

## ZUR GENETIK DER TRIKOTYLIE.

Von

JOSEF STRAUB.

(Eingegangen am 16. Januar 1948.)

Bei der Embryoentwicklung einer dikotylen Blütenpflanze werden an dem ziemlich kugelförmigen, äußerlich noch nicht differenzierten Embryo zwei Keimblattprimordien angelegt, aus denen sich die zwei zu beiden Seiten der Plumula liegenden Kotyledonen entwickeln. Dieser für die meisten Dikotyledonen charakteristische Entwicklungsprozeß verläuft gelegentlich anders, indem drei oder vier radiärsymmetrisch angeordnete Keimblattanlagen auftreten, und entsprechend tri- oder tetrakotyle Keimlinge entstehen. Wir wissen aus Selektionsversuchen von HUGO DE VRIES (1902), daß die Trikotylie vererbbar ist. Eine Interpretation seiner Befunde auf Grund unseres heutigen Wissens von der Genverteilung und Genwirkung läßt auf die Zahl der wirkenden Gene schließen. Der Zusammenhang von Gen und Eigenschaft ist damit jedoch nur mangelhaft aufgeklärt. Denn daneben vollzieht sich die Realisation des Merkmals in einer sehr eigentümlichen Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Erst die Analyse der Bedingungen, unter denen sich die Trikotylie-Gene entfalten, macht die Gesetzmäßigkeit im Auftreten der Eigenschaft verständlich.

### 1. DE VRIES' Selektionsversuche und die genetische Basis der Trikotylie.

DE VRIES (1902) beobachtete in Aussaaten verschiedener Dikotyler jeweils unter etwa 10000 Keimlingen 10—20 Trikotyle (= 0,1—0,2%). Auch Tetrakotyle und Pentakotyle fanden sich, allerdings äußerst selten. Schließlich ließen sich in geringer Zahl auch Zwischenformen der einzelnen Keimlingstypen, sog. „Hemi“-Formen, beobachten: Zweikeimblättler, bei denen ein Keimblatt gespalten ist, und Dreikeimblättler mit einem gespaltenen Kotyledon, also eine Vorstufe der Tetrakotylen. Bei der Darstellung der Versuche von DE VRIES vereinigen wir die Zahl der Keimlinge mit mehr als drei Keimblättern und die der „Hemiformen“ jeweils mit den Trikotylen. Es gelang DE VRIES, bei einigen Aussaaten durch fortgesetzte Selektion Rassen zu erhalten, die bis zu 90% aus trikotylen Keimlingen bestanden. Wo überhaupt eine Erhöhung des Trikotylengehaltes durch Auslese eintrat, zeigten jedoch nur wenige trikotyle Individuen diesen Erfolg. In einzelnen Fällen war ein sehr starkes Ansteigen des Trikotylenprozentsatzes innerhalb von drei Generationen zu bemerken:

|   |          |
|---|----------|
| 1895. Handelssaatgut                                    | 0,1—0,2% |
| 1896. 1. Selektionsgeneration: <i>Clarkia pulchella</i> | 16%      |
| <i>Helichrysum compositum</i>                           | 41%      |
| <i>Papaver Rhoeas</i>                                   | 20%      |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i>                           | 14%      |
| 1897. 2. Selektionsgeneration: <i>Clarkia pulchella</i> | 64%      |
| <i>Helichrysum compositum</i>                           | 51%      |
| <i>Papaver Rhoeas</i>                                   | 56%      |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i>                           | 58%      |

Die angegebenen Zahlen sind jeweils das Mittel aus mehreren Einzelnachkommenschaften. In der dritten Generation war eine Erhöhung des Trikotylenprozentsatzes nicht mehr möglich. Dabei betrugen die höchsten Trikotylieprozentsätze einiger Nachkommenschaften bei:

|   |      |
|---|------|
| <i>Clarkia pulchella</i> . . . . .      | 79 % |
| <i>Papaver Rhoeas</i> . . . . .         | 75 % |
| <i>Phacelia tanacetifolia</i> . . . . . | 90 % |

Diese Rassen mit einem Trikotylenprozentsatz von über 50 nennt DE VRIES *Mittelrassen*. Bei anderen Pflanzenarten kommt man niemals über 20 % hinaus. Diese werden *Halbrassen* genannt. Auch hier ist nach vier Generationen der höchste Prozentsatz erreicht.

Auch die „gereinigten Mittelrassen“ mit 90 % Trikotylen enthalten immer noch Dikotyle. Selbstungsnachkommenschaften von solchen Dikotylen ergeben den gleichen Prozentsatz an Tri- und Dikotylen wie ihre trikotylen Geschwister.

Durch diese Selektionsversuche ist die Erbllichkeit des Merkmals „Hyperdikotylie“, das wir auch weiterhin der Einfachheit halber mit „Trikotylie“ bezeichnen wollen, nachgewiesen. Sie verhält sich gegenüber Dikotylie rezessiv. Um die genetische Grundlage genau zu ermitteln, wäre eine Kreuzung zwischen einer Trikotylen aus einer Zucht mit dem höchsten Trikotylenprozentsatz und einer Dikotylen aus einer normalen Zucht mit höchstem Dikotylengehalt notwendig. Die  $F_2$ , bzw. die Rückkreuzung des Bastards mit dem rezessiven Elter, ließe dann an Hand des Prozentsatzes an Trikotylen Schlüsse auf die Zahl der Gene zu, welche die Keimblattzahl bestimmen. Diese genetische Analyse ist noch nicht durchgeführt. Trotzdem kann man an Hand der Versuche von DE VRIES die *Zahl der beteiligten Gene* ungefähr abschätzen. Da erst nach drei Generationen die höchsten Prozentsätze an Trikotylen erreicht werden, muß *das Merkmal polygen bedingt* sein. Am einfachsten ist hierbei die Vorstellung, daß zu einem eigentlichen Trikotylie-Gen ( $t$ ) noch Zusatzgene hinzukommen müssen, die bestimmen, in welchem Prozentsatz die Wirkung von  $tt$  verwirklicht wird. Bei Heterozygotie der Zusatzgene wird ein geringerer Prozentsatz realisiert als bei Homozygotie. Da nach drei Generationen der höchste Trikotyliegehalt erreicht ist, dürfte die Zahl dieser Zusatzgene kaum über zwei hinausgehen ( $Z_1 Z_1, Z_2 Z_2$ ). Insgesamt wären also etwa drei Genpaare für den Merkmalsunterschied zweikeimblättrig/mehrkeimblättrig verantwortlich.

Eine solche genetische Situation wurde für ein Merkmal der Mehlmotte, *Ephestia Kühniella* ZELLER, klar nachgewiesen (KÜHN und HENKE, 1929). „Glasflügeligen“ Faltern fallen die Schuppen auf kleineren oder größeren Flügelbezirken vor dem Schlüpfen aus. Dadurch erscheinen diese Tiere dann in verschiedenem Grade glasflügelig. Aus Stämmen mit wenig Glasflügeligen lassen sich, genau wie bei den Trikotylen, solche mit höherem Gehalt an Glasflügeligen selektionieren. Die Selektion nach Glasflügeligkeit führt im Maximum ebenfalls zu 90 % Glasflügeligen + 10 % Normalbeschuppten. KÜHN und HENKE konnten exakt nachweisen, daß der Glasflügeligkeit zwei Faktorenpaare zugrunde liegen müssen, zu denen noch Zusatzfaktoren hinzutreten, die den Prozentsatz bestimmen, in dem die Anlage für Glasflügeligkeit verwirklicht wird. Homozygot glasflügelige Tiere ( $ggkk$ ) haben den höchsten Prozentsatz an glasflügeligen Nachkommen, wenn sie gleichzeitig auch bezüglich der rezessiven Zusatzfaktoren ( $zz$ )

homozygot sind. Eine Parallele zwischen den Ergebnissen von DE VRIES und den Befunden von KÜHN und HENKE liegt auch in dem Umstand, daß in beiden Fällen Stämme mit verschieden hohem Gehalt an Trikotylen bzw. Glasflügeligen erhalten wurden, die sich dann in diesem bestimmten Gehalt als konstant erwiesen. Stämme mit konstant niedrigem Gehalt an Glasflügeligen sind durch Homozygotie der rezessiven Glasflügeligkeitsfaktoren (*ggkk*) und die Homozygotie der dominanten Zusatzfaktoren (*ZZ*) ausgezeichnet. Es spricht nichts dagegen, die „Halbrassen“ von DE VRIES in analoger Weise mit *ttZ<sub>1</sub>Z<sub>1</sub>*, die „Mittelrassen“ mit *ttz<sub>1</sub>z<sub>1</sub>* zu symbolisieren, wobei unter Umständen noch *Z<sub>2</sub>Z<sub>2</sub>*, bzw. *z<sub>2</sub>z<sub>2</sub>* hinzutreten.

Wir konnten uns damit die genetische Basis der Trikotylie klarmachen. Unverständlich bleibt jedoch, weshalb auch bei Homozygotie aller rezessiven Faktoren die dominante Form noch auftritt, und weshalb einerseits trikotyle Keimlinge aus hochprozentig dikotylen Saaten fast nur dikotyle, und andererseits dikotyle Keimlinge (aus höchstselektionierten Trikotyliestämmen) 90% trikotyle Nachkommen aufweisen können. Zum Verständnis dieser Eigentümlichkeit kann die Analyse der Modifikabilität der Trikotylie beitragen.

## 2. Die Modifikabilität der Keimblattzahl bei *Petunia*.

In den Petunienaussaaten, die wir seit 1942 jährlich vornahmen, traten neben dikotylen Keimlingen oftmals trikotyle auf. In 25 Aussaaten mit durchschnittlich 136 Keimlingen betrug der Prozentsatz an trikotylen Keimlingen 0,38% (3 m = 0,51%). Im Frühjahr 1946 fiel eine Saatschale mit 20,3% Trikotylen auf. Die Aussaat stammte aus der Kreuzung zweier selbststeriler Petunien, U 228 F × W 166 K. Sie war am 3. November 1945 im Gewächshaus ausgeführt worden, also zu einer Zeit, in der die Petunien die letzten spärlichen Blüten bringen. Das Auszählergebnis war:

|  |         |
|--|---------|
| 94 Dikotyle . . . . .                                    | 79,7%   |
| 2 Dikotyle mit je einem geschlitzten Keimblatt . . . . . | } 20,3% |
| 19 Trikotyle . . . . .                                   |         |
| 3 Tetrakotyle . . . . .                                  |         |

Am 3. November 1945 war auch die reziproke Kreuzung durchgeführt worden. Die entsprechende Aussaat zeigte *keine Trikotylen*. Dies ließ — Gleichheit aller übrigen Bedingungen vorausgesetzt — an Plasmawirkung bei der Determination der Keimblattzahl denken. Wir wiederholten die Kreuzungen mit denselben Individuen im Mai 1946, also zu einer Zeit, in der die Petunien sich im besten Wachstum befinden. Die beiden entsprechenden Aussaaten hatten einen normalen und etwa gleichen Prozentsatz an Trikotylen (0,55% und 0,43%). Man konnte danach vermuten, daß die schlechten Bedingungen des Spätherbstes die Ursache für den hohen Prozentsatz an Trikotylen sind.

Zur Prüfung dieser Annahme wurden im Jahre 1946 ausgangs Sommers und während des Herbstes die reziproken Kreuzungen wieder an den gleichen Individuen mehrmals ausgeführt. Ihr Ergebnis ist in Tabelle 1 zusammengefaßt. Eine zweite Versuchsreihe mit den Pflanzen U 228 F und W 166 H ergab die Resultate der Tabelle 2.

Tabelle 1.

| Datum     | Kreuzungsart             | Dikotyl | Trikotyl | Trikotyl in % |
|-----------|--------------------------|---------|----------|---------------|
| 3. 8. 46  | U 228/F $\times$ W 166/K | 146     | 0        | 0             |
|           | reziprok                 | 151     | 0        | 0             |
| 26. 8. 46 | U 228/F $\times$ W 166/K | 186     | 0        | 0             |
|           | reziprok                 | 170     | 0        | 0             |
| 13. 9. 46 | U 228/F $\times$ W 166/K | 172     | 0        | 0             |
|           | reziprok                 | 138     | 6        | 4,2           |
| 8. 10. 46 | U 228/F $\times$ W 166/K | 44      | 2        | 4,5           |
|           | reziprok                 | 81      | 24       | 22,9          |

Prozentsätze, welche über 2 liegen, sind statistisch gegenüber dem Wert von „Normalkulturen“ gesichert. In der ersten Versuchsreihe (Tabelle 1) ergab die Aussaat von der Septemberkreuzung bei W 166 K  $\times$  U 228 F eine Erhöhung im Gehalt an Dreikeimblättern. (Neben echten Trikotylen treten wie bei den DE VRIESSchen Selektionsversuchen in ganz geringer Zahl die Hemiformen auf. Wir sehen hier von ihrer Behandlung ab, werden jedoch später auf sie zurückkommen.) In beiden Versuchsreihen sind alle Oktoberwerte erhöht. Es dürfte kein Zufall sein, daß in beiden die Differenzen der reziproken Oktoberkreuzungen dieselbe Lage haben wie die Differenzen der Septemberwerte. Das Versuchsergebnis beweist, daß *die schlechten Herbstbedingungen über den Allgemeinzustand der Pflanzen die Determination der Keimblattzahl beeinflussen*. Damit wird die Verschiedenheit zwischen den reziproken Kreuzungen vom November 1945 (vgl. oben) verständlich. Die Erfahrung lehrt immer wieder, daß gerade im Herbst die einzelnen Petunienpflanzen in ihrem Gesamtzustand deutliche Unterschiede zeigen können, die erst mit dem Austreiben im kommenden Frühjahr verschwinden. Infolge solcher Verschiedenheiten reagierten die beiden Pflanzen auf die Herbstbedingungen verschieden.

Bei der näheren Prüfung des Zusammenhanges von äußeren Bedingungen und Merkmalsprägung war zunächst zu berücksichtigen, daß Herbstkapseln immer weniger Samen aufweisen als Sommerkapseln (vgl. in Tabelle 1 und 2 die Samenzahlen im Oktober gegenüber denen des Augusts). Es könnte also die Erhöhung der Trikotylenzahl eine Folge der beschränkten Zahl der sich entwickelnden Samen sein, etwa derart, daß bei geringer Samenzahl der einzelne Embryo besser ernährt wird und daher leichter drei Keimblätter bildet. Zur Prüfung dieser Möglichkeit führten wir Bestäubungen mit wenig Pollen unter Sommerbedingungen aus. Am 8. 6. 47 wurden die Narben von 8 Blüten von W 166 K im Gewächshaus mit etwa 200 Pollenkörnern von U 228 F belegt. Die

Tabelle 2.

| Datum     | Kreuzungsart             | Dikotyl | Trikotyl | Trikotyl in % |
|-----------|--------------------------|---------|----------|---------------|
| 3. 8. 46  | U 228/F $\times$ W 166/H | 190     | 1        | 0,5           |
|           | reziprok                 | 178     | 0        | 0             |
| 26. 8. 46 | U 228/F $\times$ W 166/H | 172     | 0        | 0             |
|           | reziprok                 | 181     | 0        | 0             |
| 13. 9. 46 | U 228/F $\times$ W 166/H | 110     | 0        | 0             |
|           | reziprok                 | 72      | 1        | 1,4           |
| 8. 10. 46 | U 228/F $\times$ W 166/H | 58      | 3        | 4,9           |
|           | reziprok                 | 96      | 10       | 9,4           |

Samenzahlen betragen je Kapsel: 30, 32, 33, 36, 52, 54, 55, 73. Sie lagen also noch weit unter denen von reichlich bestäubten Herbstkapseln. Die Aussaaten wiesen insgesamt 1 Trikotylenkeimling (= 0,3%) auf. Die *Ausbildung der Trikotylen ist also nicht die Folge der herabgesetzten Samenzahl* der Herbstkapseln. Beide Erscheinungen sind voneinander unabhängige Folgen der Außenbedingungen.

Zur weiteren Analyse der „Herbstbedingungen“ wurden drei Versuchsreihen durchgeführt. Bei zwei Reihen versuchten wir, die Embryoentwicklung durch Kälte, bzw. Kurztag zu beeinflussen. In beiden Fällen wurden nur wenige Kapseln überhaupt entwickelt. Sie enthielten kaum Samen (84, bzw. 68 von 8, bzw. 10 Kapseln), die sich alle als dikotyl erwiesen. Es war aber nicht notwendig, durch Variation der Bedingungen dieser beiden Versuche Aufschluß über den Einfluß der Kälte und des Kurztages zu gewinnen. Denn die dritte Versuchsreihe hatte ein eindeutiges Ergebnis: Die Blüten von drei Pflanzen (W 166 K) wurden vom 15. 5. 47 ab mit U 228 F bestäubt. Die Pflanzen standen im Gewächshaus. Nach 8 Tagen, also am 23. 5. 47, wurden allen Pflanzen die Blätter abgeschnitten, nur die Knospenblättchen bis zu einer Länge von etwa 1 cm blieben stehen. Die Pflanzen stellten das Blühen bald ein. Die letzte Blüte konnte am 8. 6. 47 bestäubt werden. Tabelle 3 zeigt die Resultate der entsprechenden Aussaaten.

Bei allen drei Pflanzen traten einzelne Früchte mit erhöhtem Gehalt an trikotylen Keimlingen auf. Bei Pflanze 2 wird der höchste Prozentsatz der Herbstkapseln (22,9%, Tabelle 1) fast erreicht. Insgesamt zeigt sich die Tendenz zu erhöhter Trikotylenbildung gegen die letzten Blüten an (7, 19, 13%). Damit war bewiesen, daß *Ernährungsfaktoren die Keimblattzahl modifizieren*. Die „Herbstbedingungen“ beeinflussen die Keimblattzahl durch den von ihnen hervorgerufenen Nahrungsmangel.

Die Möglichkeit zu dieser Modifizierung der Keimblattzahl ist aber nicht bei allen Petunien gegeben. In zwei großen, gleich angelegten Hungerversuchsreihen, die an anderen Pflanzen durchgeführt wurden, traten keine erhöhten Prozentsätze an trikotylen Keimlingen auf. Offenbar besitzen die Pflanzen W 166 K und U 228 F für die Modifikabilität eine besondere genetische Grundlage. Es ist aber unwahrscheinlich, daß sie bei unseren Petunien im Vorhandensein bestimmter Trikotyliegene besteht. Selbstnackkommensschaften von trikotylen Keimlingen ergaben nämlich in keinem Falle erhöhte Prozentsätze an Dreikeimblättern.

Tabelle 3.

| Datum der Bestäubung | Dikotyl | Trikotyl | Trikotyl in % |
|----------------------|---------|----------|---------------|
| Pflanze 1            |         |          |               |
| 15. 5. 47            | 125     | 1        | 0,8           |
| 15. 5. 47            | 194     | 2        | 1,0           |
| 19. 5. 47            | 143     | 0        | 0             |
| 23. 5. 47            | 111     | 0        | 0             |
| 23. 5. 47            | 159     | 0        | 0             |
| 23. 5. 47            | 181     | 1        | 0,5           |
| 23. 5. 47            | 187     | 0        | 0             |
| 26. 5. 47            | 11      | 0        | 0             |
| 28. 5. 47            | 63      | 2        | 3,1           |
| 4. 6. 47             | 66      | 5        | 7,0           |
| Pflanze 2            |         |          |               |
| 15. 5. 47            | 23      | 0        | 0             |
| 19. 5. 47            | 159     | 11       | 6,5           |
| 19. 5. 47            | 207     | 1        | 0,5           |
| 23. 5. 47            | 221     | 2        | 0,9           |
| 26. 5. 47            | 116     | 4        | 3,3           |
| 4. 6. 47             | 89      | 0        | 0             |
| 8. 6. 47             | 78      | 19       | 19,6          |
| Pflanze 3            |         |          |               |
| 15. 5. 47            | 77      | 0        | 0             |
| 19. 5. 47            | 93      | 1        | 1,1           |
| 26. 5. 47            | 170     | 1        | 0,6           |
| 26. 5. 47            | 96      | 0        | 0             |
| 28. 5. 47            | 86      | 13       | 13,1          |

Der Nahrungsmangel, welcher bei *Petunia* die Keimblattzahl modifiziert, übt dieselbe Wirkung aus wie die Trikotyliegene. Von den Genwirkungen wissen wir in vielen Fällen, daß sie sich auf ganz bestimmte Einzelprozesse beziehen. Wir können daher annehmen, daß auch der Nahrungsmangel nicht eine Vielzahl der Reaktionsketten, welche die Embryoentwicklung beeinflussen, abändert, sondern daß er auf einen ganz bestimmten Entwicklungsprozeß einwirkt. Diese letzte Konsequenz unserer Modifikabilitätsversuche soll durch eine Darstellung der Realisation der Trikotylie stärker unterbaut werden.

### 3. Die Realisation der Trikotylie.

Die Modifikabilität der Keimblattzahl von *Petunia* ist zweifellos kein Sonderfall. Auch bei DE VRIES (1902) kann man zwischen den Zeilen von gleichem Verhalten anderer Pflanzen lesen. Seine Selektionsversuche an *Amarantus speciosus* zeigen es am deutlichsten: „Die mittleren Erbzahlen schwanken, trotz stetiger Auslese, zwischen 2 und 4 pCt, die höchsten meist zwischen 4 und 12 pCt. Das Jahr 1897 zeigte besonders hohe Zahlen, es traten einzelne Individuen mit 25 pCt Erben auf. Aber im nächsten Jahr gingen die Nachkommen wieder auf die früheren Werte zurück“. Die Alternative „Di-Trikotylie“ wird also einerseits durch die Wirkung von Genen gefällt, andernteils greifen bestimmte äußere Bedingungen bei der Realisation des Merkmals ein, sei es in förderndem oder hemmendem Zusammenwirken mit echten Trikotylien (*Amarantus*), sei es auf Grund einer genetischen Basis (*Petunia*), welche die Ausbildung der Trikotylie unter bestimmten Bedingungen zuläßt. Die Trikotylie wird dabei realisiert, wenn die für die Ausbildung der Keimblattzahl maßgeblichen inneren Bedingungen den „Umschlagpunkt“ erreicht, bzw. überschritten haben. *Die Wirkung der Trikotyliegene besteht im Herabsetzen des Umschlagpunktes.* Dadurch wird bereits unter Normalbedingungen ein hoher Prozentsatz an Trikotylen realisiert. *Nahrungsmangel fördert die Realisation der Trikotylie, indem er die inneren Bedingungen zum Teil über den Umschlagpunkt hinaus verschiebt.* Es liegt nach diesen Überlegungen auf der Hand, daß bei solchen „immer umschlagenden Sippen“ eine außergewöhnliche Abhängigkeit der Merkmalsrealisation von äußeren Bedingungen angetroffen werden muß. Zwei andere immer umschlagende Sippen, nämlich die fasciierten *Crepis-biennis*-Rassen und die glasflügeligen Mehlmotten, weisen das gleiche Verhalten auf. Verständlich ist nun auch, weshalb in homozygot-trikotylen Sippen, bestehend aus 90% Trikotylen und 10% Dikotylen, die Dikotylen die gleiche Nachkommenschaftszusammensetzung haben wie ihre trikotylen Geschwister. Sie sind unter modifikatorischen Einflüssen dikotyl gewordene Pflanzen mit reinem Trikotylieerbgut. Ihnen entsprechen in reinen Dikotyliensippen die selten vorkommenden Trikotylen, deren Nachkommenschaft extrem viele Dikotyle enthalten kann.

Die immer umschlagenden Trikotyliensippen bestehen aber nicht allein aus di- und trikotylen Gliedern, sondern auch aus Zwischenformen. Die Nachkommenschaft der Hemitrikotylen beweist, daß sie echte Varianten von Di- oder Trikotylen darstellen. Die Zahl der Hemiformen bleibt stets klein. In drei Oktober-Novemberaussaaten von *Petunia* standen neben 263 Di- und 30 Trikotylen 2 Zwischenformen. Ein Hungerversuch enthielt 4 Zwischenformen unter 78 Di- und 15 Trikotylen. Die Selektionsversuche von DE VRIES zeigten gleichfalls, wie das

Ansteigen im Trikotyliegehalt mit einem äußerst geringen Ansteigen der Zwischenformen verbunden war. Bei den glasflügeligen Mehlmotten finden wir die dritte Parallele: Auf ein Maximum von Normalbeschuppten folgt in allen Fällen ein Minimum von Glasflügeligen geringen Grades, an das sich ein zweites Maximum mit stark Glasflügeligen anschließt. Wir können daher im Anschluß an KÜHN und HENKE (1929) die *Verwirklichung der Trikotylie unter verschiedenen Bedingungen als einen „Grenzfall zur echten alternativen Modifikabilität“* bezeichnen. Das Minimum mit den Hemiformen, die den Grenzfall ausmachen, ist bei den trikotylen Sippen schwach, schwächer als bei der Glasflügeligkeit oder bei der fasciierten *Crepis biennis*. Es bleibt unter allen Umständen ausgeprägt, mag sich auch das Verhältnis der beiden Maxima mit Di- und Trikotylen durch Anhäufung von Trikotyliegenen oder durch schlechte Außenbedingungen noch so stark verschieben.

Die unstetige Variabilität der Keimblattverhältnisse ließe sich vielleicht dadurch erklären, daß die Zwischenformen durch die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter in ihrer Zahl niedrig gehalten würden. Es wäre möglich, daß entweder zwei oder drei Keimblätter angelegt werden können, und daß die Aufspaltung einer Anlage in zwei Meristemzonen, die zu Zwischenformen führt, im Bauplan der Pflanze eine Besonderheit darstellt, die nur selten eintreten kann. Die Unstetigkeit käme also nicht durch ein echtes Umschlagen der inneren Bedingungen für die Merkmalsträger beim Erreichen bestimmter äußerer Bedingungen zustande, sondern durch das Vorhandensein einer inneren Struktur, die gewisse Typen der Modifikabilität ausschließt. Wir vermögen bei *Petunia* diese zweite Möglichkeit nicht zu widerlegen. Wir werden in einer späteren Veröffentlichung jedoch zeigen, daß die Aufspaltung des ersten Keimblattmeristems in mehrere Meristemzonen bei einer anderen Pflanzenart außerordentlich häufig eintritt. Danach kann wenigstens nicht bei allen Pflanzen eine innere Struktur vorliegen, die die Zwischenformen von echten Di- und Trikotylen zahlenmäßig niedrig hält. So hindert uns nichts daran, die unstetige Variantenverteilung bei den Verhältnissen der Keimblattzahlen als einen *wirklichen Grenzfall zur alternativen Modifikabilität* zu betrachten, in dem Sinne, daß wir die *Zwischenformen als die Folge jener inneren Bedingungen auffassen, die unmittelbar beim Umschlagspunkt selten auftreten.*

#### 4. Die Bedeutung der Beobachtungen für phylogenetische Fragen.

Das Vorkommen von tri-, tetra- und pentakotylen Keimlingen neben dikotylen wirft die Frage auf, ob die Bildung überzähliger Keimblätter bei Dikotyledonen eine Erscheinung ist, die mit der Polykotylie der Gymnospermen in einem phylogenetischen Zusammenhang steht. Kann man etwa aus dem gehäuftem Vorkommen solcher überdikotyler Keimlinge auf eine phylogenetisch primitive Pflanzengruppe schließen? Das ist nicht der Fall. DE VRIES fand den höchsten Prozentsatz an Trikotylen in Selektionszuchten einer zu den Synandreae, den zweitbesten an einer zu den Myrtales gehörenden Art. Wenn überhaupt ein phylogenetischer Zusammenhang mit den Gymnospermen-Keimblattverhältnissen besteht, so sind die genetischen Grundlagen für die Steigerung über die Dikotylie hinaus bei den Dikotyledonen dem Zufall nach im Gesamtgenotypus erhalten geblieben, bzw. die Modifikabilität wurde — ebenfalls ganz zufallsmäßig — in verschiedener Weise festgelegt.

Hinsichtlich der Beurteilung von Keimblatteigenschaften mag noch auf eine Konsequenz verwiesen werden, die sich aus der Feststellung des *gelegentlichen Vorkommens von Tri- bzw. Tetrakotylen ergibt*. Es herrscht die Auffassung, daß das eine Keimblatt der Monokotyledonen

aus einer Verwachsung der beiden Keimblätter der Dikotyledonen hervorgegangen sei. R. v. WETTSTEIN, der diese Auffassung im „Handbuch der systematischen Botanik“ vertritt, führt als Hauptargument das gegen die Spitze hin zweiteilig werdende eine Keimblatt gewisser Polycarpicae (*Ficaria verna*) an. Wäre diese Erscheinung nur eine zufällige, wäre also beim Übergang von den Dikotylen zu den Monokotylen das eine Keimblatt verlorengegangen, so müßte man, nach R. v. WETTSTEIN, *Rudimente des verlorengegangenen Keimblattes* gelegentlich finden. Da das jedoch nicht der Fall ist, dürfte die Theorie des verwachsenen Monokotylenkeimblattes richtig sein. Nun hat HUBERT WINKLER (1931) in Aussaaten von *Ficaria verna* unter Tausenden von Keimlingen 6 gefunden, die *zwei gabelig gespaltene Keimblätter* aufwiesen. Er glaubte also, das Rudiment gefunden und R. v. WETTSTEINS Auffassung widerlegt zu haben. „Die Monokotylen sind monokotyl“ nannte er seine These. Nach unseren Untersuchungen und den vielfachen Beobachtungen von Tetrakotylen scheint aber die Erklärung naheliegend, daß WINKLER nicht Keimlinge mit einem Keimblatt + einem Rudimentkeimblatt, sondern „tetrakotyle Keimlinge“ in Händen hatte, an denen je zwei zu einem gabeligen Blatt verwachsen waren. So spricht der Befund WINKLERS unseres Ermessens nicht gegen die Auffassung von R. v. WETTSTEIN, und wir können, wenn wir der Ausdrucksweise WINKLERS folgen wollen, sagen: Die Monokotylen sind doch synkotyl, also eigentlich dikotyl.

#### Zusammenfassung.

Die Interpretation der Selektionsversuche von HUGO DE VRIES an trikotylen Rassen ergibt, daß dem Merkmal trikotyl zwei oder drei Genpaare zugrunde liegen. Zur Realisation des Merkmals ist zunächst ein Genpaar *tt* verantwortlich, dessen Wirkung von der Art des Vorhandenseins der Zusatzgene  $Z_1$ ,  $Z_2$ , bzw.  $z_1$ ,  $z_2$  abhängig ist. *tt Z<sub>1</sub>Z<sub>1</sub>Z<sub>2</sub>Z<sub>2</sub>*-Individuen haben die geringste Möglichkeit zur Entfaltung der Trikotylieanlage, *tt z<sub>1</sub>z<sub>1</sub>z<sub>2</sub>z<sub>2</sub>*-Individuen die größte.

Die eigenen Untersuchungen ergeben eine außergewöhnlich starke Abhängigkeit des Merkmalsunterschieds di-trikotyl von äußeren Bedingungen. Verläuft die Embryoentwicklung unter Herbstbedingungen, so werden 20% Trikotyle gegenüber 0,5% unter Sommerbedingungen gebildet. Durch Entblätterung der Pflanzen im Sommer lassen sich ebenfalls hohe Prozentsätze von Trikotylen erzeugen. Damit wird gezeigt, daß Nahrungsmangel während der Embryobildung der die Trikotylie begünstigende Außenfaktor ist. Er bewirkt, daß der Umschlagspunkt, bei dem sich eine Anlage für Trikotylie entfalten kann, eher erreicht wird als bei normaler Ernährung. Die Wirkung der Trikotyliegene läßt sich als Herabsetzung des Umschlagspunktes auffassen, sodaß unter Normalbedingungen die Entwicklung zur Trikotylie begünstigt ist.

Die Realisation der Trikotylie stellt einen Grenzfalle zwischen den beiden Maxima mit di- und trikotylen Modifikabilität dar, indem zwischen den beiden Maxima mit di- und trikotylen auch Hemiformen auftreten. Ihre Zahl bleibt stets gering, wie auch immer die beiden Maxima durch Änderung der Gengrundlage oder der äußeren Bedingungen wechselseitig erhöht und erniedrigt werden mögen.

#### Literatur.

KÜHN, A. u. K. HENKE: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* ZELLER. I—VII. Abh. dtsh. Ges. Wiss. Göttingen, Naturw. Kl., N.F. 15, 74 (1929). — DE VRIES, H.: Sur les courbes galtonniennes des monstrosités. Bull. sci. France et Belg. (Fr.) 27, 75 (1896). — Über trikotyle Rassen. Ber. dtsh. bot. Ges. 20, 45 (1902). — WETTSTEIN, R. v.: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl. Wien: Franz Deuticke 1933. — WINKLER, HUBERT: Die Monokotylen sind monokotyl. Beitr. Biol. Pflanz. 19, 29 (1931).