

(Aus der Saatzuchtanstalt Weibullsholm, Landskrona, Schweden.)

Über Genlabilität bei *Pisum*.

Von **Herbert Lamprecht**.

Einleitung.

Unter Genlabilität wird in vorliegender Arbeit der Grad der Mutabilität, also die Mutationsfrequenz eines Gens verstanden. Die hier behandelten Fälle bei *Pisum* beziehen sich, soweit sich ersehen läßt, stets nur auf die Mutation eines einzelnen Gens, ob diese nun in recessiver oder in dominanter Richtung stattfindet.

Über labile Gene liegt eine monographische Zusammenfassung von HANS STUBBE (1933) vor. STUBBE findet es für zweckmäßig, zwischen mutablen Genen und labilen Genen im engeren Sinne zu unterscheiden. Er sagt (l. c.):

„Zur ersten Gruppe gehören Gene, die häufig (gesperrt vom Verf.) zum dominanten oder rezessiven Allel mutieren. Die häufig eintretende Mutation kann dabei innerhalb eines Individuums entweder aus dem rezessiven in den dominanten Status oder umgekehrt aus dem dominanten in den rezessiven erfolgen. Zuweilen kann dies auch wechselnd in einem Individuum bald in den rezessiven, bald in den dominanten Zustand führen. Ferner kann die Mutation in allen Stadien der Ontogenese gleichmäßig auftreten, also schon in jungem, somatischen Gewebe beginnen und schließlich auch jene Zellschichten umfassen, aus denen sich später das generative Gewebe entwickelt. Es können auch bestimmte Stadien der Ontogenese, etwa ganz frühe oder ganz späte bevorzugt werden, so daß also nur das Soma oder nur generatives Gewebe mutiert.“

Von dieser Gruppe von Mutationsfällen mit diskontinuierlichen Übergängen trennt STUBBE scharf die Fälle labiler Gene im engeren Sinne, bei denen, wie er sagt, „die Veränderung eines Gens ganz allmählich, kontinuierlich, erfolgt (gesperrt vom Verf.), um schließlich einem neuen stabilen Endzustand zuzustreben“.

Es erscheint mir kaum möglich, sich STUBBES Definition der ersten Gruppe von Genen, „Gene, die häufig zum dominanten oder rezessiven Allel mutieren“, anschließen zu können. Diese Definition setzt ja voraus, daß man die Gene mit Bezug auf den Grad ihrer Neigung zu mutieren, klassifizieren kann. Die Möglichkeit hierzu mag vielleicht selbstverständlich erscheinen. Versuche zur Feststellung der Mutationsfrequenz eines Gens führen aber recht oft zu dem Ergebnis, daß dieselbe in verschiedenem Material

(Linien mit im übrigen verschiedener genotypischer Konstitution, Populationen aus verschiedenen Kreuzungen usw.) höchst ungleich ist, trotzdem es sich in solchen Fällen um ein und dasselbe Gen handelt. Dies besagt, daß die Mutationsfrequenz stark von der Genengesellschaft abhängig ist, in der sich das in Frage stehende Gen befindet. Besonders scheint Heterozygotie (ein- oder mehrfache) im Vergleich mit Homozygotie die Mutationsfrequenz gewisser Gene erheblich zu erhöhen. Diese Erscheinungen sollen unten durch gewisse meiner Untersuchungsergebnisse näher beleuchtet werden.

Diese starke Abhängigkeit der Mutabilität eines Gens von der Genengesellschaft, in der es sich befindet, hindert also in hohem Grade daran, die Häufigkeit des Mutierens eines Gens als ein Charakteristikum für dasselbe verwenden zu können. Außerdem ist die Mutabilität eines Gens gewöhnlich noch von den Umweltverhältnissen nicht wenig abhängig, wobei von artifizialen Eingriffen (Wärmeschock, Bestrahlung, chemische Behandlung u. dgl.) ganz abgesehen werden kann. Die Häufigkeit des Mutierens eines Gens wird zum unklaren Begriff. Je nach dem Material und den Verhältnissen, unter denen dieses zum Gegenstand eines Studiums gemacht wird, werden die Resultate verschieden ausfallen, und es erscheint nicht unmöglich, für gewisse Gene ganze Serien mit verschiedener Mutationsfrequenz zu bekommen. Teils werden für bestimmte Gene infolge des außerordentlich seltenen Auftretens von Mutationen in gewissem Material solche überhaupt nicht angetroffen werden, teils werden von anderen Genen solche, und zwar in geringer Anzahl, nur in gewissen Kreuzungspopulationen aufgefunden werden, und wiederum andere werden je nach der genotypischen Konstitution des studierten Materials stark verschiedene Frequenzzahlen liefern usw. Man dürfte daher ebenso gut von labilen wie von stabilen Genen, von Mutationsfrequenz bzw. von Genlabilität oder -stabilität sprechen können. Von besonderem Interesse dürften Feststellungen des Zusammenhanges der Mutations-

frequenz mit Veränderungen in der genotypischen Konstitution sein.

Für die zweite Gruppe, „labile Gene im engeren Sinne“, für die eine ganz *allmähliche Veränderung eines Gens* charakteristisch sein soll, werden von STUBBE (l. c.) zwei gut untersuchte Fälle angeführt. Erstens CORRENS' (1919) *albovariabilis*-Form von *Capsella Bursa pastoris*, bei der eine fließende Mutation von rein weißen Sämlingen bis zu rein grünen Individuen hat festgestellt werden können, und zweitens F. A. LILIENFELD^s (1929) *laciniata*-Form von *Malva parviflora*, bei der ein allmählicher, mutativer Übergang von der extremen *laciniata*-Form bis zur Normalform von *Malva parviflora* hat beobachtet werden können.

Daß es sich in diesen Fällen wirklich um eine *allmähliche Veränderung eines Gens* handelt, dürfte wohl zweifelhaft sein. Wir können uns ein Gen als ein Molekül oder als eine Gruppe von Molekülen vorstellen, aber keineswegs als eine geringere Einheit denn als ein Molekül. Und jede Veränderung eines Moleküls in ein anderes (gleichgültig ob isomere oder nicht) repräsentiert eine diskontinuierliche Veränderung. Und gleiches muß auch für eine Gruppe von Molekülen gelten, gleichgültig, ob sich diese aus einheitlichen oder verschiedenartigen Molekülen zusammensetzt und ob die Veränderung ein, mehrere oder alle Moleküle der Gruppe trifft. Eine kontinuierliche Veränderung können wir uns hier überhaupt nicht vorstellen. Was in den beiden von STUBBE angeführten Fällen festgestellt worden ist, entspricht auch nur einer kontinuierlichen Veränderung des Phänotypus, die aber doch nicht einen ebensolchen Schluß auf die gleiche Veränderungsweise des Genotypus gestattet.

Für diese allmählichen, fließenden Veränderungen im Phänotypus sind doch noch andere Erklärungsmöglichkeiten gegeben, von denen ich hier namentlich folgende hervorheben möchte. Zwischen den beiden Extremformen kann eine Reihe von Zwischenformen durch mehrere Allele bedingt sein, die je eine größere Labilität aufweisen. Jede durch ihr bestimmtes Allel bedingte Zwischenform kann überdies eine gewisse Variabilität aufweisen, und wenn noch hinzukommt, was ja sehr oft der Fall ist, daß die heterozygoten Formen mehr oder weniger intermediär sind, dann haben wir eben eine solch ganz kontinuierliche Übergangsserie im Phänotypus zu erwarten. Und dabei braucht die Anzahl der Allelen gar nicht groß zu sein. Es dürften schon drei bis vier genügen, um eine solche Serie realisierbar erscheinen zu lassen.

Bei solchem Mutieren von Zweigen oder anderen Teilen einer Pflanze wäre auch noch an die Möglichkeit zu denken, daß die phänotypische Ausbildung dieser in gewissem Maße durch den Plasmakörper der übrigen Pflanze — mit anderer genotypischer Konstitution — beeinflusst werden könnte. Daß einer solchen allmählichen Übergangsserie im Phänotypus eine Allelenserie zugrunde liegen kann, wird unten bei der Besprechung des einen meiner Fälle gezeigt werden.

In bezug auf die von STUBBE angeführten beiden Fälle sei hier besonders hervorgehoben, daß sie nicht als Genmutationen aufgefaßt werden können. Dies geht schon aus den Äußerungen von CORRENS (1919) und LILIENFELD (1929) hervor, weshalb sie von STUBBE wohl auch in einer besonderen Gruppe, „labile Gene“, angeführt werden.

CORRENS fast seine *albovariabilis*-Sippe von *Capsella* als durch ein „krankes“ Gen bedingt auf, das allmählich Veränderungen erfährt. Später wurde diese Erscheinung richtiger als plasmatische Vererbung gedeutet. LILIENFELD (1929) sagt, daß die seinen Ganzflächigkeitsstufen von *Malva* zugrundeliegenden Änderungen des Idioplasmas keine Gendifferenzen sind, die sich im Lichte von Poly- oder Homomerieerscheinungen auffassen ließen. Er nimmt an, daß es sich um eine in ihrer Konstitution labile Erbanlage handelt, die im Laufe der Ontogenese einem labilen Gleichgewichtszustand zustrebt, was die an ein und derselben Pflanze allmählich auftretenden verschiedenen Blatttypen erklären soll.

Meiner Ansicht nach wird diese letztere Erscheinung besser durch eine Beeinflussung der phänotypischen Manifestation des Genotypus seitens des Plasmas erklärt. Hierbei kann der Genotypus einer solchen Pflanze unverändert bleiben, wogegen das auf diesen Genotypus nicht eingestellte Plasma im Laufe der Entwicklung derselben allmähliche Veränderungen erfährt, durch die nach und nach eine entsprechende Veränderung des Phänotypus (Blatttypenserie) bedingt wird.

Die folgende Darstellung bezieht sich ausschließlich auf Mutationen einzelner Gene bei *Pisum*. Es werden drei Eigenschaftspaare behandelt: 1. Purpurviolette — grüne Hülsenfarbe; die Allelenserie *Pur-pur_a-pur_b-pur*; 2. Kneifelerbse — Zuckereerbse; das Genpaar *V-v* und 3. Samenschale über der Radicula nicht bzw. ockergelb gefärbt; das Genpaar *Gl-gl*.

Die Mutationsfrequenz in der Allelenserie $Pur \rightarrow pur_a \rightarrow pur_b \rightarrow pur$.

Die purpurviolette Hülsenfarbe bei *Pisum* ist seit langem bekannt. Kreuzungsergebnisse veröffentlichte erstmalig v. TSCHERMAK (1912), der Dominanz von Purpurviolett über Grün und in F_2 Spaltung nach 49 Violett : 35 Grüne fand. Er nahm als Erklärung dieses Verhältnisses bifaktorielle Spaltung nach 9 Violett : 7 Grün an. VILMORIN (1913) hatte bereits mitgeteilt, daß er in einer solchen Kreuzung Spaltung nach 3 Violett : 1 Grün gefunden hatte; doch wurden keine Zahlen erwähnt.

Gestützt auf v. TSCHERMAKs Resultate hat WHITE (1917) die angenommenen zwei Gene mit den Symbolen P_1 und P_2 belegt. Die Wahl dieser Symbole ist eine unhaltbare, da WHITE in derselben Arbeit das eine Gen für Ausbildung von Hülsenmembran mit P bezeichnet. Allele einer Allelenserie sind zweckmäßig durch Indices voneinander zu unterscheiden, verschiedene Gene dagegen durch verschiedene Symbole. Ich bezeichnete daher (LAMPRECHT 1938) das Gen für Purpurviolettfärbung der *Pisum*-Hülse mit dem Symbol Pur . Da das Vorhandensein von zwei Genen für diese Eigenschaft wegen der oft starken Mutationsfrequenz nach grüner Hülsenfarbe noch nicht erwiesen ist, benutze ich einstweilen auch nur ein Symbol. WINGE (1936) benutzt in seiner Arbeit durchweg das Symbol P_2 , ohne jedoch durch Kreuzung mit P_1 -Linien gezeigt zu haben, daß wirklich ein zweites Gen vorhanden ist. Durch die Liebesswürdigkeit von Professor WINGE habe ich Material seiner P_2 -Linien, Nr. 8 und 13, erhalten und Kreuzungen mit meiner aus der alten Sorte Purpurviolettschotige von Haage & Schmidt in Erfurt erhaltenen Linie ausgeführt. Diese zeigten keine Ausspaltung von pur -Individuen und sprechen demnach auch nicht für das Vorhandensein von zwei Genen für diese Eigenschaft.

LOCK (1907) unterschied in F_2 einer Kreuzung Violetthülsig \times Grünhülsig fünf verschiedene Typen: Grün, Purpur mit grünen Rändern, Grün mit Purpurrändern und Grün mit schwach Purpur Anflug. Die purpurviolette Farbe zeigte also eine starke Variation in ihrer Ausbreitung. Spaltungszahlen wurden nicht angegeben.

FRUWIRTH (1915) fand gleichfalls eine solche Variation mit mehr oder weniger starker Ausbreitung der Violettfärbung. Auch auf einer einzelnen Pflanze konnte verschiedene Ausbreitung beobachtet werden. FRUWIRTH betrieb jahrelang Ausleseversuche, um konstant violett-

hülsige bzw. grünhülsige zu erhalten. Er bekam nach vierjähriger Auslese konstant violetthülsige Linien. Dagegen gaben die „fast grünhülsigen“ Pflanzen auch bei achtjähriger Auslese niemals ganz rein grünhülsige Nachkommen, sondern es traten stets wiederum Individuen mit mehr oder weniger Violettanflug auf.

WINGE (1936) verwendete zu seinen Kreuzungen zwei Pur -Linien (Nr. 8 u. 13). Über eine eventuelle Mutationsfrequenz dieser wird nichts mitgeteilt. Aber in bezug auf die Kreuzungen wird erwähnt, daß der Effekt von Pur (P_2 bei WINGE), d. h. die Ausbildung der Purpurfärbung der Hülsen, sehr variabel ist. WINGE machte eine wichtige Beobachtung für die Beurteilung dieser Eigenschaft, indem er fand, daß bei Pur -Pflanzen auch bei fehlender Purpurfärbung der Hülsen der Funiculus purpurgefärbt ist. Ferner wurde starke Koppelung zwischen Pur und dem Gen D (Ausbildung eines anthocyanfarbigen Ringes um die Basis der Stipeln) festgestellt.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß es anscheinend sowohl Linien mit konstant purpurfarbigen Hülsen (FRUWIRTH) sowie solche mit allen Übergängen zu grünen Hülsen (LOCK, FRUWIRTH, WINGE) gibt. Konstant rein grünhülsige Linien scheinen nicht erhalten worden zu sein.

Mein eigenes Ausgangsmaterial stammt aus einer von Haage & Schmidt in Erfurt 1927 eingekauften Probe der Sorte Purpurviolettschotige. Die aus dieser erhaltenen Pflanzen hatten teils nur ganz purpurviolette Hülsen, teils trugen sie Hülsen mit allen Übergängen von abnehmender Ausbreitung der Violettfärbung bis zu rein grünhülsigen. Das Material wurde pflanzenweise geerntet und während fünf Jahren wurde versucht, Typen mit verschiedener Ausbreitung der violetten Farbe konstant zu erhalten. Dies hatte sich als unmöglich erwiesen; die Nachkommen von ganz violetthülsigen Pflanzen enthielten stets wiederum solche mit teilweise violetten bis zu rein grünen Hülsen, und die rein grünhülsigen gaben stets wiederum zum Teil Pflanzen, deren Hülsen eine gewisse Violettfärbung zeigten. Ganz oder überwiegend violettfarbige sind in letzterer Gruppe nicht aufgetreten. — Da also die Nachkommen von Pflanzen mit ausschließlich ganz purpurfarbigen Hülsen stets zu mehr oder weniger großem Teil aus solchen mit teilweise grünen Hülsen bestanden, aber umgekehrt unter den Nachkommen der letzteren niemals Individuen mit nur ganz purpurfarbigen Hülsen erhalten wur-

den, kann mit Sicherheit angenommen werden, daß es sich nicht ausschließlich um eine phänotypische Variation handeln kann, sondern daß den in Rede stehenden Erscheinungen auch genotypische Veränderungen zugrunde liegen müssen. Zur Feststellung der letzteren wurden teils die Pflanzen nach der Ausbreitung der Purpurfarbe auf fünf verschiedene Klassen verteilt und die Nachkommen von Pflanzen jeder solchen Klasse abermals nach demselben Schema beurteilt, teils wurden Kreuzungen mit *Pur*-Pflanzen ausgeführt und in gleicher Weise auf die Veränderlichkeit bzw. Konstanz der Purpurfarbe untersucht.



Abb. 1. Vier Hülsen der in der Allelenserie *Pur-pur_a-pur_b-pur* stark mutierenden Linie 151. Die beiden linken Hülsen haben die Konstitution *pur_a*, die beiden rechten *pur_b*.

Die Beurteilung erfolgte wie folgt:

- v* = Pflanzen mit ausschließlich ganz purpurfarbigen Hülsen;
- r* = Pflanzen, bei denen die große Mehrzahl der Hülsen zu mehr als 50% der Oberfläche purpurfarbig ist (selten einzelne Hülsen mit etwas geringerer Ausbreitung);
- r* = Pflanzen, deren sämtliche Hülsen Purpurfärbung in einer Ausbreitung von Spuren bis zu höchstens 50% (selten etwas mehr) der Oberfläche zeigen;
- r+a* = Pflanzen, bei denen die Mehrzahl der Hülsen wie bei *—r*-Pflanzen gefärbt sind, die aber überdies noch rein grüne Hülsen tragen;
- a+—r* = Pflanzen, bei denen die Mehrzahl der Hülsen rein grün ist, die übrigen aber Färbung wie *—r*-Pflanzen aufweisen;
- a* = Pflanzen mit rein grünen Hülsen.

Abb. 1 zeigt die Art der Verteilung der Purpurfarbe auf den Hülsen. Pflanzen, die sowohl ganz purpurfarbig wie rein grüne oder sehr wenig purpurfarbig Hülsen tragen oder mit Zweigen, die typisch verschiedenfarbige Hülsen tragen, sind nicht angetroffen worden. Chimären scheinen demnach nicht vorzukommen. Die wenigen Pflanzen, bei denen außer rein grünen bzw. wenig purpurfarbigen Hülsen noch die eine oder

andere Hülse mit mehr als 50% Purpurfärbung vorgekommen ist, wurden als *a+—r+r* bezeichnet. Da ihre Nachkommenschaft aber gleiche Zusammensetzung zeigte wie die von *a+—r* bzw. *a+r*-Pflanzen, wurden sie bei der Auswertung der Ergebnisse als solche gerechnet.

Die von WINGE gemachte Beobachtung, daß grünhülsige *Pur*-Pflanzen purpurfarbigen Funiculus haben, kann ich bestätigen. Darüber hinaus konnte als neu festgestellt werden, daß im Gen *oh* recessive und im Grundgen für Farbausbildung *A* dominante Pflanzen bräunlichroten Funiculus haben. Solche *oh*-Pflanzen lassen sich aber stets als solche erkennen; teils durch die abweichende Farbe, teils dadurch, daß bei grünhülsigen *Pur*-Pflanzen nur der der Hülse zugekehrte Teil des Funiculus stark gefärbt ist, der dem Samen zugekehrte dagegen gewöhnlich rein grün erscheint, während bei *oh*-Pflanzen der ganze Funiculus bräunlichrot erscheint.

In bezug auf die nun mitzuteilenden Ergebnisse ist hervorzuheben, daß sämtliche auf die Nachkommen einer einzigen *Pur*-Pflanze, Linie Nr. 151, zurückgehen, die aus der früher erwähnten Sorte Purpurviolettshotige ausgelesen worden ist. Von Generation zu Generation wurden stets von neuem Pflanzen mit nur ganz purpurfarbigen Hülsen ausgewählt, um diese Eigenschaft rein beizubehalten. Die Nachkommen solcher Pflanzen zeigten von Jahr zu Jahr gut übereinstimmende Mutationsfrequenz von *v* nach *a*-Pflanzen, wobei — wie bereits erwähnt — anscheinend alle Übergänge auftraten. Tabelle 1 zeigt die Zusammensetzung der Nachkommenschaften nach Aussaat der verschiedenen Hülsentypen laut dem vorstehenden Klassifikationsschema.

Die in Tabelle 1 angeführten Zahlen beziehen sich auf die Ergebnisse eines Jahres. Die Versuche wurden drei Jahre hindurch, insgesamt mit etwas über 3000 Pflanzen, ausgeführt und gaben untereinander gut übereinstimmende Resultate. Die Zahlen von Tabelle 1 sind in Tabelle 2 in Prozente umgerechnet wiedergegeben. Die beiden Tabellen zeigen, daß das ganze Material hinsichtlich seiner Mutabilität in drei recht gut gegeneinander abgegrenzte Reaktionstypen eingeteilt werden kann, nämlich:

1. Pflanzen mit ausschließlich ganzfarbigen, stark purpurvioletten Hülsen (*v*). Diese mutieren zu etwa ein Drittel (33,5%); ihre Nachkommen

Tabelle 1. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft nach den verschiedenen Typen von Verbreitung der Purpurfärbung auf den Hülsen.

Nachkommen nach	Anzahl Familien	Ausbreitung der Purpurfarbe						Summe Pflanzen
		r	r	-r	r+a	a+-r	a	
r	9	109	20	5	4	19	7	164
r	6	3*	47	6	9	17	7	89
-r	13	—	5*	6	2	94	76	183
r+a	13	—	5*	6	9	111	79	210
a+-r	27	—	2*	6	14	225	164	411
a	7	—	2*	6	7	60	43	118

Tabelle 2. Die prozentuelle Verteilung der Nachkommen verschiedener Farbausbreitungstypen.

Nachkommen nach	Prozent Pflanzen vom Typus						Summe %
	r	r	-r	r+a	a+-r	a	
r	66,5	12,2	3,0	2,4	11,6	4,3	100,0
r	3,4*	52,8	6,7	10,1	19,1	6,7	100,0
-r	—	2,7*	2,8	1,1	51,7	41,7	100,0
r+a	—	2,4*	2,8	4,3	52,9	36,7	100,0
a+-r	—	0,5*	1,4	3,4	54,8	39,9	100,0
a	—	1,7*	5,0	5,9	50,9	36,5	100,0

gehören zu etwa zwei Drittel wieder dem Elterntypus an, etwa 12% stimmen mit dem als r bezeichneten Typus überein, bei dem die Hülsen teilweise grün, aber noch zu mehr als die Hälfte purpurfarbig sind; der Rest, etwa 21%, hat Hülsen, die von rein grün bis zu purpurfarbig variieren.

2. Pflanzen mit durchweg teilweise purpurfarbigen Hülsen (r), bei denen die Farbausbreitung von 50—100% variiert; diese geben Nachkommen mit etwa 56% ebensolchen Pflanzen, während etwa 44% geringere Ausbreitung der Farbe zeigen oder rein grüne Hülsen haben:

3. Pflanzen mit weniger als zur Hälfte purpurfarbigen oder rein grünen Hülsen (die Typen -r, r+a, a+-r und a); beide können auf derselben Pflanze vorkommen. Tabelle 1 und 2 zeigen klar, daß eine Unterteilung der Pflanzen dieser Gruppe in bezug auf die Ausbreitung der Purpurfarbe der Hülsen, nämlich in die vier Typen -r, r+a, a+-r und a, keinen sicheren Einfluß auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft in genannter Hinsicht gehabt hat. Die Prozente, in denen jeder der vier Typen auftritt, sind dieselben geblieben. Natürlich gibt es eine gewisse, geringere Variation, die auf Umweltverhältnisse (Ernährung, Belichtung u. a.) zurückzuführen sein dürfte. So sind in den Tabellen in den ersten zwei Kolonnen 5 von 0,5 bis 3,4% variierende Werte mit einem * bezeichnet worden. Diese Abweicher in der

Richtung nach größerer Ausbreitung der Purpurfarbe als bei den betreffenden Elternpflanzen sind als umweltbedingt aufzufassen, was ihre Nachkommen bewiesen haben, die zeigten, daß sie genotypisch in die nächste Kolonne, also mit geringerer Ausbreitung der Purpurfarbe, einzureihen gewesen wären. — Hier verdient erwähnt zu werden, daß unter den über 3000 Nachkommen einer Pflanze von L. 151 drei angetroffen worden sind, bei denen der Funiculus grün und nicht purpurfarbig war; die Mutation scheint demnach in seltenen Fällen bis zu vollständiger Recessivität gehen zu können.

Die oben mitgeteilten Resultate dürften zu der Annahme berechtigen, daß das Auftreten von Purpurfarbe auf den Hülsen von *Pisum sativum* in seiner verschiedenen Ausbreitung genetisch durch eine Serie von vier Allelen bedingt wird. Diese bezeichne ich (wie schon früher, LAMPRECHT 1938, kurz mitgeteilt) mit den Symbolen *Pur* — *pur_a* — *pur_b* — *pur*. Die Wirkung der einzelnen Allelen kann kurz folgendermaßen charakterisiert werden:

- Pur* = nur ganz purpurfarbige Hülsen (oben r);
- pur_a* = zum größeren Teil purpurfarbige Hülse (oben r);
- pur_b* = zum kleineren Teil purpurfarbige oder auch grüne Hülsen (oben -r, r+a, a+-r, a);
- pur* = nur rein grüne Hülsen.

Die Purpurfarbe kann auch als purpurviolett bezeichnet werden; sie hat einen blauen Anflug, der durch die Wachsigkeit der Hülsen bedingt wird. Bei Pflanzen, die im Gen *wa* bzw. *wb* für die Ausbildung von Wachs recessiv sind, ist die Farbe klar purpur. Bei Pflanzen, die im Gen *gp* bzw. *o* recessiv sind und daher ohne *Pur* gelbe bzw. grünlichgelbe Hülsen hätten, bedingt *Pur* lilarote Farbe. Nur bei *pur*-Pflanzen, die also stets grüne Hülsen haben, ist auch der Funiculus grün; bei den anderen drei Allelen ist er purpurfarbig.

Die durch die Allelen *pur_a* und *pur_b* bedingte Hülsenfärbung zeigt, wie wir gesehen haben, eine erhebliche phänotypische Variation in ihrer Ausbreitung. Es kommen alle Übergänge von fast ganz purpurfarbigen bis zu rein grünen Hülsen vor. Deshalb war die Feststellung der Allelen auch erst durch ein Studium der Nachkommen verschiedener Farbausbreitungstypen möglich.

Die Mutationsfrequenz ist in dieser Allelenserie in der studierten Linie eine außerordentlich große; so mutierten *Pur*-Pflanzen zu etwa ein Drittel nach *pur_a* und *pur_b*. Die Mutation blieb nicht beim nächsten Allel stehen, sondern ging in etwa 20% zu *pur_b*. Das Allel *pur_a*

mutierte sogar in einer Frequenz von etwa 40% zu pur_b . (In meiner früheren Mitteilung wurde auch von Mutationen nach pur gesprochen; dies hat nunmehr keine Gültigkeit. Es beruht darauf, daß das damalige Material noch nicht auf die Funiculusfarbe untersucht worden ist.)

In bezug auf den Zeitpunkt der Mutation dürfte man, da Chimären nicht angetroffen worden sind, damit zu rechnen haben, daß diese nicht im somatischen, sondern im oder bei der Bildung des generativen Gewebes stattfindet. Die im vorliegenden Material gefundenen Mutationsfrequenzen werden natürlich in solchem mit anderer genotypischer Konstitution im übrigen stark abweichen können, wofür z. B. schon die Angabe von FRUWIRTH (1915) spricht, daß er konstant violethülige Linien erhalten hat. Aufschluß hierüber wird namentlich Kreuzungsmaterial geben können.

Kreuzungsergebnisse mit der Pur-Linie 151. Gestützt auf die Ergebnisse der Mutabilitätsuntersuchungen mit dieser Linie kann die Zusammensetzung von D_1 , D_2 usw. annähernd berechnet werden. Hierbei wird vorausgesetzt, daß sich die Pflanzen mit den verschiedenen Allelen gleich stark vermehren. Tabelle 3 zeigt eine solche Berechnung.

Tabelle 3. Approximative Berechnung der prozentuellen Zusammensetzung von D_2 und D_3 nach Pur-Pflanzen von Linie 151.

	Nachkommen des Allels	Prozent Pflanzen mit dem Allel			Summe
		Pur	pur_a	pur_b	
D_1	Pur	66,5	12,2	21,3	100,0
	Pur	44,2	8,1	14,2	66,5
	pur_a		6,9	5,3	12,2
	pur_b			21,3	21,3
D_2	Summe	44,2	15,0	40,8	100,0
	Pur	29,4	5,4	9,4	44,2
	pur_a		8,4	6,6	15,0
D_3	pur_b			40,8	40,8
	Summe	29,4	13,8	56,8	100,0

In Kreuzungen repräsentieren die Elternpflanzen, auf denen die Befruchtungen ausgeführt werden D_1 ; die F_1 -Generation entspricht D_2 und $F_2 = D_3$. Wenn man überdies, wie in den zu erwähnenden Kreuzungen, mit einer Ausspaltung von 25% pur -Pflanzen zu rechnen hat, ist folgende Zusammensetzung der F_2 -Generation zu erwarten:

22,1% Pur , 10,3% pur_a , 42,6% pur_b und 25% pur .

Dies wird aber offenbar nur eintreffen können, wenn die verschiedene genotypische Konstitution der F_1 - und F_2 -Pflanzen keinen Einfluß

auf die Mutationsfrequenz in der Pur -Allelenserie von Linie 151 hat.

Kreuzung Nr. 208 wurde ausgeführt zwischen L. 151 und L. 58. Letztere stammt aus der Zuckerbrecherbse Graue Posthörnchen. L. 58 unterscheidet sich von L. 151 hauptsächlich in den Genen M , Samenmarmorierung, v , Hülsen ohne Membran, n , Dickwandigkeit der Hülsen und pur , grüne Farbe derselben. Mit Hinblick auf den Vergleich der Pur -Mutabilität in dieser Kreuzung und Kreuzung Nr. 237 sowie der Linie 151 sei hervorgehoben, daß die Umweltverhältnisse, soweit möglich, dieselben gewesen sind. F_1 und F_2 sind nebeneinander in den gleichen Jahren aufgezogen worden.

F_2 von Kreuzung Nr. 208 bestand aus 958 Individuen. Diese verteilten sich, ausgerechnet in Prozent folgendermaßen auf die drei Gruppen Pur , pur_a sowie $pur_b + pur$. Letztere müssen vereint angeführt werden, da die Funiculusfarbe nicht untersucht worden ist.

Gefunden:	Pur	pur_a	$pur_b + pur$
Anzahl Pflanzen	398	41	519
In Prozenten	41,6%	4,3%	54,1%
Erwartet laut Berechnung.	22,1%	10,3%	67,6%

Die Unterschiede zwischen den gefundenen und erwarteten Werten sind beträchtlich. Eine Berechnung von D/m für die Abweichungen von den erwarteten Individuenzahlen ($n = 958$) ergibt für Pur 14,4, für pur_a 6,1 und für $pur_b + pur$ 8,8. Für alle drei Gruppen von Pflanzen bestehen demnach statistisch vollkommen sichere Unterschiede, die dafür sprechen, daß die Mutabilität in der Pur -Allelenserie von Kreuzung Nr. 208 erheblich geringer ist als die der Pur -Elternlinie Nr. 151. Die Ursache hierfür kann der veränderten Genengesellschaft zugeschrieben werden. Eine weitere Bestätigung für diese Erscheinung erbrachte die fortgesetzte Auslesearbeit mit Pur -Pflanzen in F_3 usw. So wurden nach einer Pur -Familie der F_3 in F_4 Familien erhalten, die in bezug auf die in Rede stehende Allelenserie folgende Zusammensetzung zeigten:

- 5 Familien mit zusammen 97 Pflanzen rein Pur ;
- 3 Familien mit zusammen 58 Pflanzen 47 Pur ,
11 pur_a ;
- 4 Familien mit zusammen 76 Pflanzen 59 Pur ,
9 pur_a , 8 pur_b .

Eine Pur -Pflanze der in F_4 diesbezüglich einheitlichen Familien gab in F_5 40 Pflanzen mit ausschließlich ganz purpurfarbigen Hülsen. Diese Linie ist von der Elternlinie Nr. 151, die von Generation zu Generation durchschnittlich zu etwa 33% mutierte, zweifellos sehr stark verschieden. D/m beträgt für die Abweichung von den erwarteten 33% 4,5.

Kreuzung Nr. 237 wurde ausgeführt zwischen L. 151 und L. 232 und spaltete, abgesehen von quantitativen Eigenschaften in den Genen *s*, verklebte Samen, *F*, punktierte Samenschale, *b*, Blütenfarbe, *k*, gekielte Flügel, *wb*, fast wachslöse Blätter, *st*, reduzierte Stipel und *pur*, grüne Hülsenfarbe. Für die *Pur*-Allelenserie ergaben sich folgende Zahlen (die Funiculusfarbe ist auch hier noch nicht untersucht worden) in F_2 ($n = 470$).

Gefunden:	<i>Pur</i>	<i>pur_a</i>	<i>pur_b</i> + <i>pur</i>
Anzahl Pflanzen	91	26	353
In Prozenten	19,4 %	5,5 %	75,1 %
Erwartet laut L 151	22,1 %	10,3 %	67,6 %
D/m =	-1,45	-3,35	+3,46

Die Ergebnisse dieser Kreuzung stimmen einigermaßen mit der Mutabilität der Elternlinie Nr. 151 überein. Nur die Mutationsfrequenz nach *pur_b* scheint in der Kreuzung deutlich größer gewesen zu sein. Doch ist dies nicht als ganz sicher zu betrachten, da auf die Zahl für *pur_b* + *pur* auch Abweichungen vom monohybriden Spaltungsverhältnis 3 (*Pur* + *pur_a* + *pur_b*) : 1 *pur* einen gewissen Einfluß haben könnten.

Über die Mutationsfrequenz im Genpaar *V-v*.

Für die Ausbildung der starken Membran in Hülsen von Kneifelerbsen sind die beiden Gene *P* und *V* in ihrer dominanten Form verantwortlich. *PPVV* entspricht also homozygoten Kneifelerbsen; die drei übrigen Formeln *PPvv*, *ppVV* und *ppvv* entsprechen Zuckererbse. Bei *PPvv* haben die Hülsen auf der Innenseite dünne, gewöhnlich zerstreut liegende, mitunter auch zusammenhängende Membranflecken, bei *ppVV* haben die Hülsen normal einen 2—3 mm breiten Membranstreifen jederseits der Bauchnaht und *ppvv*-Hülsen sind ohne jede Spur von Sklerenchymelementen in der Wand (näheres über Varianten dieser Typen von Zuckererbse siehe LAMPRECHT 1938).

Daß bei der Vermehrung vieler Sorten von Zuckererbse spontan Kneifelerbsen auftreten können, ist den praktischen Züchtern seit langem bekannt. Diese züchterisch unerwünschte Erscheinung beruht auf deutlicher Neigung des recessiven Gens *v* nach *V*, also in dominanter Richtung, zu mutieren. Bei Zuckererbse der Formel *ppVV* scheint, soweit bisher bekannt, noch kein sicheres Auftreten von Kneifelerbsen durch Mutation von *p* → *P* beobachtet worden zu sein. Die Mutation von *v* → *V* scheint jedoch laut mehrfachen eigenen

Beobachtungen ebenso leicht in *PPvv*- wie in *ppvv*-Linien aufzutreten.

WELLENSIEK (1929) studierte eine Kreuzung (Nr. 4) *PPVV* × *PPvv*, die, wie erwartet, monohybrid nach 3 *V* : 1 *v* spaltete. Unter den 30 Nachkommen einer F_5 -Pflanze, die einer einheitlichen *PPvv*-Familie entstammte, befand sich eine, die sowohl Hülsen mit wie ohne Membran trug. Die Samen dieser wurden hülsenweise geerntet. Die 130 Nachkommen bestanden aus 112 mit geschrumpften, 7 mit glatten Hülsen und 11 trugen beide Hülsentypen. Merkwürdigerweise fand WELLENSIEK keinen sicheren Zusammenhang zwischen dem Hülsentypus und den Nachkommen.

Vielleicht ist diese letztere Erscheinung auf Klassifikationsschwierigkeiten im Zusammenhang mit modifikativ verschiedener Ausbildung der Hülsenwand zurückzuführen. Selbst habe ich bei Kneifelerbsen mehrmals so schlecht ausgebildete Membran beobachtet, daß man in bezug auf die Klassifikation derselben als *PPVV*-Typus im Zweifel sein kann. Die Nachkommen haben aber stets bestätigt, daß es sich doch um diesen Typus gehandelt hat. Seltener zeigen *PPvv*-Typen so stark entwickelte Membran, daß sie als Zwischentypen von *PPVV* und *PPvv* aufgefaßt werden können; das Aussehen von *PPVV*-Typen erreichen sie jedoch niemals. *PPVV*-Typen mit schwacher Membran werden vor allem bei schwacher Entwicklung, wie z. B. am Gipfel der Pflanze gefunden. — Konstante Kneifelerbsen erhielt WELLENSIEK erst im zweiten Jahr nach Anbau der 130 Pflanzen.

In einem anderen Fall fand WELLENSIEK in einer während 6 Jahren konstanten Linie von „Reuzenboterpeul“ (die gebaute Anzahl Pflanzen ist allerdings nicht angegeben) eine solche mit starker Hülsenmembran, die dann konstante Nachkommen gab.

Selbst wurde von mir durch viele Jahre eine Anzahl von 5—15 *PPvv*-Linien jährlich aus Züchtungsmaterial zu Versuchszwecken vermehrt, wobei sich die Individuenzahl je Linie zwischen 500 und 2000 hielt. Sämtliche wurden individuell beurteilt. Es zeigte sich, daß man auch in Linienmaterial unter den hiesigen Verhältnissen kaum unter einen Mutationsprozent von etwa 2‰ für *v* → *V* gelangen kann. Hierbei wurden natürlich stets Familien ausgelesen, die ganz frei von solchen Mutationen waren. Die höchste Mutationsfrequenz dürfte in solchem Material bei etwas über 1% liegen. Diese Grenzen für die Mutabilität von *v* → *V* waren auch gewöhnlich für Kreuzungsmaterial

charakteristisch. In einzelnen Fällen wurden sie jedoch erheblich nach oben überschritten. Ein Beispiel hierfür sei angeführt.

Kreuzung Nr. 48 wurde ausgeführt zwischen L. 9 der rotblütigen Zuckererbse Goliath und L. 165 aus einer hohen Zuckermarkerbse. Letztere stammt aus F_5 einer Kreuzung $PPVV \times PPvv$ und ihre Aszendenten waren in den letzten 3 Generationen vom $PPvv$ -Typus. Beide Eltern gehörten demnach dem $PPvv$ -Typus an. Auch F_1 war einheitlich von diesem Typus. Die zweite Generation bestand aus 15 Familien mit zusammen 443 Pflanzen. Drei dieser Familien enthielten Pflanzen mit $PPVV$ -Hülsen. In zwei gab es je eine Pflanze, die außer $PPVV$ -Hülsen 1 bzw. 2 Hülsen vom $PPvv$ -Typus trugen. Die dritte Familie hatte folgende Zusammensetzung:

30	Pflanzen	nur	mit	$PPvv$ -Hülsen;
11	„	„	„	$PPVV$ -Hülsen;
24	„	mit	sowohl	$PPvv$ - wie $PPVV$ - Hülsen.

Die letztgenannten 24 Pflanzen gaben insgesamt 180 Hülsen, von denen nicht weniger als 77, das sind 42,8%, dem $PPVV$ -Typus angehörten. Zur Kontrolle wurden in F_3 25 Pflanzen dieser Familie studiert, und zwar wurden die Samen der $PPVV$ -Hülsen von 19 der 24 Mosaikpflanzen, die von 2 $PPVV$ -Pflanzen und die von 5 $PPvv$ -Pflanzen gesät. Es ergab sich folgendes:

Die 19 Familien nach $PPVV$ -Hülsen der Mosaikpflanzen bestanden aus 7 Familien mit 67 Pflanzen mit nur $PPVV$ -Hülsen; 12 Familien spalteten nach 119 $V:45 v$, also nach 3:1 mit $D/m = 0,72$. Die eine Familie nach einer $PPVV$ -Pflanze war konstant, die andere spaltete nach 12 $V:5 v$, also wahrscheinlich auch monohybrid. Von den 4 Familien nach $PPvv$ -Pflanzen war nur eine konstant, während die 3 übrigen unter 37 Pflanzen wieder 7 mit $v \rightarrow V$ -Mutationen zeigten. — Noch in zwei weiteren Kreuzungen wurden ähnliche Verhältnisse, wenn auch nicht ganz so hohe Mutationsfrequenz von $v \rightarrow V$ gefunden.

Die mitgeteilten Resultate dürften mit großer Deutlichkeit für die starke Abhängigkeit der Mutabilität von $v \rightarrow V$ von der Genengesellschaft sprechen. Die größte Mutationsfrequenz scheint in gewissen Kreuzungen, also bei bestimmten Heterozygotieverhältnissen aufzutreten. Im Gegensatz zu der hierbei außerordentlichen Zunahme der Mutationsfrequenz ergab sich die Möglichkeit, dieselbe in Linien durch fortgesetzte Auslese bis auf $1-2\%$ herabzudrücken.

Über die Mutation von $Gl \rightarrow gl$.

Bei *Pisum*-Samen mit gefärbter Testa, also bei der Konstitution AZ , bedingt das recessive Gen gl ockergelbe Färbung an der Stelle der Radikula. Bei marmorierter Testa, d. h. Dominanz im Gen M , ist die Wirkung von gl nicht oder schwer feststellbar. Das Gen Gl ist mit B ziemlich stark gekoppelt, was schon von H. u. O. TEDIN (1928) festgestellt worden ist. Ich kann dies durch neue, noch unveröffentlichte Untersuchungen bestätigen, die für $Gl-B$ ein Crossingover von etwa 10% ergeben haben. Die Koppelung $Gl-M$ ist schwach. Gl gehört demnach zur Koppelungsgruppe $Uni-M-Mp-St-B$ (LAMPRECHT 1933) und liegt zwischen B und St .

Schon in einer früheren Arbeit (LAMPRECHT 1937), die das Gen Gl übrigens näher behandelte, wurde mitgeteilt, daß in F_4 bzw. F_5 meiner Kreuzung Nr. 59 je einmal eine Pflanze mit dem recessiven Gen gl aufgetreten ist. Daß es sich um eine Recessivmutation handelte, wurde dort gezeigt. In dieser Kreuzung spalteten von der oben genannten Koppelungsgruppe noch die Gene Uni , M und B . Die Mutation von $Gl \rightarrow gl$ trat in dieser Kreuzung unter etwa 2300 Samen (= 1400 Pflanzen in F_4 und 900 Pflanzen in F_5) zweimal auf, was einer Häufigkeit von etwa 1% entspricht. Seither ist diese Mutation in noch zwei Kreuzungen mit zusammen 1400 Individuen, die gleichfalls in M und B spalteten, dreimal aufgetreten. Damit wurde also die Mutation $Gl \rightarrow gl$ unter 4700 Individuen fünfmal, d. h. in etwa 1% in Kreuzungen angetroffen, die überdies noch in Genen spalteten, die demselben Chromosom wie Gl angehören.

Diese Beobachtungen führen den Gedanken ungesucht darauf, daß Heterozygotie in gewissen Genen eines Chromosoms die Mutationshäufigkeit eines anderen Gens desselben Chromosoms erhöhen könnten. Ganz allgemein ist seit langem bekannt, daß Mutationen in Kreuzungsmaterial häufiger auftreten als in solchem von Linien. Sie scheinen allgemein um so häufiger aufzutreten, je mehr sich die Eltern einer Kreuzung genotypisch unterscheiden, d. h. je größer die Heterozygotie ist. Meine oben mitgeteilten Beobachtungen dürften diesbezüglich noch Wert dadurch bekommen, daß gleichzeitig mit dem in Rede stehenden Material von etwa 4700 Individuen unter den letzten 10 Jahren noch weitere etwa 150000 A -Pflanzen von *Pisum*-Kreuzungen individuell beurteilt worden sind, ohne daß gl -Mutanten angetroffen worden sind. Natürlich hat auch von diesem großen Material ein nennenswerter Teil in Genen der

erwähnten Koppelungsgruppe gespalten. Eine Schätzung dieses Teiles ist jedoch unmöglich, da die Anzahl im betreffenden Chromosom gelegener, bekannter Gene nur eine sehr begrenzte ist. Wenn also auch kein statistisch sicherer Unterschied für den von $Gl \rightarrow gl$ mutierenden und nichtmutierenden Teil des Materials zahlenmäßig angegeben werden kann, so erschienen mir die vorstehenden Beobachtungen als Charakteristik für die Labilität von Genen doch einer Mitteilung wert.

Schlußbetrachtung.

Es wurde die Häufigkeit der Mutation von drei Genen bei *Pisum*, Pur , V und Gl , studiert. Das Gen Pur bedingt in dominanter Form Purpurfärbung der Hülse. Bei einem mehr oder weniger großen Teil des Materials mutierte diese Farbe stets mit vollkommenem Übergang bis zu Grün. Durch Aufteilung in Klassen mit verschiedener Ausbreitung der Purpurfarbe und durch Studium der Nachkommen in mehreren Generationen konnte eine Serie von vier Allelen: $Pur-pur_a-pur_b-pur$ festgestellt werden, die im Verein mit phänotypischer Variation den fließenden Übergang bedingt. Die Mutation erfolgte hier in recessiver Richtung. Das Gen V bedingt zusammen mit P die Ausbildung von starker Hülsenmembran und mutiert in dominanter Richtung von $v \rightarrow V$. Diese Mutation verursacht bei Zuckererbsen das spontane Auftreten von Kneifelerbsen. Das Gen Gl schließlich bedingt in recessiver Form bei gefärbter Testa ockergelbe Färbung dieser an der Stelle der Radikula.

Für die beiden Gene Pur und V konnte eine sehr große Variation der Mutationsfrequenz in verschiedenem Material festgestellt werden. Für die Pur -Allelenserie schwankten die Grenzen etwa von 2—33%, für V von 0,1—20%. Bei der Pur -Serie konnte die angegebene Variationsbreite schon in Linien erreicht werden. Die Ergebnisse des Studiums dieser Erscheinungen führen zum Verständnis der bisher diesbezüglich veröffentlichten, verschiedenen Resultate (FRUWIRTH, LOCK, v. TSCHERMAK, WINGE). Für das Gen V schwankte die Mutationsfrequenz in Linien von etwa 0,1—1%, während sie in Kreuzungsmaterial (anscheinend bei gewisser Heterozygotie) bis auf etwa 20% gesteigert werden

konnte. Die Mutationsfrequenz von Gl betrug entweder 0 oder etwa 10/100. Ein Mutieren dieses Gens scheint von Heterozygotie anderer Gene im gleichen Chromosom abhängig zu sein, in dem Gl selbst liegt.

Es wurde hervorgehoben, daß die Mutationsfrequenz der in Rede stehenden Gene wahrscheinlich hochgradig von der Genengesellschaft abhängig ist. Hierfür scheinen die Resultate direkt zu sprechen. Es darf aber nicht übersehen werden, daß hier auch plasmatische Einflüsse eine große Rolle spielen können. Durch zahlreiche Untersuchungen von MICHAELIS u. a. ist bekannt, daß die Rassen einer Art häufig verschiedenes Plasma besitzen. Dies kann zur Folge haben, daß Pflanzen mit gleichem Genotypus aber verschiedenem Plasma stark verschiedenes Äußere aufweisen können. Die Manifestation des Genotypus ist also vom Plasma oder besser vom Plasmon, des hier wirksamen Teiles des Plasmas, abhängig. Es wird hierbei also die Auswirkung gewisser Gene abgeändert. Bei den oben besprochenen Fällen von Mutation könnte man sich vorstellen, daß die Bilanz zwischen Plasmon und den in Frage stehenden Genen mehr oder weniger gestört ist, und daß die Mutationen in solchen Fällen als Prozesse aufzufassen sind, die einem besseren Gleichgewicht in dieser Hinsicht zustreben. Eine entscheidende Antwort hierauf zu geben, gestattet das oben vorgelegte Material indessen nicht.

Literatur.

CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, I. Gesammelte Abhandlungen 1899—1924 (1925). — FRUWIRTH, C.: Z. Pflanzenzüchtg 3, 173—224, Taf. I (1915). — LAMPRECHT, H.: Hereditas (Lund) 18, 269—296 (1933). — LAMPRECHT, H.: Hereditas (Lund) 23, 287—303 (1937). — LAMPRECHT, H.: Züchter 1938, 150—157. — LILIENFELD, F. A.: Bibliotheca Genetica 13 (1929). — LOCK, R. H.: Ann. bot. gard. Peradeniya 4, 93—111 (1907). — STUBBE, H.: Bibliogr. Genetica 10, 299—356 (1933). — TEDIN, H. u. O.: Hereditas (Lund) 11, 1—62 (1928). — TSCHERMAK, E. v.: Z. Abstammungslehre 7, 81—234 (1912). — VILMORIN, PH. DE: IV. Conf. Internat. de Génétique 1911, 51 (1913). — WELLENSIEK, S. J.: Z. Abstammungslehre 50, 304—313 (1929). — WHITE, O.: Proc. Amer. Philos. Soc. 56, 487—588 (1917). — WINGE, ö.: C. r. Labor. Carlsberg, S. physiol. 21, Nr. 15 (1936).