

Versuche zur Vererbung der Nodienzahl-Blühzeit-Relation im langen Tag bei Erbsensorten.

(*Pisum sativum* × *Pisum sativum* ssp. *arvense*).

Beitrag zur Analyse korrelierter, quantitativer Merkmale im Erbversuch.

Von H. HÄNSEL, Wien¹.

Mit 14 Textabbildungen.

I. Einleitung.

Die Blühzeit (Aufgang bis Blüte) bei Erbsen steht mit der Zahl steriler Nodien, welche bis zum ersten blütentragenden Nodium ausgebildet werden, in engstem Zusammenhang. Die von TENDIN 1897 gegebenen Daten (Abb. 1) von 11 Linien bzw. Sorten lassen eine Korrelation zwischen Blühzeit (Aussaat — Blüte) und Zahl steriler Nodien — im Text der Einfachheit halber Nodienzahl genannt — von bemerkenswerter Höhe $r = +0,9898^{***}$ errechnen. HERNFELD 1926 wies auf die Konstanz der Nodienzahl innerhalb einzelner Sorten und die Assoziation von Nodienzahl und Blühzeit zwischen verschiedenen Sorten hin. BECKER-DILLINGEN 1950 gibt in der Sortenübersicht bei zehn Erbsensorten sowohl die mittlere Blühzeit als die Blattachsel, welche die erste Blüte trägt, an, woraus sich eine Korrelation $r = +0,8944^{***}$ für beide Eigenschaften ergibt. Die drei „lockeren“ Formen distanzieren sich hierbei durch ihre relativ kürzere Blühzeit deutlich von den 7 „gestauchten“ Sorten, welche fast genau auf eine Regressionsgerade zu liegen kommen. Dieser sehr starken Assoziation steht eine Angabe WELLENSIEKS 1925 gegenüber, welcher bei einer Kreuzung von Bliss Abundance (10—13 sterile Nodien) mal Haarsteegsche (5—9 sterile Nodien) in der F_2 eine Korrelation von $r = +0,553 \pm 0,030$ zwischen Blühzeit und Nodienzahl fand, welche groß genug ist, um für einen engen genetischen Zusammenhang beider Eigenschaften zu sprechen, jedoch einen verhältnismäßig weiten Spielraum für verschiedenartige Kombinationen der Ausprägung beider Eigenschaften nachweist.

Die Reifezeit, welche für den Züchter von größerem Interesse ist, steht ebenfalls in einer gewissen Beziehung zur Blühzeit. TENDINs 1897 Angaben ergeben zwischen Blühzeit (Aussaat bis Blüte) und Reifezeit (Aussaat bis Reife) bei denselben 11 Linien eine Korrelation von $r = +0,9515^{***}$, die Angaben von BECKER-DILLINGEN 1929 zwischen Nodienzahl und Reifezeit bei 14 Sorten eine Korrelation von $r = +0,9019^{***}$. Aus der graphischen Darstellung bei LAMPRECHT 1946 der Termine des „ersten Aufblühens“, der ersten zur „Grünernte“ fertig ausgebildeten Hülse und der „Samenreife“ läßt sich für 15 Linien von Kneifelerbsen und 9 Linien von Zuckererbsen verschiedener Abstammung eine Korrelation von $r = +0,8811^{***}$ zwischen Aufblühtermin und Samenreife errechnen. Fünf geographische Rassen aus *Pisum arvense*, var. *tibetanicum*, var. *Puschki*, var. *abyssinicum* und var.

asiaticum zeigten jedoch bei einem Anbau in Schweden keine Assoziation zwischen Blühzeit und Reifezeit.

Derartig hohe Korrelationen, wie sie bei Kulturformen zwischen Blühzeit und Nodienzahl und Blühzeit und Reifezeit nach Sorten- und Linienbeschreibungen gefunden wurden, legen die Vermutung nahe, daß sie eher das Ergebnis der Auslese auf landwirtschaftlich und gärtnerisch wertvolle Typen der gemäßigten Zone darstellen, als das Ausmaß eines genetisch-physiologischen Zusammenhanges wiedergeben. Für das Intervall Blühzeit—Reifezeit sind die bei LAMPRECHT 1946 beschriebenen geographischen Rassen ein Beweis hierfür. In bezug auf das Verhältnis von Blühzeit und Nodienzahl sind mir keine Erbversuche mit extremen Typen bekannt, aber auch hier ist zu vermuten, daß sehr gestauchte und sehr lockere Typen („slender“ bei DE HAAN 1931), welche keinen praktischen Wert besitzen, ein anderes Blühzeit-Nodienzahl-Verhältnis haben, als es dem der meisten Kulturformen entspräche.

Die faktorielle Analyse von Blühzeit und Nodienzahl sowie deren Beziehung stößt infolge der starken Streuung beider Merkmale auch innerhalb von „Reinen Linien“ auf Schwierigkeiten. Die Aufteilung der F_2 -Muster in Gruppen mit gleicher Blühzeit oder Nodienzahl ist bei den mehr oder minder kontinuierlichen F_2 -Variationskurven notwendigerweise einer gewissen

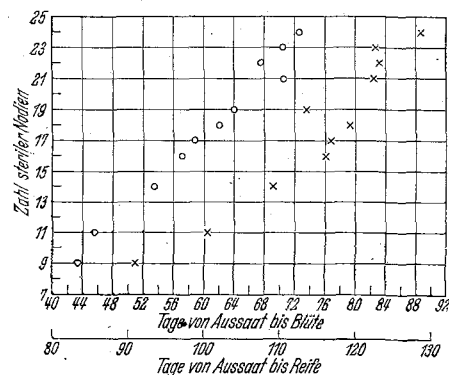


Abb. 1. Beziehung zwischen Tage von Aussaat bis Blüte O bzw. Reife x und Zahl steriler Nodien bei verschiedenen Erbsenlinien nach Angaben von TENDIN 1897.

Willkür unterworfen, um so mehr, als die Zeit des Aufblühens von Luftfeuchtigkeit und Temperatur beträchtlich modifiziert werden kann. Auch darf nicht übersehen werden, daß, falls die Eltern auf Kurztag bzw. Langtag verschieden reagieren, die Anbauzeit einen Einfluß auf den Vergleich der Eltern mit den Folgegenerationen und auf die Verteilung innerhalb der F_2 -Generationen haben wird.

¹ Wien 22, Saatzucht Probstdorf.

Tabelle 1. *Versuchsbedingungen.*

Versuch	Jahr	Ort	Tageslänge von Aufgang bis 50%-Blühzeit von Parel Std.	Datum von Anbau Aufgang	Temperatur Mittel °C	Eltern im Vergleichs-Versuch	Generationen — Anbau
I	1950	Cambridge	15,48 bis 16,35	18. Mai 27. Mai	17,7°	Nachkommen der Mutterpflanzen von Un und Pa der Kreuzung 1949 ¹ ; Vias Handels-saatgut geselbstet 1949.	F ₁ (Un × Vi), F ₁ (Pa × Vi) aus Kreuzung 1949 ¹
II	1951	Wien	15,12 bis 15,58	18. Mai 24. Mai	17,8°	Nachkommen der Mutterpflanzen von Un und Pa der Kreuzung 1950 ² ; Li und Vi aus Handels-saatgut geselbstet 1950.	F ₁ (Un × Vi), F ₁ (Pa × Vi) aus Kreuzung 1950 ² F ₂ (Un × Vi), F ₂ (Pa × Vi), F ₃ (Li × Vi) aus Kreuzung 1949 ¹
III	1952	Wien	15,07 bis 15,54	15. Mai 26. Mai	18,0°	Nachkommen von Einzelpflanzen von Un, Pa, Vi geselbstet ab 1949.	F ₃ Familien von (Un × Vi) und (Pa × Vi) Kreuzung 1949

¹ Kreuzungen 1949 innerhalb von 4 Tagen zu Beginn der Blüte von Un und Pa durchgeführt. Kreuzungseltern: Handels-saatgut (Inst. für Pflanzenzüchtung, Wageningen).

² Kreuzungen 1950 über die ganze Blühzeit von Un und Pa verteilt.

Kreuzungseltern: Handels-saatgut (Inst. für Pflanzenzüchtung, Wageningen).

Tabelle 2. *Blühzeiten und Zahl steriler Nodien der Sorten Vi, Un, Pa, Li¹.*

Sorte	Blütenfarbe	Blühzeit in Tagen			Zahl steriler Nodien		
		Mittel	Differenzen zu Mittel Vi, Un, Pa		Mittel	Differenzen zu Mittel aus Vi, Un, Pa	
		\bar{x}	\pm	$s_{\bar{x}}$	\bar{y}	\pm	$s_{\bar{y}}$
Vi	rot	28,5	\pm 0,76		8,9	\pm 0,16	
Un	weiß	37,4	\pm 0,56	-6,4	14,9	\pm 0,19	-3,9
Pa	weiß	38,6	\pm 0,55	+2,7	14,9	\pm 0,25	+2,0
Li	weiß	46,2		+3,7	19,6		+2,0
				\pm 0,18			\pm 0,08
				\pm 0,17			\pm 0,03
							\pm 0,08
				+11,9			+9,6

¹ Für Vi, Un, Pa errechnet aus den Blühzeit-Mitteln von Versuchen I—III und drei weiteren Versuchen je 80—100 Individuen; für Li Mittelwert aus Versuch II ($n = 91$).

Es soll hier vor allem versucht werden, ohne die bei der F₂-Gruppenbildung auftretenden Zahlenverhältnisse weiter auszuwerten, mit Hilfe von Regressionen und Streuungsanalysen bei Eltern, F₁, F₂ und F₃ im Langtag zu prüfen, inwieweit Blühzeit und Nodienzahl bei den durchgeführten Kreuzungen auf den gleichen Faktoren beruhen und ob die Grundfaktoren für Farbe (*A, a*) und für Internodienlänge (*Le, le*) einen Einfluß auf die Nodienzahl und Blühzeit sowie deren Relation haben. Außerdem soll untersucht werden, ob und in welchem Maße die etwas einfacher durchführbare Auslese nach Nodienzahl die Auslese bezüglich der Blühzeit im Züchtungsvorgang ersetzen kann.

II. Material und Methode.

Für die Kreuzungen wurden die Sorten Vinco (Vi), eine früh und rot blühende Grauerbse als Vater, und Unica (Un), eine mittelspäte, weißblühende, runde Gemüseerbse, Parel (Pa), eine etwa einen Tag später als Unica blühende Gemüseerbse, sowie Limburger Gelbe (Li), eine späte, weißblühende, gelbe Futtererbse als Mütter verwendet. (Eine genauere Beschreibung der Sorten wurde bei Untersuchungen verschiedener Blühzeitmaße (HÄNSEL 1954) gegeben.) Die durchschnittliche Blühzeit von Vi, Un und Pa wurde in 6 Versuchen je 90—100 Individuen in verschiedenen Jahren ermittelt, wobei die Blühzeitdifferenz von Vi-Un etwa 9 Tage und die von Vi-Pa etwa 10 Tage betrug. Die Differenz der Nodienzahlen betrug in beiden Fällen etwa 6 sterile Nodien. Li blühte 1951 18 Tage später als Vi und hatte um 13,5 sterile Nodien mehr als diese (Tab. 2). Die allgemeinen Versuchsbedingungen der 3 Prüfungsjahre sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Um 1951 Eltern, F₁ und F₂ zugleich beurteilen zu können, wurden die Kreuzungen (Un × Vi) und (Pa × Vi) sowohl 1949 (Wageningen) als 1950 (Cambridge) durchgeführt, wobei 1949 diese Kreuzungen innerhalb von 4 Tagen zu Beginn der Blüte und 1950 während der ganzen Blühzeit von Un und Pa vorgenommen wurden. (Zahl der Hybridsamen 1949 (Un × Vi) 187, (Pa × Vi) 222, (Li × Vi) 19; 1950 (Un × Vi) 186, (Pa × Vi) 121.) Hiermit wurde 1949 versucht, eine ev. Unreinheit der als Mütter verwendeten Sorten bezüglich der Blühzeit auszuschalten und 1950 alle diesbezüglichen Uneinheitlichkeiten in den Kreuzungen zu erfassen. Nur die F₁ (Un × Vi) der Kreuzung 1949 streute in beiden Merkmalen weniger als die der Kreuzung 1950. Ebenso hatte das Ausgangsmaterial von Un eine hohe und der F₁ 1951 entsprechende Streuung, welche größer war als bei den geselbsteten Nachkommen der Mutterpflanzen der Kreuzung 1949. Dies bewies eine Inhomogenität der Sorte Un bezüglich Blühzeit und Nodienzahl und eine weitestgehende Eliminierung derselben durch die Einschränkung der Kreuzungsperiode, was an Hand der Nodienzahl-Blühzeit-Regressionen erläutert werden soll. 1952 wurde bei den ab 1949 geselbsteten Nachkommen von Einzelpflanzen der Sorten Vi, Un und Pa eine den Elternmustern entsprechende Streuung beider Merkmale festgestellt. Nur die Kreuzungen 1949 wurden für die F₂- und F₃-Analysen verwendet. Die Vergleichsmuster wurden in „ungeordneten Blocks“ 4 mal wiederholt mit den Saatabständen 60 × 10 cm ausgelegt, Eltern und F₁ mit je 120 Samen, die F₂ (Pa, Un) mit je 240 Samen. Sobald eine Pflanze ihre

erste Blüte entfaltet hatte, wurde sie aus dem Bestand entfernt und Blütenfarbe, Tag des Aufblühens, Zahl steriler Nodien (Nodienzahl), Verzweigung bis zum 5. Nodium, Länge der Hauptachse bis zum 1. sterilen Nodium und ihr Frischgewicht bestimmt. Es mußte daher ein Teil der 1950 gebauten F_1 -Generationen für die F_2 -Samengewinnung und ein Teil der F_2 -Generationen 1951 für die F_3 -Samengewinnung separiert werden. Die F_2 ($Un \times Vi$) und ($Pa \times Vi$) wurden deshalb nur zur Hälfte bei der Blüte analysiert, während die andere Hälfte zur Zeit der Blüte etikettiert und im reifen Zustand auf Nodienzahl und Nodienlänge untersucht wurde. Die F_3 -Familien wurden in Reihen, nacheinander 5×60 cm ausgelegt und zur Zeit der Blüte analysiert. Die Bestimmung von Blühzeit und Nodienzahl im Bestand, bzw. an der reifen Pflanze war, wie später gezeigt wird, nachweislich ungenauer als bei einer Pflanzenentnahme zur Blühzeit.

III. Statistik¹.

Nach eingehenden Untersuchungen über die Variationspolygone von Blühzeit und Nodienzahl bei den Eltern wurde das arithmetische Mittel (Blühzeit-Mittel, mittlere Nodienzahl) den Medianklassen zur Charakterisierung der Muster vorgezogen. Bei Variationspolygonen der Blühzeit (Tage) oder Nodienzahl ist es nicht möglich, das mittlere Individuum der Messungsreihe zu bestimmen, das den Median angäbe. Man ist gezwungen, die Medianklasse zu verwenden, die jedoch nichts darüber aussagt, wie weit in ihr die 50% der Individuenanzahl überschritten wurden. Dadurch können konstante, jedoch feinere Unterschiede zwischen Mustergruppen überdeckt werden. So waren bei den geringen Blühzeitdifferenzen zwischen Un und Pa die Differenzen zwischen den Mittelwerten bedeutend konstanter als die zwischen den Medianwerten. Die Mittelwerte haben außerdem den Vorteil, daß ihnen Varianzen als Streuungsmaß zugeordnet werden können, die statistisch weitaus besser verwertbar sind als die dem Median entsprechenden Quartile.

Sowohl Blühzeit wie Nodienzahl streuten nicht „normal“, wobei die Variationskurve der Blühzeit etwas nach links, die der Nodienzahl etwas nach rechts schief war und sich in beiden Fällen die Individuen stärker um den Mittelwert konzentrierten, als es in einer entsprechenden Normalverteilung der Fall wäre. Die sich hieraus ergebende statistische Ungenauigkeit bei der Varianzberechnung und der Differenzen-Sicherung kann jedoch bei den hier anfallenden Mustergrößen vernachlässigt werden. Die Differenzteste werden bei derartig überhöhten Variationskurven sogar strenger. Durch die Varianzbildung wurden jedenfalls auch die „Spätblüher“ (bis 98% Blüte eines Musters) in die Statistik miteinbezogen. Da die Differenzen zu den Sortenmitteln in mehrjährigen Versuchen im Langtag bei Blühzeit und Nodienzahl bedeutend konstanter als die absoluten Werte waren, werden im folgenden derartige Differenzen als Vergleichsmaße verschiedener Jahre benützt.

Die F_1 -Generationen wurden wie die Eltern behandelt. Die mehr oder minder kontinuierliche Variation der F_2 ließ zwar eine Gruppenbildung nach den Minimumklassen zu, jedoch durch Temperaturunterschiede während der Blühzeit, wie auch durch die Auslegung der Tages-Kurve bei der Blühzeit hätte leicht ein anderes als das angegebene Zahlenverhältnis zwischen den Gruppen entstehen können. Einfache Spaltungsverhältnisse lassen sich bei wiederholten Kreuzungen

¹ Die zahlenmäßigen Unterlagen der hier nicht belegten Angaben finden sich bei HÄNSEL 1954.

und hoher Individuenzahl sicherlich auch bei quantitativen Eigenschaften aus den Variationspolygonen der F_2 ablesen. So konnte HÄRER 1951 unter sehr konstanten künstlichen Bedingungen eine monohybride Vererbung der Blühzeit für *Arabidopsis Thaliana* nachweisen. Die offenbar komplizierteren Spaltungsverhältnisse der Blühzeit bei Erbsen unter Freilandverhältnissen auf die Wirkung aller beteiligten Faktoren im einzelnen zurückzuführen, dürfte auch unter Langtag wohl kaum möglich sein. Nun ist jedoch die eindeutige Gruppenbildung in der F_2 die Voraussetzung für die Errechnung des Koppelungsgrades von zwei Eigenschaften, welche bei mehr oder weniger willkürlicher gradueller Klassifizierung quantitativer Eigenschaften wenig Wert besitzen würde. Der einfache Korrelationskoeffizient gibt in der F_2 einen Anhaltspunkt für das Fehlen oder Vorhandensein und den Grad einer Koppelung zwischen quantitativen Eigenschaften, enthält jedoch auch ihre umweltbedingte Streuung. Dies gilt in geringerem Maße auch für die Mittel von F_3 -Familien. Es wurde daher versucht, die Gesamtstreuung von Blühzeit und Nodienzahl innerhalb der F_2 bzw. F_3 in einen genetisch und einen umweltbedingten Teil zu zerlegen. Als Null-Hypothese hierzu diente die „vollständige Koppelung“ beider Eigenschaften, wie sie durch die Regressionsgerade durch die Muster beider Eltern dargestellt wird. Falls die Regressionsgerade des F_2 -Musters die der Eltern im Sinne von Rekombinationen überschneidet und eine nachweislich andere Steigerung besaß, so war nach Berücksichtigung gewisser anderer Einflüsse damit zu rechnen, daß die beiden untersuchten Eigenschaften nicht oder nicht nur auf denselben genetischen Faktoren beruhten. So könnten Faktoren, welche die Internodienlänge kontrollierten, die Nodienzahl-Blühzeit-Relation beeinflusst haben. Diese Möglichkeit wurde an Hand der Internodienlänge-Nodienzahl (bzw. -Blühzeit)-Regressionsgeraden innerhalb der Eltern und F_2 -Generationen sowie zwischen den Eltern untersucht. Schließlich wurde von der F_2 -Streuung um ihre Regressionslinie Nodienzahl auf Blühzeit und umgekehrt einerseits der Teil, welcher durch den Blühzeit- und Nodienzahl-Unterschied der rot (A) bzw. weiß (a) blühenden Pflanzen hervorgerufen wurde, andererseits der, welcher der modifikativen Streuung der jeweiligen Eigenschaft entsprach, subtrahiert, so daß ein genetisch bedingter, auf nicht erfaßten Faktoren beruhender Streuungsrest übrigblieb. Das Ausmaß dieses Restes gab einen Hinweis darauf, ob außer dem Farbfaktor (und der Internodienlänge) noch andere Faktoren die Nodienzahl-Blühzeit-Relation beeinflusst hatten.

Die Signifikanz von Korrelationskoeffizienten wurde an Hand der Tabelle VI in FISHER u. YATES 1949 festgestellt. Differenzen zwischen Regressionskoeffizienten wurden nach SNEDECOR 1948 (S. 318ff.) und Differenzen zwischen Korrelationskoeffizienten nach FISHER 1948 (S. 197ff.) beurteilt. Im folgenden bedeutet in allen Signifikanztesten:

$$*P < 0,05 \quad - **P < 0,01 \quad - ***P < 0,001.$$

IV. Entwicklungsphysiologische Beziehung zwischen Blühzeit und Nodienzahl im Hinblick auf ihre genetische Assoziation.

Die Modifikation der Blühzeit kann bei der Erbse in zwei verschiedenen Entwicklungsabschnitten erfolgen:

1. Abschnitt: Vom Beginn des Keimlingswachstums bis zur Determination der ersten Blütenanlage an einem bestimmten Nodium.

2. Abschnitt: Von der Determination der ersten Blüte bis zu deren Entfaltung.

Vor der Determination der ersten Blüte kann prinzipiell das Nodium, an welchem sie angelegt wird, d.h. die Zahl steriler Nodien, durch Umweltbedingungen geändert werden. Nach der Blütenanlage fällt diese Möglichkeit einer Verkürzung oder Verlängerung der Blühzeit weg, jedoch die Möglichkeit einer Blühzeitbeeinflussung durch Wachstumsfaktoren, wie Ernährung, Temperatur usw. bleibt bestehen. Die Dauer des 1. Abschnittes ist verhältnismäßig kürzer als die des 2. Abschnittes. Bei den Untersuchungen von HAUPT 1952 an der Sorte Kleine Rheinländerin vollzog sich die Determination der 1. Blüte um den 5. Tag nach der Quellung des Samens am 9. bis 10. Nodium. Nach FUCHS und MÜHLENDYCK

wirkte, macht es notwendig, eine Verschiebung des Blühtermines infolge der Tageslänge und eine Verschiebung des Blühtermines infolge der Temperatur unter optimalen Tageslängen getrennt zu behandeln (KOPETZ 1941, „absolute“ und „relative“ Blühdifferenzen). Dasselbe gilt nun auch für die Nodienzahl. Im Erbversuch ist entweder die Vererbung der Tageslängenreaktion oder die Vererbung der Blühzeit, bzw. der Nodienzahl unter optimalen Tageslängenverhältnissen zu studieren. Bei genetischen Untersuchungen werden entsprechend der Fragestellung fast immer „frühe“, tagneutrale, mit „späteren“ oder „späten“, kurztagempfindlichen Sorten miteinander gekreuzt. Wird ihre F_2 -Generation frühzeitig angesät, so wird durch die kürzeren Tageslängen zu Beginn der Vegetation der kurztagempfindliche Teil des Materials photoperiodisch verzögert werden, der andere Teil jedoch nicht, und außerdem noch eine Spaltung in untere optimale Tageslängen früh- und spätblühender

Tabelle 3. Einfluß des Kurztages auf die Zahl steriler Nodien bei Vi, Un, Pa (1953)¹.

Tageslänge (Stunden)	Zahl steriler Nodien								
	Vinco			Unica			Parel		
	n	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$\pm s_{\bar{x}}$
Langtag (16,00—15,30)	7	8,4	$\pm 0,20$	18	15,1	$\pm 0,39$	8	15,4	$\pm 0,32$
Kurztag (ca. 10)	30	9,0	$\pm 0,61$	14	17,6	$\pm 0,46$	18	18,4	$\pm 0,27$
		-0,6	$\pm 0,545$		-2,5	$\pm 0,599^{***}$		-3,0	$\pm 0,603^{***}$

¹ Der im Freiland angelegte Versuch litt stark unter Fraßschäden. Es wurden nur vollständig gesunde Pflanzen ausgewertet. Die Blühzeitverzögerung infolge des Kurztages betrug bei Un etwa 4 bei Pa etwa 6 Tage. Vi zeigte bei beiden Behandlungen dieselbe Blühzeit (vgl. HÄNSEL 1954, Tab. 15).

1952 hatte dieselbe Sorte eine durchschnittliche Blühzeit von 20 Tagen. Auch bei später blühenden Sorten ist zu erwarten, daß die Anlage der ersten Blüte im ersten Drittel der Periode Ankeimen — Blüte stattfindet. [Dies hat zur Folge, daß die Wachstumsfaktoren, vor allem die Temperatur, welche nicht spezifisch auf den Ort der Blütenanlage einwirken, die Blühzeit vor allem im 2. Abschnitt variieren werden. Anders verhält es sich mit der Tageslänge, welche bei späteren Sorten offenbar den Ort der Blütenanlage beeinflussen kann. So war bei den Sorten Unica und Parel die Blühverzögerung durch Kurztagbehandlung zweifellos auch auf die Erhöhung der Zahl steriler Nodien zurückzuführen (Tab. 3), wogegen die frühe Sorte Vinco in Übereinstimmung mit den Befunden HAUPTS bei der frühen Sorte Kleine Rheinländerin auf die Kurztagbehandlung weder mit einer Erhöhung der Nodienzahl, noch mit einer Verzögerung des Blühens reagierte.

Die Blühzeit läßt sich somit bei späteren Sorten infolge einer Änderung der Nodienzahl bis zum Zeitpunkt der Anlage der ersten Blüte durch die Tageslänge und während der ganzen vegetativen Periode durch die übrigen Wachstumsfaktoren, vornehmlich die Temperatur, variieren. Es kommt allerdings auch vor, daß durch schlechte Ernährungsverhältnisse, insbesondere durch Wassermangel, die zuerst angelegte Blüte verkümmert und die Blüte des nächsten Nodiums als erste zur Entfaltung kommt. Diese sekundäre Beeinflussung der Nodienzahl ist jedoch ohne Bedeutung für den Erbversuch bei mittleren Vegetationsbedingungen.

Die Kurztagempfindlichkeit späterer Sorten (KOPETZ 1941), welche sich bei den hier untersuchten Sorten auch auf die Erhöhung der Nodienzahl im Kurztag aus-

Typen auftreten. Durch die photoperiodische Verzögerung eines Teiles der F_2 -Pflanzen wird die Streubreite der F_2 vergrößert werden und sich das Material gegen das spätere Ende hin relativ anhäufen.

Die inzwischen erschienene genetische Untersuchung der „Blühzeit“ bei *Arabidopsis Thaliana* von HÄRER 1951 zeigte, daß bei dieser \pm ausgeprägten Langtagpflanze eine F_2 -Analyse eine 3:1-Spaltung im Dauerlicht und 16-Stundentag, jedoch nicht im 8- und 10-Stundentag ergab. Ein Übergang von Kurztag zum Langtag müßte auch hier verwirrend wirken.

Bei der Kurztagempfindlichkeit der beiden Sorten Un und Pa (Mütter) und der Tagneutralität der Sorte Vi (Vater) war es notwendig, alle Untersuchungen nach einem „späteren“ Anbau (Tab. 1) im Langtag vorzunehmen. Die optimale Tageslänge dürfte allerdings für genannte Sorten Dauerlicht sein, wie eine gegenüber dem 16-Stundentag kleine, weitere Verkürzung der Blühzeit ($1/2$ — $3/4$ Tage) und Verringerung der Nodienzahl ($1/2$ Nodium) in einem Freiland-Versuch (mit künstlicher Zusatzbeleuchtung während der ganzen Nacht) zeigten (HÄNSEL 1954).

Innerhalb einheitlicher Sortenmuster wurde bei dem hier verwendeten Material keine Assoziation zwischen Blühzeit und Nodienzahl gefunden (Abb. 9, Tab. 17). Dies beweist, daß beide Merkmale unabhängig voneinander modifikatorisch variieren können. Embryonenausbildung, Saattiefe, Keimschnelligkeit, Ernährungsverhältnisse, Mikroklima usw. mögen hierfür verantwortlich sein. Jedenfalls kann die Nodienzahl-Blühzeit-Relation auch bereits bei gleichem „Standort“ individuell verschiedene Werte annehmen, die nicht genetisch bedingt sind. Bei verschiedenen Temperaturverhältnissen kann auch im Langtag die Blüh-

Tabelle 4. Vererbung von Blühzeit und Zahl steriler Nodien. Bisherige Ergebnisse.

F ₁	Blühzeit			Zahl steriler Nodien			Autor
	F ₂	F ₁	F ₃	F ₂	F ₁	F ₃	
	früh : intermediär : spät	beteiligte Faktoren	theoretisches Spaltungsverhältnis	geringe Zahl : intermediär : hohe Zahl	beteiligte Faktoren	theoretisches Spaltungsverhältnis	beteiligte Faktoren
± intermediär	spaltend						MENDEL 1865
				intermediär oder höhere Zahl dominant			BATESON und KILBY 1905
	63 : 186 : 279						LOCK 1905
intermediär	63 : 128 : 11			höhere Zahl unvollständig dominant			KEEBLE und PELLEW 1910
intermediär gegen spät tendierend	60 : 190 : 88 Transgr.	2 (3)	3:9:4				TSCHERMAK 1910
intermediär							LAURI RELANDER 1914
spät unvollständig dominant	258 557 Transgr.	2	6:10				HOSHINO 1915
				höhere Zahl (unvollständig) dominant		1 : 3	OPPENHEIM 1921
					48 : 179 Transgr.	1 : 3	
					136 : 386 25 : 93 120 : 456	1 : 3 1 : 3 (1 : 3)	TENDIN 1923
± intermediär	120 : 292 : 99 Transgr. (± kontinuierliche Variationskurve)	2	4:9:3	höhere Zahl unvollständig dominant	99 : 274 : 138	4:9:3	WELLENSIEK 1925
	± kontinuierliche nach rechts „schiefe“ Variationskurve. Transgr.	2 Hauptf. u. Modifikatoren					RASMUSSEN 1925

† Interpretation von WELLENSIEK 1925.

zeit stark verändert werden, obwohl die Nodienzahl annähernd konstant bleibt (FUCHS 1941). Bei *Arabidopsis Thaliana* (LAIBACH 1943) kann es sogar zu einer negativen Korrelation zwischen Nodienzahl und Blühzeit kommen. Infolge abnehmender Lichtintensität (bei gleicher Belichtungsdauer) und infolge Nährstoffmangel bzw. Sandkultur wurde bei dieser Pflanze die Zahl der Laubblätter, welche der ersten Blühzeit vorangingen, verringert und gleichzeitig das Blühen verzögert. Boden- und Nährstoffverhältnisse dürften bei Erbsen eine ähnliche Wirkung gehabt haben (HÄNSEL 1954). Diese beschränkte modifikatorische Unabhängigkeit beider Eigenschaften gibt allerdings keinen Beweis dafür, daß „Blühzeit im Langtag“ und Nodienzahl auf verschiedenen genetischen Faktoren beruhen.

V. Vererbung der Blühzeit¹.

Eine Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse bezüglich der Vererbung der Blühzeit (Tab. 4) zeigt ein \pm intermediäres bis nach spät tendierendes Verhalten der F_1 und verschiedenartige Aufspaltungen und Interpretationen der F_2 Generationen, die zumindest 2 Blühzeitfaktoren voraussetzen. (Eine ausführliche Diskussion darüber findet sich bei WELLENSIEK 1925 und RASMUSSEN 1935). Welche Individuen der F_2 jeweils zu der frühen, intermediären oder späten Gruppe gezählt wurden, war durch die Blühzeit der Eltern oder die Blühzeit der F_1 oder durch die Minimumklasse der F_2 bestimmt. Bei WELLENSIEK 1925 trat keine deutliche Minimumklasse auf, und die F_2 näherte sich, so wie es auch RASMUSSEN 1935 bei seinen

Tabelle 5. Merkmale der Eltern und F_1 -Generationen bezogen auf das jeweilige Versuchsmittel von V_i , U_n , P_a in den Jahren 1950 und 1951.

	Blühzeit (T, t)		Zahl steriler Nodien (N, n)		Internodienlänge ¹ (L, l) mm		Grund-Verzweigung ²		Frischgewicht der Einzelpflanze (g) ³
	1950	1951	1950	1951	1950	1951	1950	1951	
$V_i (A, t, n, L_1)$	-7,0	-6,55	-4,1	-4,1	+7,0	+6,7	-0,63	-0,36	-9,8
$U_n (a, T_1, N_1, l)$	+3,2	+3,15	+1,95	+2,0	-4,0	-4,3	+0,57	+0,18	+1,8
$P_a (a, T_1, N_1, l)$	+3,8	+3,4	+2,1	+2,2	-3,0	-2,3	+0,06	+0,18	+7,9
$L_i (a, T_2, N_2, L_2)$		+11,9		+6,55		+14,2			
$F_1 (U_n \times V_i)$	+2,1	+3,7	+0,5	+1,1	-2,0	-1,3	+0,80	+0,30	+10,7
$F_1 (P_a \times V_i)$	+2,4	+3,2	+0,1	+0,8	0,0	+0,7	+0,51	+0,36	+19,3
Bezugsmittel	32,95	34,4	13,6	13,0	25,0	22,3	0,89	0,58	28,4

¹ Bis zum ersten fertilen Nodium.

² Verzweigung bis inklusive fünftes Nodium.

³ Zur Zeit der ersten Blüte.

Aus genannten Möglichkeiten, die Blühzeit zu beeinflussen, ergibt sich, daß eine erbliche Variation derselben durch genetische Faktoren erfolgen wird, welche etwa im ersten Drittel der Periode von Ankeimen bis Blüte den Ort der Blütenanlage bestimmen, und durch solche, welche vor allem während des weiteren Wachstums bis zur Entfaltung der ersten Blüte wirken. Die zuletzt genannten lassen sich in zwei Gruppen teilen: 1. in „Wachstumsfaktoren“, welche die Wachstumsrate der Internodien und damit der Hauptachse kontrollieren, und 2. in Faktoren, welche speziell die Schnelligkeit des Wachstums und der Differenzierung der Blühorgane steuern.

Die hier getroffene Einschränkung der Untersuchung auf Vererbung der Reaktion im Langtag erscheint aus angeführten Gründen notwendig. Es wäre jedoch durchaus möglich, daß die Tageslängenreaktion eine Folge der Anzahl steriler Nodien ist, welche maximal vor der Determination der ersten Blüte angelegt werden können, und diese bei den frühblühenden tagneutralen Typen so gering ist (HAUPT 1952), daß die Anlage der ersten Blüte vor dem Auflaufen der Pflanze stattfindet und diese somit nicht auf die Tageslänge reagieren kann. Der genetische Zusammenhang zwischen Tageslängenreaktion und Nodienzahl wäre erst zu untersuchen.

¹ Die Symbole t, T_1, T_2 (Blühzeit), n, N_1, N_2 (Nodienzahl), l, L_1, L_2 Internodienlänge bedeuten die den entsprechenden Eigenschaften zugrundeliegenden Gene oder Gengruppen. Die Phänotypen werden durch die einfachen Symbole der sichtbaren Merkmale gekennzeichnet. Bei den Grundfaktoren für Farbe bezieht sich A bzw. a auf bestimmte einzelne Gene.

Kreuzungen erwähnte, einer kontinuierlichen Variationskurve. Tageslängenverhältnisse, Sortenwahl, Gruppenbildung in der F_2 -Generation und Witterung während des Aufblühens mögen die Verschiedenheit der Ergebnisse zum Teil erklären.

Die Anzucht von Eltern, F_1 -, F_2 - und F_3 -Generationen wurde hier im sommerlichen Langtag vorgenommen, so daß nur mit der Aufspaltung der „Blühzeit im langen Tag“ zu rechnen war.

Die $F_1 (L_i \times V_i)$ 1950 war unvollständig dominant für spätes Blühen. Die $F_1 (U_n \times V_i)$ und $F_1 (P_a \times V_i)$ verhielten sich 1950 (Cambridge) unvollständig, 1951 (Wien) vollständig dominant für spätes Blühen. 1950 betrug die Differenz der F_1 zu den Eltern U_n und P_a etwa einen Tag (Tab. 5). (Bei einer 2-Tage Klassenbildung fallen die Maximalklassen der F_1 in beiden Jahren mit denen der späten Eltern zusammen.) Von einem intermediären Verhalten der F_1 , wie es von einem Teil der Autoren (Tab. 4) gefunden wurde, kann hier nicht die Rede sein. Ein vollständiges dominantes Verhalten der F_1 , wie es bei $(U_n \times V_i)$ und $(P_a \times V_i)$ 1951 auftrat, wurde bisher nicht festgestellt. Die zweijährigen Ergebnisse derselben Kreuzungen mit einmal unvollständiger, einmal vollständiger Dominanz der F_1 für spätes Blühen zeigen, daß auch das Verhalten der F_1 gegenüber den Eltern modifizierbar ist.

Die F_1 war in allen Fällen sichtlich wüchsiger als beide Eltern. So übertraf das Frischgewicht der F_1 -Einzelpflanze zur Zeit der ersten Blüte 1951 bei der Kreuzung $(U_n \times V_i)$ den schwereren Elter um 62%, bei der Kreuzung $(P_a \times V_i)$ um 74%. Auch die Grundverzweigung der F_1 war gegenüber den Eltern etwas erhöht (Tab. 5). Inwieweit das vegetativ heterotische

Verhalten der F_1 zu ihrer bis zur vollständigen Dominanz reichenden Blühverzögerung beitrug, ist aus den Daten nicht erschließbar. Die durchschnittlich stärkere Grundverzweigung 1950, welche zugleich mit der unvollständigen Dominanz auftrat, spricht eher dagegen.

Tabelle 6. *Phänotypen (Relationswerte, Eltern 1951).*

Blühzeit, Tage	st. Nodienzahl	Internodienlänge mm
t - 6,55	n - 4,1	l - 3,3
T_1 + 3,35	N_1 + 2,1	L_1 + 6,7
T_2 + 11,9	N_2 + 6,55	L_2 + 14,2

Die auffallend große Varianz der Blühzeit von Un und F_1 (Un \times Vi) 1951 war, wie die Korrelation von später Blühzeit und höherer Nodienzahl innerhalb der beiden Muster ergab, sicherlich genetischen Ursprungs. F_1 1951 wurden aus einer über die gesamte Blühperiode verteilten Kreuzungsserie des Handelssaatgutes gewonnen und wurden nicht mehr weiter verwendet. Die drei F_1 1950, welche, wie eingangs erwähnt, aus

genommen und analysiert. Bei den in reifem Zustand entnommenen Pflanzen waren bei F_2 (Un \times Vi) vier, und F_2 (Pa \times Vi) zwei Pflanzen, die, der Nodienzahl nach zu schließen, in die spätere Gruppe fielen, zur Zeit der ersten Blüte nicht etikettiert worden. Die Pflanzen wurden ausgeschlossen. Die F_2 wurde für beide Hälften getrennt und summiert beurteilt (Tab. 7). Bei jeder der 3 Kreuzungen war in der F_2 eine bimodale Verteilung der 2-Tage-Klassen angedeutet, wobei die Minimumklasse, so wie auch der Mittelwert, etwa $\frac{2}{3}$ gegen den späteren Eltern zu liegen kam. Die Maximalklassen der F_2 -Polygone waren im allgemeinen von denen der Eltern verschieden und gegen die Mitte der F_2 -Verteilung hin verschoben. Nur bei F_2 (Pa \times Vi) war die späte Maximalklasse gleichzeitig mit der des späteren Elter. Bei einer Teilung der F_2 in eine frühe und eine spätere Gruppe ergaben sich die in Tab. 8 angeführten Verhältnisse, die mit einer etwa gleichartigen Verteilung der Individuen auf beide Gruppen keine einfache faktorielle Interpretation nahelegen. Zieht man die Tem-

Tabelle 7. *Blühzeit-Frequenzen¹ und Blühzeit-Mittel.*

Mittlere Temperatur °C Blühzeitklassen	1951															Differenz zur durchschnittlichen Blühzeit von Vi, Un, Pa	s ²				
	23,4	23,6	17,7	22,2	17,9	15,8	16,7	15,0	18,5	21,2	16,7	22,0	17,3	18,7	20,2		n	\bar{x}	1950	1951	
	1 ²	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15						
Vi		17	78	17	3	1										116	27,7	-7,0	-6,55	1,44	2,51
Un							5	43	41	18	1	1	3	3	115	37,4	+3,2	+3,15	1,11	6,09	
Pa								15	58	17	3	1			94	37,7	+3,8	+3,4	3,12	1,80	
Li											7	57	19	8	91	46,4		+11,9		2,01	
F_1 (Un \times Vi)							2	27	39	15	5	5	3	1	97	37,9	+2,1	+3,7	1,57	6,62	
F_1 (Pa \times Vi)							1	27	45	14	1	1		1	90	37,4	+2,4	+3,2	2,01	2,72	
I ³ F_2 (Un \times Vi)	1	3	11	14	14	9	19	12	12	2	2	3	1	103	34,2		-0,2		23,18		
II F_2 (Un \times Vi)	1	3	6	14	8	11	13	13	13	2	1	2		87	34,2		-0,2				
I + II	2	6	17	28	22	20	32	25	25	4	3	5	1	190	34,2		-0,2				
I F_2 (Pa \times Vi)		1	11	23	13	16	10	25	10	5		2		116	34,2		-0,2		18,99		
II F_2 (Pa \times Vi)		1	4	8	24	10	9	15	8	6		2		87	34,5		+0,1				
I + II		2	15	31	37	26	19	40	18	11		4		203	34,3		-0,1				
F_2 (Li \times Vi)		2	4	8	11	12	4	2	11	12	14	10	4	6	2	102	39,6		+5,2		43,88

¹ In zwei-Tages-Klassen. Tagesfrequenzen aus Abb. 9, 11, 12, 13 ersichtlich.

² 16.—17. Juni 1951.

³ I = Pflanzen bei Öffnen der 1. Blüte dem Bestand entnommen und analysiert.

II = Pflanzen bei Öffnen der 1. Blüte etikettiert und bei Kornreife analysiert.

Kreuzungsserien innerhalb von 4 Tagen zu Blühbeginn der Muttersorten hervorgegangen waren, waren, der Größe der Varianz und der mangelnden Blühzeit-Nodienzahl Korrelation nach zu schließen, hingegen genetisch einheitlich. Aus ihnen wurden die F_2 - und F_3 -Generationen herangezogen. Pa und F_1 (Pa \times Vi) verhielten sich in beiden Jahren gleichartig und einheitlich. Die Pflanzen der F_2 (Un \times Vi) und F_2 (Pa \times Vi) wurden zur Hälfte zur Zeit der ersten Blüte und zur anderen Hälfte zur Zeit der Kornreife dem Bestand ent-

Tabelle 8. *Teilung der F_2 -Polygone durch Minimum-Klasse bei Blühzeit und Zahl steriler Nodien sowie Spaltungszahlen der Blütenfarbe.*

	F_2 (Un \times Vi)	F_2 (Pa \times Vi)	F_2 (Li \times Vi)	Gesamt
weiß (a) blühende Pflanzen I	4/20	11/24	1/23	16/67
Blühzeit				
I	50/53	57/59	42/60	
II	42/45	47/40		
I + II	92/98	113/90	(42/60)	247/248
Zahl steriler Nodien				
I	63/41	60/56	45/56	
II	44/24	41/38		
I + II	107/65	101/94	(45/56)	253/215
Blütenfarbe (A : a) I	78 : 24	84 : 33	78 : 24	240 : 81
rot (A) : weiß (a) 3 : 1	76,5 : 25,5	87,75 : 29,25	76,5 : 25,2	
	Chi ² = 0,118	Chi ² = 0,641	Chi ² = 0,118	
	P > 0,9	P > 0,8	P > 0,9	

I: bei Blüte analysiert.

II: bei Blüte etikettiert, bei Kornreife analysiert.

Tabelle 8a. Varianz und Variationsbreite von Blühzeit und Zahl steriler Nodien in verschiedenen Versuchen.

Ver-suche	Blühzeit														
	Vincos			Unica			Parel			F ₁ (Un × Vi)			F ₁ (Pa × Vi)		
	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V
I	111	4,68	11	86	0,69	5	98	2,33	10						
II	107	5,50	13	82	3,98	11	92	3,34	10						
III	73	1,44	6	66	1,13	8	75	3,12	9	58	1,57	7	63	2,01	10
IV	98	10,68	14	80	5,54	10	67	3,66	10						
V	116	2,51	9	115	6,09	15	94	1,80	9	97	6,22	14	90	2,72	13
VI	89	7,03	12	74	2,90	11	74	5,62	15						
Mittel	99,0	5,31	10,8	85,5	3,39	10,0	83,3	3,31	10,5	77,5	3,89	10,5	76,5	2,36	11,5

Ver-suche	Zahl steriler Nodien														
	Vincos			Unica			Parel			F ₁ (Un × Vi)			F ₁ (Pa × Vi)		
	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V	n	s ²	V
I	101	0,81	6	86	1,05	6	95	1,55	7						
II	105	0,72	5	82	0,81	5	88	3,58	8						
III	73	0,45	4	66	0,81	6	75	1,16	6	58	0,90	7	63	1,39	7
V	113	0,44	6	115	2,47	9	92	1,64	7	98	3,02	11	90	1,79	8
VI	62	1,78	8	74	1,48	8	74	2,45	7						
Mittel	92,8	0,85	5,8	84,6	1,32	6,8	85,0	2,07	7,0	78,0	1,96	9,0	81,0	1,59	7,5

peraturen während der Blühperiode der F₂ in Betracht, so sind die frühen Gruppen und Minimumklassen von F₂(Un × Vi) und F₂(Pa × Vi) offenbar von den höheren bzw. tieferen Temperaturen beeinflusst worden. Bei F₂(Li × Vi) fällt wiederum die spätere Gruppe in einen Temperaturanstieg. So dürfte zumindest die zahlenmäßige Verteilung auf beide Gruppen genetisch nicht relevant und selbst die Bimodalität fraglich sein. Allerdings entsprach die bimodale

teilung ihrer Mittelwerte keine weiteren Schlüsse gezogen werden. Teilte man die Familien ihrer Streuung nach in spaltende und nicht spaltende, so ergab sich ein Verhältnis von 43 spaltenden zu 12 nicht spaltenden. Bei zwei beteiligten Faktoren wäre ein entsprechendes Verhältnis von 4:1 zu erwarten. Die Teilung in spaltende und nicht spaltende Familien erfolgte nach s = 2, was dem mehrjährigen Mittel der Varianz der Eltern (Tab. 8a) entsprach, und schien insofern gerechtfertigt, als zwischen s = 2 und s = 3 eine deutliche Minimumklasse der Standardabweichungen auftrat. (Eine Beurteilung nach s₂, der Standardabweichung des Mittelwertes, schien hier nicht gerechtfertigt, da der größere Teil der Streuung durch die Spaltung in frühe und späte Individuen hervorgerufen wurde und diese im Falle einer 3:1 Spaltung bei 11 und im Falle einer 1:1 Spaltung schon bei 5 Individuen mit 95% Wahrscheinlichkeit realisiert wird.) Die Korrelation zwischen der Blühzeit der F₂-Pflanzen und der entsprechenden F₃-Familien betrug r = +0,8583*** und war gegen das spätere Ende hin schwächer ausgeprägt (Abb. 2). Die Blühzeit der F₂ war somit wohl hauptsächlich genetisch bedingt, ließ aber noch einen beträchtlichen modifikatorischen Spielraum. In der F₃ traten eine Reihe spaltender und nicht spaltender intermediärer Familien auf.

Aus den F₁-, F₂- und F₃-Befunden lassen sich nun einige Tatsachen über den Modus der Vererbung der „Blühzeit im langen Tag“ ableiten. (1) Die fast vollständige bis vollständige Dominanz der F₁ spricht gegen ein „polygenes System“ (MATHER 1949), da in diesem Falle die F₁ infolge der additiven Wirkung aller beteiligten Gene (mit jeweils geringer Wirkung) intermediär sein müßte. (2) Eine 3:1 Spaltung, wie sie HÄRER 1951 für die Blühzeit im Langtag von *Arabidopsis Thaliana* fand, liegt hier zweifellos nicht vor. Ebenso ist eine F₂-Spaltung von 3:9:4 (TSCHERMAK 1910) oder von 4:9:3 (WELLENSIEK 1925) mit den hier gefundenen Daten nicht vereinbar, schon deshalb nicht, weil die F₁ nicht intermediär, sondern ± dominant war, so daß sie mit der späteren Blühzeitgruppe der F₂ ± übereinstimmte. (3) Es müssen zumindest zwei Hauptfaktoren angenommen werden, um die

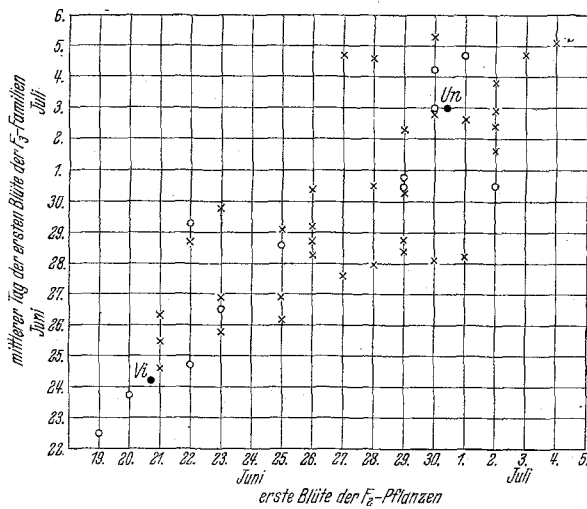


Abb. 2. Beziehung zwischen Aufblühtermin von F₂-Pflanzen 1951 und mittlerem Aufblühtermin entsprechender F₃-Familien 1952.

× F₃-Familie bezüglich Blühzeit spaltend.
 o F₃-Familie bezüglich Blühzeit nicht spaltend.
 Kreuzung: Un × Vi, 1949.

Verteilung der Nodienzahlen etwa der bei der Blühzeit angedeuteten.

Es traten in jeder F₂ frühere und spätere Transgressionen auf, wie sie bisher von fast allen Autoren gefunden worden waren. Die F₃(Un × Vi) zeigte, daß sie genetischer Natur waren (Abb. 2).

Von den 92 ausgesäten Familien der F₃(Un × Vi) wurden Blühzeitmittel und Standardabweichung (s) bestimmt. Da infolge schlechten Aufganges nur 55 Familien 10 oder mehr Individuen hatten (Durchschnitt 22 Individuen), konnten aus der etwa normalen Ver-

Dominanz der F_1 mit der fast gleichmäßigen Verteilung auf früh und spät in der F_2 erklären zu können. Das Verhältnis der spaltenden zu den nicht spaltenden Familien der F_3 spricht ebenfalls für 2 Hauptfaktoren. Weitere Modifikatoren sind sehr wahrscheinlich, besonders in Hinblick auf das gegen intermediär tendierende Verhalten der frühen F_2 -Gruppe und die F_2 - und F_3 -Transgressionen. Nun ist bei einem so komplexen Merkmal wie die Blühzeit von vorneherein anzunehmen, daß eine größere Zahl von Faktoren während verschiedener Entwicklungsstadien eingreifen und die genetische Variation durch eine Reihe Faktoren mit kleiner Wirkung und einer geringeren Zahl von solchen mit großer Wirkung hervorgerufen wird.

VI. Vererbung der Nodienzahl (Zahl steriler Nodien).

Der Erbversuch bezüglich der Nodienzahl wird ebenfalls nur im Langtag zu verwertbaren Ergebnissen führen, wie die verschiedenartige Kurztagreaktion der Sorten vor Augen führt (Tab. 3). Kurze Tage zu Beginn der vegetativen Phase („Kurztagstimmung“, würde in der F_2 zu einer relativen Erhöhung der Nodienzahl bei den Formen mit höherer Nodienzahl führen und dadurch, so wie bei der Blühzeit, die F_2 -Variation vergrößern und eine relative Anhäufung des Materials im rechten Teil der Variationskurve verursachen.

In der F_1 wurde bisher von allen Autoren eine unvollständige Dominanz der höheren Nodienzahl gefunden (Tab. 4). Die hier gefundenen Ergebnisse stimmen damit überein (Tab. 5, 9). Bei einem Unterschied von 6 Nodien zwischen den Eltern war die Nodienzahl der F_1 ($Un \times Vi$), $F_1(Pa \times Vi)$ 1950 um etwa 2 Nodien und 1951 um etwa 1 Nodium geringer als die des Elter mit höherer Nodienzahl (Un bzw. Pa).

Die F_2 -Generationen von ($Un \times Vi$), ($Pa \times Vi$) und ($Li \times Vi$) zeigten in allen 3 Fällen eine deutliche bimodale Verteilung (Tab. 9), wobei beide Maximalklassen im allgemeinen nicht den elterlichen Maximalklassen

entsprachen, sondern mehr gegen die Mitte der Variationskurve verlagert waren. Nur bei der F_2 ($Li \times Vi$) entsprach die Gruppe mit niedriger Nodienzahl annähernd dem Elter (Vi) mit niedriger Nodienzahl. Bei den F_2 ($Un \times Vi$) und ($Pa \times Vi$) entsprach die Gruppe mit höherer Nodienzahl etwa der Nodienzahl der F_1 . Die Bimodalität kann bei der Nodienzahl nicht durch die Temperatur während der Blühzeit hervorgerufen worden sein, welche ja auf die zu dieser Zeit schon festgelegte Zahl steriler Nodien keinen Einfluß mehr nehmen konnte, und ist daher als genetisch relevant zu betrachten.

Teilte man die F_2 -Pflanzen nach der jeweiligen Minimumklasse, so ergaben sich die in Tab. 8 zusammengestellten Verhältnisse, die bei den verschiedenen Kreuzungen nicht übereinstimmten und insgesamt eine etwas stärkere Gruppe mit niedriger Nodienzahl ergaben. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Nodien-Variationskurve der Eltern etwas links-schief war, was sich in der F_2 insgesamt im gleichen Sinne auswirken mußte. Die F_2 - F_3 Korrelation (Abb. 3) zeigte ein merkliches Nachlassen gegen die höheren Nodienzahlen zu, was die stärkere umweltbedingte Streuung der F_2 in dieser Gruppe nachweist und sicherlich die Verteilung der Individuen auf die zwei F_2 -Gruppen

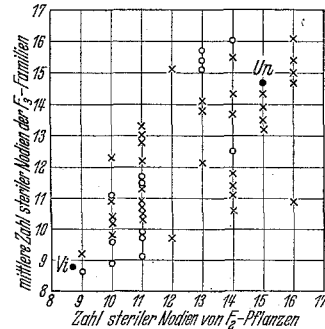


Abb. 3. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien von F_2 -Pflanzen 1951 und der mittleren Zahl steriler Nodien der entsprechenden F_3 -Familien 1952.
 x F_3 -Familien bezüglich Zahl steriler Nodien spaltend.
 o F_3 -Familien bezüglich Zahl steriler Nodien nicht spaltend
 Kreuzung: $Un \times Vi$, 1949.

Tabelle 9. Häufigkeitsverteilung und Mittel der Zahl steriler Nodien.

	1951														n	\bar{x}	Differenzen zu Mittel aus Vi, Un, Pa		s^2				
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19			20	21	22	1950	1951	1950	1951
Vi																		113	8,7	-4,1	-4,1	0,45	0,44
Un	2	3	11	90	6													115	15,0	+1,95	+2,0	0,81	2,47
Pa						1	2	9	11	23	37							92	15,2	+2,1	+2,2	1,16	1,64
Li												1						91	19,55		+6,55		1,27
F_1 ($Un \times Vi$) ¹					3	3	8	10	44	17	4	4	3	1	1			98	14,1	+0,5	+1,1	0,90	3,02
F_1 ($Pa \times Vi$) ¹					1	3	2	6	13	36	27	2						90	13,8	+0,1	+0,8	1,39	1,79
I F_2 ($Un \times Vi$)				1														104	11,9		-1,1		2,24
II F_2 ($Un \times Vi$)				1	1	3	5	9	20	5	4	9	7	4				68	11,75		-1,25		
I + II				2	1	6	12	32	41	13	13	24	19	9				172	11,8		-1,2		
I F_2 ($Pa \times Vi$)						4	6	26	21	5	8	22	12	9	3			116	12,3		-0,7		2,31
II F_2 ($Pa \times Vi$)						3	12	10	14	4	12	11	9	3		1		79	12,0		-0,1		
I + II						7	18	36	35	9	20	33	21	12	3	1		195	12,15		-0,85		
F_2 ($Li \times Vi$)				1	1	8	9	11	1	3	3	8	6	3	12	11	10	6	6	2			19,78

¹ F_1 -Frequenzen aus Kreuzungen 1950, welche während der ganzen Blühperiode vorgenommen wurden. Die Kreuzungen 1949 wurden während 4 Tagen am Blühbeginn der Sorten Un und Pa durchgeführt, was zu einer Reduktion der F_1 -Streuung 1950 durch Fehlen der Typen mit mehr als 16 sterilen Nodien führte. Aus dieser F_1 stammen die hier wiedergegebenen F_2 1951.

I = Pflanzen bei Öffnen der ersten Blüte dem Bestand entnommen und analysiert.
 II = Pflanzen bei Öffnen der ersten Blüte etikettiert und bei Kornreife analysiert.

beeinflusste. Die Verteilung der Standardabweichungen (s) der F_3 -Familien war annähernd normal. Nahm man als Trennungsvarianz zwischen spaltenden und nicht spaltenden Familien $s^2 = 1,5$ an, wie es dem mehrjährigen Varianzmittel der Eltern entsprach (Tab. 8a), so standen den 14 nicht spaltenden 41 spaltende Familien gegenüber.

Eine monohybride Vererbung der Nodienzahl, wie sie TENDIN 1923 bei zwei von ihm untersuchten Erbsenkreuzungen fand, ist mit den hier gefundenen Spaltungsverhältnissen bei keinem der drei F_2 -Ergebnisse vereinbar. WELLENSIEK 1925 teilte die \pm kontinuierliche Variationskurve der F_2 nach der F_1 in drei Gruppen mit niedriger, intermediärer und hoher Nodienzahl und fand wie bei der Blühzeit ein 4:9:3 Verhältnis. Auch damit stimmen die hier gefundenen Spaltungsverhältnisse auf keinen Fall überein. Es müssen jedoch, so wie bei der Blühzeit, zumindest 2 Hauptfaktoren und Modifikatoren angenommen werden, um die F_2 -Verteilung und die intermediären Formen der F_3 -Familien erklären zu können.

VII. Koppelung von Blühzeit und Nodienzahl mit Blütenfarbe.

Der Farbgrundfaktor A spaltete bei jeder der 3 Kreuzungen einzeln und bei der Summe ihrer rot und weiß blühenden Pflanzen in Übereinstimmung mit dem erwarteten 3:1 Verhältnis (Tab. 8). MENDEL 1865, TSCHERMAK 1910, HOSHINO 1915, RASMUSSEN 1935 u. a. kreuzten frühe, weiße (t, a) mit späteren roten (T, A) Formen und fanden eine partielle Koppelung von später Blühzeit mit roter Blütenfarbe, bzw. früher Blühzeit mit weißer Blütenfarbe. Hier wurde eine frühe, rote ($t, A = Vi$) mit späteren weißen ($T, a = Un, Pa, Li$) gekreuzt, und es ergab sich eine partielle Koppelung von roter Blütenfarbe mit früher Blühzeit, bzw. weißer Blütenfarbe und später Blühzeit. Dies beweist endgültig die Koppelung und Rekombinationsmöglichkeit des Farb-Grund-Faktors (A, a) mit einem der Blühzeitfaktoren (Tab. 10). Die durchschnittlichen Differenzen der A minus a (Phänotypen) betragen bei den F_2 ($Un \times Vi$) $- 4,0$, bei ($Pa \times Vi$) $- 2,7$ und bei ($Li \times Vi$) $- 5,5$ Tage. Die Quotienten (Eltern: $A - a$)/($F_2: A - a$), welche für die Rekombinationsraten charakteristisch sind, sind mit 2,2 ($Un \times Vi$), 3,7 ($Pa \times Vi$) und 3,6 ($Li \times Vi$) etwas verschieden groß. Das deutliche Abweichen von ($Un \times Vi$) würde auf eine stärkere Koppelung von Blühzeit und Blütenfarbe dieser Kreuzung hinweisen. Abb. 11 läßt jedoch den kleineren Quotienten durch die zahlreichen weiß blühenden Transgressionen später Blühzeit erklären, und die Differenz von dem Blühmittel der A Formen zum Gesamtblühmittel ist mit einem Tag fast gleich wie bei ($Pa \times Vi$) mit 0,8 Tagen. Die Rekombinationsrate zwischen T und A dürfte somit in den drei Kreuzungen etwa gleich groß gewesen sein. Die F_2 ($Un \times Vi$) ließ eine Trennung in rein rote, für Blütenfarbe spaltende und rein weiß blühende Familien zu, welche AA -, Aa - und aa - F_2 -Individuen entsprachen. Die Differenz zwischen den $AA - aa$ Familien betrug $- 2,9$ Tage (Abb. 14) und bewies wiederum die Koppelung von Blütenfarbe mit einem Blühzeitfaktor. Die für Blütenfarbe spaltenden F_3 -Familien, in welchen die Wahrscheinlichkeit einer Koppelung mit T bzw. t gleich groß war, hatten dementsprechend etwa

die gleiche durchschnittliche Blühzeit wie die für die Blühzeit spaltenden Familien (Abb. 14, Punkte Aa und Tt).

Tabelle 10. Unterschiede in der Blühzeit (Tage) (T_1, T_2, t) in Zusammenhang mit der Blütenfarbe (A, a) 1951.

Kreuzung	Genotypen	Eltern $A - a$	F_2 $A - a$
$Un \times Vi$	$aT_1 \times At$	$- 9,7$	$- 4,0$
$Pa \times Vi$	$aT_1 \times At$	$- 9,95$	$- 2,7$
$Li \times Vi$	$aT_2 \times At$	$- 18,45$	$- 5,5$

Tabelle 11. Unterschiede der Nodienzahl (N_1, N_2, n) in Zusammenhang mit der Blütenfarbe (A, a) 1951.

Kreuzung	Genotypen	Eltern $A - a$	F_2 $A - a$
$Un \times Vi$	$aN_1 \times An$	$- 6,1$	$- 2,7$
$Pa \times Vi$	$aN_1 \times An$	$- 6,3$	$- 2,3$
$Li \times Vi$	$aN_2 \times An$	$- 10,65$	$- 4,5$

Tabelle 11a. Vergleich des Ausmaßes der Koppelung von Blühzeit, bzw. Nodienzahl mit dem Farbgrundfaktor (A, a)

Kreuzung	1951 (Eltern: $AA - aa$) / ($F_2: AA + Aa - aa$)	
	Blühzeit	Nodienzahl
$Un \times Vi$	2,2	2,25
$Pa \times Vi$	3,7	2,7
$Li \times Vi$	3,6	2,4
	1952 (Eltern: $AA - aa$) / ($F_2: AA + Aa - aa$)	
	Blühzeit	Nodienzahl
$Un \times Vi$	4,9	3,6

Analog wie für die Blühzeit ließ sich auch für die Nodienzahl eine Koppelung mit A, a nachweisen (Tab. 11). Die Quotienten (Eltern: $A - a$)/($F_2: A - a$) sind mit 2,25 bei ($Un \times Vi$), 2,7 bei ($Pa \times Vi$) und 2,4 bei ($Li \times Vi$) etwa gleich groß und sind ein Ausdruck für die gleich große Rekombinationsrate von N, n mit A, a in den drei Kreuzungen. Bei einem Vergleich der für den Koppelungsgrad charakteristischen Quotienten (Eltern: $AA - aa$)/($F_2: AA - aa$) ergaben sich für die Blühzeit durchschnittlich größere Werte als für die Nodienzahl. Die Kreuzung ($Un \times Vi$), welche in der F_2 , infolge sehr später weiß blühender Pflanzen, diesbezüglich eine Ausnahme machte, verhielt sich in der F_3 , in welcher die modifikatorischen Schwankungen bei den Familien-Mitteln besser vermieden sind, gleichsinnig wie die F_2 der anderen Kreuzungen (Tab. 11a). Dies spricht für eine etwas stärkere Koppelung des Farbgrundfaktors mit der Nodienzahl als mit der Blühzeit. Eine Erklärung hierfür wäre, daß A, a mit N, n gekoppelt ist, jedoch mit einem weiteren die Blühzeit beeinflussenden Faktor frei kombiniert. Dieser hätte allerdings auf die Blühzeit im Langtag einen weitaus geringeren Einfluß als N, n .

VIII. Einfluß der Internodienlänge¹ auf die Blühzeit und Nodienzahl.

Nach TENDIN 1923 spaltete die Internodienlänge (Le, le) vollständig unabhängig von der Nodienzahl (Sn, sn). RASMUSSEN 1935 hingegen fand bei allen

¹ Durchschnittliche Länge der Internodien vom ersten sterilen bis zum ersten fertilen Nodium, gemessen zum Zeitpunkt des Aufblühens der ersten Blüte.

Kreuzungen einen gleichartigen Einfluß der Internodienlänge auf die Blühzeit, wobei die gestauchteren Formen (*le*) unabhängig von der elterlichen Kombination von Blühzeit und Internodienlänge, stets später blühten, nahm jedoch eine sehr starke Koppelung zwischen *Le* und einem hypothetischen Blühzeitfaktor an.

Die hier verwendeten Sorten zeigten bei der vorgenommenen Art der Messung keine großen, jedoch konstante Unterschiede ihrer durchschnittlichen Internodienlänge (Tab. 5, 6). Un und Pa wurden dem gedrungeneren Typus (*l*), Vi und Li dem lockeren Typus (*L*) zugeordnet, wobei Vi (*L*₁) etwa eine Mittelstellung zwischen Un, Pa (*l*) und Li (*L*₂) einnahm.

Die F₂-Pflanzen wurden vorerst, um eine Gruppierung in *l* bzw. *L* Pflanzen zu ermöglichen, bei F₂ (Un × Vi) und (Pa × Vi), welche keine bimodale Verteilung der Internodienlängen aufwiesen, nach der Mitte der elterlichen Differenz geteilt. Bei F₂ (Li × Vi) war eine bimodale Verteilung deutlich genug, um die Minimumklasse für die Unterscheidung der gedrungeneren und lockeren Formen zu verwenden. Die Tab. 12, 13 zeigen, daß die F₂-Gruppe mit größerer Internodienlänge in allen Fällen durchschnittlich früher blühte als die mit geringerer Internodienlänge. Dasselbe galt analog für die Nodienzahl. Dieser Zusammenhang trat jedoch sowohl bei den F₂-Generationen von (Un × Vi), (Pa × Vi) als auch in der F₂ (Li × Vi) auf, obwohl die Kombination von Nodienlänge und Blühzeit bzw. Nodienzahl bei den Eltern der Kreuzungen (Un × Vi) und (Pa × Vi) verschieden war von der bei den Eltern der Kreuzung (Li × Vi), ein Verhalten, das auch RASMUSSEN 1935 fand. Außerdem waren die Blühzeitunterschiede zwischen den beiden F₂-Gruppen der Internodienlänge besonders im Falle (Li × Vi) gering. Der in den F₂ gefundene Zusammenhang von Internodienlänge und Blühzeit bzw. Nodienzahl war somit nicht durch Koppelung ihrer Faktoren erklärbar und ließ eine pleiotrope, die Blühzeit verzögernde Wirkung des jeweilig rezessiven Internodienlängsfaktors vermuten.

Tabelle 12. Unterschiede in der Blühzeit (Tg.) (T₁, T₂, t) in Zusammenhang mit der Internodienlänge (L₁, L₂, l).

Sorten	Genotypen	Eltern		F ₂	
		L - l	L ₂ - L ₁	L - l	L ₂ - L ₁
Un × Vi	T ₁ l × tL ₁	-	9,7	-	1,5
Pa × Vi	T ₁ l × tL ₁	-	9,95	-	2,65
Li × Vi	T ₂ L ₂ × tL ₁	-	18,45	-	0,5

Tabelle 13. Unterschiede in der Nodienzahl (Tg.) (N₁, N₂, n) in Zusammenhang mit der Internodienlänge (L₁, L₂, l).

Sorten	Genotypen	Eltern		F ₂	
		L - l	L ₂ - L ₁	L - l	L ₂ - L ₁
Un × Vi	N ₁ l × nL ₁	-	6,1	-	1,9
Pa × Vi	N ₁ l × nL ₁	-	6,3	-	2,3
Li × Vi	N ₂ L ₂ × nL ₁	-	10,65	-	2,5

Bei der Untersuchung des Zusammenhanges von Internodienlänge und Blühzeit bzw. Nodienzahl innerhalb der Elternmuster stellte sich nun heraus, daß sich sowohl Blühzeit wie Nodienzahl systematisch mit der Internodienlänge änderten (Abb. 4 u. 5, Tab. 14). Wie die Regressionskoeffizienten zeigen, hatten die Individuen mit höheren Nodienzahlen (und

späterer Blüte) durchschnittlich geringere Internodienlängen als die mit geringeren Nodienzahlen (und früherer Blüte). Dabei war die negative Assoziation von Internodienlänge und Blühzeit schwächer ausgeprägt als die zwischen Internodienlänge und Nodienzahl. Eine genetische Ursache dieser Assoziation innerhalb der Elternmuster ist nicht wahrscheinlich, da sie durchaus in kleinen Schritten auftrat und schließlich die F₂ (Li × Vi) nachwies (Abb. 7), daß in

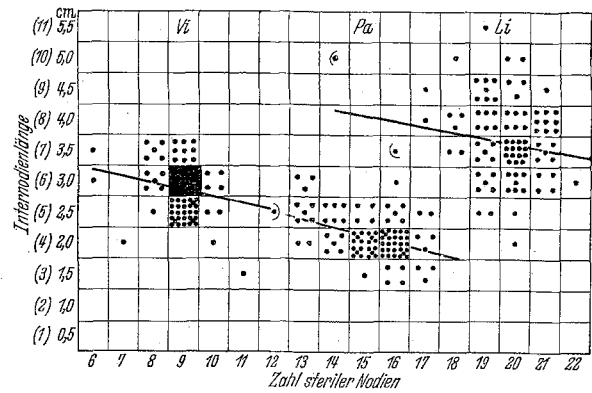


Abb. 4. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Internodienlänge bei den Sorten Vi Pa Li 1951.

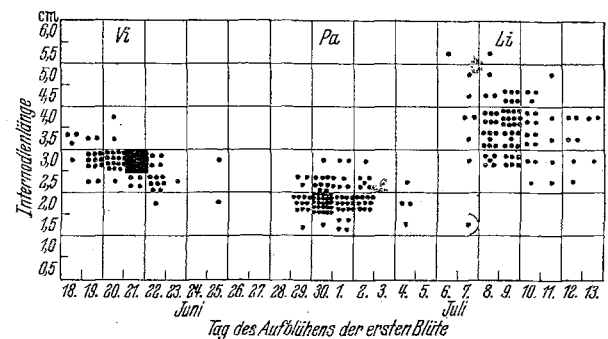


Abb. 5. Beziehung zwischen Blühzeit und Internodienlänge bei den Sorten Vi Pa Li 1951.

Tabelle 14. Regressionskoeffizienten der Zahl steriler Nodien (y) und der Blühzeit (x) auf Internodienlänge (z) innerhalb der Eltern und innerhalb der F₂-Generationen.

	b _{yz}	b _{xz}
Vi	- 0,239**	- 0,138*
Un	- 0,176*	- 0,116*
Pa	- 0,235**	- 0,047
Li	- 0,222**	- 0,205*
F ₂ (Un × Vi)	- 0,245***	- 0,039
F ₂ (Pa × Vi)	- 0,182**	- 0,049
F ₂ (Li × Vi)	- 0,229**	- 0,195*

Übereinstimmung mit den Befunden TENDINS 1923 zumindest der Hauptfaktor für Internodienlänge unabhängig von dem der Nodienzahl (bzw. Blühzeit) war.

Der Zusammenhang konnte daher nun physiologisch gedeutet werden¹. Da aber die F₂-Generationen

¹ Es wäre noch in Betracht zu ziehen, daß die Art des Maßes selbst bei höheren Nodienzahlen kürzere Internodienlängen zur Folge hatte. Da zur Zeit des Blühbeginnes die Länge der einzelnen Internodien von unten nach oben bis zum Nodium des Blütenansatzes zuerst zunimmt und dann wieder abnimmt, wird bei größeren Nodienzahlen eher eine größere als eine kleinere durchschnittliche Internodienlänge zu erwarten sein.

etwa gleich große Regressionskoeffizienten von Internodienlänge auf Nodienzahl bzw. Blühzeit zeigten, wie sie bereits innerhalb der Elternmuster vorkamen (Tab. 14), konnte mit Hilfe eines Korrelationskoeffizienten zwischen genannten Merkmalen nicht auf deren genetische Korrelation geschlossen werden, obwohl genetische Faktoren die F_2 -Verteilung höchstwahrscheinlich mit beeinflussten. Andererseits erklärte die physiologische negative Korrelation von Internodienlänge (bzw. Blühzeit) auf Nodienzahl den oben erwähnten Befund, daß in den F_2 -Generationen die Gruppe mit der größeren Internodienlänge bei allen 3 Kreuzungen die geringere Internodienzahl (bzw. frühere Blühzeit) aufwies, unabhängig von der Kombination dieser

die Transgressionen verlangen, mehrere bei dieser Kreuzung beteiligte Faktoren für Internodienlänge angenommen werden müssen. (Die Individuenzahlen sind jedoch zu gering, um sie mit einem der von DE HAAN 1931 gefundenen, auf 3 Faktoren beruhenden Spaltungsergebnissen vergleichen zu können.) Beide Spaltungsgruppen zeigten auch die negative Regression der Internodienlänge auf Nodienzahl (bzw. Blühzeit), wobei diese bei der Gruppe mit größerer Internodienlänge stärker ausgeprägt war. Der Verlauf der Regression war dem Sinne einer Koppelung entgegengesetzt, so daß zweifellos der Hauptfaktor für Nodienzahl mit dem für Internodienlänge frei rekombinierte. Auch der Farbfaktor (A, a) zeigte keine Koppelung mit der Internodienlänge, was aus dem Fehlen einer Differenz (+ 0,08 cm) zwischen den A und a Phänotypen der F_2 ($Li \times Vi$) geschlossen wurde.

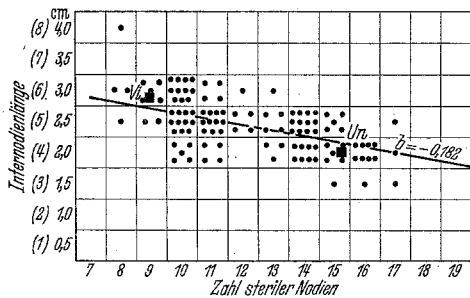


Abb. 6. Beziehung zwischen mittlerer Länge der sterilen Nodien und Zahl steriler Nodien innerhalb der F_2 ($Pa \times Vi$) 1951. ■ Mittelwerte der Eltern 1951. (Zahlen in Klammern: Regressionseinheiten.)

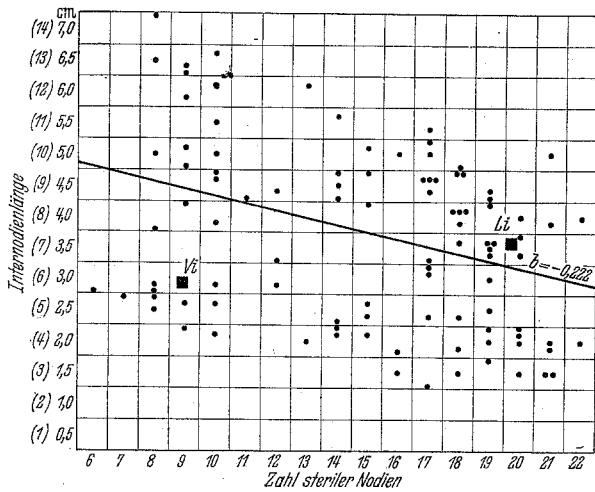


Abb. 7. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Internodienlänge innerhalb der F_2 ($Li \times Vi$) 1951. ■ Mittelwerte der Eltern 1951.

Merkmale in den Eltern. Die Postulierung einer pleiotropen Wirkung des jeweils rezessiven Faktors für Internodienlänge (l , bzw. L_1) ist somit nicht nötig.

Die F_2 -Generation der Kreuzungen ($Un \times Vi$) und ($Pa \times Vi$) zeigten jedoch abgesehen von den besprochenen Regressionen zu geringe Unterschiede in den Internodienlängen, um eine Koppelung von Internodienlänge mit der Nodienzahl zu widerlegen (Abb. 6). In der F_2 ($Li \times Vi$) traten hingegen eine sehr starke Streuung der Internodienlänge, verbunden mit zahlreichen Transgressionen auf (Abb. 7). Die bimodale Verteilung der Internodienlängen-Frequenzen ließ eine F_2 -Spaltung erkennen, wobei die Gruppe mit größerer Internodienlänge überwog. Nach Gruppenbildung mittels der Minimumklasse ergab sich ein Spaltungsverhältnis von 67:42 Individuen mit größerer zu kleinerer Internodienlänge, so daß, wie es auch

IX. Nodienzahl — Blühzeit — Relation bei Eltern und Folgegenerationen.

Die bisherigen Ergebnisse sprechen für einen zumindest ähnlichen Erbgang von Nodienzahl und Blühzeit im Langtag. Beide Merkmale zeigen partielle Koppelung mit dem Grundfaktor für Blütenfarbe und keinen nachweislichen genetischen Zusammenhang mit der Internodienlänge. Es ist nun die Frage, ob angenommen werden kann, daß die Blühzeit der F_2 -Generationen ausschließlich durch die Nodienzahl bestimmt wird, oder ob noch andere Blühzeit-Faktoren postuliert werden müssen.

1. Nodienzahl-Blühzeit-Relation zwischen den Eltern.

Die Nodienzahl-Blühzeit-Relation der Eltern Vi , Un , Pa , Li war sehr einheitlich. Die diesbezügliche Korrelation betrug $r = +0,9979^{***}$ (Abb. 8, Tab. 18). Die l -Formen (Un , Pa) hatten eine relativ zur Blühzeit etwas höhere Nodienzahl als die L -Formen (Vi ,

Tabelle 15. Vergleich der Regression Zahl steriler Nodien auf Blühzeit zwischen den Mittelwerten von Vi , Un , Pa , Li und Vi , Un , Pa ¹.

	$b \pm s_b$
Vi, Un, Pa, Li	$+0,581 \pm 0,0874$
Vi, Un, Pa ¹	$+0,620 \pm 0,0201$
Differenz	$+0,059 \pm 0,0898, t = 0,657, P > 0,5.$

¹ Mittlere Regression aus fünf Versuchen.

Tabelle 16. Regressionen der Zahl steriler Nodien auf Blühzeit zwischen den Sortenmitteln von Vi , Un , Pa in verschiedenen Jahren an verschiedenen Standorten im langen Tag.

Versuche	$b \pm s_b$	Homogenität ²
Wageningen 1949 ¹	$+0,648 \pm 0,0550$	$P < 0,05^3$
Wageningen 1949 ²	$+0,671 \pm 0,0654$	
Cambridge 1950	$+0,583 \pm 0,0203$	
Wien 1951	$+0,629 \pm 0,0124$	
Wien 1952	$+0,589 \pm 0,1003$	
Mittel	$+0,620 \pm 0,0201$	

¹ Sommerlicher Langtag.

² Sommerlicher Langtag durch Zusatzbeleuchtung zu 24 Stunden-Licht ergänzt.

³ Bei einer Kovarianzanalyse ergibt sich, daß die Varianz infolge der Unterschiede zwischen den fünf Regressionen signifikant kleiner ist, als die Varianz infolge der Abweichungen der Einzelbeobachtungen von den Regressionen ($F = 12,5; P < 0,05$), was die Homogenität der fünf Regressionen als höchst wahrscheinlich erweist.

Li). Die Regression Nodienzahl auf Blühzeit zwischen Vi, Un, Pa mit $b = +0,620^{***}$ unterschied sich statistisch jedoch nicht von der zwischen Vi, Un, Pa, Li mit $b = +0,581^{***}$ (Tab. 15). Bei 6 Versuchen im Langtag in z. T. verschiedenen Jahren und an verschiedenen Standorten war die Nodienzahl-Blühzeit-Relation zwischen Vi, Un und Pa gleich groß (Tab. 16).

Tabelle 17. Regression Zahl steriler Nodien auf Blühzeit innerhalb der Eltern und innerhalb F₁-Generation (s. Abb. 10).

	1950		1951		1952	
	b	P _b	b	P _b	b	P _b
Vi			+ 0,061	>0,1		
Un	+ 0,026	>0,1	+ 0,261	<0,001	+ 0,023	>0,1
Pa			+ 0,061	>0,1		
Li			+ 0,011	>0,1		
F ₁ (Un × Vi)	+ 0,116	>0,1	+ 0,315	<0,001		
F ₁ (Pa × Vi)			- 0,029	>0,1		

2. Nodienzahl-Blühzeit-Relation innerhalb von Eltern- und F₁-Mustern.

Vorerst wurde die Beziehung zwischen Nodienzahl und Blühzeit innerhalb der Eltern- und F₁-Muster untersucht, wobei angenommen wurde, daß die modifikatorische Streuung der Blühzeit zum Teil durch eine solche der Nodienzahl verursacht wäre. Dies traf jedoch nicht zu (Tab. 17, Abb. 9 u. 10). Der Mangel eines systematischen Zusammenhanges beider Merkmale innerhalb der Elternmuster zeigte einerseits ihre Möglichkeit, unabhängig voneinander modifiziert zu werden, und gab andererseits einen Anhaltspunkt für die Beurteilung der Einheitlichkeit des Materials. Nur bei Un und F₁ (Un × Vi) 1951 hatten die deutlich späteren Pflanzen auch höhere Nodienzahlen, was sicherlich genetisch bedingt war. Un 1951 war Handelsware, und F₁ (Un × Vi) stammte von der über die ganze Blühperiode 1950 ausgedehnten Kreuzungsserie. Die für F₂ und F₃ (Un × Vi) verwendete F₁ 1950 hingegen erwies sich in dieser Hinsicht als einheitlich und stammte von den 1949 an vier aufeinander folgenden Tagen zu Beginn der Blühzeit der Mütter durchgeführten Kreuzungen. Die Muster von Pa, Vi, F₁ (Pa × Vi) und Li waren auch 1951 ohne systematische Nodienzahl-Blühzeit-Relation der Einzelpflanzen und somit als einheitlich zu betrachten. (In Tab. 17 und Abb. 10 sind die Regressionskoeffizienten Nodienzahl auf Blühzeit der Elternmuster wiedergegeben. Ihre Signifikanz entspricht der der entsprechenden Korrelationskoeffizienten. Das Muster Un 1952 ging aus einer seit 1949 geselbsteten Einzelpflanze hervor.)

Da in genetisch einheitlichen Mustern keine systematische (physiologische) Beziehung von Nodienzahl und Blühzeit auftrat, erschien es berechtigt, die Ursache der Korrelation bzw. Regression beider Merkmale in den F₂- bzw. F₃-Generationen als ausschließlich genetisch bedingt aufzufassen.

3. Nodienzahl-Blühzeit-Relation innerhalb F₂- und F₃-Generationen.

Die Variationskurven der F₂-Generationen von Nodienzahl und Blühzeit waren einander sehr ähnlich. Ihre Ähnlichkeit beruhte auf einer starken Korrelation beider Eigenschaften, welche bei dem zur Zeit der ersten Blüte analysierten Material für F₂ (Un × Vi) $r = +0,6592^{***}$, für F₂ (Pa × Vi) $r = +0,7882^{***}$ und F₂ (Li × Vi) $r = 0,8912^{***}$ betrug (Tab. 18, Abb. 8, 11, 12, 13). Die zur Zeit der Reife analysierten F₂-Muster von (Un × Vi) und (Pa × Vi) ergaben in beiden Fällen niedrigere und bei (Pa × Vi) signifikant niedrigere Korrelationskoeffizienten (Tab. 19). WELLEN-SIEK 1925 fand bei einer Erbsen-F₂ eine diesbezügliche

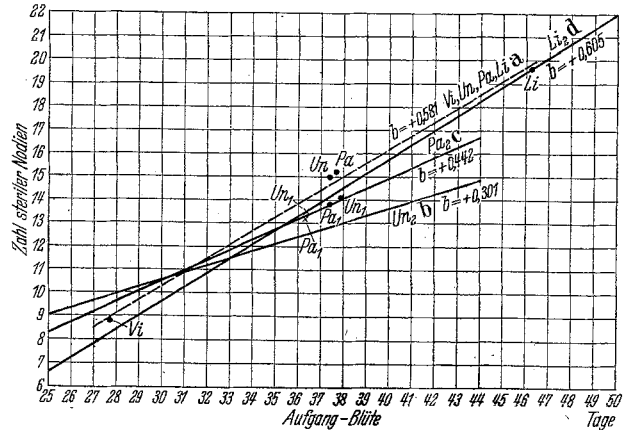


Abb. 8. Regressionsgeraden von Zahl steriler Nodien auf Blühzeit zwischen den Sorten Vi, Un, Pa, Li (= a) und innerhalb der F₂ (Un × Vi) (= b), F₂ (Pa × Vi) (= c) und F₂ (Li × Vi) (= d).
● = Mittelwerte der Sorten Vi, Un, Pa, Li sowie der F₁ (Un × Vi) (= Un₁), F₁ (Pa × Vi) (= Pa₁) 1951.
× = Mittelwerte der F₁ (Un × Vi) (= Un₁) und F₁ (Pa × Vi) (= Pa₁) 1950, eingesetzt nach Differenz zum Mittel von Vi, Un, Pa 1950.

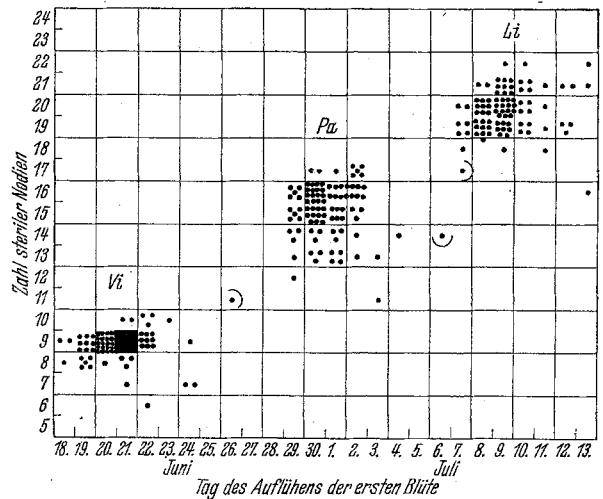


Abb. 9. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Blühzeit der Sorten Vi, Pa und Li 1951. (Gefüllte Klasse = 38 Individuen.)

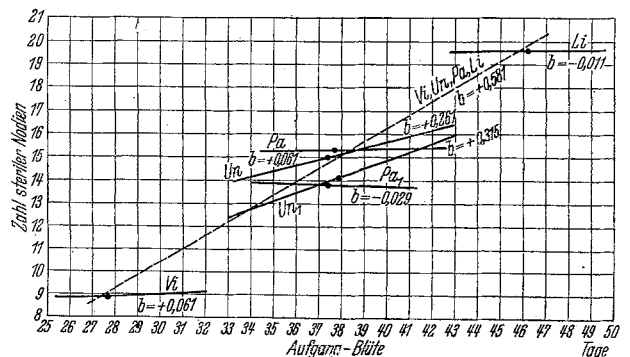


Abb. 10. Regressionsgeraden von Zahl steriler Nodien auf Blühzeit 1951 zwischen den Sorten Vi, Un, Pa, Li und innerhalb derselben Sorten sowie innerhalb der F₁ (Un × Vi) (= (Un₁)) und F₁ (Pa × Vi) (= (Pa₁)).

Korrelation von $r = 0,553 \pm 0,030$, welche eher den hier gefundenen Korrelationen von in reifem Zustand gereiften Pflanzen entspräche. Jedenfalls sind sowohl das besonders an spätblühenden Individuen schwie-

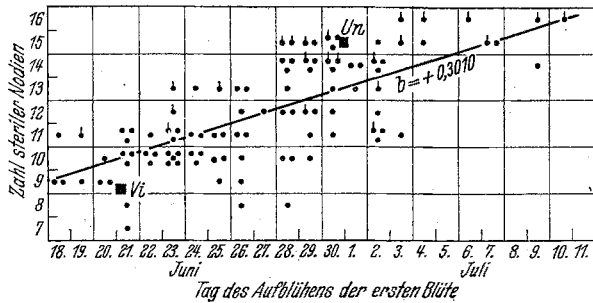


Abb. 11. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Blühzeit innerhalb der F_2 ($Un \times Vi$) 1951.

■ Mittelwerte der Eltern 1951.
● weiß blühende Pflanzen.

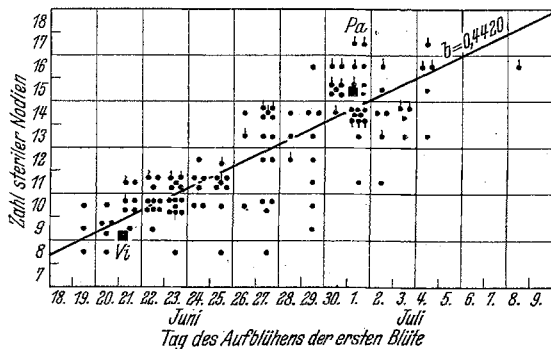


Abb. 12. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Blühzeit innerhalb der F_2 ($Pa \times Vi$) 1951.

■ Mittelwerte der Eltern 1951.
● weiß blühende Pflanzen.

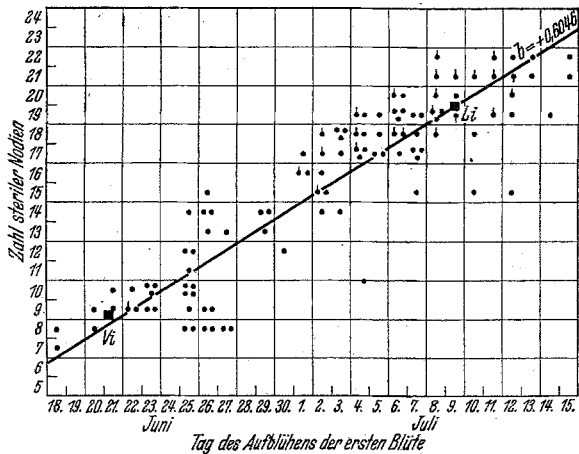


Abb. 13. Beziehung zwischen Zahl steriler Nodien und Blühzeit innerhalb der F_2 ($Li \times Vi$) 1951.

■ Mittelwerte der Eltern 1951.
● weiß blühende Pflanzen.

rigere Erkennen des Zeitpunktes der Entfaltung der ersten Blüte im Bestand, wie die schwierigere Zählung der ersten Nodien an der dünnen Pflanze als Fehlerquellen der Analyse anzusehen. Im folgenden wurden daher nur die zur Blühzeit analysierten Pflanzen berücksichtigt.

Die durchschnittliche Nodienzahl-Blühzeit-Relation innerhalb der F_2 -Muster findet in dem Regressionskoeffizienten (Nodienzahl auf Blüh-

Tabelle 18. Korrelationskoeffizienten für die Assoziation von Blühzeit und Zahl steriler Nodien innerhalb (r_1) von F_2 -Generation und zwischen (r_2) den Eltern.

F_2 ($Un \times Vi$)	$r_1 = +0,6592^{***}$	$n = 105$
F_2 ($Pa \times Vi$)	$r_1 = +0,7882^{***}$	$n = 116$
F_2 ($Li \times Vi$)	$r_1 = +0,8912^{***}$	$n = 103$
Inhomogenität ¹ Vi, Un, Pa, Li	$\chi^2 = 24,65$ FG = 2 $r_2 = +0,9979^{***}$	$P < 0,001$

¹ Homogenitätstest nach RIDER 1939.

zeit) ihren Ausdruck. Bei den F_2 ($Un \times Vi$) bzw. ($Pa \times Vi$) betragen diese $b = +0,301^{***}$ bzw. $b = +0,442^{***}$ und waren in beiden Fällen nachweislich kleiner als die entsprechenden Regressionen zwischen den Eltern mit $b = +0,629^{***}$ bzw. $b = +0,634^{***}$ (Tab. 20, Abb. 8). Als Ursache hierfür kam Rekombination der Nodienfaktoren mit anderen Blühzeitfaktoren oder verschiedenartige Wirkung derselben Modifikatoren auf Nodienzahl und Blühzeit in Frage.

Die F_1 ($Un \times Vi$) und F_1 ($Pa \times Vi$) hatten sowohl 1950 wie 1951 eine von den Eltern verschiedene Nodienzahl-Blühzeit-Relation (Tab. 5, Abb. 8). Der Grund hierfür war die weniger vollständige Dominanz der Nodienzahl gegenüber der mehr vollständigen bzw. vollständigen Dominanz der Blühzeit. Die dadurch hervorgerufene relative Verzögerung der Blühzeit gegenüber der Nodienzahl lag im Sinne der Abweichung der Nodienzahl-Blühzeit-Relation innerhalb der F_2 von der zwischen den Eltern, kam aber im F_3 -Durchschnitt der für Blühzeit und Nodienzahl spaltenden Familien kaum mehr zum Ausdruck (Abb. 14,

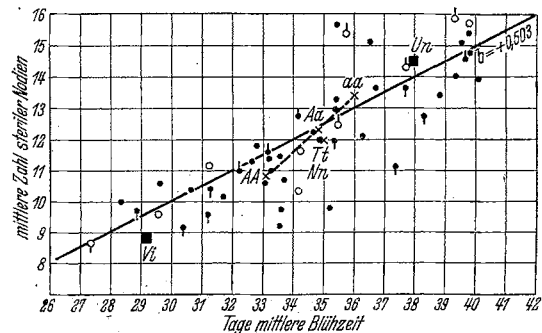


Abb. 14. Beziehung zwischen mittlerer Zahl steriler Nodien und mittlerer Blühzeit der F_3 -Familien ($Un \times Vi$).

■ Mittelwerte der Eltern,
○ für Blühzeit und Zahl steriler Nodien nicht spaltende Familien,
● für Blühzeit und Zahl steriler Nodien spaltende Familien,
○ rein weiße Familien,
● rein rote Familien,
○ für Blütenfarbe spaltende Familien,
× AA Mittel aller rein roten Familien,
× aa Mittel aller rein weißen Familien,
× Aa Mittel aller für Farbe spaltenden Familien,
× T, N Mittel aller für Blühzeit u. Nodienzahl spaltenden Familien.

Tabelle 19. Korrelation von Blühzeit und Zahl steriler Nodien bei zur Zeit der Blüte und bei zur Zeit der Kornreife analysierten F_2 -Generation.

	Zeitpunkt der Analyse	Korrelationskoeffizient	n	t (Diff.)	P
F_2 ($Un \times Vi$)	erste Blüte	+0,6592	105	0,773	>0,4
	Kornreife	+0,5844	73		
F_2 ($Pa \times Vi$)	erste Blüte	+0,7882	113	2,520	<0,02
	Kornreife	+0,6262	76		

Punkt $TtNn$ ¹. Das Überschneiden der F_2 mit der elterlichen Regressionsgeraden (Abb. 8) bei den F_2 ($Un \times Vi$) und ($Pa \times Vi$) konnte damit jedoch nicht erklärt werden.

langen Tag weitaus geringer wäre als der von N, n . In der Kreuzung ($Li \times Vi$) würde D, d infolge gleichartigen Vorhandenseins in beiden Eltern nicht in Erscheinung getreten sein.

Tabelle 20. Regressionsen der Zahl steriler Nodien auf Blühzeit zwischen den Eltern und innerhalb von F_2 -Generationen.

b zwischen den Eltern		b innerhalb der F_2 -Generationen		Differenzen zwischen Regressionsen der Eltern und F_2	
Vi, Un	+ 0,629 ± 0,0125	F_2 ($Un \times Vi$)	+ 0,301 ± 0,0338	$Un \times Vi$	- 0,308 ± 0,0361***
Vi, Pa	+ 0,634 ± 0,0098	F_2 ($Pa \times Vi$)	+ 0,442 ± 0,0375	$Pa \times Vi$	- 0,172 ± 0,0389***
Vi, Li	+ 0,581 ± 0,0100	F_2 ($Li \times Vi$)	+ 0,605 ± 0,0288	$Li \times Vi$	+ 0,034 ± 0,0348
Vi, Un, Pa, Li + 0,581					
[TENDIN (1897) + 0,492] ¹					

¹ Aus Daten von verschiedenen Linien TENDIN 1897 (s. Abb. 1).

Die Regressionsgerade innerhalb der F_2 ($Li \times Vi$) hatte dieselbe Steigung ($b = +0,605$) wie die zwischen den Eltern ($b = +0,581$), so daß vorerst angenommen werden konnte, daß die Blühzeit dieser Kreuzung ausschließlich durch die Nodienzahlfaktoren bestimmt war (Tab. 20; Abb. 8 u. 13).

Da diese Überschneidung in beiden Fällen im Sinne von Rekombinationen lag (Abb. 8, 11, 12), mußte angenommen werden, daß bei ($Un \times Vi$) und ($Pa \times Vi$) außer den Nodienzahlfaktoren noch ein anderer Faktor die Blühzeit beeinflusste und mit zumindest einem Nodienzahlfaktor rekombinierte (Siehe auch Abschnitt VII, letzter Absatz.) Dieser weitere die Blühzeit bestimmende Faktor D, d würde, nach der Anlage der Blüte an einem bestimmten Nodium, die Schnelligkeit der Blütendifferenzierung kontrollieren bzw. modifizieren, wobei der Einfluß von D, d auf die Blühzeit im

4. Farbgrundfaktor und Nodienzahl-Blühzeit-Relation.

In den F_2 -Generationen ($Un \times Vi$), ($Pa \times Vi$), ($Li \times Vi$) und F_3 ($Un \times Vi$) ließ sich eine Koppelung von roter Blütenfarbe (A) mit früher Blühzeit (t) bzw. geringer Nodienzahl (n) und von weißer Blütenfarbe (a) mit später Blühzeit (T) bzw. höherer Nodienzahl (N) nachweisen. Nun hatten die rotblühenden Pflanzen ($AA + Aa$) der drei F_2 -Generationen eine für ihre Blüh-

Tabelle 21. Regressionskoeffizienten¹ der Zahl steriler Nodien (y) auf Blühzeit (x) zwischen den Eltern und innerhalb der F_2 ohne (b_{xy}) und mit ($b_{yx,z}$) Berücksichtigung der Internodienlänge (z).

b_{yx} zwischen den Eltern		b_{yx} innerhalb der F_2	$b_{yx,z}$ innerhalb der F_2
Vi, Un	+ 0,629	+ 0,301	+ 0,618
Vi, Pa	+ 0,634	+ 0,442	+ 0,687
Vi, Li	+ 0,581	+ 0,605	+ 0,860

¹ Sämtliche Koeffizienten bei $P < 0,001$ signifikant.

Tabelle 22. Einfluß der Blütenfarbe (A, a) auf die Nodienzahl (NZ)-Blühzeit, (BZ)-Relation in den F_2 -Generationen.

Kreuzung	F_2 Phänotypen	n	Mittlere Blühzeit	BZ.-Abweichung von Regression ¹ der Eltern	BZ.-Abweichung von F_2 -Regression ¹	Mittlere Nodienzahl	NZ.-Abweichung von Regression ¹ der Eltern	NZ.-Abweichung von F_2 -Regression ¹
($Un \times Vi$), ($aT_1N_1 \times Atn$)	A	78	33,3	+ 1,0	+ 1,2	11,3	- 0,6	- 0,5
	a	24	37,3	+ 0,2	- 3,2	14,0	- 0,2	+ 1,0
	$A+a$	102	34,2			11,9		
	$A-a$			- 4,0		- 2,7		
($Pa \times Vi$), ($aT_1N_1 \times Atn$)	A	81	33,4	+ 1,0	+ 0,7	11,6	- 0,6	- 0,5
	a	35	36,2	- 0,1	- 1,2	13,9	+ 0,1	+ 0,9
	$A+a$	116	34,2			12,3		
	$A-a$			- 2,8		- 2,3		
($Li \times Vi$), ($aT_2N_2 \times Atn$)	A	78	38,2	+ 0,8	+ 0,4	13,7	- 0,4	- 0,2
	a	24	43,7	- 1,3	- 1,4	18,2	+ 0,7	+ 0,8
	$A+a$	102	39,4			14,7		
	$A-a$			- 5,5		- 4,5		

¹ Nodienzahl auf Blühzeit.

¹ Abgesehen von der Varianz(s^2) beider Eigenschaften wurde hierfür auch das Kriterium der vorhandenen oder fehlenden Regression von Nodienzahl auf Blühzeit an Hand der für jede Familie gezeichneten Korrelationsdiagramme verwendet. Es blieben 42 für beide Eigenschaften spaltende und 10 nicht spaltende Familien, deren Mittelwerte für Nodienzahl und Blühzeit in Abb. 14 gegenübergestellt sind. Der Durchschnitt der für Nodienzahl und Blühzeit spaltenden Familien betrug: Nodienzahl 12,0 und Blühzeit 34,9 Tg.

zeit etwas geringere Nodienzahl als die weißblühenden (aa) (Tab. 22). Ebenso hatten die AA -Familien der F_3 ($Un \times Vi$) eine im Verhältnis zu ihrer Blühzeit geringere Nodienzahl als die aa -Familien (Tab. 23, Abb. 14). Die Aa -Familien hielten sich diesbezüglich etwa in der Mitte und hatten eine Nodienzahl-Blühzeit-Relation, welche von dem F_3 -Durchschnitt der elterlichen Regression nur wenig abwich. Diese Verhältnisse entsprechen der in Abschnitt VII besprochenen stärkeren Koppelung A, a mit N, n als mit T, t .

Tabelle 23. *Einfluß der Blütenfarbe (A, a) auf die Nodienzahl-Blühzeit-Relation von F₂-Familien (Un × Vi) 1952.*

F ₂ -Familie	Blühzeit-Abweichung von Regressionsgerade Nodienzahl auf Blühzeit zwischen		Nodienzahl-Abweichung von Regressionsgerade Nodienzahl auf Blühzeit zwischen	
	den Eltern	den F ₂ -Familien	den Eltern	den F ₂ -Familien
AA	+ 0,8	+ 1,3	- 0,5	- 0,7
Aa	+ 0,1	+ 0,1	- 0,2	- 0,1
aa	- 0,3	- 0,9	+ 0,2	+ 0,4

5. Streuungsanalyse der Nodienzahl-Blühzeit-Relation in den F₂-Generationen.

Den bisherigen Ergebnissen nach ist es sehr wahrscheinlich, daß in diesen Kreuzungen die Hauptfaktoren der Nodienzahl die Blühzeit vor allem bestimmten. Bezüglich des Farbgrundfaktors ergab sich jedoch, daß er mit der Nodienzahl enger als mit der Blühzeit ge-

welcher, verhältnismäßig geringen, Sicherheit das errechnete Mittel der Umweltstreuung den Einzelfall bei den Eltern wiedergibt, zeigt Tab. 8a. Bei den F₂ ist außerdem noch in Betracht zu ziehen, daß neu auftretende Genotypen eine von der elterlichen abweichende Modifikationsbreite haben können. Der Einfluß der A- bzw. a-Phänotypen wurde nach ihrem die Variationsbreite um die Regressionslinie erweiternden Einfluß

errechnet. Die Reststreuung war in keinem Falle gleich Null und nur im Falle der Blühzeit (Un × Vi) etwas größer als die umweltbedingte Streuung. Die F₂ (Un × Vi) bestätigte die Annahme von Rekombinationen für diese Kreuzung, da sowohl Familien mit einer für ihre Nodienzahl zu geringen wie zu langen Blühzeit auftraten (Tab. 24a; Abb. 14).

Tabelle 24. *Streuungsanalyse der Assoziation von Blühzeit (BZ) und Zahl steriler Nodien (St. N) in F₂-Generationen unter Berücksichtigung der A- bzw. a-Phänotypen.*

	Zahl steriler Nodien auf Blühzeit								
	F ₂ (Un × Vi)			F ₂ (Pa × Vi)			F ₂ (Li × Vi)		
	FG	Sa ²	s ²	FG	Sa ²	s ²	FG	Sa ²	s ²
Gesamtstreuung St. N.	104	516		116	662,8		102	2035	
Regression auf BZ.....	I	224,3		I	408,6		I	1652,4	
Abweichung von Regression....	103	291,7	2,83	115	254,2	2,21	101	382,6	3,79
Streuung infolge A bzw. a.....	I	74,4		I	67,6		I	43,0	
Umweltbedingte Streuung St. N..	0	157,5	(1,50)	0	175,5	(1,50)	0	154,5	(1,50)
Rest-Streuung	102	59,8	0,58	114	11,1	0,10	100	185,1	1,85
	Blühzeit auf Zahl steriler Nodien								
	F ₂ (Un × Vi)			F ₂ Pa × Vi)			F ₂ (Li × Vi)		
	FG	Sa ²	s ²	FG	Sa ²	s ²	FG	Sa ²	s ²
Gesamtstreuung BZ.	104	2475,0		116	2090,8		102	4520,0	
Regression auf St. N.	I	1075,6		I	1288,9		I	3670,4	
Abweichungen von Regression ...	103	1399,4	13,29	115	801,9	7,58	101	849,6	8,41
Streuung infolge A bzw. a.....	I	438,2		I	284,9		I	176,3	
Umweltbedingte Streuung.....	0	412,0	(4,00)	0	460,0	(4,00)	0	404,0	(4,00)
Rest-Streuung	102	549,2	5,38	114	57,0	0,50	100	269,3	2,69

koppelt war. Dadurch verringerte er die F₂- und F₃-Korrelationen zwischen Nodienzahl und Blühzeit und erweiterte die Streuungen um die entsprechenden Regressionsgeraden. Ebenso mußten Rekombinationen von D, d mit N, n die Streuung um die Regressionsgerade Nodienzahl auf Blühzeit erweitern.

Um einen Anhaltspunkt für das Ausmaß der nicht erfaßten genetischen Ursachen der F₂-Streuungen zu bekommen, wurde die Gesamtstreuung der Blühzeit bzw. Nodienzahl, wie Tab. 24 zeigt, analysiert. Die Umweltstreuung wurde wie oben mit s² = 4 für die Blühzeit und s² = 1,5 für Nodienzahl bemessen. Mit

Tabelle 24a. *F₂-Familien mit „abweichender“ Nodienzahl-Blühzeit Relation (Un × Vi, 1952)*

Familie Nr.	n	Mittlere Blühzeit			Mittlere Nodienzahl			Blütenfarbe
		\bar{x}	s ²	V	\bar{x}	s ²	V	
5	10	33,6	9,75	10	9,3	1,56	5	spaltend
12	19	33,7	6,09	10	9,8	1,14	3	„
46	21	34,2	5,75	8	10,3	2,02	3	„
43	12	35,3	9,36	6	9,8	0,50	2	„
47	15	35,5	1,28	6	15,7	0,38	2	„
64	104	35,7	1,00	8	15,4	0,10	4	weiß
45	23	36,6	18,66	14	15,1	4,54	7	spaltend

X. Diskussion.

1. Zur Genetik von Blühzeit und Nodienzahl.

Die genetischen Ergebnisse bezüglich der Blühzeit stimmen insofern mit denen von WELLENSIEK 1925 und RASMUSSEN 1935 überein, als in allen drei Fällen nach dem Befund einer mehr oder minder kontinuierlichen F₂-Variationskurve angenommen werden mußte, daß die Blühzeit von 2 Hauptgenen (und Modifikatoren) kontrolliert werde. Die WELLENSIEK'sche Interpretation, welche der F₂-Generation eine 4:9:3 Spaltung zuordnete, konnte in unserem Falle nicht angewendet werden. RASMUSSEN 1935 (S. 179) kam zu dem Ergebnis, daß „eines der Hauptgene mit dem A-Gen für Blütenfarbe gekoppelt ist, und das andere entweder das Le-Gen (Internodiumlänge) selbst oder mit ihm eng gekoppelt ist“ (aus dem Englischen). Die Koppelung eines der Blühzeitgene mit dem A, a-Faktor wurde hier bestätigt gefunden, die

mit dem Hauptfaktor für Internodienlänge nicht (Kreuzung $Li \times Vi$). Allerdings dürfte die Messung der Internodienlänge hier (mittlere Länge der sterilen Nodien zur Zeit der ersten Blüte) eine andere als bei RASMUSSEN gewesen sein. Der mit RASMUSSEN übereinstimmende Befund, daß die früheren F_2 -Typen im Durchschnitt längere Internodien hatten als die späteren F_2 -Typen, unabhängig von der elterlichen Kombination von Blühzeit und Internodienlänge, wurde hier nicht als Koppelungsbeweis angesehen, da einerseits eine der F_2 gleichgerichtete Korrelation von Blühzeit (Nodienzahl) und Internodienlänge auch innerhalb der Elternmuster auftrat und andererseits die Regression beider Merkmale im Falle $F_2 (Un \times Li)$ einer Koppelungsregression entgegengesetzt verlief. Außerdem ließen die Internodienlängen der $F_2(Un \times Li)$ infolge einer größeren Zahl von Transgressionen mehrere an ihr beteiligte Faktoren vermuten.

TENDIN 1923 untersuchte die Nodienzahl als Blühzeitmerkmal, ohne die Nodienzahl zu kontrollieren. RASMUSSEN 1935 kontrollierte nur die Blühzeit. WELLENSIEK 1925 kontrollierte Blühzeit und Nodienzahl und fand für beide eine gleichartige Vererbung. Hier ließ die F_2 -Generation für Nodienzahl weder eine 3:1 (TENDIN 1923) noch eine 4:9:3-Spaltung (WELLENSIEK 1925) erkennen. Eine starke Ähnlichkeit des Vererbungsmodus von Blühzeit und Nodienzahl konnte jedoch auch hier nachgewiesen werden, obwohl die Bimodalität der F_2 -Polygone bei der Nodienzahl deutlicher ausgeprägt war als bei der Blühzeit und der Farbgrundfaktor mit der Nodienzahl enger gekoppelt erschien als mit der Blühzeit.

Die Assoziation von Nodienzahl und Blühzeit zwischen den Eltern war mit $r = +0,9979^{***}$ und innerhalb der F_2 -Generationen mit $r_1 = +0,6592^{***}$, $r_2 = +0,7882^{***}$, $r_3 = +0,8912^{***}$, sowie zwischen den untersuchten F_3 -Familien mit $r = +0,8374^{***}$ stark ausgeprägt und die Blühzeit somit vor allem durch die Nodienzahl bestimmt. Zumindest der Hauptfaktor für Internodienlänge dürfte in eben denselben Kreuzungen die Nodienzahl und Blühzeit nicht beeinflussen haben. Dennoch ließen einzelne F_3 -Familien, die Lage der F_2 -Regressionslinie bei 2 Kreuzungen sowie die F_2 -Restvarianz von Nodienzahl bzw. Blühzeit, welche nach Abzug der Streuungsursachen: Korrelationspartner, Farbfaktor und Umwelt blieb, vermuten, daß noch andere Faktoren die Blühzeit beeinflussten. Bei einer so stark ausgeprägten Korrelation zweier Merkmale, wie sie Nodienzahl und Blühzeit aufwiesen, ist es schwierig, das Ausmaß und die Art eines weiteren genetischen Einflusses auf einen der Korrelationspartner festzustellen. Dies dürfte erst dann möglich sein, wenn die Wirkung des zusätzlichen Faktors separiert gemessen und einem der Korrelationspartner, in unserem Falle der Nodienzahl, gegenübergestellt werden kann.

Welches Blühzeit-Merkmal käme hierfür aber in Frage? Ein bloßes Wachstums-Merkmal, wie es die Internodienlänge darstellt, offenbar nicht, sondern ein von diesem getrenntes Merkmal der generativen Entwicklung, wie Schnelligkeit des Wachstums und der Differenzierung der Blütenorgane. Das hieße, daß ein genetischer Faktor unabhängig von dem Ort der bereits erfolgten Blütenanlage und des Streckungswachstums der Hauptachse die raschere oder langsamere Ausbildung der Blütenorgane steuerte. Auf

diese Art könnte z. B. die zeitlich spätere Blütenanlage (höhere Nodienzahl) durch die schnellere Entwicklung der Blütenorgane oder die frühere Blütenanlage (geringere Nodienzahl) durch eine langsamere Weiterentwicklung der Blütenorgane ausgeglichen werden. Dadurch wäre der Nodienzahl-Blühzeit-Relation ein weiterer Spielraum gegeben und die „Ausnahmen“ der $F_2 (Un \times Vi)$ erklärbar.

Der im allgemeinen sehr enge und lineare Zusammenhang zwischen Blühzeit und Nodienzahl bei verschiedenen Genotypen kann auf zweierlei Arten zustande kommen: (a) Die Blühzeit wird nur durch die Nodienzahl bedingt, und die Zeitspanne zwischen der Blütenanlage an aufeinanderfolgenden Nodien der verschiedenen Genotypen ist gleich groß. (b) Die Blühzeit wird einerseits durch den unter (a) erwähnten regelmäßigen Zusammenhang bedingt und andererseits durch eine der jeweiligen Nodienzahl proportionale Verzögerung bzw. Beschleunigung der Blütenentwicklung.

Die Annahme (b) ist der von (a) insofern vorzuziehen, als sie eine genetische Variationsmöglichkeit der Zeitspanne Blütenanlage — Blütenentfaltung vorsieht, welche Voraussetzung für die „Ausnahmen“ der beobachteten Nodienzahl-Blühzeit-Relationen ist.

Hieraus ergäbe sich folgendes theoretisches Wirkschema: (1, „Normalfall“) Gengruppe B kontrolliert die Produktionsrate von Stoff B' . Je höher (in Grenzen) die Konzentration von Stoff B' ist, desto früher erfolgt die Blütenanlage (= desto geringer ist die Zahl steriler Nodien) und desto rascher werden die Blüten differenziert. (2, „Ausnahmefall“). Gengruppe B wirkt wie im Normalfall (1), und eine Modifikatorengruppe D ändert in späteren Entwicklungsstadien (nach der Blütenanlage) durch Vorhandensein bzw. Konzentration von D' die Schnelligkeit der Blütenentwicklung und damit den zeitlichen Abstand von Blütenanlage bis Blütenentfaltung. Kurztag würde gegenüber Langtag bereits in früheren Stadien die Produktion von B' hemmen, wodurch die Blütenanlage später und an einem höheren Nodium erfolgte. Die (Haupt-)Faktoren der Gruppe L , welche die Wachstumsrate des Hauptprozesses vor allem kontrolliert, stünden dabei in keinem Zusammenhang mit den (Haupt-)Faktoren der Gruppen B und D . Der die Produktionsrate von B' begrenzende Faktor der Gruppe B würde in einer Reihe multipler Allelomorphen die quantitative Stufung von Blühzeit und Nodienzahl verschiedener Genotypen bewirken und (ohne Einfluß der Gruppe D) die Konstanz ihrer Nodienzahl-Blühzeit-Relation kontrollieren. Um dieses Schema zu prüfen, wäre es notwendig, den zeitlichen Abstand von Anlage bis zur Entfaltung der Blüte unter konstanten Bedingungen zu messen und der Nodienzahl in einer F_2 -Generation gegenüberzustellen. Der bisher gemessene Abstand von Aufgang bis Blüte würde dabei sicherlich stärkere Änderungen bei Typen mit verschiedenen großen Nodienzahlen erfahren.

2. Zur statistischen Interpretation.

Die statistische Auswertung von Spaltungsergebnissen quantitativer Merkmale kann immer nur ein unvollkommener Behelf sein. Schon die notwendige Beurteilung der modifikativ bedingten Streuung, welche die Konklusionen stark beeinflusst, ist, wie

Tab. 8a zeigt, sehr schwierig. Nur in Spezialfällen werden die Merkmale in den Elternmustern „normal“ streuen, und nur in Spezialfällen wird die Wirkung der Einzelgene gleich groß und additiv sein, wie es ein „polygenes System“ und dessen statistische Auswertung voraussetzt (MATHER 1949). Bei mehr oder minder kontinuierlichen Variationskurven der F_2 -Generationen ist eine varianzanalytische Auswertung auf jeden Fall einer notgedrungen willkürlichen Herausstellung von Spaltungsverhältnissen vorzuziehen, und auch bei bimodalen Verteilungen, welche schon durch die meist mangelnde Konstanz der Umweltbedingungen zahlenmäßig in gewissen Fällen nicht stichhaltig sind, kann die Varianzanalyse, wie in den oben beschriebenen Fällen, wertvolle Dienste leisten.

Bei Korrelierung zweier qualitativer Merkmale ist es notwendig, ihren Zusammenhang zuerst innerhalb der Elternmuster zu untersuchen, bevor man mittels ihrer F_2 -Korrelation genetische Hypothesen aufstellt. So zeigten Nodienzahl und Blühzeit keine Korrelation, Nodienzahl und Internodienlänge jedoch eine negative Korrelation innerhalb der Elternmuster. Eine Korrelation innerhalb der Elternmuster, sei sie durch die Messung selbst, durch eine systematische Änderung der Umweltbedingungen während der Merkmalsprägung oder durch einen physiologischen Zusammenhang beider Merkmale hervorgerufen, kann u. U. eine gleichartige, jedoch der Koppelung der untersuchten Merkmale entgegengesetzte Assoziation der F_2 erklären. Hat sie innerhalb der Elternmuster und innerhalb der F_2 dieselbe und eine der Koppelung entsprechende Richtung, so ist eine Koppelung der untersuchten Merkmale zwar möglich, aber durch sie nicht nachgewiesen.

Die hier angewandte Methode, mittels der vorhandenen oder fehlenden Abweichung der F_2 -Regression zweier Merkmale von der gleichen Regression zwischen den Eltern, das Vorkommen von Rekombinationen nachzuweisen oder zu widerlegen, bedarf noch einer weiteren Bearbeitung, besonders im Hinblick auf Faktorenzahl und Koppelungsgrad.

3. Auslese auf Blühzeit mittels Auslese auf Zahl steriler Nodien.

Eine Auslese auf Blühzeit kann mittels Etikettieren der gewünschten Blühzeittypen zur Zeit ihres Erblühens durchgeführt werden. Bei frühen Typen ist eine derartige Auslese einfacher als bei späten, da der Blühbeginn von einzelnen Pflanzen in Beständen, die zu 50% oder mehr bereits erblüht sind, schwer feststellbar ist. Sollen sowohl frühe wie späte Typen ausgelesen werden, so ist es auch nicht möglich, die frühen vorzeitig aus dem Bestand zu entfernen, um dadurch das Erblühen der späteren leichter beobachten zu können.

Die engen Beziehungen zwischen Blühzeit und Nodienzahl im Erbversuch legen es nahe, die Auslese auf Blühzeit an der reifen Pflanze durch Feststellen der Nodien bis zum ersten Hülsenansatz, d. h. durch Auszählen der sterilen Nodien, durchzuführen. Auch bei F_2 Individuen bzw. F_3 -Familien, die von Eltern verschiedener Blütenfarbe und Nodienlänge abstammen, wäre die Korrelation noch immer hoch genug gewesen, um die gewünschten Blühzeitgruppen durch Auslese auf Nodienzahl zu erfassen. Dabei ist es notwendig, die Pflanzen so dem Boden zu entnehmen, daß der in der Erde liegende Teil des Stengels, an welchem

ein bis zwei Nodien bereits ausgebildet sein können, nicht abgerissen wird. Ein Abreißen der Hauptachse wird besonders bei „fußkranken“ Pflanzen leicht vorkommen. Auch ist zu berücksichtigen, daß u. U. die erste Hülse nach der Ernte nicht mehr erhalten ist, so daß in solchen Fällen die Anzahl der sterilen Nodien bis zum ersten Blütenstiel bzw. Hülsenstiel festgestellt werden muß.

Bei der Kreuzung ($Un \times Vi$) (Tab. 25), welche zwischen den reif geernteten F_2 -Pflanzen eine Blühzeit-Nodienzahl-Korrelation von nur $r = +0,5844^{***}$ aufwies, war die Korrelation beider Merkmale zwischen den F_3 -Familien, welche aus diesen Pflanzen hervorgegangen waren, mit $r = +0,8374^{***}$ beträchtlich höher. Dies zeigt die erhöhte Sicherheit einer derartigen Auslese-Methode in der F_3 gegenüber der F_2 . Die Ursache der geringeren Korrelation in der F_2 dürfte neben den modifikativen Schwankungen in der ungenauen Bestimmung der Nodienzahl der F_2 -Pflanzen zu suchen sein, da die Korrelation zwischen Blühzeit der F_2 -Pflanze und mittlerer Blühzeit der entsprechenden F_3 -Familie mit $r = +0,8183^{***}$ höher war als die zwischen Nodienzahl der F_2 -Pflanze und mittlerer Nodienzahl der entsprechenden F_3 -Familie mit $r = 0,6618^{***}$.

Tabelle 25. Korrelationen zwischen Zahl steriler Nodien und Blühzeit in F_2 - und F_3 -Generationen der Kreuzung ($Un \times Vi$).

	Blühzeit F_2	Zahl steriler Nodien F_2	Zahl steriler Nodien F_3
Blühzeit F_2	+ 0,8183 ¹	+ 0,5844	—
Blühzeit F_3	—	+ 0,6231	+ 0,8374
Zahl st. Nodien F_2	—	—	+ 0,6618

¹ Alle Korrelationskoeffizienten bei $P < 0,001$ signifikant.

Die Wirksamkeit einer solchen Auslesemethode läßt sich an der Korrelation zwischen Nodienzahl der F_2 -Individuen mit der Blühzeit entsprechender F_3 -Familien abschätzen. Diese betrug bei ($Un \times Vi$) $r = +0,6231^{***}$ und war somit etwa gleich groß wie innerhalb der F_2 mit $r = +0,5844^{***}$. In der F_3 ($Un \times Vi$) traten Familien auf, deren stärkeres Abweichen von der durchschnittlichen elterlichen Nodienzahl-Blühzeit-Relation nicht durch modifikatorische Streuungsursachen erklärt werden konnte. Diese Ausnahmen, welche relativ zu ihrer Blühzeit in 3 Fällen zu hohe und in 4 Fällen zu geringe Nodienzahlen hatten, könnten jedoch u. U. vom Züchter gesuchte Typen darstellen. So dürfte eine Auslese in der F_2 auf Blühzeit mittels der Zahl steriler Nodien, auch bei in Blütenfarbe und Nodienlänge unterschiedlichen Eltern die Blühzeitgruppen genügend genau erfassen, jedoch „Ausnahmen“ u. U. vernachlässigen. Es wäre wert zu überprüfen, inwieweit die Dauer der Blühperiode durch Bestimmung der Zahl fertiler Nodien erfaßt werden könnte.

Zusammenfassung.

Der genetische Zusammenhang von Blühzeit und Zahl steriler Nodien (Nodienzahl) wurde an drei Kreuzungen (*Pisum sativum* \times *Pisum sativum* ssp. *arvense*) im Langtag untersucht. Sowohl Blühzeit wie Nodienzahl waren von zumindest zwei Hauptfaktoren kontrolliert, von denen zumindest einer mit dem Farbgrundfaktor (*A, a*) gekoppelt war. Die Koppelung Nodienzahl mit *A, a* war etwas stärker als die von Blühzeit und *A, a*. Von der Internodienlänge, welche

innerhalb der Elternmuster und der F_2 -Generationen eine gleichartige, geringe, negative Assoziation mit Nodienzahl (bzw. Blühzeit) zeigte, mußte angenommen werden, daß zumindest ihr Hauptfaktor mit den Hauptfaktoren für Nodienzahl (bzw. Blühzeit) und mit A , a frei kombinierte. Ein Vergleich von Lage und Steigung der Regressionsgeraden Nodienzahl auf Blühzeit zwischen den Eltern und innerhalb der F_2 -Generation wurde zur Beurteilung der Koppelung oder Rekombination der korrelierten Merkmale herangezogen, wonach die F_2 ($Un \times Vi$) und F_2 ($Pa \times Vi$) Rekombinationen zwischen zumindest einem Nodienzahlfaktor mit einem anderen Blühzeitfaktor (D , d) aufwiesen, nicht jedoch die F_2 ($Li \times Vi$).

Bei einer Analyse der Blühzeit-Streuung der drei F_2 -Generationen ließen sich (je nach Blühzeit-Differenz der Eltern) 44–81% der Abweichungsquadratsumme auf die Zahl steriler Nodien, 4–18% auf den Einfluß des Farbgrundfaktors, 9–17% auf Umweltmodifikation und 3–22% („Reststreuung“) auf Rekombinationen und nicht erfaßte genetische Einflüsse zurückführen. In der F_3 ($Un \times Vi$) traten Familien mit für ihre Nodienzahl zu geringer und langer Blühzeit auf. Obwohl die Blühzeit der F_2 -Pflanzen und F_3 -Familien zweifellos vor allem durch die Nodienzahl bestimmt war, mußten daher noch andere, die Blühzeit im Langtag kontrollierende genetische Faktoren angenommen werden.

Die auffallend hohe Korrelation von Nodienzahl und Blühzeit zwischen verschieden zeitigen Linien und Sorten einerseits und die hiervon abweichenden Typen andererseits werden mittels eines hypothetischen Gen-Wirkstoff-Schemas zu erklären versucht. In diesem werden zwei Gengruppen angenommen, deren Hauptfaktoren rekombinierbar sind, und zwar Gengruppe B , welche den Ort der Blütenanlage und die Schnelligkeit der Blütenentwicklung bestimmt, und Gen(gruppe) D , welche die Schnelligkeit der Blütendifferenzierung modifiziert. B spaltet unabhängig von der das Längenwachstum kontrollierenden Gengruppe L .

Es wird nachgewiesen, daß eine Auslese nach Nodienzahl die Blühzeitgruppen richtig erfaßt, jedoch einzelne, von der durchschnittlichen Nodienzahl-Blühzeit-Relation abweichende Formen vernachlässigen kann. Im Durchschnitt entsprach einer genotypischen Blühzeit-Verzögerung von zwei Tagen eine Erhöhung der Zahl steriler Nodien von einem Nodium.

Vorliegende Untersuchungen wurden von 1949–1953 an den Pflanzenzüchtungs-Instituten der landwirtschaftlichen Hochschulen in Wien, Wageningen und Cambridge sowie schließlich an der Saatzuchtstation Probstdorf durchgeführt, und ich möchte Herrn Prof. Dr. L. M. KOPETZ (Wien), Herrn Prof. Dr. J. C. R. DORST (Wageningen) und Herrn Prof. Dr. G. D. H. BELL (Cambridge), sowie Herrn Ing. H. THAVONAT (Probstdorf) für die Ermöglichung und großzügige Unterstützung der Arbeit meinen besten Dank aussprechen.

Literatur.

1. BATESON, W. u. KILBY: Peas. Repl. Erol. Comm. 2, 55–80 (1905). — 2. BECKER-DILLINGEN, J.: Handbuch des Hülsenfruchtbaues und Futterbaues, P. Parey, Berlin

(1929). — 3. BECKER-DILLINGEN, J.: Handbuch des gesamten Gemüsebaues. P. Parey, Berlin-Hamburg (1950). — 4. FISHER, R. A.: Statistical Methods for Research Workers. Oliver and Boyd, London, 10. Auflage (1948). — 5. FISHER, R. A. u. YATES, F.: Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. Oliver and Boyd, London, 3. Auflage (1949). — 6. FUCHS, W. H. u. MÜHLENDYCK, E.: Über den Einfluß der Aussaat und der Temperatur auf die Entwicklung von Erbsensorten. Z. Pflanzenzüchtung 30 (2), 216–220 (1952). — 7. HAAN, H. DE: Contributions to the genetics of *Pisum*. S'Gravenhage (1931). — 8. HÄNSEL, H.: Studie über die Temperatursumme als Maß des Entwicklungsabschnittes Aufgang bis Blühen bei Gemüserbsen. Die Bodenkultur 4 (1), 35–44 (1950). — 9. HÄNSEL, H.: Vergleich der Konstanz verschiedener „Blühzeit“-Maße im Langtag in Hinblick auf Sortencharakteristik und Erbversuch bei *Pisum sativum*. Züchter. 24, 77–92 (1954). — 10. HÄRER, L.: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.). Heyn. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 28 (1), 1–34 (1951). — 11. HAUPT, W.: Untersuchungen über den Determinationsvorgang der Blütenbildung bei *Pisum sativum*. Z. Bot. 40, 1–32 (1952). — 12. HERNFELD, K.: Sortenechtheitsbestimmung bei Erbsen. Fortschritte der Landwirtschaft 12, 380–382 (1926). — 13. HEYN, H. u. HERTZSCH, W.: Erbsenarten, in ROEMER-RUDOLF, Handbuch der Pflanzenzüchtung, 3. Bd., 1–32 (1939). — 14. HOSHINO, Y.: On the inheritance of flowering time in peas and rice I. Coll. Agric. Tohoku Imp. Univ. Sapporo 6, 229–288 (1915). — 15. KAPPERT, H.: Die Erblichkeitsverhältnisse der züchterisch wichtigen Eigenschaften der Gartenerbse. Der Züchter 1 (3), 79–86 (1929). — 16. KEBBLE, F. u. PELLEW, C.: The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*) J. Gen. 1, 47–57 (1910). — 17. KOPETZ, L. M.: Die praktischen Auswirkungen bisheriger photoperiodischer Untersuchungen bei Gemüse. Die Gartenbauwiss. 16, 178–187 (1941). — 18. LABBACH, F.: Zur Ätiologie der Blütenbildung. Die Naturwissenschaft 31, 246 (1943). — 19. LAMPRECHT, H.: Studien über die Zeitigkeit bei *Pisum* I. Die Begriffe Zeitigkeit und Lebensdauer. Agri hortique genetica 4 (3–4), 80–87 (1946). — 20. LOCK, R. H.: Studies in plant breeding in the tropics II. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 2, 357–414 (1905). — 21. MATHER, K.: The genetical theory of continuous variation. Hereditas Suppl. Vol. 376–461 (1949). — 22. MENDEL, G.: Versuche über Pflanzenhybride. Verh. naturf. Ver. Brünn 4, 3–47. [Neudruck: J. Heredity 42 (1), (1951.)] — 23. NEATBY, K. W.: An analysis of the inheritance of quantitative characters and linkage in barley. Scientific Agriculture. Vol. IX, (11), 701–718 (1929). — 24. OPPENHEIM, J. O.: De erfelijkheid van het vroeg of laat bloeien by Erwtten. Verh. t. Bev. van Wetensch. Teelt. Ber. a. d. Leden 10, 2–5 (1921). — 25. RASMUSSEN, J.: Studies on the inheritance of quantitative characters in *Pisum* I. Hereditas 20, 161–179 (1935). — 26. RELANDER, LAURI, K.: Einige Beobachtungen über die Produktionsfähigkeit und die Blühzeit der F_1 -Generation einiger Erbsenkreuzungen. Arb. a. d. landw. Zentralvers. Stat. in Finnland 1, 1–26 (1914). — 27. RIDER, P. R.: An Introduction to Modern Statistical Methods. John Wiley & Sons, Inc., New York (1939). — 28. SNEDECOR, G. W.: Statistical Methods applied to Experiments in Agriculture and Biology, The Iowa State College Press, Ames, Iowa. (1948). — 29. TENDIN, H.: Nagra synpunkter rid förädling af ärter. Sver. Uts. för Tidster. 7, 111–129 (1897). — 30. TENDIN, H. u. TENDIN, O.: Contributions to the genetics of *Pisum* III. Internode length, stem thickness and place of the first flower. Hereditas 4, 351–362 (1923). — 31. TSCHERMAK, E. VON: Über die Vererbung der Blühzeit bei Erbsen. Verh. Naturf. Ver. Brünn 49, 169–191 (1910). — 32. WELLENSIEK, S. J.: Genetic Monograph on *Pisum*, Bibliographia Genetica II, 343–476 (1925).