

DER ZÜCHTER

7. JAHRGANG

SEPTEMBER 1935

HEFT 9

Über die Genik des Dimorphismus und das Vorkommen von Homostylie bei Primeln.

Von **Erich Tschermak-Seysenegg**, Wien.

Angesichts des Vorkommens der lang- und der kurzgriffeligen Form bei Wildprimeln in nahezu gleicher Anzahl ($K:L = 1,27$: bis $1,02:1$) und angesichts des Ergebnisses gewisser Kreuzungsreihen wurde zunächst die einfachste Annahme einer bloß unifaktoriellen Differenz mit Homozygotie der Langform und vorwiegender Heterozygotie der Kurzform vertreten (BATESON und GREGORY 1905). Umfangreiche eigene Bastardierungsreihen an verschiedenen Gartenrassen von *Primula acaulis*, *elatior*, *officinalis* und Bastarden dieser Formen mit *Pr. Juliae* ergaben in den legitimen Verbindungsweisen durchwegs Dimorphie, und zwar $K \text{ ♀} \times L \text{ ♂}$ mit der Relation $K:L = 1,04$ bzw. $1,25$ (reinrassig) : 1, $L \text{ ♀} \times K \text{ ♂}$ mit der Relation $K:L = 1,12$ bzw. $1,03$ (reinrassig) : 1; hin gegen lieferte die illegitime Verbindungsweise $L \times L$ in 50% Monomorphie, in 50% Dimorphie und zwar mit der Relation $K:L = 1:5,4$ bzw. $1:3$ (reinrassig), endlich die illegitime Verbindungsweise $K \times K$ durchwegs Dimorphie mit der Relation $K:L = 1,54:1$ bzw. $1,50:1$ (reinrassig). Aus diesen Befunden — $L \times L$ zur Hälfte Konstanz, zur Hälfte Spaltung unter starkem Vorwiegen von Lang (eine Besonderheit, welche deutlich beweist, daß nicht etwa ungewollte Fremdbestäubung durch Pollen kurzgriffeliger vorliegt, da hiebei ein Spaltungsverhältnis von etwa $1,1:1$ zur Beobachtung gelangt wäre!), $K \times K$ durchwegs spaltend mit angedeuteter Bevorzugung von Kurz — zog E. TSCHERMAK den Schluß auf einen *plurifaktoriellen*, mindestens *bifaktoriellen* Unterschied zwischen Lang- und Kurzgriffeligkeit. In diesem Sinne sprechen besonders die Spaltungsverhältnisse, welche — unter phänotypischer Konfluenz verschiedener Kombinationsglieder — bifaktoriellen Relationen wie $9:7 = 1,23:1$; $7:5 = 1,4:1$; $13:3 = 4,3:1$ oder trifaktoriellen wie $9:55 = 1:6,1$ entsprechen könnten. Mit der Zurückführung auf multiple Allelie oder Polymerie konnte übrigens auch der früher erwähnte Befund phänotypisch einfacher MENDELscher Spaltungsrela-

tion (genotypisch entsprechend $12:4$ oder $48:16$) in Einklang gebracht werden, wenn man für solche Fälle entweder absolute Kuppelung der Heterostyliefaktoren voraussetzt oder ein Herabsinken der Valenz des einen Gens als „Nebenfaktor“ auf bloß katalytische Wirkung (im Sinne der Theorie katalytischer Kumulation von E. TSCHERMAK) annahm.

Das Prinzip einer plurifaktoriellen Grundlage der Heterostylie mit starker Koppelung bestimmter, allerdings nicht einfach gleichsinniger Faktoren und konsekutiver Benachteiligung, ja Exklusion bestimmter Kombinationen hat in den letzten Jahren durch A. ERNST auf Grund ausgezeichneter, eingehender Versuchsreihen speziell an *Primula viscosa* und *hortensis* gewichtige Vertretung gefunden. Speziell erfolgte dies durch phänotypische Feststellung und genotypische Analyse von zweierlei Intermediärformen (h^+ und h^- neben den Normalformen n^+ und n^-), nämlich von kurzgriffeligen Iso- oder Homostylen (h^+) mit Tiefstellung der Antheren, kürzerer Kronenröhre und von langgriffeligen Iso- oder Homostylen (h^-), welche an Hochstellung der Antheren und längerer Kronenröhre (sowie an Großpollenform) mit den typischen kurzgriffeligen (n^+) Heterostylen, hingegen an Stempellänge mit den langgriffeligen Heterostylen (n^-) übereinstimmen. (Vor ERNST hatten nur BREITENBACH, EULER, v. UBISCH Intermediäre bzw. Subheterostyle ohne weitergehende Gruppeneinteilung beobachtet.) Bei Voraussetzung einer bifaktoriellen Grundlage der Heterostylie und voller Freiheit beider Faktoren ist nach ERNST (an *Pr. viscosa* und *hortensis*) folgendes Spaltungsverhältnis zu erwarten:

norm.	intermediäre	intermediäre	norm.			
Kurzform	Kurzform	Langform	Langform			
(n^+)	(h^+)	(h^-)	(n^-)			
(A A B B) :	(A A b b) :	(a a B B) :	(a a b b)			
a	b	a	b			
9	:	3	:	3	:	1

In meinen Beobachtungen an *Pr. acaulis*, *elatior*, *officinalis* und an Bastarden dieser For-

men mit *Pr. Juliae* findet sich jedoch abweichend von dieser an *Pr. viscosa* und *hortensis* gewonnenen Erwartung die Kurzform und die Langform, wie eingangs bemerkt, in etwa gleicher Zahl, während intermediäre entweder fehlen oder wenigstens recht selten sind. Als Grundlage für letzteres Verhalten ist, wie A. ERNST anführt, offenbar eine Koppelung des Faktors *A* (für Kurzgriffeligkeit) und des Faktors *B* (für Hochstellung der Antheren und Kronenröhrenlänge) — eventuell auch eines Faktors *C* (für Großpolligkeit) anzunehmen. Bei absolutem Charakter dieser Koppelung würden Intermediäre — entsprechend einem dicho- oder haplogametischen Vorhandensein nur je eines Faktors bei völligem Fehlen des anderen in den Zygoten — vollständig fehlen, bei relativem Charakter mehr oder weniger weit unter der Erwartungszahl bleiben. Das Vorkommen beider Normaltypen in etwa gleicher Zahl bei meinen Fällen macht aber noch immer gewisse Erklärungsschwierigkeiten. Jedoch könnte der Grad der Koppelung wie die Valenz der Faktoren sehr wohl je nach Art oder Rasse bzw. Sippe verschieden sein — ebenso die Valenzschwächung (durch Genasthenie) je nach der Formenkombination differieren, so daß gewisse Diskrepanzen an Beobachtungen auf einer bezüglichen Verschiedenheit des verwendeten Materials beruhen mögen.

Gewiß ist durch die Vorstellung von Plurifaktorialität und Koppelung als Grundlage der Heterostylie (wobei sehr wohl ein scheinbar einfaches Mendeln in gewissen Fällen als Grenzfall möglich ist) sowie durch den Nachweis des Vorkommens von zwei Arten von Intermediärformen von charakteristischem Erbwert ein wesentlicher Fortschritt gewonnen. Doch beschränkt sich der Nachweis von Homostylie bisher auf vereinzelte Fälle von *spontanem* Vorkommen in der freien Natur; auch bedürfen die ERNSTSchen Formeln für die beiden durch relative Koppelung erschwertem Kombinationen noch weiterer experimenteller Überprüfung. Endlich sei daran erinnert, daß LAIBACH, der eine (fast) homostyle Rasse von *Linum austriacum* gezüchtet hat, eine polymere Grundlage der Heterostylie vertritt — allerdings mit der Spezialauffassung, daß die den Pollen bildende Pflanze bzw. ihre diploiden Kerne einen determinierenden Einfluß auf die physiologische Verschiedenheit des Pollen (im Sinne von Lang- und Kurzgriffelpollen) habe. Speziell begründet wird diese Theorie durch die Übereinstimmung, welche bezüglich Beschaffenheit der Exine der Pollenkörper zwischen den normal langgriffe-

ligen und den homostylen (offenbar h^-) besteht, im Gegensatz zur Übereinstimmung der Staminallänge bei den homostylen und den kurzgriffeligen Leinformen.

Bei dieser Sachlage erscheint es nicht ohne Interesse, daß es mir gelungen ist, die *Entstehung homostyler Individuen im Anschlusse an künstliche Kreuzung* zu beobachten, weiterhin deren teils vollständige, teils partielle Samenbeständigkeit nachzuweisen und endlich durch deren neuerliche Kreuzung Beiträge zu ihrer Genanalyse zu liefern.

Hier sei nur — unter Auslese relativ fruchtbärer Fälle — eine kurze tabellarische Übersicht über die hybridogene Produktion und Kreuzung von Homostylen geboten.

Der Grad der Koppelung wie die Valenz der Faktoren für Heterostylie ist allem Anschein nach je nach Art und Rasse bzw. Sippe verschieden; ebenso scheint die Valenzschwächung durch Genasthenie je nach der Formenkombination zu differieren. So wenig ich mich den hervorragenden Argumenten, welche ERNST für die Genik und Genetik der Homostylie beigebracht und durch immer reichere Beobachtungen gestützt hat, verschließen kann, so möchte ich doch damit rechnen, daß nicht bloß entsprechende Faktorenkombination bei Spaltung nach Bastardierung oder spontane Mutation zum Auftreten von Homostylie führen kann. Meines Erachtens vermag auch Bastardierung an sich bei geeigneten genischen Grundlagen (inaktives Vorhandensein der entsprechenden Faktoren) zu einer solchen Zustandsänderung bzw. Änderung des Valenz- und Koppelungsgrades zu führen. *Homostylie scheint sonach nicht bloß als spontane, sondern auch als hybridogene Mutation auftreten zu können.*

Zur Klassifizierung der Homostylen muß mit Nachdruck bemerkt werden, daß an nicht wenigen Individuen zwar die erstentfalteten Blüten als unstreitig homostyl zu bezeichnen sind, hingegen die späteren ein mehr oder weniger deutliches Höhertreten des Griffels erkennen lassen, so daß die Pflanzen nachträglich als langgriffig klassifiziert werden könnten. (Ähnliches hat bereits 1925 ERNST an scheinbar Homostylen bei *Pr. acaulis, elatior, officinalis* beobachtet.) Es kommt also bei der Scheidung eines gemischten Materials auch auf den Termin bzw. das Entwicklungsstadium der Pflanzen an. Ein solches Verhalten ist mit der Grund, warum zahlreiche Beobachter auch in größeren Reihen überhaupt keine Homostylen verzeichnet haben. Andererseits wird der Befund LAIBACHS verständlich, daß gewisse homostyle Individuen bei

Beobachtungsjahr 1935.

Prot. Nr.	Verbindungsweise (1933)	Individuenbestand	Verhalten der Eltern	Abstammung der Eltern 1931
423	L × K	L K h ⁺ h ⁻ 7 9 1 — davon 2 L tiefsitzend	252/7 × 252/2 L cal. × K cal.	252=705 × 683 beide Fam. nicht homostyl
429	L × K	In jugendl. Zustand 21 61 5 6 alle 93 calyc. später 25 64 1 3	252/16 × 270/B ₄ L cal. × h ⁻ cal.	252 siehe oben 270 aus nicht hom. Fam. 680 × 684
451	K × h ⁺	jung 6 8 3 — später 7 8 2 —	271/b ₁₈ × 290/C ₁ K norm. × h ⁻ norm.	271 aus nicht hom. Fam. 744 × hom. Fam. 807 290 aus nicht hom. Fam. 719 × hom. Fam. 807 (12 L : 16 K : 6 h ⁺)
453	K × K	2 3 1 —	271 b ₁₆ selbstbest. K norm.	271 siehe oben
459	L × K	5 14 2 —	272/2 × 251/c ₁ L cal. × K cal.	272 aus nicht hom. Fam. 802 × 807 251 aus nicht hom. Fam. 683 × 707
494	L × K L tiefsitzend	3 30 2 —	291/4 × 273/B ₅ L norm. × K norm.	291 aus nicht hom. Fam. 719 × 807 hom. Fam. s. ob. 273 aus nicht hom. Fam. 744 × 744
506	L × K beide oft tiefsitz.	6 9 1 —	291/23 × 293/b ₃ L norm. × K norm.	291 siehe oben
508	L × L selbstbest.	7 2 1 —	291/25 L norm. selbstbest.	291 siehe oben
511	K × h ⁺	alle 4 — 23 — Jugend zumeist h ⁺	291/14 × 290/C ₁ K norm. × h ⁺	291 siehe oben 290 c aus nicht hom. Fam. 719 × 807 siehe oben hatte 1933 ergeben 2 K : 1 h ⁺ 719 nicht hom. Familie
520	L × K	— 14 2 —	292/a ₅ × 291/9 L norm. × K norm.	292 hatte 1932 ergeben 7 L : 3 K : 3 h ⁺ , aus hom. Fam. 807 291 siehe oben
521	L × K	3 16 3 —	292 a ₇ × 258/8 L norm. × K norm.	292 siehe oben 258 aus nicht hom. Fam. 720 × 683
526	K × L	13 35 6 1 dav. dav. (mit sehr 3 L 4 K kurzer tiefsitzend Röhre)	293/b ₃ × 291/20 K norm. × L norm.	293 b aus homost. Familie 807 s. oben 291 siehe oben
529	L × K	26 42 5 — dav. dav. 4 L 2 K tiefsitzend	293/c ₃ × 295/2 L norm. × K norm.	293 c aus homost. Familie 807 s. oben 295 aus nicht hom. Fam. 802 × 815
530	L × K	15 32 2 —	203/c ₃ × 254/A ₉ L norm. × K cal.	293 aus homost. Familie 807 s. oben 254 aus homost. Familie 807 s. oben

cal. = calycanthemisch. norm. = normal.

„aus homostyl. Familien“ besagt aus Familien, in denen homost. Formen vorkommen.

Lein bei Selbstbestäubung überhaupt keine homostylen Deszendenten ergaben, sondern zum Teil (2 Ind.) nur normal langgriffelige, zum Teil (3 Ind.) normal langgriffelige: normal kurzgriffelige = 17:5 = 3,4:1 lieferten, sich also in der Nachkommenschaft wie normal langgriffelige verhielten. (Vgl. auch das Hervorgehen ausschließlich von Langgriffeln aus der Selbstbestäubung eines h^{-} Individuums von *Pr. hortensis* bei ERNST 1935 S. 270.) — Züchterisch war zu hoffen, gerade durch Homostylie zuverlässig selbstfruchtbare Individuen zu erhalten. Leider wurde bisher wenigstens bei meinen Primeln diese Erwartung dadurch getäuscht, daß die verklebte Pollenmasse die Narbe derart dicht umschließt, daß diese förmlich erstickt und abstirbt; erst künstliche Lockereitung des Okklusionsringes durch Schlitzen des engen Blumenkronenhalses verbesserte die Verhältnisse etwas und ermöglichte einen gewissen Ansatz durch Selbstbefruchtung. Günstigere Bedingungen erscheinen bei *Auricula* gegeben, da deren Blumenkronenhals weiter ist.

Jedenfalls zeigt mein bisher allerdings nur fragmentarisches Material, daß einerseits die Homostylie eine genotypische Grundlage bzw. einen

gewissen Erbwert besitzt, und daß andererseits Homostylie nicht bloß als spontane Mutation auftreten, sondern auch im Anschluß an Kreuzung produziert werden kann, indem hiebei trotz der Erschwerung durch Koppelung, wenn auch selten, doch in einzelnen Fällen die entsprechende Genenkombination zur Bildung gelangt. Auch könnte die Kreuzung bzw. der Zustand der Heterozygotie an sich die Festigkeit der Koppelung mindern und dadurch die Produktion von Gameten bzw. Zygoten mit Genenkombination für Homostylie begünstigen. Auch die hybridogene Homostylie zeigt bei isotypischer Verbindung einen Erbwert, der mit den von ERNST formulierten Erwartungen vereinbar erscheint.

Literatur.

ERNST, A.: Verh. d. 5. intern. Kongresses für Vererbungswissenschaft. Berlin 1927. S. 635. Ber. dtsch. bot. Ges. 46, 573 (1928). Arch. d. J. Klaus-Stiftung f. Vererbungsforschung 1, 13 (1925); 8, 1 (1933); 10, 1 (1935).

LAIBACH, F.: Z. Bot. 19, 57 (1927); Ber. dtsch. bot. Ges. 46, 181 (1928); 47, 584 (1929).

TSCHERMAK, E.: Verh. d. Int. Gartenbaukongr. Amsterdam 1923. Anz. d. Wiener Akad. d. Wiss. 27. Juni 1935.

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

Untersuchungen am konstant intermediären additiven RIMPAU'schen Weizen-Roggenbastard.

Von **M. LINDSCHAU** und **E. OEHLER**.

1. *Abstammung*. Als erster in Deutschland hat W. RIMPAU im Jahre 1888 systematische Kreuzungen zwischen Weizen und Roggen durchgeführt. Seine Ergebnisse sind im „Landwirtschaftlichen Jahrbuch“ 1891 unter dem Titel „Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen“ auf Seite 351—353 eingehend beschrieben. RIMPAU benutzte einen sächsischen roten Landweizen als Mutter, den Schlanstedter Winterroggen als Vater. Die Kreuzung wurde nur an einer einzigen eingetopften Mutterpflanze durchgeführt. RIMPAU erhielt 4 Körner, aus denen aber wieder 3 reine Weizen und nur ein einziger F_1 -Bastard hervorgingen. Der Verfasser hat diesen ersten Weizen-Roggenbastard eingehend beschrieben und abgebildet. Die F_1 -Pflanze besaß sehr langgestreckte, schmale rotspelzige Ähren, die in den übrigen Merkmalen der Mutterform sehr ähnlich waren. Die Ähren blühten mit lange und weit geöffneten Spelzen. Ob die Antheren sich öffneten oder geschlossen blieben, gibt RIMPAU nicht an, doch ist das

Blühen mit lange und weit geöffneten Spelzen ein sicheres Anzeichen für völlige Pollensterilität oder nur ganz schwache Selbstfertilität. Die Pflanze enthielt in den vielen Ähren, deren Anzahl RIMPAU nicht festgestellt hat, 15 Körner, eine immerhin sehr hohe Kornzahl je Pflanze für einen Weizen-Roggenbastard.

Alle 15 Körner wurden in Töpfe ausgelegt und wuchsen zu F_2 -Pflanzen heran. 3 Individuen waren ganz weizenähnlich und besaßen teils rote, teils weiße squareheadähnliche Ähren. Wie schon RIMPAU richtig erkannte, handelt es sich um Rückkreuzungsprodukte der F_1 mit Weizen, und zwar mit einer F_1 aus sächsischem Landweizen \times Squarehead. Der F_1 -Weizen-Roggenbastard stand während seiner Entwicklungs- und Blütezeit dicht neben diesen Weizenbastarden, noch mit einem Netz vor Beschädigungen geschützt, so daß natürliche Rückbestäubungen sehr leicht möglich waren. Die übrigen 12 F_2 -Pflanzen waren *untereinander sehr ähnlich*, besaßen lange, schmale rotspelzige