

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg, Mark.)

Cytologie und Vererbung bei den Lupinenarten.

(Sammelreferat.)

Von J. Hackbarth.

Der Anbau und die Züchtung der Lupine ist seit der Auffindung alkaloidfreier Formen, der „Süßlupine“¹ in ein neues Stadium getreten, und diese Kulturpflanze steht im Begriff, ihre Anbaufläche ganz erheblich auszudehnen. Nachdem so die Lupine aus einer reinen Gründüngungspflanze zu einer der wertvollsten Eiweiß-Futterpflanzen geworden ist, besteht auch für die Züchtung ein neuer Anreiz, sich mit dieser Gattung nach allen Richtungen hin zu beschäftigen. Die Geschichte des Anbaues der Lupinen, ich spreche hier zunächst nur von der gelben und der schmalblättrigen Art, ist sehr wechselvoll. Nach Zeiten einer erfolgreichen Propaganda für den Anbau folgten immer wieder solche, in denen der Anbau stark zurückging. Den ersten großen Aufschwung erfuhr der Lupinenanbau durch die Versuche von SCHULTZ-Lupitz, die die stickstoffsammelnde Tätigkeit der Schmetterlingsblütler aufdeckten. Die Verwertung geschah außerdem durch Verfütterung an Schafe, bis zum Auftreten der Lupinose-Erkrankungen in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts. Von diesem Zeitpunkt ab ging der Anbau stetig zurück, bis die Eiweißnot der Kriegsjahre die Anbaufläche wieder zunehmen ließ. Während der ungehemmten Eiweißeinfuhr der Nachkriegszeit wurde die Lupine als Eiweißlieferant wieder, wenn auch nur scheinbar, entbehrlicher, und erst die Züchtung der Süßlupine, verbunden mit dem Zwang, das fehlende Eiweiß im Inlande zu erzeugen, haben dem Lupinenanbau einen neuen und wie es scheint, den stärksten Impuls gegeben.

Für die nun in verstärktem Maße einsetzende züchterische Bearbeitung ist es sicherlich von großem Wert, auf den während der verflossenen Blüteperioden des Lupinenanbaues gemachten Erfahrungen und Beobachtungen aufzubauen und sie mit den neueren Untersuchungen in Beziehung zu bringen. Dies gilt sowohl für allgemeine Fragen des Anbaues als auch in besonderem Maße für die speziellen der Züchtung. Die Hauptgrundlagen der modernen Züchtung sind aber die Vererbungslehre und die Cytologie. Es soll Aufgabe der vorliegenden Ausführungen

sein, die bisher bekannten Daten zusammenzustellen, damit in Zukunft auf dieser Grundlage planmäßig weiter geforscht werden kann.

I. Cytologie.

Die Angaben über die cytologischen Verhältnisse sind noch nicht sehr zahlreich und dabei in manchen Punkten ziemlich widerspruchsvoll. Die Chromosomenzahl innerhalb der Gattung ist starken Schwankungen unterworfen, und es lassen sich zunächst nur schwer irgendwelche Gesetzmäßigkeiten erkennen. Fest scheint heute nur zu stehen, daß die Arten der alten Welt hinsichtlich der Chromosomenzahl außerordentlich stark schwanken, während die der neuen Welt hierin wesentlich einheitlicher sind. In der Zusammenstellung (Tabelle 1) ist denn auch eine Trennung in diese beiden Gruppen vorgenommen worden.

Die umfangreichsten Beobachtungen hat bisher, wie aus der Tabelle 1 hervorgeht, TUSCHNJAKOVA angestellt und ihren Angaben dürfte auch die größte Wahrscheinlichkeit zukommen, besonders aus folgenden Gründen: Die Chromosomen der Lupinenarten sind verhältnismäßig lang, und bei ihrer großen Zahl ist deshalb ein genaues Zählen ziemlich schwierig. TUSCHNJAKOVA stellte nun die angekeimten Körner für 6 Stunden in einen mit Schnee gefüllten Exsikkator, fixierte dann und erreichte durch diese Behandlung eine bedeutende Verkürzung der Chromosomen. Die Zählbarkeit wurde auf diese Weise sehr verbessert.

L. angustifolius dürfte, nachdem es von TUSCHNJAKOVA und zwei anderen Forschern beobachtet wurde, ziemlich sicher eine Haploidzahl von 20 Chromosomen aufweisen. Die Angaben für *L. luteus* schwanken von $n = 23$ bis $n = 26$; wir möchten die letztere Zahl als die sicherste ansehen. Die Verhältnisse bei *L. albus* sind noch reichlich ungeklärt, jeder Autor gibt eine andere Zahl an. Aus den oben angeführten Gründen scheint die Zahl $n = 25$ die größte Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. *L. hirsutus* und *L. pilosus* sind nur einmal untersucht worden und es ergaben sich Zahlen von $n = 25$ bzw. $n = 21$.

¹ Ges. gesch. Warenzeichen.

Die Neuweltlupinen haben zum größten Teil eine Haploidzahl von 24. Eine Ausnahme machen nur *L. subcarnosus* mit $n = 18$ und *L. Barkeri* mit $n = 25$.

Aus diesen Zahlen lassen sich schwer Gesetzmäßigkeiten ableiten. TUSCHNJAKOVA (16) nimmt

Tabelle 1.
Chromosomenzahlen der Lupinenarten.

Art	Haploide Chromosomenzahlen	Autor	Jahr
<i>L. angustifolius</i>	20	WINGE (17) ¹	1925
	24	KAWAKAMI (6)	1930
	20	SAVČENKO (8)	1935
	20	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. luteus</i>	23	HEITZ (nach TISCHLER) (12)	1926
	24	KAWAKAMI (6)	1930
	26	SAVČENKO (8)	1935
	26	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. albus</i>	ca. 20	DE SMET (10)	1914
	24	SAVČENKO (8)	1935
	25	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. hirsutus</i>	25 (?)	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. pilosus</i>	21	" "	1935
<i>L. mutabilis</i>	24	WINGE (17)	1925
	21	MILOVIDOV (7)	1926
	24	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. varius</i>	24	TSCHECHEV (15)	1931
<i>L. polyphyllus</i>	24	TUSCHNJAKOVA (16)	1935
<i>L. nanus</i>	24	" "	" "
<i>L. densiflorus</i>	24	" "	" "
<i>L. ornatus</i>	24	" "	" "
<i>L. micranthus</i>	24	" "	" "
<i>L. elegans</i>	24	" "	" "
<i>L. venustus</i>	24	" "	" "
<i>L. pubescens</i>	24	" "	" "
<i>L. Douglasii</i>	24	" "	" "
<i>L. succulentus</i>	24	" "	" "
<i>L. Hartwegii</i>	24—25	" "	" "
<i>L. albococcineus</i>	24	" "	" "
<i>L. subcarnosus</i>	18	" "	" "
<i>L. Barkeri</i>	25	TSCHECHEV (15)	1931
	25	TUSCHNJAKOVA (16)	1935

¹ Nummern der Literaturliste.

an, daß mehrere Reihen mit verschiedenen Grundzahlen (6, 12 und 10) vorkommen, während SAVČENKO (8) auf Grund seiner Ergebnisse die Existenz von 2 Reihen mit den Grundzahlen 8 und 10 für möglich hält.

Die Altweltlupinen unterscheiden sich auch in der Morphologie ihrer Chromosomen deutlich voneinander, während die Arten der Neuen Welt alle sehr ähnliche Chromosomen besitzen. In Europa, Asien und Afrika ist demnach in dieser Hinsicht eine weit stärkere Differenzierung der Arten erfolgt als auf dem amerikanischen Kontinent (8). Die Schwierigkeiten, die sich der

Kreuzung der Altweltarten untereinander entgegenstellen (3), sind also sowohl in den Verschiedenheiten der Zahl als auch der Morphologie der Chromosomen begründet. GOLLMICK (3) konnte beobachten, daß sich auf den vielzelligen Suspensor (9) 34 Stunden nach der Bestäubung mit arteigenem Pollen der Vorembryo entwickelt, der nach 44 Stunden schon zu einem mehrzelligen Embryo ausgewachsen ist. Bei den von ihm durchgeführten Artkreuzungen kam es nur zur Ausbildung des Vorembryos, der sich aber alsbald auflöste.

Eine eingehende Darstellung der somatischen Kernteilung von *L. luteus* und *L. hirsutus* findet sich bei DE ZEEUW (18). Hervorzuheben ist, daß *L. luteus* besonders gut ausgeprägte Prochromosomen in der Zahl der Chromosomen besitzt, die während des Ruhestadiums an der Peripherie verteilt sind. *L. hirsutus* enthält 2 besonders große Prochromosomen, die in der Prophase zwei größere Chromosomen ergeben.

Eine interessante Beobachtung von MILOVIDOV (7) sei noch angeführt. Dieser untersuchte die in den Knöllchen vor sich gehenden Zellteilungen und stellte zunächst deren völlig regelmäßigen Verlauf fest, obgleich das ganze Gewebe mit Bakterien stark durchsetzt ist. Dem Zellteilungsmodus haben sich nun die Bakterien völlig angeschlossen. Zu Beginn der Teilung wandern die Bakterien einer Zelle zu etwa gleichen Teilen zu den Polen und liegen dort bis zur Abschnürung der neuen Zelle in kleinen Häufchen. Darauf verteilen sie sich wieder in den Tochterzellen. Auf diese Weise wird für eine gleichmäßige Verteilung auch der Bakterien gesorgt, und wir erkennen, daß es sich bei ihnen um echte Symbionten handelt, die in das Zellgeschehen mit eingeschlossen sind, ohne Störungen hervorzurufen.

Die Embryogenie und die Endospermentwicklung von *L. luteus*, *L. mutabilis* und *L. polyphyllus* wurden eingehend von HEGELMAIER untersucht (4). Er stellte, wie schon vor ihm HOFMEISTER (5), fest, daß sich die Lupinenarten in vielen Einzelheiten ihrer Embryoentwicklung von den übrigen Genisteen unterscheiden. *L. mutabilis* und *L. polyphyllus* zeigen diese Eigentümlichkeiten in weit ausgeprägterem Maße als *L. luteus*, es entsteht der Eindruck, als ob letztere zu den anderen Gattungen überleite. Leider sind die übrigen Altweltlupinen noch nicht so genau untersucht, so daß sich nicht sagen läßt, ob die ganze Gruppe sich ebenso wie in der Zahl der Chromosomen auch in dieser Hinsicht deutlich von den Arten der neuen Welt unterscheidet.

II. Vererbung.

a) Schmalblättrige Lupine (*Lup. angustifolius*).

Die schmalblättrige Lupine ist schon frühzeitig auf die Vererbung ihrer Merkmale hin beobachtet und zu Versuchen benutzt worden. Wie gewöhnlich standen auch hier zunächst die morphologischen Merkmale und besonders die Blütenfarbe im Vordergrund des Interesses. Bereits 1901 berichtet SEMPOLOWSKI (55) über das spontane Auftreten einer rosablühenden Mutante in einem blau blühenden Bestande. Die Vererbung der neuen Blütenfarbe war konstant. Das gleiche teilt FRUWIRTH ein Jahr später über eine rosablütige Pflanze mit, die er 1892 gefunden hatte. Derselbe Autor fand auch schon 2 Pflanzen mit weißen Blüten (27). Die Kreuzung mit der blauen Ausgangsform ergab eine blaublühende erste Generation, die F_2 spaltete in 480 blau und 170 weiß blühende Pflanzen. In der F_3 waren alle Nachkommenschaften von weißblühenden Pflanzen konstant. Es liegt also monomere Bedingtheit vor. In manchen Fällen scheint Rückmutation vorzukommen (28). VESTERGAARD veröffentlichte 1919 (61) die Ergebnisse der Kreuzungen von Pflanzen mit blauer, weißer und roter Blütenfarbe untereinander. Einen weiteren Ausbau erfuhren diese Versuche dann durch HALLQUIST (37), dessen Ergebnisse hier etwas ausführlicher besprochen werden sollen. Er fand, daß einige der bereits bekannten Blütenfarben und dazu einige neue sich gegenüber der als normal anzusehenden blauen Blütenfarbe recessiv verhielten. Für Ausbildung von Farbe überhaupt existiert ein Grundfaktor R, der im recessiven Zustand eine weiße Blüte hervorbringt. Das heißt also, alle irgendwie gefärbten Pflanzen müssen den Faktor R führen, um überhaupt Farbe ausbilden zu können. Blaurote und violette Blütenfarbe werden durch je einen Faktor (v bzw. b) hervorgerufen. Zu diesen kann ein Aufhellungsfaktor f hinzukommen, der die kräftige Farbtonung in eine hellere überführt, also z. B. normales Blau in Hellblau. Die gute Übereinstimmung mit den zu erwartenden Spaltungszahlen zeigt Tabelle 2.

Die doppeltrecessive Kombination aus der Kreuzung blaurot $\frac{r}{r} \times$ violett $\frac{b}{b}$ besaß rote, diejenige aus der Kreuzung blaurot $\frac{v}{v} \times$ hellblau $\frac{f}{f}$ hellrote Blütenfarbe. Ein weiteres hellrot $\left(\frac{b}{b} \frac{v}{v} \frac{f}{f}\right)$ müßte aus der Kreuzung hellblau \times rot hervorgehen und eine hellviolette Farbe $\left(\frac{b}{b} \frac{f}{f}\right)$ aus der Kreuzung hellblau \times violett. Beide Kreuzungen wurden von HALLQUIST nicht durchge-

führt. Die Richtigkeit der oben angeführten Annahmen wurde auch durch Kreuzung der einzelnen Typen untereinander nachgewiesen bei gleichguter Übereinstimmung der Zahlen wie in Tabelle 2. Eine weitere Bestätigung der Vererbungsweise der weißen Blütenfarbe fand ROEMER und wies schon erwähnt FRUWIRTH (28, 49). Eigene, bisher unveröffentlichte Beobachtungen ergaben bei einer Kreuzung blau \times „rot“ in der F_2 eine Spaltung von 536 blau : 189 rot bei einer Erwartung von 543 : 181. Ob dieser „rot“-Faktor mit einem der vorhergehend beschriebenen identisch ist, läßt sich nicht sagen, wahrscheinlich dürfte es sich um den Faktor $\frac{v}{v}$ von HALLQUIST handeln.

Die als normal zu bezeichnende Samenfarbe ist bei *Lup. angustifolius* ein bräunlich-grünes Grau in verschiedener Verteilung (Marmorie-

Tabelle 2. Monohybride Spaltungen bei *L. angustifolius*.

Kreuzung	Formel	F_1 -Farbe	F_2 -Aufspaltung
blau \times weiß	$\frac{R}{R} \times \frac{r}{r}$	blau	289 blau : 73 weiß 273 : 91 ¹⁾
blau \times blau-rot	$\frac{V}{V} \times \frac{v^*}{v}$	blau	122 blau : 40 blaurot 121 : 41
blau \times violett	$\frac{B}{B} \times \frac{b^*}{b}$	blau	215 blau : 73 violett 216 : 72
blau \times hellblau	$\frac{F}{F} \times \frac{f^*}{f}$	etwas helleres blau	396 blau : 138 h. blau 402 : 134

¹⁾ Erwartung 3:1* Sämtliche Pflanzen sind RR.

rung) mit dazwischen verstreuten weißen Punkten. Im ganzen ist die Testzeichnung ähnlich der eines Lercheneies (64). Zwischen Samenfarbe und Blütenfarbe bestehen offenbar Zusammenhänge. So besitzen Pflanzen mit weißer Blüte weiße oder fast weiße Samen (27, 28, 37, 49). Gelegentlich kommt vegetative Mutation vor. So beobachtete FRUWIRTH (28) das Auftreten eines gefärbten Kornes auf einer weißblühenden Pflanze, ROEMER (49) das mehrfache Auftreten von weißen Körnern auf blaublühenden Pflanzen, die die weiße Farbe rein weiter vererbten. Die Mutation von normaler Kornfarbe zu weiß muß verhältnismäßig häufig vorkommen, wie aus dem Vorhandensein mehrerer weißkörniger bitterer Zuchtsorten zu ersehen ist (43). Die Vererbung der weißen Kornfarbe beruht nach dem oben Gesagten auf der Wirkung des einfach recessiven Faktors $\frac{r}{r}$ für weiße Blütenfarbe (27, 29, 37, 50). FRUWIRTH (28) und HALLQUIST (32) fanden Körner mit brauner bzw. rostbrauner Grundfärbung. Die letztere wird mitbestimmt von dem Faktor $\frac{b}{b}$ für violette Blüten-

farbe, ist also gegenüber normal einfach recessiv. Bei der Beobachtung eines großen Materials finden sich ziemlich häufig auch noch andere Samenfarben, an dieser Stelle wurden aber nur die berücksichtigt, deren Vererbungsgang genauer untersucht worden ist. Gelegentliche Angaben über die Erblichkeit der Samenfarbe finden sich ferner bei LIENAU und ROEMER (42, 48).

Ein besonders auffälliges Merkmal der Samen von *L. angustifolius* ist die Marmorierung, die hervorgerufen wird durch Einlagerung einer Schicht braunen Farbstoffes in die Pallisadenzellen in wechselnder Dicke bis zum Fehlen in den weißen Punkten (30). In einem Fall wurde auch das Auftreten von zwei verschiedenen dunklen braunen Farbstoffen beobachtet, jedoch scheint die ersterwähnte Art der Marmorierung die gewöhnlichere zu sein. Verhältnismäßig häufig scheinen Mutationen aufzutreten, bei denen der Farbstoff homogen verteilt ist, die Marmorierung also fehlt (28, 37). Als erster verfolgte FRUWIRTH den Erbgang dieser Eigenschaft (28, 29, 30). Bei Selbstung erhielt sich die benutzte Linie rein, bei Kreuzung mit normal traten aber unklare Aufspaltungen auf. In den späteren Folgegenerationen wurden häufiger Rückmutationen beobachtet. Dieselbe Erscheinung wird weiter unten noch einmal zu besprechen sein. Klare Spaltungsverhältnisse, jedenfalls in der zweiten Generation, fand HALQUIST (32). Bei seinen Kreuzungen war Marmorierung dominant über Einfarbigkeit. Die F_2 spaltete auf in 215 marmorierte : 63 nichtmarmorierte Pflanzen bei einer Erwartung von 207 : 69. Es liegt also ein einfach recessiver Faktor m für Fehlen der Marmorierung vor.

Normal gefärbte Samen von *L. angustifolius* weisen am Nabel einen dreieckigen schwarzen Fleck auf. ROEMER (49, 50) konnte häufig das Auftreten von Samen ohne diese Zeichnung beobachten. Zum Teil waren dies einzelne Samen, zum Teil zeigten alle Samen einer Pflanze diese Abweichung. Besonders interessant ist dabei, daß die Mutation immer wieder in einer bestimmten Sippe vorkam. Das Fehlen des Nabelfleckes war recessiv gegenüber der normalen Zeichnung, der neue Faktor wurde mit n bezeichnet. Die F_2 spaltete in einem sehr guten 3 : 1 Verhältnis und zwar in 1674 Pflanzen mit zu 537 Pflanzen ohne Nabelfleck (Erwartung 1659 : 553). Dies Resultat wurde in F_3 — F_5 Untersuchungen bestätigt. Trotzdem die Sippe nn das Fehlen des Nabelfleckes konstant vererbte, traten auch hier nach Kreuzung in den späteren Bastardgenerationen häufiger Rückmutationen zum dominanten Allel ein. In 57 %

der beobachteten Fälle war eine Rückmutation zu NN , in 44 % zu Nn vor sich gegangen. Offenbar kommt also bei *Lupinus* häufiger die Erscheinung vor, daß sonst konstante Faktoren nach Durchführung von Kreuzungen in einen labilen Zustand übergeführt werden, denn bei der Marmorierung der Samen konnte schon auf ähnliche Beobachtungen hingewiesen werden.

Die Vererbung *weiterer morphologischer Merkmale* ist bisher noch nicht genauer untersucht worden. Die Beobachtungen im Zuchtgarten zeigen aber ganz deutlich, daß auch sie weitgehend erblich bedingt sind, wenn der Erbgang vielleicht auch nicht immer so einfach ist. Hier ist z. B. zu nennen die Korngröße, die Zahl der Samenanlagen je Hülse, die Zahl der Körner je Hülse, die Hartschaligkeit der Körner, die Höhe der Pflanzen, die Länge des Blütenstandes, die Zahl der Blätter, die Länge der Internodien und anderes mehr (42, 48, 46 u. a.). Bezüglich der Erblichkeit der Hart- bzw. Weichschaligkeit liegt in Müncheberg und sicher auch an anderen Zuchtstätten Material vor, das jedoch noch der Auswertung harret.

Von den *physiologischen Eigenschaften* ist bei *L. angustifolius* die *Frühreife* ein deutlich vererbbares Merkmal, worauf schon LIENAU und neuerdings POTRESSOVA hingewiesen haben (42, 46). Unter dem in Müncheberg angebauten umfangreichen Material ließen sich ebenfalls deutlich 2 Typen, früh- und spätreife, unterscheiden. Die Trennung war so klar, daß sich der Unterschied auch genetisch fassen lassen muß. Daß der Erbgang nicht allzu kompliziert sein wird, geht auch schon aus der Tatsache hervor, daß es verschiedenen Züchtern (ROEMER, PFLUG) gelang, frühreife Sorten von bitteren schmalblättrigen Lupinen zu züchten und in den Handel zu bringen. Es scheint allerdings so, als ob mit Frühreife geringere Pflanzenhöhe korrelativ verbunden ist.

Von besonderem Interesse ist der Vererbungsgang des *Alkaloidgehaltes* bzw. der Alkaloidfreiheit, da er maßgebend ist für die Vermehrung und weitere züchterische Bearbeitung der Süßlupine. Als erster beschäftigte sich ROEMER 1916 mit diesem Problem (47). Es gelang ihm zwar noch nicht, alkaloidfreie Formen zu finden, er stellte aber bereits fest, daß große Unterschiede im Alkaloidgehalt einzelner Stämme bestehen. Bei einigen sowohl stark als auch weniger alkaloidhaltigen Stämmen konnte auch offenbar eine Erblichkeit festgestellt werden. Wieder andere zeigten in der Nachkommenschaft ein deutlich anderes Verhalten, so daß die Vererbungsverhältnisse ungeklärt blieben. Das Problem der Züchtung einer alkaloidfreien

Lupine wurde dann erneut von BAUR 1927 aufgerollt. 1928 gelang es v. SENGBUSCH, mehrere praktisch alkaloidfreie Pflanzen aufzufinden und, zwar 3 bei *Lup. angustifolius*. Schon der Anbau im ersten Jahr der Vermehrung ließ es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die neue Eigenschaft gegenüber normal recessiv sein müßte, denn es trat keine Aufspaltung ein, alle Stämme waren einheitlich alkaloidfrei. Diese Vermutung konnte Verf. zusammen mit R. v. SENGBUSCH im Vererbungsversuch bestätigt finden (36). Die F_1 der Kreuzung alkaloidfrei \times alkaloidhaltig war alkaloidhaltig. In der F_2 erhielten wir bei der Kreuzung mit dem alkaloidfreien Stamm 411 folgende Zahlen: 1102 alkaloidhaltig : 421 alkaloidfrei. Bei Annahme eines einzigen recessiven Faktors wäre ein Verhältnis von 1142 zu 381 zu erwarten gewesen, die Übereinstimmung ist also eine recht gute. Bei der Kreuzung der alkaloidfreien Stämme 411 und 415 wurde die überraschende Beobachtung gemacht, daß die F_1 alkaloidhaltig war und die F_2 im Verhältnis 9 alkaloidhaltig zu 7 alkaloidfrei aufspaltete. (Gefunden 62 : 31, erwartet 52 : 41.) Demnach muß also die Alkaloidfreiheit vom Stamm 415 auf einem anderen, und zwar auch recessiven Erbfaktor beruhen als bei Stamm 411. Die Untersuchung der F_3 bestätigte diese Annahme in vollem Umfange. Im Gegensatz dazu ist in dem Stamm 417 derselbe Faktor für Alkaloidfreiheit wirksam wie in Stamm 411, denn die F_1 war in allen Fällen alkaloidfrei. In Anlehnung an die Antirrhinum-Genetik wurden die neuen Faktoren mit lateinischen Namen bezeichnet und zwar nach der recessiven Erscheinungsform. Der Faktor der Stämme 411 und 417 wurde mit iucundus (Abkürzung iuc) bezeichnet und der des Stammes 415 mit esculentus (Abkürzung es). Die Konstitution von Stamm 411 und 417 ist

demnach $\begin{matrix} \text{iuc Es} \\ \text{iuc Es} \end{matrix}$ und von Stamm 415 $\begin{matrix} \text{es Iuc} \\ \text{es Iuc} \end{matrix}$.

Von russischen Forschern wurden bald nach den Müncheberger Erfolgen ebenfalls alkaloidfreie Formen von *Lup. angustifolius* aufgefunden (38). SVIRSKII stellte in einem Falle ebenfalls Recessivität und monohybriden Erbgang der Alkaloidfreiheit fest. Dagegen fand FEDOTOV (bei anderem Material? Der Verf.) keine normale Spaltung. Für die F_1 gibt er Dominanz oder Recessivität der Alkaloidfreiheit an, je nachdem ob alkaloidhaltig als Mutter oder als Vater diente. Offenbar hat er aber die Körner untersucht, die direkt aus der Kreuzung hervorgingen. Die Dominanzverhältnisse aber werden erst in der F_1 -Pflanze erkennbar, da alkaloidfreie Pflanzen offenbar nicht die Fähigkeit besitzen, überhaupt Alkaloide auszubilden (36).

Die Kreuzungen von Pflanzen mit verschiedenen Samen- und Blütenfarben haben bei *Lup. angustifolius* trotz der verhältnismäßig hohen Chromosomenzahl auch bereits zur Aufindung einiger *Koppelungen* geführt. So fand HALLQUIST (37) eine fast absolute Koppelung zwischen dem violette Blütenfarbe hervorruhenden Faktor b und dem Farbaufhellungsfaktor f. Eine Koppelung mit etwa 20% Austausch besteht nach demselben Autor ebenfalls zwischen b und dem Faktor v für blaurote Blütenfarbe. Letztere wiederum ist gekoppelt mit f mit einem Austausch von 27%. HALLQUIST schließt daraus auf eine Reihenfolge b-f-v im Chromosom. Richtiger dürfte aber wohl die Folge f-b-v sein, weil die Koppelung b-v enger ist als f-v. Eine weitere wohl absolute Koppelung stellte ROEMER (50) zwischen hellblauer Blütenfarbe und dem Faktor N, der den schwarzen Fleck am Hilum der Samen hervorruft, fest. Unter der Voraussetzung, daß es sich um denselben Faktor f wie bei HALLQUIST handelt, könnte folgende Karte dieses Lupinenchromosoms aufgestellt werden.

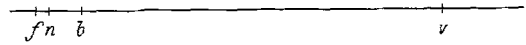


Abb. 1. Chromosom I von *Lup. angustifolius*.

Außer den auf ihren Erbgang bereits untersuchten und deshalb hier aufgeführten Mutationen ist, besonders bei Beobachtung eines größeren Materials, sicher noch eine ganze Reihe weiterer vorhanden. Vor allem gilt dies für die Samenfarbe, aber auch für die übrigen morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Einige solche werden bereits in der angeführten Literatur erwähnt, das Studium ihres Erbganges muß aber späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

b) Die gelbe Lupine (*Lupinus luteus*).

Die gelbe Lupine ist im Vergleich zur schmalblättrigen wesentlich einformiger in der Ausbildung ihrer Merkmale. Das gilt im besonderen von der *Blütenfarbe*, die normalerweise ein dunkles, fast ins Orangefarbene übergehendes Gelb darstellt. Die einzige bisher in der Literatur veröffentlichte Abweichung ist eine schwefelgelbe Blütenfarbe, die aber verschiedentlich beobachtet worden ist (51, 56, 41). In Vermehrungsbeständen von Süßlupine ist sie 1937 an 5 verschiedenen Stellen beobachtet worden. ROEMER (52) stellte fest, daß sich die neue Farbe konstant vererbte und führte Kreuzungen mit normalen Pflanzen durch. Die F_1 war normal gelb und die F_2 spaltete im Verhältnis 3 normalgelb : 1 schwefelgelb bei Beobach-

tung von 25 Individuen. Es liegt also ein einfach recessiver Erbfaktor für schwefelgelbe Blütenfarbe vor, der mit sulfureus (Abkürzung sulf) bezeichnet werde. Außer diesem wurde in Süßlupinezuchtmaterial von TROLL ein neuer Typ gefunden, bei dem sämtliches schwarze Pigment in der sonst normal gefärbten Blüte fehlt, die dadurch ein helleres Aussehen erhält. Die Eigenschaft vererbt sich ebenfalls recessiv (eig. Beob.). F_2 -Auszahlungen wurden jedoch noch nicht ausgeführt.

Die größte Variationsbreite bei *Lupinus luteus* dürfte in der *Farbverteilung der Samen* vorhanden sein. Als normal gilt folgende Zeichnung: Gelbweißer Grund, schwarze Marmorierung in größeren Flecken, deutliche Ausbildung der gelbweißen Sichel um die Samenansatzstelle. Über das Vorkommen von konstant weißkörnigen Sippen berichten als erste NEUBAUER und WITTMACK und neuerdings FEDOTOV (45, '64, 24). Der oben erwähnte Süßlupinezuchtstamm mit rein gelber Blütenfarbe besitzt ebenfalls rein gelbweiße Samen ohne jede Zeichnung, eine Eigenschaft, die sich zugleich mit der Blütenfarbe recessiv verhält. Auch das andere Extrem, schwarze Samenfarbe (mit weißer Sichel), die sich ebenfalls konstant vererbt, wurde verschiedentlich beobachtet. Solche schwarzkörnigen Sorten haben zu Ende des vorigen Jahrhunderts als sogenannte „sibirische“ Lupinen, die verschieden günstige Eigenschaften aufweisen sollten, eine Rolle gespielt (28 u. a.). In einigen Fällen scheint es sich tatsächlich um einen Import einer russischen Sorte gehandelt zu haben, die Mutation ist aber auch verschiedentlich an Zuchtmaterial beobachtet worden (28). Über den Erbgang stellte FRUWIRTH Untersuchungen an, kam jedoch zu keinem klaren Ergebnis, die schwarzsamigen Pflanzen spalteten in der Nachkommenschaft immer wieder normalsamige ab. Es liegen also in diesem Falle mehrere Faktoren oder ein labiler vor. Das Vorkommen einheitlich schwarz gefärbter Sorten läßt aber darauf schließen, daß auch außerdem noch einfache Faktoren für schwarze Färbung der Samen vorhanden sind.

Zwischen diesen Extremen gibt es alle Übergänge (43), die auch verhältnismäßig leicht konstant zu erhalten sind (23 u. a.). Die Unterschiede liegen in der Stärke der schwarzen Marmorierung und in dem Fehlen oder Vorhandensein der Sichelzeichnung. Die schwarze Marmorierung kann bis zu feiner Punktierung zurückgehen (43). KAJANUS (39) studierte als erster die Vererbung eines Typs mit kleinfleckiger Marmorierung und Fehlen der Sichel und stellte Recessivität dieses Merkmales fest.

Ähnliche Unterschiede zeigen auch die 3 gelben Süßlupinenstämme, und zwar besitzt der Stamm 80 normal gefärbte Körner (s. oben), der Stamm 8 helle Körner mit kleinfleckiger Marmorierung und Fehlen der Sichel und bei dem Stamm 102 geht der Schwarzanteil noch mehr zurück als bei dem Stamm 8 (36). Die Kornzeichnung von Stamm 8 dürfte mit der des hellen Typs von KAJANUS übereinstimmen. Eigene Auszahlungen ergaben bei Kreuzung der Stämme 8 und 80 in der F_2 eine Aufspaltung in 613 dunkelkörnig:193 hellkörnig. (Bisher unveröffentlicht.) Die kleinfleckige Marmorierung und das Fehlen der Sichelung beruhen demnach auf der Wirkung eines einfach recessiven Faktors, der mit parvimaclatus (kleinfleckig) bezeichnet werde (Abkürzung parv).

Häufiger wird auch das Auftreten von braun gefärbten Körnern bei *L. luteus* beobachtet. Diese Färbung wird aber rein modifikativ durch äußere Umstände hervorgerufen. Die Nachkommenschaften haben sich in allen Fällen als normalfarbig erwiesen (39 und eig. Beob.).

An sonstigen Abänderungen morphologischer Eigenschaften, deren Erbgang aber noch nicht genau untersucht ist, wurden beobachtet: spiralförmige statt quirlförmiger Anordnung der Blüten, verbunden mit Zwangsdrehung der Blütenachsen (53, 60, 63, eig. Beob. 1937).

Von den physiologischen Eigenschaften ist bei *L. luteus* bisher nur die *Vererbung der Alkaloidfreiheit* bekannt. In den Müncheberger Selektionsversuchen waren seiner Zeit 3 alkaloidfreie Pflanzen gefunden worden, deren Nachkommenschaften mit Stamm 8, 80 und 102 bezeichnet wurden. Die von Verf. und R. v. SENGBUSCH durchgeführten Kreuzungen mit der normal bitteren Ausgangsform ergaben alle eine alkaloidhaltige F_1 . Daraus ist zu schließen, daß die Alkaloidfreiheit recessiv bedingt ist. Die Zahlen für die F_2 sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3. Kreuzungen der Süßlupinenstämme mit der bitteren Ausgangsform.

Art der Kreuzung	Gefunden		Erwartet	
	alk.haltig	alk.frei	alk.haltig	alk.frei
nll ¹ × 8	185	70	191	64
nll × 80 u. reziprok	709	174	662	221
nll × 102	202	82	213	71

¹ nll = normal bitter *L. luteus*.

Demnach ist bei allen 3 Stämmen ein recessiver Faktor wirksam. Es blieb nun zu untersuchen, ob es bei allen derselbe Faktor ist oder nicht. Die Kreuzung der alkaloidfreien Stämme untereinander ergab überraschenderweise bei allen Kombinationen eine alkaloidhaltige F_1 ,

die Ergebnisse der F_2 sind aus Tabelle 4 zu ersehen.

Tabelle 4. Kreuzung der alkaloidfreien Stämme von *L. luteus* untereinander.

Art der Kreuzung	Gefunden		Erwartet bei dihybrider Spaltung	
	alk.haltig	alk.frei	alk.haltig	alk.frei
8 × 80 u. rezipr.	1284	939	1250	973
102 × 8	32	16	27	21
102 × 80	341	287	353	275

Es steht also einwandfrei fest, daß bei allen drei Stämmen ein anderer Faktor die Alkaloidfreiheit bedingt, dieselbe Mutation muß also an drei verschiedenen Stellen des Genoms vor sich gegangen sein. Die Faktoren wurden folgendermaßen bezeichnet: Stamm 8 dulcis (Abkürzung dul), Stamm 80 amoenus (am) und Stamm 102 liber (lib). Jeder Stamm ist homozygot dominant für die Faktoren der anderen beiden Stämme.

In Rußland gelang es ebenfalls, alkaloidfreie Formen von *L. luteus* zu finden (38, 24, 25, 25a). Die Vererbung der Alkaloidfreiheit der einen von

ihnen war mehrere Generationen hindurch konstant, also handelte es sich scheinbar auch hier um einen einfach recessiven Faktor (24).

Koppelungen wurden bisher bei *L. luteus* nicht beobachtet.

c) Die weiße Lupine (*Lupinus albus*).

Die Angaben über Vererbung bei *L. albus* sind infolge des geringen Umfanges der züchterischen Arbeit mit dieser Art noch sehr spärlich. KNAPP (41) gibt an, daß die Fähigkeit zur Bildung von Blütenständen 2. und 3. Ordnung vererbt wird. Desgleichen ist die Zahl der Hülsen je Blütenstand offenbar eine erblich fixierte Eigenschaft. Eigene Zuchtgartenbeobachtungen machen diese Annahme ebenfalls sehr wahrscheinlich. In U. S. A. fand GREB (35), daß in der Länge der Wurzelhärchen und der Schnelligkeit des Wachstums der Keimwurzel selbst genetische Unterschiede bestehen. Kurzes gedrungenes Würzelchen mit sofortiger Ausbildung der Härchen ist recessiv gegenüber langen Würzelchen mit später einsetzender Ausbildung des Haarmantels. Pflanzen des ersterwähnten Typs vererbten ihre

Tabelle 5. Zusammenstellung der bisher bekannten Erbfaktoren.

Art	Eigenschaft	Bezeichnung	Abkürzung	Autor
<i>Lupinus angustifolius</i>	weiße Blüten- und weiße Samenfarbe	r	r	FRUWIRTH, HALLQUIST, ROEMER
	Grundfaktor für Farbausbildung	R	R	HALLQUIST
	Blaurote Blütenfarbe	v	v	HALLQUIST, HACKBARTH
	Violette Blütenfarbe und rostbraune Samenfarbe	b	b	HALLQUIST
	Aufhellung der Blütenfarbe	f	f	HALLQUIST
	Fehlen der Marmorierung der Samen	m	m	FRUHWIRTH, HALLQUIST
	Fehlen des Nabelfleckes	n	n	ROEMER
	Alkaloidfreiheit des St. 411 und 417	iucundus	iuc	HACKBARTH, v. SENGBUSCH
	Alkaloidfreiheit des St. 415	esculentus	es	HACKBARTH, v. SENGBUSCH
	<i>Lupinus luteus</i>	Schwefelgelbe Blütenfarbe	sulfureus ¹	sulf
Kleinfleckige Marmorierung der Körner, Fehlen der Sichel		parvimagulatus ¹	parv	KAJANUS, HACKBARTH
Alkaloidfreiheit des St. 8		dulcis	dul	HACKBARTH, v. SENGBUSCH
Alkaloidfreiheit des St. 80		amoenus	am	HACKBARTH, v. SENGBUSCH
Alkaloidfreiheit des St. 102		liber	lib	HACKBARTH, v. SENGBUSCH
<i>Lupinus albus</i>	Sofortige Ausbildung der Wurzelhärchen, kurze Keimwurzel			GREB
<i>Lupinus mutabilis</i>	weiße Blütenfarbe	niveus ¹	niv	KAJANUS

¹ Vom Verfasser so benannt.

Eigenschaft konstant, die Nachkommenschaft der letzteren spaltete auf im Verhältnis 35:1 normal:23:1 kurz behaart. Es kann eine monofaktorielle Spaltung angenommen werden, jedoch sind die Abweichungen davon ziemlich erheblich.

Von *physiologischen Eigenschaften* erwies sich der Kornertrag als erblich bedingt (41), über die Zahl der mitwirkenden Faktoren ist, wie ja auch bei vielen anderen Kulturpflanzen, noch so gut wie gar nichts bekannt. Die Vererbung der Alkaloidfreiheit scheint wesentlich komplizierter vor sich zu gehen als bei *L. angustifolius* und *L. luteus*. Einfach recessive Bedingtheit liegt jedenfalls sicher wohl nicht vor.

d) *Die veränderliche Lupine (Lupinus mutabilis).*

Das eingangs bei *L. albus* Gesagte gilt in noch verstärktem Maße für *L. mutabilis*. Bisher liegt nur eine Angabe von KAJANUS (40) vor. Sie betrifft die Vererbung der weißen bzw. blauen Blütenfarbe. Die Ernte von 3 blaublühenden Pflanzen ergab bei zweien eine einheitlich blaublühende Nachkommenschaft, bei einer eine Spaltung in 40 blau- und 14 weißblühende Pflanzen. In den Nachkommenschaften weißblühender Pflanzen, die sonst einheitlich weiß waren, traten gelegentlich auch einige blaue auf. Die Prüfung ihrer Nachkommenschaft ergab, daß sie heterozygot waren (456 blau:147 weiß). Als Erklärung kann Rückmutation angenommen werden, wahrscheinlicher ist aber Fremdbestäubung, da keine Isolierung vorgenommen worden war. Weiße Blütenfarbe bei *L. mutabilis* ist demnach einfach recessiv gegenüber blauer Blütenfarbe.

e) *Andere Lupinenarten.*

Die übrigen Arten der Gattung sind in genetischer Hinsicht noch so gut wie gar nicht untersucht. Es wären hier höchstens die Arbeiten von BURLINGAME und SCHUKOWSKI zu erwähnen, die aber fast nur Angaben über die Variationsbreiten verschiedener Merkmale enthalten. Näher untersucht wurden besonders *L. vallicola apricus*, *L. piperemithii* und *L. nanus* (22).

Die Lupinenarten gehören, wie schon mehrfach erwähnt wurde, mit zu den jüngsten Kulturpflanzen und haben auch erst verhältnismäßig wenig züchterische Bearbeitung erfahren. In Anbetracht dieser Tatsache muß festgestellt werden, daß doch schon recht viel über die Vererbung ihrer Eigenschaften bekannt ist, besonders was *L. angustifolius* und *L. luteus* angeht. Bei *L. angustifolius* konnte sogar eine Kopplungsgruppe mit 4 lokalisierten Faktoren nach-

gewiesen werden. Auffällig ist das Vorkommen so vieler einfach recessiver Erbfaktoren, selbst für eine physiologische Eigenschaft wie es die Alkaloidfreiheit ist. Diese Tatsache eröffnet günstige Aussichten für die Kombinationszüchtung, aber auch für weitere genetische Arbeiten mit den Lupinenarten.

Literatur.

I. Cytologie.

1. COOPER, D. C.: Chromosome numbers in the leguminosae. Amer. J. Bot. 23, 231—33 (1936).
2. GEORGEWITSCH, P. M.: Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von *Lup. albus*. Beih. Bot. Zbl. 26 (1906).
3. GOLLMICK, F.: Über Artkreuzungen bei Lupinen. Züchter 9, 65—68 (1937).
4. HEGELMAIER, F.: Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*. Bot. Ztg. 38 (1880).
5. HOFMEISTER, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jb. Bot. 1, 82—190 (1858).
6. KAWAKAMI, S.: Chromosome numbers in Spartinae-Leguminosae. Bot. Mag. 5, 52 (1930).
7. MILOWIDOV, P.: Über einige neue Beobachtungen an den Lupinenknöllchen. Zbl. Bakter. 2. Abt. 68 (1926).
8. SAVČENKO, P. F.: Cytologie einiger Arten der Gattung *Lupinus*. Trudy prikl. Bot. (russ.) 1935, Serie 2, 105. 12. Ref. Herb. Abstr.
9. SCHÜRHOFF, P. N.: Die Cytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926, F. Ehnke.
10. DE SMET: Cellule 1914, 29.
11. STRASBURGER, E.: Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. Bot. Ztg. 38, 845—854 und 858—868 (1880).
12. TISCHLER, G.: Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tab. Biol. IV (1927).
13. TISCHLER, G.: Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tab. Biol. I (1931).
14. TISCHLER, G.: Pflanzliche Chromosomenzahlen, Nachtrag 2. Teil II. Tab. Biol. Period. 6, 57 (1937).
15. TSCHECHEV: Kariostematische Untersuchung der Tribusae Sophorae und Genistae. Veröffentl. Tomsker. Bot. Ges. 3, Nr. 1—2 (1931).
16. TUSCHNJAKOWA, M.: Über die Chromosomen einiger *Lupinus*-Arten. Züchter 7, 169—174 (1935).
17. WINGE, Ö.: Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. Cellule 35 (1925).
18. ZEEUW, J. DE: Recherches sur les noyaux euchromocentriques et leur division (*Lupinus luteus* et *Lupinus hirsutus*). Cellule 44 (1935/36).
19. ZHUKOWSKJ, P.: A contribution to the knowledge of the genus *Lupinus* Tourn. Bull. Appl. Bot 21 (1928/29).

II. Vererbung.

20. BECKER, J.: Über vegetative Bastardspaltung. Z. Züchtg A 8, 402—420 (1922).
21. BRESLAVETZ, L.: Spermatogenesis and fertilization process in some plants in connection with the question of heredity through the plasma. Proc. USSR. Kongr. Genet. Plant. Animal Breeding Leningrad, Vol. II, 1929.

22. BURLINGAME, L.: Variation and heredity in *Lupinus*. Amer. Naturalist **55**, 427—447 (1921) (Ref. Exp. Sta. Rec. **47**, 822).
23. CREBERT, H.: Die Kornfarbe der Hülsenfrüchte und ihre Unterscheidung in genetisch bedingte und durch äußere Einflüsse hervorgerufene. Pflanzenbau **7**, 244—246 (1931).
24. FEDOTOV, V. S.: Breeding alkaloidfree lupine. Semenovodstvo **1934**, 21 (Ref. Herb. Abstr. **5**, 154 (1935)).
25. FEDOTOV, V. S.: Characteristics of low-alkaloid and alkaloidless varieties of lupin. Selekt. Semenovodstvo **1936**, 66—72. Ref. Herb. Abstr. **7**, 217 (1937).
- 25 a. FEDOTOV, V. S. Breeding alkaloidfree lupins from a complex of agriculturally valuable charotten. Selekt. Semenovodstvo **5**, 27—31 (1936).
26. FRUWIRTH, C.: Rote bzw. rosa blühende Lupinensorten. Dtsch. landw. Presse **29**, 4 (1902).
27. FRUWIRTH, C.: Beiträge zu den Grundlagen der Züchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. VI. Hülsenfrüchte. Naturwiss. f. Land- und Forstwissenschaft. **4**, 50—55 und 65—83 (1906).
28. FRUWIRTH, C.: Spaltungen als Folge von Bastardierung und spontaner Variabilität. Arch. Rassenbiol. **6**, 441 (1909).
29. FRUWIRTH, C.: Ein Fall von Knospensvariabilität bei schmalblättriger Lupine. Fühlings landw. Ztg. **61**, 433—44 (1912).
30. FRUWIRTH, C.: Versuche zur Wirkung der Auslese. Z. Züchtg A **3**, 173—224 (1915).
31. FRUWIRTH, C.: Zum Verhalten der Bastardierung spontaner Variationen mit der Ausgangsform. Z. Züchtg A **7**, 66—79 (1919).
32. FRUWIRTH, C.: Die Befruchtungsverhältnisse der gelben Lupine. Ill. Landw. Ztg. **47**, 333 (1927).
33. FRUWIRTH, C.: Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Bd. III, 5. Aufl., 1924.
34. FRUWIRTH-ROEMER: Einführung in die Pflanzenzüchtung. S. 50. Verlag P. Parey.
35. GREB, R. I.: Two genetically different rootlet types in the lupine. J. Hered. **26**, 503—504 (1935).
36. HACKBARTH, J., u. R. v. SENGBUSCH: Die Vererbung der Alkaloidfreiheit bei *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius*. Züchter **6**, H. 11/12 (1934).
37. HALLQUIST, C.: The inheritance of the flower colour and the seed colour in *Lup. ang.* Hereditas (Lund.) **2**, 299—363 (1921).
38. IVANOV, N. N.: Problems of the alkaloidless lupin. Bull. Appl. Bot. **54**, 63 (1932). (Ref. Pl. Br. Abstr. **3**, 125.)
39. KAJANUS, B.: Die Samenrassen von *L. ang.* L. und *L. lut.* L. Z. Abstammungslehre **7**, 235—239 (1912).
40. KAJANUS, B.: Über die Vererbung der Blütenfarbe bei *Lup. mutabilis*, Snet. Z. Abstammungslehre **12**, 56—58 (1914).
41. KNAPP, O.: Die gelbe Lüneburger Lupine. Ill. Landw. Ztg. **47**, 330 (1927).
42. LIENAU: Lupinenzüchtung. Ill. Landw. Ztg. **32**, 155 (1912).
43. LUDEWIG, K., u. J. Voss: Morphologische Studien an Erbsen, Ackerbohnen und Lupinen. Angew. Bot. **18**, 263—337 (1936).
44. MATSUURA, H.: A bibliographical monograph on plant genetics. 1900—1929. Sapporo 1933. Publ. Hokkaido Imp. University.
45. NEUBAUER, H.: Lupinen. Landw. Veruchsstat. **64**, 254—297 (1906).
46. POTRESSOVA, M. A.: Züchtungserfolge an der Zuchtstation Novosybkov mit *L. ang.* L. Proc. USSR. Congr. Pl. and Animal Breeding **1930**, 321—340.
47. ROEMER, TH.: Züchtung alkaloidfreier Lupinen? Landw. Jb. **50**, 433—443 (1916).
48. ROEMER, TH.: Über Lupinenzüchtung. Landw. Ztg. **1919**, 174.
49. ROEMER, TH.: Partielle Variationen mit *Lup. angustifolius*. Z. Abstammungslehre **30**, 296—299 (1923).
50. ROEMER, TH.: Vererbungsstudien mit Lupinen, I. Z. Züchtg A **9**, 271—318 (1924).
51. ROEMER, TH.: Blütenbiologische Forschungen an Kulturpflanzen. Pflanzenbau **12**, 321—340 (1935/36).
52. ROEMER, TH.: Briefliche Mitteilung vom 2. Okt. 1937.
53. SCHMIDT, H.: Teratologische Beobachtungen an einigen einheimischen Pflanzen. Beih. Bot. Zbl. **28**, 301—328 (1911).
54. SCHUKOWSKI, P. M.: Zur Kenntnis der Gattung *Lupinus* Tourn. Bull. Appl. Bot. **21**, 241—294 (1928/29).
55. SEMPOLOWSKI, A.: Über eine neue Lupinensorte (Rote Lupinen). Dtsch. landw. Presse **1901**, 821.
56. SENE, U.: Über Anbau und Züchtung der gelben Lupine. Ill. Landw. Ztg. **47**, 328—330 (1927).
57. SVIRSKII, J. N.: Selection and breeding of alkaloidfree lupins. Semenovodstvo **1934**, 9—12. Ref. Herb. Abstr. **5**, 155 (1935).
58. SYPNIEWSKI, J.: Vererbung der Blütenfarbe bei *Lup. ang.* Pam. Pulaw **6**, 220—252 (1925). Ref. Z. Züchtg **7**, 110—111.
59. SYPNIEWSKI, J.: Les variétés et les races de *Lupinus ang.* L. Mem. l'Inst. Nat. Polonais Ec. rurale Pulawy VI, 1925.
60. VRIES, H. DE: Monographie der Zwangsdrehungen. Jb. Bot. **23**, 11—206 (1892).
61. WESTERGAARD, H. A. B.: Jagttagelser vedsprande Arvelighedsforholdhos Lupin, Heveda og Byg. Tidsskr. Planteavl **26**, 491—510 (1919). Ref. Exp. Sta. Rec. **42**, 133.
62. WESTERGAARD, H. A. B.: Beobachtungen vom Zuchtgarten. Z. Züchtg A. **8**, 192—95 (1922).
63. WITTMACK, L.: *L. luteus* mit abnormem Blütenstande. Verh. bot. Vereins der Provinz Brandenburg **27**, XX (1886).
64. WITTMACK, L.: Handbuch der landwirtschaftlichen Samenkunde. 2. Aufl. Berlin 1922, Verlag P. Parey.