5	kurz	grün	gewölbt
6	„	„	eingeschnürt
7	„	gelb	gewölbt
8	„	„	eingeschnürt.

Die grüne Hülsenfarbe, die gewölbte Form der Hülse und die hohe Axe waren, wie bei *Pisum*, dominirende Merkmale.

Ein anderer Versuch mit zwei sehr verschiedenen *Phaseolus*-Arten hatte nur einen theilweisen Erfolg. Als Samenpflanze diente *Ph. nanus* L., eine ganz constante Art mit weissen Blüthen in kurzen Trauben und kleinen weissen Samen in geraden, gewölbten und glatten Hülsen; als Pollenpflanze *Ph. multiflorus* W. mit hohem windenden Stengel, purpurrothen Blüthen in sehr langen Trauben, rauhen sichelförmig gekrümmten Hülsen und grossen Samen, welche auf pflirsichblüthrothem Grunde schwarz gefleckt und geflammt sind.

Die Hybride hatte mit der Pollenpflanze die grösste Aehnlichkeit, nur die Blüthen erschienen weniger intensiv gefärbt. Ihre Fruchtbarkeit war eine sehr beschränkte, von 17 Pflanzen, die zusammen viele hundert Blüthen entwickelten, wurden im Ganzen nur 49 Samen geerntet. Diese waren von mittlerer Grösse und besaßen eine ähnliche Zeichnung wie *Ph. multiflorus*; auch die Grundfarbe war nicht wesentlich verschieden. Im nächsten Jahre wurden davon 44 Pflanzen erhalten, von denen nur 31 zur Blüthe gelangten. Die Merkmale von *Ph. nanus*, welche in der Hybride sämmtlich latent wurden, kamen in verschiedenen Combinirungen wieder zum Vorscheine, das Verhältniss derselben zu den dominirenden musste jedoch bei der geringen Anzahl von Versuchspflanzen sehr schwankend bleiben; bei einzelnen Merkmalen, wie bei jenen der Axe und der Hülsenform, war dasselbe indessen wie bei *Pisum* fast genau 1:3.

So gering auch der Erfolg dieses Versuches für die Feststellung der Zahlenverhältnisse sein mag, in welchen die verschiedenen Formen vorkamen, so bietet er doch anderseits den Fall einer merkwürdigen Farbenwandlung an den Blüthen und Samen der Hybriden dar. Bei *Pisum* treten bekanntlich die Merkmale der Blüthen- und Samenfarbe in der ersten und den weiteren Generationen unverändert hervor und die Nachkommen der Hybriden tragen ausschliesslich das eine oder das andere der beiden Stamm-Merkmale an sich. Anders verhält sich die Sache bei dem vorliegenden Versuche. Die weisse Blumen- und Samenfarbe von *Ph. nanus* erschien allerdings gleich in der ersten Generation an einem ziemlich fruchtbaren Exemplare, allein die übrigen 30 Pflanzen entwickelten Blüthenfarben, die verschiedene Abstufungen von

Purpurroth bis Blassviolett darstellen. Die Färbung der Samenschale war nicht minder verschieden, als die der Blüthe. Keine Pflanze konnte als vollkommen fruchtbar gelten, manche setzten gar keine Früchte an, bei anderen entwickelten sich dieselben erst aus den letzten Blüthen und kamen nicht mehr zur Reife, nur von 15 Pflanzen wurden gut ausgebildete Samen geerntet. Die meiste Neigung zur Unfruchtbarkeit zeigten die Formen mit vorherrschend rother Blüthe, indem von 16 Pflanzen nur 4 reife Samen gaben. Drei davon hatten eine ähnliche Samenzeichnung wie *Ph. multiflorus*, jedoch eine mehr oder weniger blasse Grundfarbe, die vierte Pflanze brachte nur einen Samen von einfach brauner Färbung. Die Formen mit überwiegend violetter Blütenfarbe hatten dunkelbraune, schwarzbraune und ganz schwarze Samen.

Der Versuch wurde noch durch zwei Generationen unter gleich ungünstigen Verhältnissen fortgeführt, da selbst unter den Nachkommen ziemlich fruchtbarer Pflanzen wieder ein Theil wenig fruchtbar oder ganz steril wurde. Andere Blüten- und Samenfarben, als die angeführten, kamen weiter nicht vor. Die Formen, welche in der ersten Generation eines oder mehrere von den recessiven Merkmalen erhielten, blieben in Bezug auf diese ohne Ausnahme constant. Auch von jenen Pflanzen, welche violette Blüthen und braune oder schwarze Samen besaßen, änderten einzelne in den nächsten Generationen die Blumen- und Samenfarbe nicht mehr, die Mehrzahl jedoch erzeugte nebst ganz gleichen Nachkommen auch solche, welche weisse Blüthen und eben so gefarbte Samenschalen erhielten. Die roth blühenden Pflanzen blieben so wenig fruchtbar, dass sich über ihre Weiterentwicklung nichts mit Bestimmtheit sagen lässt.

Ungeachtet der vielen Störungen, mit welchen die Beobachtung zu kämpfen hatte, geht doch soviel aus diesem Versuche hervor, dass die Entwicklung der Hybriden in Bezug auf jene Merkmale, welche die Gestalt der Pflanze betreffen, nach demselben Gesetze wie bei *Pisum* erfolgt. Rücksichtlich der Farbenmerkmale scheint es allerdings schwierig zu sein, eine genügende Uebereinstimmung aufzufinden. Abgesehen davon, dass aus der Verbindung einer weissen und purpurrothen Färbung eine ganze Reihe von Farben hervorgeht, von Purpur bis Blassviolett und Weiss, muss auch der Umstand auffallen, dass unter 31 blühenden Pflanzen nur eine den recessiven Character der weissen Fär-

bung erhielt, während das bei *Pisum* durchschnittlich schon an jeder vierten Pflanze der Fall ist.

Aber auch diese räthselhaften Erscheinungen würden sich wahrscheinlich nach dem für *Pisum* geltenden Gesetze erklären lassen, wenn man voraussetzen dürfte, dass die Blumen- und Samenfarbe des *Ph. multiflorus* aus zwei oder mehreren ganz selbstständigen Farben zusammengesetzt sei, die sich einzeln ebenso verhalten, wie jedes andere constante Merkmal an der Pflanze. Wäre die Blütenfarbe  $A$  zusammengesetzt aus den selbstständigen Merkmalen  $A_1 + A_2 + \dots$ , welche den Gesamt-Eindruck der purpurrothen Färbung hervorrufen, so müssten durch Befruchtung mit dem differirenden Merkmale der weissen Farbe  $a$  die hybriden Verbindungen  $A_1 a + A_2 a + \dots$  gebildet werden, und ähnlich würde es sich mit der correspondirenden Färbung der Samenschale verhalten. Nach der obigen Voraussetzung wäre jede von diesen hybriden Farbenverbindungen selbstständig und würde sich demnach ganz unabhängig von den übrigen entwickeln. Man sieht dann leicht ein, dass aus der Combinirung der einzelnen Entwicklungsreihen eine vollständige Farbenreihe hervorgehen müsste. Wäre z. B.  $A = A_1 + A_2$ , so entsprechen den Hybriden  $A_1 a$  und  $A_2 a$  die Entwicklungsreihen

$$\begin{array}{l} A_1 + 2 A_1 a + a \\ A_2 + 2 A_2 a + a. \end{array}$$

Die Glieder dieser Reihen können in 9 verschiedene Verbindungen treten und jede davon stellt die Bezeichnung für eine andere Farbe vor:

$$\begin{array}{lll} 1 A_1 A_2 & 2 A_1 a A_2 & 1 A_2 a, \\ 2 A_1 A_2 a & 4 A_1 a A_2 a & 2 A_2 a a, \\ 1 A_1 a & 2 A_1 a a & 1 a a \end{array}$$

Die den einzelnen Verbindungen vorausgesetzten Zahlen geben zugleich an, wie viele Pflanzen mit der entsprechenden Färbung in die Reihe gehören. Da die Summe derselben 16 beträgt, so sind sämtliche Farben im Durchschnitte auf je 16 Pflanzen vertheilt, jedoch wie die Reihe selbst zeigt, in ungleichen Verhältnissen.

Würde die Farbenentwicklung wirklich in dieser Weise erfolgen, so könnte auch der oben angeführte Fall eine Erklärung finden, dass nämlich die weisse Blüten- und Hülsenfarbe unter 31 Pflanzen der ersten Generation nur einmal vorkam. Diese Färbung ist in der Reihe

nur einmal enthalten, und könnte daher auch nur im Durchschnitte unter je 16, bei drei Farbenmerkmalen sogar nur unter 64 Pflanzen einmal entwickelt werden.

Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass die hier versuchte Erklärung auf einer blossen Vermuthung beruht, die weiter nichts für sich hat, als das sehr unvollständige Resultat des eben besprochenen Versuches. Es wäre übrigens eine lohnende Arbeit, die Farbenentwicklung der Hybriden durch ähnliche Versuche weiter zu verfolgen, da es wahrscheinlich ist, dass wir auf diesem Wege die ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Färbung unserer Zierblumen begreifen lernen.

Bis jetzt ist mit Sicherheit kaum mehr bekannt, als dass die Blütenfarbe bei den meisten Zierpflanzen ein äusserst veränderliches Merkmal ist. Man hat häufig die Meinung ausgesprochen, dass die Stabilität der Arten durch die Cultur in hohem Grade erschüttert oder ganz gebrochen werde, und ist sehr geneigt, die Entwicklung der Culturformen als eine regellose und zufällige hinzustellen; dabei wird gewöhnlich auf die Färbung der Zierpflanzen, als Muster aller Unbeständigkeit, hingewiesen. Es ist jedoch nicht einzusehen, warum das blosse Versetzen in den Gartengrund eine so durchgreifende und nachhaltige Revolution im Pflanzen-Organismus zur Folge haben müsse. Niemand wird im Ernste behaupten wollen, dass die Entwicklung der Pflanze im freien Lande durch andere Gesetze geleitet wird, als am Gartenbeete. Hier wie dort müssen typische Abänderungen auftreten, wenn die Lebensbedingungen für eine Art geändert werden und diese die Fähigkeit besitzt, sich den neuen Verhältnissen anzupassen. Es wird gerne zugegeben, dass durch die Cultur die Entstehung neuer Varietäten begünstigt und durch die Hand des Menschen manche Abänderung erhalten wird, welche im freien Zustande unterliegen müsste, allein nichts berechtigt uns zu der Annahme, dass die Neigung zur Varietätenbildung so ausserordentlich gesteigert werde, dass die Arten bald alle Selbstständigkeit verlieren und ihre Nachkommen in einer endlosen Reihe höchst veränderlicher Formen auseinander gehen. Wäre die Aenderung in den Vegetations-Bedingungen die alleinige Ursache der Variabilität, so dürfte man erwarten, dass jene Culturpflanzen, welche Jahrhunderte hindurch unter fast gleichen Verhältnissen angebaut wurden, wieder an Selbstständigkeit gewonnen hätten. Das ist bekanntlich nicht der Fall, da gerade unter diesen nicht

blos die verschiedensten, sondern auch die veränderlichsten Formen gefunden werden. Nur die Leguminosen, wie Pisum, Phaseolus, Lens, deren Befruchtungs-Organ durch das Schiffchen geschützt sind, machen davon eine bemerkenswerthe Ausnahme. Auch da sind während einer mehr als 1000jährigen Cultur unter den mannigfaltigsten Verhältnissen zahlreiche Varietäten entstanden, diese behaupten jedoch unter gleich bleibenden Lebensbedingungen eine Selbstständigkeit, wie sie wild wachsenden Arten zukommt.

Es bleibt mehr als wahrscheinlich, dass für die Veränderlichkeit der Culturgewächse ein Factor thätig ist, dem bisher wenig Aufmerksamkeit zugewendet wurde. Verschiedene Erfahrungen drängen zu der Ansicht, dass unsere Culturpflanzen mit wenigen Ausnahmen Glieder verschiedener Hybridreihen sind, deren gesetzmässige Weiterentwicklung durch häufige Zwischenkreuzungen abgeändert und aufgehalten wird. Es ist der Umstand nicht zu übersehen, dass die cultivirten Gewächse meistens in grösserer Anzahl neben einander gezogen werden, wodurch für die wechselseitige Befruchtung zwischen den vorhandenen Varietäten und mit den Arten selbst die günstigste Gelegenheit geboten wird. Die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht wird durch die Thatsache unterstützt, dass unter dem grossen Heere veränderlicher Formen immer einzelne gefunden werden, welche in dem einen oder anderen Merkmale constant bleiben, wenn nur jeder fremde Einfluss sorgfältig abgehalten wird. Diese Formen entwickeln sich genau ebenso, wie gewisse Glieder der zusammengesetzten Hybridreihen. Auch bei dem empfindlichsten aller Merkmale, bei jenem der Farbe, kann es der aufmerksamen Beobachtung nicht entgehen, dass an den einzelnen Formen die Neigung zur Veränderlichkeit in sehr verschiedenem Grade vorkommt. Unter Pflanzen, die aus einer spontanen Befruchtung stammen, gibt es oft solche, deren Nachkommen in Beschaffenheit und Anordnung der Farben weit auseinandergehen, während andere wenig abweichende Formen liefern, und unter einer grösseren Anzahl einzelne getroffen werden, welche ihre Blumenfarbe unverändert auf die Nachkommen übertragen. Die cultivirten Dianthus-Arten geben dafür einen lehrreichen Beleg. Ein weiss blühendes Exemplar von Dianthus Caryophyllus, welches selbst von einer weissblumigen Varietät abstammte, wurde während der Blüthezeit in einem Glashause abgesperrt; die zahlreich davon gewonnenen Samen gaben Pflanzen mit durchaus gleicher weisser

Blüthenfarbe. Ein ähnliches Resultat wurde von einer rothen, etwas ins Violette schimmernden und einer weissen roth gestreiften Abart erhalten. Viele andere hingegen, welche auf dieselbe Weise geschützt wurden, gaben mehr oder weniger verschieden gefärbte und gezeichnete Nachkommen.

Wer die Färbungen, welche bei Zierpflanzen aus gleicher Befruchtung hervorgehen, überblickt, wird sich nicht leicht der Ueberzeugung verschliessen können, dass auch hier die Entwicklung nach einem bestimmten Gesetze erfolgt, welches möglicherweise seinen Ausdruck in der Combinirung mehrerer selbstständiger Farbenmerkmale findet.

### Schluss-Bemerkungen.

Es dürfte nicht ohne Interesse sein, die bei Pisum gemachten Beobachtungen mit den Resultaten zu vergleichen, zu welchen die beiden Autoritäten in diesem Fache, Köllreuter und Gärtner, bei ihren Forschungen gelangt sind. Nach der übereinstimmenden Ansicht beider halten die Hybriden der äusseren Erscheinung nach entweder die Mittelform zwischen den Stammarten, oder sie sind dem Typus der einen oder der anderen näher gerückt, manchmal von denselben kaum zu unterscheiden. Aus den Samen derselben gehen gewöhnlich, wenn die Befruchtung durch den eigenen Pollen geschah, verschiedene von dem normalen Typus abweichende Formen hervor. In der Regel behält die Mehrzahl der Individuen aus einer Befruchtung die Form der Hybride bei, während andere wenige der Samenpflanze ähnlicher werden und ein oder das andere Individuum der Pollenpflanze nahe kommt. Das gilt jedoch nicht von allen Hybriden ohne Ausnahme. Bei einzelnen sind die Nachkommen theils der einen, theils der anderen Stammpflanze näher gerückt, oder sie neigen sich sämmtlich mehr nach der einen oder der anderen Seite hin; bei einigen aber bleiben sie der Hybride vollkommen gleich und pflanzen sich unverändert fort. Die Hybriden der Varietäten verhalten sich wie die Species-Hybriden, nur besitzen sie eine noch grössere Veränderlichkeit der Gestalten und eine mehr ausgesprochene Neigung, zu den Stammformen zurückzukehren.

In Bezug auf die Gestalt der Hybriden und ihre in der Regel erfolgende Entwicklung ist eine Uebereinstimmung mit den bei Pisum gemachten Beobachtungen nicht zu verkennen. Anders verhält es

sich mit den erwähnten Ausnahms-Fällen. Gärtner gesteht selbst, dass die genaue Bestimmung, ob eine Form mehr der einen oder der andern von den beiden Stammarten ähnlich sei, öfter grosse Schwierigkeiten habe, indem dabei sehr viel auf die subjective Anschauung des Beobachters ankommt. Es konnte jedoch auch ein anderer Umstand dazu beitragen, dass die Resultate trotz der sorgfältigsten Beobachtung und Unterscheidung schwankend und unsicher wurden. Für die Versuche dienten grösstentheils Pflanzen, welche als gute Arten gelten und in einer grösseren Anzahl von Merkmalen verschieden sind. Nebst den scharf hervortretenden Characteren müssen da, wo es sich im Allgemeinen um eine grössere oder geringere Aehnlichkeit handelt, auch jene Merkmale eingerechnet werden, welche oft schwer mit Worten zu fassen sind, aber dennoch hinreichen, wie jeder Pflanzenkenner weiss, um den Formen ein fremdartiges Aussehen zu geben. Wird angenommen, dass die Entwicklung der Hybriden nach dem für *Pisum* geltenden Gesetze erfolgte, so musste die Reihe bei jedem einzelnen Versuche sehr viele Formen umfassen, da die Gliederzahl bekanntlich mit der Anzahl der differirenden Merkmale nach den Potenzen von 3 zunimmt. Bei einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Versuchspflanzen konnte dann das Resultat nur annähernd richtig sein und in einzelnen Fällen nicht unbedeutend abweichen. Wären z. B. die beiden Stammarten in 7 Merkmalen verschieden, und würden aus den Samen ihrer Hybriden zur Beurtheilung des Verwandtschafts-Grades der Nachkommen 100 bis 200 Pflanzen gezogen, so sehen wir leicht ein, wie unsicher das Urtheil ausfallen müsste, da für 7 differirende Merkmale die Entwicklungsreihe 16,384 Individuen unter 2187 verschiedenen Formen enthält. Es könnte sich bald die eine, bald die andere Verwandtschaft mehr geltend machen, je nachdem der Zufall dem Beobachter diese oder jene Formen in grösserer Anzahl in die Hand spielt.

Kommen ferner unter den differirenden Merkmalen zugleich dominirende vor, welche ganz oder fast unverändert auf die Hybride übergehen, dann muss an den Gliedern der Entwicklungsreihe immer jene der beiden Stammarten mehr hervortreten, welche die grössere Anzahl der dominirenden Merkmale besitzt. In dem früher bei *Pisum* für dreierlei differirende Merkmale angeführten Versuche gehörten die dominirenden Charactere sämmtlich der Samenpflanze an. Obwohl die Glieder der Reihe sich ihrer inneren Beschaffenheit nach gleichmässig

zu beiden Stammpflanzen hinneigen, erhielt doch bei diesem Versuche der Typus der Samenpflanze ein so bedeutendes Uebergewicht, dass unter je 64 Pflanzen der ersten Generation 54 derselben ganz gleich kamen, oder nur in einem Merkmale verschieden waren. Man sieht, wie gewagt es unter Umständen sein kann, bei Hybriden aus der äusseren Uebereinstimmung Schlüsse auf ihre innere Verwandtschaft zu ziehen.

Gärtner erwähnt, dass in jenen Fällen, wo die Entwicklung eine regelmässige war, unter den Nachkommen der Hybriden nicht die beiden Stammarten selbst erhalten wurden, sondern nur einzelne ihnen näher verwandte Individuen. Bei sehr ausgedehnten Entwicklungsreihen konnte es in der That nicht anders eintreffen. Für 7 differirende Merkmale z. B. kommen unter mehr als 16,000 Nachkommen der Hybride die beiden Stammformen nur je einmal vor. Es ist demnach nicht leicht möglich, dass dieselben schon unter einer geringen Anzahl von Versuchspflanzen erhalten werden; mit einiger Wahrscheinlichkeit darf man jedoch auf das Erscheinen einzelner Formen rechnen, die demselben in der Reihe nahe stehen.

Einer wesentlichen Verschiedenheit begegnen wir bei jenen Hybriden, welche in ihren Nachkommen constant bleiben und sich eben so wie die reinen Arten fortpflanzen. Nach Gärtner gehören hierher die ausgezeichnet fruchtbaren Hybriden: *Aquilegia atropurpurea-canadensis*, *Lavatera pseudolbia-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale* und einige *Dianthus*-Hybriden; nach Wichura die Hybriden der Weidenarten. Für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen ist dieser Umstand von besonderer Wichtigkeit, weil constante Hybriden die Bedeutung neuer Arten erlangen. Die Richtigkeit des Sachverhaltes ist durch vorzügliche Beobachter verbürgt und kann nicht in Zweifel gezogen werden. Gärtner hatte Gelegenheit, den *Dianthus Armeria-deltoides* bis in die 10. Generation zu verfolgen, da sich derselbe regelmässig im Garten von selbst fortpflanzte.

Bei *Pisum* wurde es durch Versuche erwiesen, dass die Hybriden verschiedenartige Keim- und Pollen-Zellen bilden, und dass hierin der Grund für die Veränderlichkeit ihrer Nachkommen liegt. Auch bei anderen Hybriden, deren Nachkommen sich ähnlich verhalten, dürfen wir eine gleiche Ursache voraussetzen; für jene hingegen, welche constant bleiben, scheint die Annahme zulässig, dass ihre Befruchtungszellen gleichartig sind und mit der Hybriden-Grundzelle übereinstimmen. Nach der Ansicht berühmter Physiologen vereinigen sich bei den

Phanerogamen zu dem Zwecke der Fortpflanzung je eine Keim- und Pollenzelle zu einer einzigen Zelle \*), welche sich durch Stoffaufnahme und Bildung neuer Zellen zu einem selbstständigen Organismus weiter zu entwickeln vermag. Diese Entwicklung erfolgt nach einem constanten Gesetze, welches in der materiellen Beschaffenheit und Anordnung der Elemente begründet ist, die in der Zelle zur lebensfähigen Vereinigung gelangten. Sind die Fortpflanzungszellen gleichartig und stimmen dieselben mit der Grundzelle der Mutterpflanze überein, dann wird die Entwicklung des neuen Individuums durch dasselbe Gesetz geleitet, welches für die Mutterpflanze gilt. Gelingt es, eine Keimzelle mit einer ungleichartigen Pollenzelle zu verbinden, so müssen wir annehmen, dass zwischen jenen Elementen beider Zellen, welche die gegenseitigen Unterschiede bedingen, irgend eine Ausgleichung stattfindet. Die daraus hervorgehende Vermittlungszelle wird zur Grundlage des Hybriden-Organismus, dessen Entwicklung nothwendig nach einem anderen Gesetze erfolgt, als bei jeder der beiden Stammarten. Wird die Ausgleichung als eine vollständige angenommen, in dem Sinne nämlich, dass der hybride Embryo aus gleichartigen Zellen gebildet wird, in welchen die Differenzen gänzlich und bleibend vermittelt sind, so würde sich als weitere Folgerung ergeben, dass die Hybride, wie jede andere selbstständige Pflanzenart, in ihren Nachkommen constant bleiben werde. Die Fortpflanzungszellen, welche in dem Fruchtknoten und den Antheren derselben gebildet werden, sind gleichartig und stimmen mit der zu Grunde liegenden Vermittlungszelle überein.

---

\*) Bei *Pisum* ist es wohl ausser Zweifel gestellt, dass zur Bildung des neuen Embryo eine vollständige Vereinigung der Elemente beider Befruchtungszellen stattfinden müsse. Wie wollte man es sonst erklären, dass unter den Nachkommen der Hybriden beide Stammformen in gleicher Anzahl und mit allen ihren Eigenthümlichkeiten wieder hervortreten? Wäre der Einfluss des Keimsackes auf die Pollenzelle nur ein äusserer, wäre demselben bloß die Rolle einer Amme zugetheilt, dann könnte der Erfolg einer jeden künstlichen Befruchtung kein anderer sein, als dass die entwickelte Hybride ausschliesslich der Pollenpflanze gleich käme, oder ihr doch sehr nahe stände. Das haben die bisherigen Versuche in keinerlei Weise bestätigt. Ein gründlicher Beweis für die vollkommene Vereinigung des Inhaltes beider Zellen liegt wohl in der allseitig bestätigten Erfahrung, dass es für die Gestalt der Hybride gleichgiltig ist, welche von den Stammformen die Samen- oder Pollenpflanze war.

Bezüglich jener Hybriden, deren Nachkommen veränderlich sind, dürfte man vielleicht annehmen, dass zwischen den differirenden Elementen der Keim- und Pollenzelle wohl insofern eine Vermittlung stattfindet, dass noch die Bildung einer Zelle als Grundlage der Hybride möglich wird, dass jedoch die Ausgleichung der widerstrebenden Elemente nur eine vorübergehende sei und nicht über das Leben der Hybridpflanze hinausreiche. Da in dem Habitus derselben während der ganzen Vegetationsdauer keine Aenderungen wahrnehmbar sind, müssten wir weiter folgern, dass es den differirenden Elementen erst bei der Entwicklung der Befruchtungszellen gelinge, aus der erzwungenen Verbindung hervorzutreten. Bei der Bildung dieser Zellen betheiligen sich alle vorhandenen Elemente in völlig freier und gleichmässiger Anordnung, wobei nur die differirenden sich gegenseitig ausschliessen. Auf diese Weise würde die Entstehung so vielerlei Keim- und Pollenzellen ermöglicht, als die bildungsfähigen Elemente Combinationen zulassen.

Die hier versuchte Zurückführung des wesentlichen Unterschiedes in der Entwicklung der Hybriden auf eine dauernde oder vorübergehende Verbindung der differirenden Zellelemente kann selbstverständlich nur den Werth einer Hypothese ansprechen, für welche bei dem Mangel an sicheren Daten noch ein weiterer Spielraum offen stände. Einige Berechtigung für die ausgesprochene Ansicht liegt in dem für *Pisum* geführten Beweise, dass das Verhalten je zweier differirender Merkmale in hybrider Vereinigung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden zwischen den beiden Stammpflanzen, und ferner, dass die Hybride so vielerlei Keim- und Pollenzellen erzeugt, als constante Combinationsformen möglich sind. Die unterscheidenden Merkmale zweier Pflanzen können zuletzt doch nur auf Differenzen in der Beschaffenheit und Gruppierung der Elemente beruhen, welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen.

Die Geltung der für *Pisum* aufgestellten Sätze bedarf allerdings selbst noch der Bestätigung, und es wäre desshalb eine Wiederholung wenigstens der wichtigeren Versuche wünschenswerth, z. B. jener über die Beschaffenheit der hybriden Befruchtungszellen. Dem einzelnen Beobachter kann leicht ein Differentiale entgehen, welches, wenn es auch anfangs unbedeutend scheint, doch so anwachsen kann, dass es für das Gesamt-Resultat nicht vernachlässigt werden darf. Ob die veränderlichen Hybriden anderer Pflanzenarten ein ganz übereinstimmendes Ver-

halten beobachten, muss gleichfalls erst durch Versuche entschieden werden; indessen dürfte man vermuthen, dass in wichtigen Puncten eine principielle Verschiedenheit nicht vorkommen könne, da die Einheit im Entwicklungsplane des organischen Lebens ausser Frage steht.

Zum Schlusse verdienen noch eine besondere Erwähnung die von Kölreuter, Gärtner u. a. durchgeführten Versuche über die Umwandlung einer Art in eine andere durch künstliche Befruchtung. Diesen Experimenten wurde eine besondere Wichtigkeit beigelegt, Gärtner rechnet dieselben zu den „allerschwierigsten in der Bastarderzeugung.“

Sollte eine Art *A* in eine andere *B* verwandelt werden, so wurden beide durch Befruchtung verbunden und die erhaltenen Hybriden abermals mit dem Pollen von *B* befruchtet; dann wurde aus den verschiedenen Abkömmlingen derselben jene Form ausgewählt, welche der Art *B* am nächsten stand und wiederholt mit dieser befruchtet, und sofort, bis man endlich eine Form erhielt, welche der *B* gleich kam und in ihren Nachkommen constant blieb. Damit war die Art *A* in die andere Art *B* umgewandelt. Gärtner allein hat 30 derartige Versuche mit Pflanzen aus den Geschlechtern: *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana* und *Oenothera* durchgeführt. Die Umwandlungsdauer war nicht für alle Arten eine gleiche. Während bei einzelnen eine 3malige Befruchtung hinreichte, musste diese bei anderen 5- bis 6mal wiederholt werden; auch für die nämlichen Arten wurden bei verschiedenen Versuchen Schwankungen beobachtet. Gärtner schreibt diese Verschiedenheit dem Umstande zu, dass „die typische Kraft, womit eine Art bei der Zeugung zur Veränderung und Umbildung des mütterlichen Typus wirkt, bei den verschiedenen Gewächsen sehr verschieden ist, und dass folglich die Perioden, innerhalb welcher und die Anzahl von Generationen, durch welche die eine Art in die andere umgewandelt wird, auch verschieden sein müssen, und die Umwandlung bei manchen Arten durch mehr, bei anderen aber durch weniger Generationen vollbracht wird.“ Ferner bemerkt derselbe Beobachter, „dass es auch bei dem Umwandlungsgeschäfte darauf ankommt, welcher Typus und welches Individuum zu der weiteren Umwandlung gewählt wird.“

Dürfte man voraussetzen, dass bei diesen Versuchen die Entwicklung der Formen auf eine ähnliche Weise wie bei *Pisum* erfolgte, so

würde der ganze Umwandlungsprocess eine ziemlich einfache Erklärung finden. Die Hybride bildet so vielerlei Keimzellen, als die in ihr vereinigten Merkmale constante Combinationen zulassen, und eine davon ist immer gleichartig mit den befruchtenden Pollenzellen. Demnach ist für alle derartigen Versuche die Möglichkeit vorhanden, dass schon aus der zweiten Befruchtung eine constante Form gewonnen wird, welche der Pollenpflanze gleichkommt. Ob dieselbe aber wirklich erhalten wird, hängt in jedem einzelnen Falle von der Zahl der Versuchspflanzen ab, sowie von der Anzahl der differirenden Merkmale, welche durch die Befruchtung vereinigt wurden. Nehmen wir z. B. an, die für den Versuch bestimmten Pflanzen wären in 3 Merkmalen verschieden und es sollte die Art *ABC* in die andere *abc* durch wiederholte Befruchtung mit dem Pollen derselben umgewandelt werden. Die aus der ersten Befruchtung hervorgehende Hybride bildet 8 verschiedene Arten von Keimzellen nämlich:

*ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc.*

Diese werden im zweiten Versuchsjahre abermals mit den Pollenzellen *abc* verbunden und man erhält die Reihe:

*AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + abCc + abc.*

Da die Form *abc* in der 8gliedrigen Reihe einmal vorkommt, so ist es wenig wahrscheinlich, dass sie unter den Versuchspflanzen fehlen könnte, wenn diese auch nur in einer geringeren Anzahl gezogen würden, und die Umwandlung wäre schon nach zweimaliger Befruchtung vollendet. Sollte sie zufällig nicht erhalten werden, so müsste die Befruchtung an einer der nächst verwandten Verbindungen *Aabc, aBbc, abCc* wiederholt werden. Es wird ersichtlich, dass sich ein derartiges Experiment desto länger hinausziehen müsse, je kleiner die Anzahl der Versuchspflanzen und je grösser die Zahl der differirenden Merkmale an den beiden Stammarten ist, dass ferner bei den nämlichen Arten leicht eine Verschiebung um eine, selbst um zwei Generationen vorkommen könne, wie es Gärtner beobachtet hat. Die Umwandlung weit abstehender Arten kann immerhin erst im 5. oder 6. Versuchsjahre beendet sein, indem die Anzahl der verschiedenen Keimzellen, welche an der Hybride gebildet werden, mit den differirenden Merkmalen nach den Potenzen von 2 zunimmt.

Gärtner fand durch wiederholte Versuche, dass die wechselseitige Umwandlungsdauer für manche Arten verschieden ist, so dass öfter eine Art *A* in eine andere *B* um eine Generation früher verwandelt werden kann, als die Art *B* in die andere *A*. Er leitet daraus zugleich den Beweis ab, dass die Ansicht Kölreuter's doch nicht ganz stichhältig sei, nach welcher „die beiden Naturen bei den Bastarden einander das vollkommenste Gleichgewicht halten.“ Es scheint jedoch, dass Kölreuter diesen Tadel nicht verdient, dass vielmehr Gärtner dabei ein wichtiges Moment übersehen hat, auf welches er an einer anderen Stelle selbst aufmerksam macht, dass es nämlich „darauf ankommt, welches Individuum zur weiteren Umwandlung gewählt wird.“ Versuche, welche in dieser Beziehung mit zwei *Pisum*-Arten angestellt wurden, weisen darauf hin, dass es für die Auswahl der tauglichsten Individuen zu dem Zwecke der weiteren Befruchtung einen grossen Unterschied machen könne, welche von zwei Arten in die andere umgewandelt wird. Die beiden Versuchspflanzen waren in 5 Merkmalen verschieden, zugleich besass die Art *A* sämtliche dominirende, die andere *B* sämtliche recessive Merkmale. Für die wechselseitige Umwandlung wurde *A* mit dem Pollen von *B* und umgekehrt *B* mit jenem von *A* befruchtet, dann dasselbe an den beiderlei Hybriden im nächsten Jahre wiederholt. Bei dem ersten Versuche  $\frac{B}{A}$  waren im 3. Versuchsjahre für die Auswahl der Individuen zur weiteren Befruchtung 87 Pflanzen vorhanden, und zwar in den möglichen 32 Formen; für den zweiten Versuch  $\frac{A}{B}$  wurden 73 Pflanzen erhalten, welche in ihrem Habitus durchgehends mit der Pollenpflanze übereinstimmten, jedoch ihrer inneren Beschaffenheit nach eben so verschieden sein mussten, wie die Formen des anderen Versuches. Eine berechnete Auswahl war daher blos bei dem ersten Versuche möglich, bei dem zweiten mussten auf den blossen Zufall hin, einige Pflanzen ausgeschieden werden. Von den letzteren wurde nur ein Theil der Blüthen mit dem Pollen von *A* befruchtet, der andere hingegen der Selbstbefruchtung überlassen. Unter je 5 Pflanzen, welche für die beiden Versuche zur Befruchtung verwendet waren, stimmten, wie der nächstjährige Anbau zeigte, mit der Pollenpflanze überein:

Erster Versuch	Zweiter Versuch		
2 Pflanzen	—	in allen	Merkmalen
3     "	—	" 4	"
—	2 Pflanzen	" 3	"
—	2     "	" 2	"
—	1 Pflanze	" 1 Merkmal.	

Für den ersten Versuch war damit die Umwandlung beendet, bei dem zweiten, der nicht weiter fortgesetzt wurde, hätte wahrscheinlich noch eine zweimalige Befruchtung stattfinden müssen.

Wenn auch der Fall nicht häufig vorkommen dürfte, dass die dominirenden Merkmale ausschliesslich der einen oder der anderen Stammpflanze angehören, so wird es doch immer einen Unterschied machen, welche von beiden die grössere Anzahl besitzt. Kommt die Mehrzahl der dominirenden Merkmale der Pollenpflanze zu, dann wird die Auswahl der Formen für die weitere Befruchtung einen geringeren Grad von Sicherheit gewähren, als in dem umgekehrten Falle, was eine Verzögerung in der Umwandlungsdauer zur Folge haben muss, vorausgesetzt, dass man den Versuch erst dann als beendet ansieht, wenn eine Form erhalten wird, die nicht nur in ihrer Gestalt der Pollenpflanze gleichkommt, sondern auch wie diese in den Nachkommen constant bleibt.

Durch den Erfolg der Umwandlungs-Versuche wurde Gärtner bewogen, sich gegen die Meinung derjenigen Naturforscher zu kehren, welche die Stabilität der Pflanzenspecies bestreiten und eine stäte Fortbildung der Gewächsarten annehmen. Es sieht in der vollendeten Umwandlung einer Art in die andere den unzweideutigen Beweis, dass der Species feste Grenzen gesteckt sind, über welche hinaus sie sich nicht zu ändern vermag. Wenn auch dieser Ansicht eine bedingungslose Geltung nicht zuerkannt werden kann, so findet sich doch anderseits in den von Gärtner angestellten Versuchen eine beachtenswerthe Bestätigung der früher über die Veränderlichkeit der Culturpflanzen ausgesprochenen Vermuthung.

Unter den Versuchsarten kommen cultivirte Gewächse vor, wie *Aquilegia atropurpurea* und *canadensis*, *Dianthus Caryophyllus*, *chinesis* und *japonicus*, *Nicotiana rustica* und *paniculata*, und auch diese hatten nach einer 4- bis 5maligen hybriden Verbindung nichts von ihrer Selbstständigkeit verloren.

---



Mendel, Gregor. 1865. "Versuche über Pflanzen-Hybriden." *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* Bd.4 (1865-1866), 3–47.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/188027>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/175272>

**Holding Institution**

New York Botanical Garden, LuEsther T. Mertz Library

**Sponsored by**

The LuEsther T Mertz Library, the New York Botanical Garden

**Copyright & Reuse**

Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.