

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.)

Fertilität, Photoperiodismus und Genetik von *Lactuca sativa* L.Von **Marthe Ernst-Schwarzenbach.**

Vom rein züchterischen Standpunkt aus sind die Salate schon recht weitgehend durchgearbeitet. Wir haben Sorten, die sehr verschiedenen Ansprüchen genügen. Als Hauptziel der Züchtung muß die Möglichkeit bezeichnet werden, den Markt das ganze Jahr hindurch mit frischem Salat versorgen zu können. Die praktisch wichtigsten Eigenschaften der Salate beziehen sich auf ihre vegetativen Teile. Die Qualität der Laubblätter hängt von verschiedenen Merkmalen ab. In der *var. capitata*, dem Kopfsalat, wird sie größtenteils durch die Kopfbildung bedingt, während in den andern Varietäten, dem Schnittsalat, *var. secalina* ALEF., und dem Pflücksalat, *var. awrescens* (= *var. acephala* ALEF.), Sorten gezüchtet werden müssen, die auch ohne Kopfbildung zarte hellgrüne Blätter erzeugen. Für den Kochsalat (Römischer Salat, Cos), *var. longifolia* LAM., sind diese Eigenschaften weniger wesentlich, da er nur gekocht genossen wird. Allen Varietäten gemeinsam ist das Züchtungsziel großer Produktion von Blattmaterial. Weniger wichtig sind, außer für die Heranzucht von Saatgut, die Merkmale der generativen Pflanzenteile. Die Kenntnis der Fertilität von Selbstungen und Fremdbestäubungen ist nicht nur von theoretischen Gesichtspunkten aus wünschenswert, sondern auch praktisch notwendig und grundlegend für jede züchterische Arbeit.

Ob die Eigenschaften der Salate erblich sind oder nicht, auf wieviel Faktoren jede von ihnen beruht, welche dominant sind und wie groß ihre Abhängigkeit von Umweltsbedingungen ist, sind theoretische Probleme, die auch für die praktische Züchtung von Bedeutung sind. Doch gerade auf diesem Gebiet konnte manche Frage, trotz umfassender experimenteller Untersuchungen, noch nicht gelöst werden. Praktisch und theoretisch von größtem Interesse ist der ganze Fragenkomplex des Photoperiodismus, zu

dessen Erforschung die Versuche an *Lactuca sativa* Wesentliches beigetragen haben. Mehr theoretisch-botanisch und genetisch orientiert sind die Untersuchungen über die Vererbung der Fähigkeit Anthocyan zu bilden und über die Blattform mancher Sippen und Sorten.

1. Fertilität.

Jedem Gärtner ist bekannt, daß *Lactuca sativa* reichlich Samen trägt (Achaenen, flache Nüßchen, die wir der Einfachheit halber als Samen bezeichnen wollen). Sie entstehen normalerweise aus *Selbstbestäubungen*, denn blütenbiologisch sind diese bei *Lactuca* vollkommen gesichert. Die noch mit der papillösen Seite aneinander liegenden Narbenäste, an deren Basis ein Haarring den Griffel umgibt, treiben beim Durchstoßen des Antherenringes große Pollenmassen vor sich her. Dann breiten sich die Narbenäste aus und rollen sich nach außen bis zum Haarring des Griffels um, so daß unfehlbar Narbenpapillen mit Pollenkörnern in Berührung kommen. Isolierungen mit Pergamindüten haben gezeigt, daß diese natürlichen Selbstungen in vollem Maße fertil sind. Diese starke Fertilität kann aber durch die Witterung sehr gestört werden. In naßkalten Spätsommern kommen die Blüten überhaupt nicht zur Anthese, und es bildet sich, wie dies an unseren Kulturen in Zürich häufig der Fall war, an der ganzen Pflanze kein einziger Same. Angaben über die Fertilität von Salatsorten müssen daher die Witterungseinflüsse zu dieser Jahreszeit berücksichtigen. Zudem kommt es etwa vor, daß an einer Pflanze zahlreiche Blütenköpfchen entstehen, die Blüten sich aber, trotz warmen Wetters, nie öffnen und so auch keinen Samen ansetzen, was sowohl in Müncheberg als in Zürich beobachtet wurde.

Auch *Fremdbestäubungen* sind fertil. In der Natur dürften sie hie und da durch Insekten vermittelt werden und sowohl Individuen der-

Tabelle 1. Die Fertilität der Fremdbestäubungen.

Gekreuzte Arten und Varietäten	Anzahl der Kreuzungen	Anzahl der bestäubten Blütenköpfchen	Blütenköpfchen, die Samen gebildet haben	Gesamtzahl der erhaltenen Samen	Samenzahl je fertiles Blütenköpfchen
Kopfsalat-Sorten untereinander bestäubt.	92	258	233	2284	9,81
4 Schnitt- mit 8 Kopfsalaten . . .	24	58	39	345	9,61
2 Pflück- mit 5 Kopfsalaten. . . .	5	8	8	72	9,0
4 Koch- mit 17 Kopfsalaten und 1 Pflücksalat	28	55	50	642	12,84
<i>L. Scariola</i> mit 19 Sorten von <i>L. sativa</i>	22	54	35	275	7,86

selben Sorte als auch solche verschiedener Sorten und Varietäten umfassen. Experimentelle Untersuchungen, die ich im Kaiser Wilhelm-Institut in Müncheberg ausgeführt habe, sollten die Kreuzungsfertilität abklären. Zur Kastration wurde das für Kompositen übliche Spritzverfahren dahin ausgebaut, daß der Antherenring vor dem Heraustreten der Narbe weggezupft wurde. Bereits herausgefallener Pollen wird dann mit einer feinen Spritze von den Narbenästen weggespritzt. Die Narben werden durch den Wasserstrahl in ihrer Funktionsfähigkeit nicht in nennenswertem Maße gestört.

Von 149 verschiedenen Kreuzbestäubungen zwischen Kultursorten von *L. sativa* haben 15 keinen Erfolg gezeitigt. Von der Gesamtzahl der 379 in Müncheberg bestäubten Blütenköpfchen haben nur 49, d. h. 12,9% gar keine Samen angesetzt. Die 330 fertilen Köpfchen ergaben 3343 Samen, d. h. 10,13 Samen je Köpfchen. Die Samenzahl der fertilen Köpfchen wird durch die, je nach Varietät und Sorte etwas verschiedene Zahl der Blüten je Köpfchen, beeinflußt, so daß ein Vergleich zwischen den einzelnen Samenzahlen je fertiles Köpfchen auf Tabelle 1 keinen Wert hätte.

Artbastardierungen zwischen *L. sativa* und *L. Scariola* waren sowohl in meinen Versuchen (1932) als in denen von C. E. DURST (1929 u. 1930) gut fertil. Keinen Erfolg zeigten jedoch Bestäubungen zwischen *L. Scariola* und *L. virosa* und 12 weitere Bestäubungen, in denen *L. virosa* als Samen- oder als Pollenpflanze mit 10 Sorten von *L. sativa* (34 Köpfchen) verwendet wurde. Dies steht in einem gewissen Gegensatz zu den Angaben von CH. NAUDIN (1874), der spontan entstandene Bastarde von *L. virosa* mit *L. sativa* beschreibt.

2. Der Photoperiodismus und seine Vererbung.

Wertvolle Resultate haben die Versuche von A. H. BREMER (1931) und A. H. BREMER und J. GRANA (1935) ergeben. Sie bewegen sich auf einer neuen Linie und dürften, sowohl vom gärtnerisch-züchterischen als auch von theoretischen Gesichtspunkten aus, besonderem Interesse begegnen. Sie betreffen eine der wirtschaftlich bedeutungsvollsten Eigenschaften des Salates, seine Schoßbildung (das „Aufschießen“ der Salate).

Die „Kopf“-Bildung des Kopfsalates beruht auf einer eigenartigen Wachstumshemmung des jungen Sprosses, dessen apikale Teile nicht nur in einer lockeren Blattrosette liegen, wie dies bei den nicht Köpfe bildenden Salaten der Fall ist, sondern von einer besonders dicht geschlossenen

Blattrosette bedeckt werden, deren innere Blätter übereinander greifen und eng aneinander gepreßt liegen. Vor Beginn der Blütezeit muß dieser Kopf vom wachsenden Sproß durchstoßen werden, d. h. der Salat muß „auf-schießen“. In seinem basalen Teile trägt der aufgeschossene Sproß, das Schoß, Laubblätter, die sich, durch keine Kopfbildung mehr gehemmt, frei entwickeln können; in seinen spärigen apikalen Teilen trägt er die bekannten zahllosen gelben Kompositen-Blütenköpfchen. Die Kopfbildung beruht somit auf einer Hemmung im Wachstum des Sprosses, d. h. auf einer Verzögerung des Überganges von der vegetativen zur reproduktiven Phase. In der Schoßbildung überwindet die Pflanze diese Hemmung, um zur Blüte und Fruktifikation zu gelangen.

Der wirtschaftliche Wert des Kopfsalates hängt in hohem Maße von seiner vegetativen Phase ab, d. h. von der Intensität und Dauer der Kopfbildung, wodurch die reproduktive Phase, die Samenbildung, oft benachteiligt wird. Frühzeitig Schosse bildende Sorten können keine großen, festen Köpfe bilden, nähern sich also in ihrem Verhalten der wildwachsenden *L. Scariola* mit ihrer kurzen vegetativen und frühzeitig einsetzenden reproduktiven Entwicklung.

Frühjahrssorten von Kopfsalaten, die zum Treiben geeignet sind und nach Frühjahrsausaat feste Köpfe bilden, schießen, im Sommer im Freien gezogen, oder sogar schon am Ende des Frühjahrs, wenn die Beete nicht mehr bedeckt werden, vorzeitig auf, meist ohne brauchbare Köpfe gebildet zu haben. BREMER (1929) hat nun entdeckt, daß diese Schoßbildung nicht, wie von den Praktikern bisher angenommen wurde, auf Wärme und Trockenheit, sondern auf die Dauer der Belichtung, d. h. auf die Tageslänge zurückzuführen ist. Frühjahrssorten wie Leppermann, Maikönig, Kaiser Treib und Marktkönig bilden im Sommer, unter natürlicher Tagesbelichtung gezogen, keine Köpfe mehr, sondern gleich Sprosse (vgl. Abb. 1). Als BREMER aber im Sommer die Tagesdauer künstlich auf 12 Stunden verkürzt, entstanden gut entwickelte Köpfe, und die Schoßbildung trat 2—3 Wochen später ein als bei normaler Tagesdauer (17—18 Stunden). Die sowohl für Frühjahrs- als für Sommerkultur geeignete Sorte Wheelers Tom Thumb und die Sommersalate Rudolfs Liebling, Asiatischer und Turnauer Hartkopf wurden ebenfalls unter verkürzter Tagesdauer gezogen. Aber in ihrer Schoßbildung wurden sie nur wenig verzögert, und zudem ließ die Festigkeit der Köpfe sehr zu wünschen übrig, wie aus Abb. 2 zu sehen ist. Die Verzögerung in der Schoßbildung durch

Verkürzung der sommerlichen Tageslänge erreichte in den Versuchen von BREMER und GRANA beim Kopfsalat Kaiser Treib (die für lange Tagesdauer empfindlichste Sorte) folgendes Ausmaß: Bei natürlicher Tagesdauer begann die Schoßbildung am 15. Juli, bei 12stündiger Belichtungsdauer begann sie zwischen dem 30. Juli und dem 9. August, bei 9stündiger Belichtungsdauer erst am 19. September; bei Verkürzung der Tagesdauer von 17—18 auf 9 Stunden wurde die Schoßbildung also um 66 Tage verzögert. Bei Wheelers Tom Thumb betrug die Verzögerung etwa 3 Wochen und bei Rudolfs Liebling, einem ausgesprochenen Sommersalat, nur 16 Tage. Zudem ist die zur Schoßbildung benötigte Zeit je nach Sorte verschieden: Frühjahrssalate, die bei 12stündigem Tag relativ frühzeitig Schosse bilden, schießen auch bei sommerlicher Tageslänge früher auf als Frühjahrssalate, die bei Frühjahrstageslänge später Schosse bilden.

Frühjahrssorten bilden also nur bei Frühjahrstageslängen erst Köpfe und später Schosse, bei Sommertageslängen gezogen entstehen lockere Blattrosetten, die frühzeitig Schosse bilden; *frühzeitige Schoßbildung ist also an langen Tag gebunden. Sommersorten* aber, die normalerweise unter langer Sommertagesdauer gezogen werden und erst Köpfe, dann später Schosse bilden, werden durch Frühjahrstageslänge in ihrer Schoßbildung fast nicht beeinflusst, d. h. sie sind *tagneutral* und bilden immer spät Schosse. Die Sorten, deren Schoßbildung von der Tagesdauer abhängig ist, werden in Analogie zu anderen photoperiodisch beeinflussbaren Pflanzen *Langtagsalate* genannt (*Winter- und Frühjahrssalate*), im Gegensatz zu den *tagneutralen Salaten* (*Sommersalate*), deren Schoßbildung von der Tagesdauer nahezu unabhängig

ist. Diese Abhängigkeit mancher Sorten von *L. sativa* von der Tageslänge zeigt, daß bei der Sortenwahl für die Praxis die geographische Lage des betreffenden Anbaugbietes, auch bei sonst gleichen klimatischen Verhältnissen, berücksichtigt werden muß.

Auch die Abhängigkeit der *Stoffproduktion*



Abb. 1. Einige Sorten von Treib- und Sommersalat im Freiland. Der Treibsalat hat längst den Blütenstengel durchgeschossen. (Aus A. H. BREMER 1931, Abb. 1, S. 470.)

von der verschiedenen Tageslänge wurde untersucht. Bei natürlicher Sommertageslänge (17 bis 18 Stunden) erreichen Wheelers Tom Thumb und Rudolfs Liebling die größte Stoffmenge, Kaiser Treib hingegen war am ertragreichsten



Abb. 2. Treibsalat (links) und Sommersalat (rechts) bei 12 Stunden Tageslänge gebaut. Der Treibsalat bildet schöne, feste, kleine Köpfe; der Sommersalat nur große Blätter. (Aus A. H. BREMER 1931, Abb. 2, S. 470.)

bei 12stündiger Tagesdauer. Noch kürzere, d. h. 9- oder gar nur 6stündige Tagesdauer vermindert, wie zu erwarten, das vegetative Wachstum aller Sorten, was sich anfangs durch lockere Blattstellung und später noch in kümmerlichem Wachstum äußert.

Die eigenartige photoperiodische Bedingtheit der Entwicklungsphasen des Kopfsalates ist erblich. Daß hier verschiedene Sorten derselben

Varietät, die bei gegenseitiger Bestäubung gut fertil sind, sich in diesem Merkmal unterscheiden, ermöglichte erstmals die genetische Analyse einer Erscheinung des Photoperiodismus. Die Unterschiede in diesem Merkmal sind auf ein einziges Faktorenpaar zurückzuführen. Das Allel *T* bezeichnet „frühzeitige Schoßbildung an *langen Tag* gebunden“, *t* bezeichnet „tagneutral mit *später* Schoßbildung“, wobei *T* über *t* dominiert. Der Erbgang wurde vorerst durch Kreuzung der Frühjahrssorte Kaiser Treib mit dem Sommersalat Rudolfs Liebling untersucht und die Versuche bis in die F_3 -Generation fortgesetzt. Bestäubungen zwischen dem Frühjahrssalat Maikönig und dem tagneutralen Asiatischen Kopfsalat zeigten, daß die Sorte Maikönig sich nicht so leicht von der Tageslänge beeinflussen läßt,



Abb. 3. Von links nach rechts: Kaiser Treib, natürlicher Tag; Kaiser Treib, 11 1/2 stündiger Tag; Kurztagrosette 1, 11 1/2 stündiger Tag; Kurztagrosette 1, natürlicher Tag. 24. VII. 1934. (Aus A. H. BREMER und J. GRANA 1935, Abb. 3, S. 236.)

also vielleicht gewisse Hemmungsfaktoren enthalten könnte. Trotzdem wurde auch hier der gleiche einfache Erbgang des Photoperiodismus festgestellt. Tageslängenversuche mit *L. Scarriola*, *L. virosa* und *L. saligna* ließen keine Abhängigkeit der Schoßbildung von der Tagesdauer erkennen, doch dürften weitere Versuche, nach Ansicht von BREMER und GRANA, vielleicht doch solche Beziehungen zutage treten lassen.

Die Entstehung der Langtagsalate ist noch nicht abgeklärt. GARNER und ALLARD (vgl. BREMER und GRANA 1935, S. 236) haben eine Tabakpflanze gefunden, die wohl als Kurztagmutante einer tagneutralen Sorte bezeichnet werden muß. So könnte auch der Ursprung der Langtagsalate durch Mutation von tagneutralen Sorten erklärt werden. Mehr oder

weniger bewußte Auslese durch die Züchter hätte dann dafür gesorgt, daß dieser Faktor mit denen für die übrigen wertvollen Eigenschaften der Treibsalate erhalten und verbreitet wurde.

3. Die Vererbung der Kopfbildung.

In engem Zusammenhang mit der Schoßbildung der Salate steht die Bildung ihrer „Köpfe“, die ebenfalls von BREMER und GRANA genetisch untersucht wurde. Sie fanden in einer Treibkultur von Kaiser Treib einige Pflanzen, die bei 12stündiger Tagesdauer, ohne vorerst einen Kopf gebildet zu haben, Schosse erzeugten, wie dies bei Kaiser Treib normalerweise nur unter langer Tagesdauer im Sommer üblich ist. Auch die Nachkommenschaft dieser Pflanzen „Kurztagrosette I“ genannt, schoß bei Kurztagkultur auf und bildete nur Blattrosetten statt eines Kopfes (vgl. Abb. 3). Auch diese Formen dürften durch Mutation entstanden sein.

Zur Untersuchung der Vererbungsweise von Blattrosetten- und Kopfbildung wurden diese Mutanten mit den typischen tagneutralen Sommerkopfsalaten Berliner und Turnauer Hartkopf gekreuzt. Von Mitte Juli an wurden in F_2 - und F_3 -Generationen die drei Gruppen: „Schoß“- „Blattrosetten“- und „Kopfbildner“ ausgezählt (vgl. Abb. 4). Ihr Aufspaltungsverhältnis in der F_2 -Generation war 12:3:1 und entsprechend verhielten sich die Nachkommenschaften in der F_3 -Generation. Die Pflanzen „Kurztagrosette I“ müssen somit einen Faktor *K* für Bildung von Blattrosetten enthalten, dessen Auswirkung bei Anbau unter langem Tag durch den Faktor für frühe Schoßbildung *T* verhindert wird. Bei langem Tag kann also die Fähigkeit zur Rosetten- oder Kopfbildung nur an einem Viertel der Individuen sichtbar werden, denn bei langem Tag schießen drei Viertel der Pflanzen, die, durch den Faktor *T* bedingt, früh Schosse bilden, auf. So bleibt als Rest noch ein Viertel der Pflanzen, die tagneutral, je nach ihrer genetischen Formel entweder Köpfe oder Rosetten bilden. Nur durch doppelte Versuchsreihen, eine bei Langtag und eine bei Kurztag, ist die vollständige Analyse möglich. Durch Anbau bei Kurztag wird der Faktor *T* unwirksam, und wir haben nur zwei durch *K* und *k* bestimmte Gruppen, die in der F_2 -Generation im Verhältnis 3:1 stehen. Der Faktor für Bildung von Blatt-

rosetten *K* dominiert über den Faktor für Kopfbildung *k*.

Hauptresultat dieser genetischen Analyse ist: Die wirtschaftlich wichtigste Eigenschaft des Kopfsalates, seine „Kopf“-Bildung, beruht auf einem *recessiven* Faktor. Sie erfolgt nur, wenn nicht nur der Faktor für Bildung von Blattrosetten *K* fehlt, sondern auch der Faktor *T* für „frühzeitige Schoßbildung an langen Tag gebunden“ entweder nicht vorhanden ist oder durch Kultur bei kurzer Tagesdauer unwirksam wird. Ein sogenannter Kopfsalat kann somit bei langem Tag nur dann einen Kopf bilden, wenn er die genetische Formel *ttkk* besitzt; bei kurzem Tag sind auch *Ttkk*- und *TTkk*-Pflanzen zur Kopfbildung fähig.

4. Die Vererbung der Stengel-, Laubblatt- und Blütenfärbungen.

Die Sorten von *L. sativa* zeigen deutliche Unterschiede in der Farbe ihrer Stengel und Blätter. Sie sind teils von intensivem, teils von schwächerem Grün oder haben eine deutlich gelbliche Färbung (Rudolfs Liebling). Zudem führen einige Sorten Anthocyan im Zellsaft, und zwar kann Anthocyan in Stengeln, Laubblättern, Hüllblättern der Blütenköpfchen und auf der Unterseite des zungenförmigen Teiles der im übrigen gelben Blütenkronen vorkommen. Die anthocyanhaltige Zellen können dabei regelmäßig über die ganze Blatt- oder Stengelfläche hin verteilt sein, dann erscheint diese einheitlich rot (Blutroter Kochsalat, Wunder der 4 Jahreszeiten), wenn anthocyanreich dunkelrot, wenn anthocyanarm hellrot. Sind die anthocyanhaltigen Zellen aber gruppenweise in anthocyanfreiem Gewebe verteilt, so haben wir gescheckte Sorten (Forellen-Sorten).

C. E. DURST (1930, S. 245) schreibt über die Vererbung der pflanzlichen Pigmente:

„It is doubtful if any group of plant characters has received more attention. Perhaps this is due to the fact that pigments present such striking differences and because they are less influenced, on the whole, by environmental conditions than many other characters.“

Dieser Meinung kann ich mich in bezug auf *Lactuca* in keiner Weise anschließen. Es dürfte wohl kaum ein erbliches Merkmal in dieser Gattung zu finden sein, das so weitgehend durch Außenfaktoren bedingt wird, und in seiner Ausprägung so starken Schwankungen ausgesetzt ist, wie gerade die Anthocyanbildung.

Bekanntlich erzeugen zahlreiche Pflanzen kleinere oder größere Mengen von Anthocyan,

wenn sie niedrigen Temperaturen ausgesetzt sind. Aber niedrige Temperatur allein genügt nicht immer zur Auslösung der Anthocyanbildung. Zur Untersuchung des Erbganges der Fähigkeit, Anthocyan zu bilden, habe ich im Sommer 1932 zahlreiche grün- oder gelbblättrige anthocyanfreie Salatsorten mit anthocyanreichen und anthocyanarmen Sorten gekreuzt. Die durch diese Bastardierungen erhaltenen Samen lieferten 1180 Nachkommen, die anfangs Mai 1933 vorerst alle anthocyanfrei oder doch anthocyanarm blieben, obwohl sie im Freien in offenen Kästen standen. Die Pikierkisten mit den etwa 6 Wochen alten Pflänzchen wurden nun in einen beleuchteten Kühlraum gebracht und 5 Tage lang bei 0–6° C gehalten. (Herrn Prof. Dr. E. GÄUMANN bin ich für die Erlaubnis, diesen Versuch im Kälteraum des Instituts für

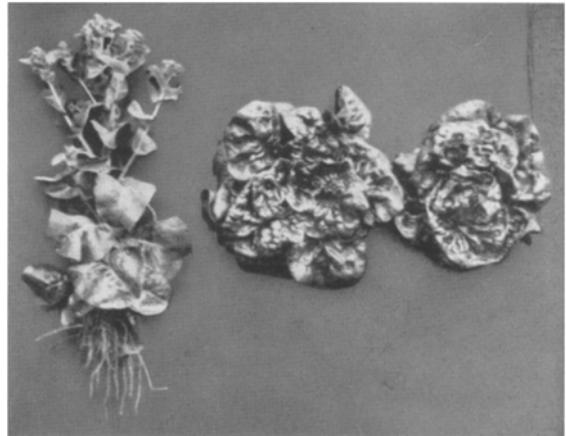


Abb. 4. Langtagsalat × Sommersalat (Kurztagrosette 1 × Berliner) F_2 . Links: Frühes Schießen. In der Mitte: Blattrosette. Rechts: Kopf. 12 : 3 : 1. (Aus A. H. BREMER und J. GRANA 1935, Abb. 4, S. 237.)

systematische Botanik der ETH. durchführen zu können, zu Dank verpflichtet.) Das Resultat dieser Kälteversuche war durchaus negativ. Die jungen Pflanzen hatten im Kühlraum weniger Anthocyan gebildet als die im Freien belassenen Kontrollen. 12 Tage nach Abbruch des Versuches im Kühlraum wurde, nachdem die Pflänzchen wieder in offenen Kästen gestanden waren, ein Teil der Bastarde ins Freiland ausgepflanzt. 3 Tage später löste eine kühle Nacht die Anthocyanbildung überall dort, wo sie theoretisch zu erwarten war, aus. Schon vor diesem Färbungsumschlag, aber auch noch während der ganzen weiteren Entwicklung war, trotz möglichst gleichartig gehaltener Umweltfaktoren, eine sehr starke Veränderlichkeit in der Anthocyanproduktion zu beobachten. Pflanzen aus derselben oder aus reziproken Bestäubungen

verhielten sich bezüglich ihres Anthocyangehaltes zeitweise ganz verschieden. Es kam vor, daß derselbe Bastard im Anthocyangehalt erst der einen Elternsorte, später der anderen ähnlich war. Auf diese Erscheinung ist u. a. meine frühere Angabe (1932, S. 23) zurückzuführen, daß einige junge Bastardpflanzen der F_1 -Generation aus der Kreuzung von Wunder der 4 Jahreszeiten mit Rudolfs Liebling, von den reziproken Bastarden deutlich verschieden sienen. Diese Unterschiede wären, wie die späteren Untersuchungen gezeigt haben, jedenfalls wieder verschwunden, wenn die Pflanzen damals während ihrer ganzen Entwicklung hätten beobachtet werden können, was leider durch verschiedene Umstände verunmöglicht wurde. Der Anthocyangehalt der Laubblätter von *Lactuca* muß somit als Merkmal bezeichnet werden, das der genetischen Analyse bedeutende Schwierigkeiten bereitet.

K. V. O. DAHLGREN (1918 u. 1924) hat als erster eine sehr anthocyanreiche Form von *L. muralis* mit der anthocyanarmen Normalform gekreuzt. Die dunkelrote Färbung verhielt sich in der F_1 -Generation recessiv. In der F_2 -Generation traten 471 grüne und 138 rotbraune Individuen auf. Dasselbe, der gewöhnlichen monofaktoriellen Spaltung entsprechende Verhältnis 3:1 ergab auch die Nachkommenschaft der reziproken Bastarde. Zur Erklärung nimmt DAHLGREN an, daß die Fähigkeit nur wenig Anthocyan zu bilden dominant sei gegenüber der Fähigkeit, viel Anthocyan zu bilden.

C. E. DURST (1930) hat die Vererbung der Anthocyanbildung in Laubblättern, Stengeln und Blüten von *L. sativa* untersucht. Seine Versuche wurden mit den Kopfsalatsorten Big Boston und May King als anthocyanhaltigen, dem Pflücksalat Grand Rapids und dem Kochsalat Paris White Cos als anthocyanfreien Sorten und einer *L. Scariola* ausgeführt. Die Versuche, in deren Verlauf viele Hunderte von Pflanzen herangezogen wurden, zeigten in der F_1 -Generation Dominanz des Faktors für Anthocyanbildung gegenüber demjenigen für Fehlen von Anthocyan in den vegetativen Teilen. Die Mehrzahl der F_2 -Generationen spaltete im Verhältnis 3 anthocyanhaltig : 1 anthocyanfrei auf, wobei die prozentuale Abweichung vom Verhältnis 3:1 in 3 Versuchsserien je 0,3, 1,5 und 8,3% betrug. Auch F_3 - und F_4 -Generationen ergaben Verhältnisse, wie sie bei monofaktoriellem Erbgang zu erwarten sind. Nur die Kreuzung zwischen einer scheinbar anthocyanhaltigen *L. Scariola* und dem Kochsalat Paris White Cos verhielt sich anders und ergab in der F_2 -Generation

eine Nachkommenschaft von 21 anthocyanhaltigen und 34 anthocyanfreien Individuen. Es deutet dies eher auf eine bifaktorielle Spaltung hin, da die prozentuale Abweichung vom Zahlenverhältnis 9:7 nur 18,2, die Abweichung vom Verhältnis 3:1 aber 36,4% betrug.

Geradezu umgekehrt liegen die Verhältnisse nach meinen Versuchsergebnissen: Kreuzbestäubungen des anthocyanreichen Kopfsalates Wunder der 4 Jahreszeiten mit der anthocyanfreien Sorte gelber krauser Schnittsalat ergaben anthocyanhaltige F_1 -Bastarde und in der F_2 -Generation 174 rote und 149 grüne Pflanzen. Es entspricht dies dem bifaktoriellen Spaltungsverhältnis 9:7 mit einer Abweichung von 2,4%. Die F_2 -Generationen aus einer Kreuzung desselben Schnittsalates mit dem anthocyanreichen Blutroten Kochsalat setzten sich aus 98 anthocyanhaltigen und 96 anthocyanfreien Individuen zusammen, zeigten also eine Abweichung von 5,7% vom Verhältnis 9:7. Kreuzungen zwischen demselben Blutroten Kochsalat und meiner anthocyanfreien *L. Scariola* ergaben in der F_2 -Generation 141 anthocyanhaltige und 39 anthocyanfreie Individuen, also das Zahlenverhältnis 3:1 mit 3,3% Abweichung.

Es wäre vielleicht denkbar, daß die Fähigkeit, Anthocyan zu bilden, innerhalb der verschiedenen Varietäten von *L. sativa* und bei *L. Scariola* verschieden vererbt wird. Die beschriebenen Resultate widersprechen einander aber so sehr, daß die Frage auch von diesem Gesichtspunkt aus noch ganz ungelöst erscheint. Meine Versuche mußten aber, da Salatkulturen einen für ein Universitätsinstitut zu hohen Aufwand an Platz und gärtnerischer Arbeit erfordern, abgebrochen werden.

Die Fähigkeit, nur wenig Anthocyan oder Anthocyan in *geschheckter* Verteilung zu bilden, ist dominant über die „Unfähigkeit“, Anthocyan zu erzeugen. Auf wieviel Faktoren diese besondere Verteilung des Farbstoffes beruht, ist noch nicht festgestellt worden.

Der Anthocyangehalt der Blüten vererbt sich, nach DURST, gleich wie derjenige der Laubblätter. Ob er auf einem anderen oder demselben Faktor beruht, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Ist ersteres der Fall, müssen die beiden Faktoren sehr eng gekoppelt sein.

Die Vererbung der verschiedenen Grünfärbung (Chlorophyllgehalt?) von *L. sativa* wurde von BREMER an Kaiser Treib als grüner und Rudolfs Liebling als gelber Sorte untersucht. Auch dieser Erbgang geht monofaktoriell vor sich, wobei das Allel *G* für grün dominant ist über dasjenige für gelb (*g*).

5. Die Vererbung der Samenfarbe.

Die Samen der verschiedenen *L. sativa*-Sorten unterscheiden sich deutlich durch die Färbung ihrer Samenschale. Diese kann farblos weiß sein oder auch mehr oder weniger dunkel, rötlich, grau oder schwarz erscheinen. DURST hat Sorten mit weißer und solche mit schwarzer Samenschale untereinander und mit *L. Scariola*, die schwarze Samen hat, gekreuzt. Die Färbung scheint auf einem einfachen mendelnden Faktor zu beruhen, wobei das Allel für schwarze Samen *W* dominant ist über dasjenige für weiße Samen *w*. Die Abweichung vom Aufspaltungsverhältnis 3:1 in der F_2 -Generation beträgt in einer Versuchsserie 0, in 3 Versuchsserien je ungefähr 3%, in zwei weiteren Serien je 8,9 und 14,8%. Die Untersuchungen sind insofern unvollständig, als nur Sorten mit weißen und schwarzen Samen und nicht auch die Zwischenformen miteinbezogen wurden.

6. Die Vererbung der Form der Laubblätter.

Zur genetischen Analyse wohl geeignet schien die Eigenart der Blattform von *L. Scariola f. typica*. Ihre Laubblätter sind tief buchtig-fiederspaltig (der Einfachheit halber „gelappt“ genannt), im Gegensatz zur *f. integrifolia*, mit ihrem nur leicht gesägten Rand. Ähnliche, doch regelmäßiger Ausbuchtungen haben die Laubblätter des gelben, krausen Schnittsalates (vgl. Abb. 5).

Nach C. E. DURST (1930) ist die Blattform von *L. Scariola f. typica* dominant. Wurden Sippen von *L. Scariola* mit gelappten und mit ungelappten Blättern untereinander gekreuzt, so wurde die Blattform durch einen einfachen mendelnden Faktor vererbt. Wurde aber die gelapptblättrige *L. Scariola* mit dem ungelappten Kopfsalat May King gekreuzt, so beruhte der Erbgang der Blattform auf zwei unabhängig mendelnden Faktoren. Die Abweichung vom theoretischen Zahlenverhältnis 9:7 der F_2 -Generation betrug nur 0,28%. Nach Kreuzung mit dem Kopfsalat Big Boston dagegen ergab die eine von 2 Familien ebenfalls eine Aufspaltung, die 2 Faktoren entspricht, die andere aber brachte in der F_2 -Generation 237 gelappt- und 98 ungelapptblättrige Individuen hervor. Ihre Abweichung von nur 4,3% gegenüber dem monofaktoriellen Verhältnis 3:1 und von 14,6% gegenüber dem Verhältnis 9:7 deutet auf einen monofaktoriellen Erbgang hin. DURST hat auch F_3 - und F_4 -

Generationen gezogen, ohne diese Frage abklären zu können.

Meine Versuche konnten aus technischen Gründen nur auf schmalerer Basis aufgebaut werden und gehen nicht über die F_2 -Generation hinaus. Die 1932 veröffentlichten Resultate wurden durch weitere, in den Jahren 1932—1934 in Zürich, mit Unterstützung der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene, durchgeführte Untersuchungen ergänzt. Kreuzungen von gelappt- und ungelapptblättrigen Formen von *L. Scariola* bestätigten das Resultat von DURST: die F_1 -Generation hatte durchwegs gelappte Blätter und die F_2 -Generation spaltete in 381 gelappt- und 120 ungelapptblättrige Individuen auf. Kreuzungen der gelapptblättrigen Form von *L. Scariola* mit dem nicht gelapptblättrigen Kopfsalat Hochheimer Dauerkopf und dem nicht gelapptblättrigen Blutroten Kochsalat (vgl. Abb. 5) hatten im Jahre 1931 eine F_2 -Nachkommenschaft ergeben, die aus 49 gelapptblättrigen und 39 ungelapptblättrigen Individuen bestand und somit einen bifaktoriellen Erbgang mit einer Abweichung von nur 0,6% vom theoretischen Verhältnis zeigte. Die späteren Kreuzungen der gelapptblättrigen Form von *L. Scariola* mit den Kopfsalaten Stuttgarter, Dannhäuser und Transport spalteten im Jahre 1934 in individuenreicheren F_2 -Generationen insgesamt in 438 gelappt- und 202 ungelapptblättrige Individuen auf, zeigten also ein Zahlenverhältnis, das vom bifaktoriellen um 12,2%, vom monofaktoriellen nur um 6,6% abweicht.

Zur weiteren Abklärung wurden auch Versuche mit gelapptblättrigem Schnittsalat (Sorte gelber krauser Schnittsalat) durchgeführt. Kreuzungen desselben mit gelapptblättriger *L. Scariola* ergaben natürlich lauter gelapptblättrige Nachkommenschaften (vgl. Abb. 5). Wenn statt der gelappt- die ungelapptblättrige Form von *L. Scariola* verwendet wurde, spaltete die F_2 -Generation im Verhältnis 3:1 auf (110:34) mit einer Abweichung von 1,4%. Es scheint also, daß die Blattgestalt von *L. sativa var. scariolina*, aus dem gleichartigen Verhalten in den Kreuzungen mit *L. Scariola f. integrifolia* zu schließen, sich ähnlich verhält wie diejenige von *L. Scariola f. typica*. Daß aus der Kreuzung des gelapptblättrigen Schnittsalat mit den ungelapptblättrigen Kopfsalaten Transport, Stuttgarter und Wunder der 4 Jahreszeiten F_2 -Familien erhalten wurden, die zusammen aus 55 gelappt- und 15 ungelapptblättrigen Individuen bestehen, und aus Kreuzungen des gelappt-

blättrigen Schnittsalat mit dem ungelapptblättrigen Blutroten Kochsalat in der F_2 -Generation 41 gelappt- und 6 ungelapptblättrige Individuen hervorgingen, zeigt, daß die Vererbungsweise der gelappten Blätter des Schnittsalates eher dem monofaktoriellen als dem bifaktoriellen Typus folgt (3,6 bzw. 12,1% Abweichung vom Verhältnis 3:1). Die Vererbungsweisen der

dominant verhält gegenüber unbehaarten Blattrippen. Er schreibt, daß diese Behaarung wahrscheinlich auf einem einfachen mendelnden Faktor beruhe. Die Abweichungen sind jedoch zum Teil ziemlich groß, in der einen Versuchsreihe machen sie zwar weniger als 1%, in allen anderen aber etwa 3 bis über 13% vom Verhältnis 3:1 aus.

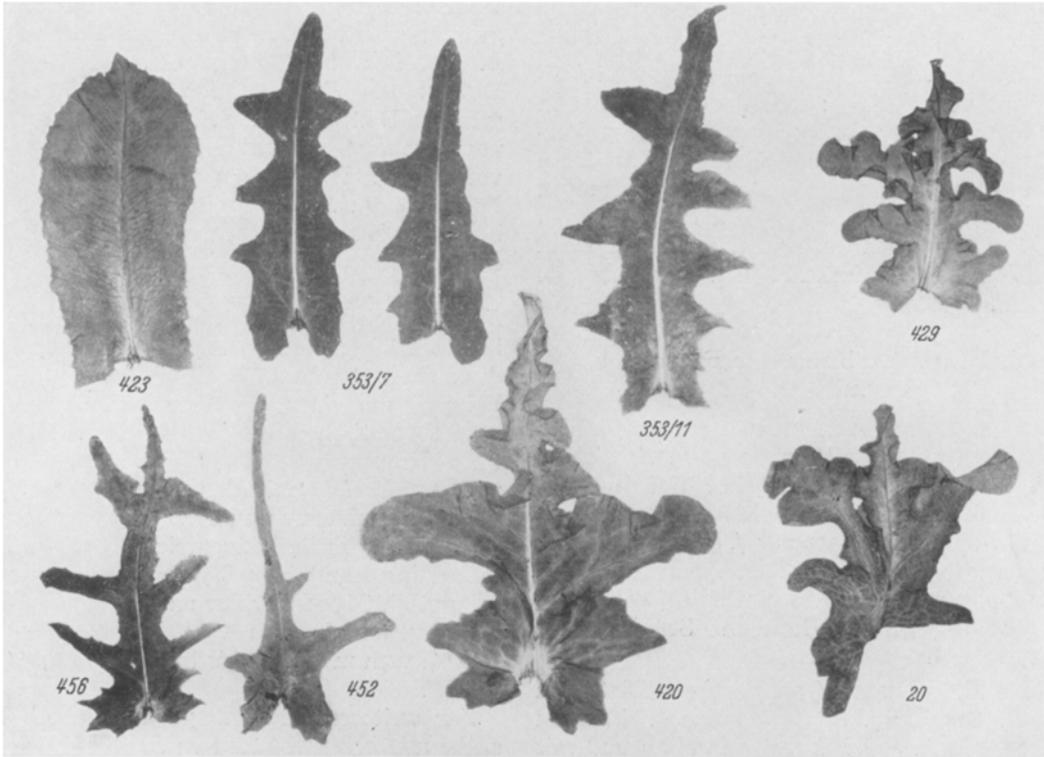


Abb. 5. Laubblätter von *L. Scariola f. integrifolia* (423), *L. Scariola f. typica* (353/7 u. 353/11), gelbem krausem Schnittsalat (429 u. 20), F_2 -Bastarden aus Bestäubungen zwischen *L. Scariola f. typica* und gelbem krausem Schnittsalat (452 u. 456), F_1 -Bastarden von gelbem krausem Schnittsalat mit nicht gelapptblättrigem Kopfsalat Sorte grüner Transport (420).

Blattformen von *L. sativa var. secalina* und von *L. Scariola f. typica* können somit nicht als geklärt bezeichnet werden. Die Unstimmigkeiten der genetischen Analyse könnten vielleicht auf Außeneinflüsse zurückgeführt werden.

7. Die Vererbung der Behaarung der Blattrippen.

L. Scariola hat vorwiegend an der Basis der Achse und an den Unterseiten der Blattrippen rauhe Haare, während *L. sativa* nie solche Behaarung aufweist. DURST hat auch die Vererbung dieses Merkmales untersucht und gefunden, daß Behaarung der Blattrippen sich

8. Weitere statistische Untersuchungen an quantitativen Merkmalen.

Eine ganze Reihe anderer Eigenschaften hat DURST noch untersucht, die er als quantitative Merkmale bezeichnet. Nach seiner Ansicht gehören dazu die Länge und Breite der Laubblätter bzw. deren Blattfläche, die Entwicklungsdauer von der Aussaat bis zur Blütezeit, die Gesamthöhe der blühenden Pflanze und die Kopfbildung. Daß die Vererbung der Kopfbildung nicht hierher gehört, haben schon die Versuche von BREMER und GRANA gezeigt. Die Zeit von der Aussaat bis zum Beginn der Blütezeit ist größtenteils abhängig von der Schoß-

bildung und da diese, wie nun bekannt ist, photoperiodisch bedingt wird, haben Untersuchungen über die Blütezeit, ohne Berücksichtigung der Photoperiodizität, ihre Bedeutung verloren.

Von den genannten Merkmalen sind die Gesamthöhe der Pflanze und die Masse der Laubblätter die Merkmale, die allein als quantitativ bezeichnet werden können. Dem großen statistischen Material dieser Untersuchungen ist hauptsächlich zu entnehmen, daß der Einfluß der Außenbedingungen auf die Morphologie von *Lactuca* sehr groß ist, wobei die Variabilität

bezeichnet, aus der *L. sativa* ihren Ursprung genommen hat. Sie kommt ein- und zweijährig vor, doch wurden für meine experimentellen Untersuchungen nur einjährige Formen benutzt. Sie umfaßt, wie schon erwähnt, 2 Sippen, eine mit gelappten Blättern, die als *f. typica* bezeichnet wird, und eine mit nur am Rand leicht gesägten Blättern, die als *f. integrifolia* bekannt ist. Innerhalb jeder dieser beiden Sippen finden wir eine größere Anzahl genotypisch verschiedener Formen. Aus zwei Samenproben aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem wurden z. B. zahlreiche Pflanzen herangezogen,



Abb. 6. F_1 -Bastarde aus der Kreuzung *L. Scariola* ♀ × *L. sativa* „Blutroter“ Kochsalat ♂. Nr. 3 = gelapptblättriger Bastard, der *L. Scariola f. typica* ähnlich. Nr. 5 und 7 = ungelapptblättrige Bastarde. Nr. 6 = Mutante. (Aus M. ERNST-SCHWARZENBACH, 1932, Fig. 1, S. 16.)

der wilden *L. Scariola* größer ist als diejenige der kultivierten *L. sativa*. DURST versuchte die Zahl der Faktoren, die das einzelne quantitative Merkmal bedingen, zu errechnen. Er benutzte die Formel von CASTLE, kam aber zu so verschiedenen Resultaten, daß er die Voraussetzungen zu dieser Berechnungsart für *L. sativa* als nicht erfüllt betrachtet, was immerhin noch näher zu untersuchen wäre.

9. Die Entstehung von *L. sativa* und ihre Beziehungen zu den wilden Salatarten.

L. Scariola wird gewöhnlich als die wilde Art

die sehr unterschiedliche Merkmale aufwies. Durch deren Selbstungen wurden Nachkommenschaften gewonnen, die keinerlei Aufspaltungserscheinungen zeigten; alle Nachkommen derselben Pflanze waren einander auffallend gleich.

Die Blattabschnitte „Lappen“ der buchtig-fiederspaltigen „gelappten“ Form können von ganz verschiedener Gestalt sein. Die Buchten können schmaler oder wesentlich breiter sein als die Lappen, die selbst teils breit unregelmäßig, teils ganz schmal zungenförmig sind. Die erstgebildeten Laubblätter sind meist ganzrandig

und erst die späteren werden gelaftet, wobei erblich bedingt ist, in welchem Entwicklungsstadium die neue Blattform auftritt. Auch der leicht gesägte Blattrand der *f. integrifolia* kann verschieden ausgeprägt sein. Unterschiede im Zeitpunkt der Schoßbildung, die sich auf die Nachkommen übertragen, wurden ebenfalls be-

sich bemüht habe, recht einheitliches Material zu erhalten. Trotz dieser Auslese zeigen aber seine biometrischen Untersuchungen, daß die *f. typica* in Blattlänge und Blattbreite, *f. integrifolia* nur in der Blattlänge stärker variieren als *L. sativa*.

Obschon die Herkunft meines Materials un-

295/22

295/20



346

295/21

Abb. 7. Blätter der F_1 -Generation der Mutante (Kreuzung *L. Scariola* ♀ × „Blutroter“ Kochsalat ♂) und des „Amerikanischen“ Pflücksalates. 295/20, 21, 22 = Blätter der Mutante, 346 = Blatt des „Amerikanischen“ Pflücksalates. (Aus M. ERNST-SCHWARZENBACH, 1932, Fig. 3, S. 18.)

obachtet. Die Farbe der Laubblätter, ihr Chlorophyllgehalt und dessen Verteilung können verschieden sein, d. h. die Blattfläche kann bläulich-weißlich oder gelblich sein, von durchwegs einheitlicher Färbung oder auch unregelmäßig, so daß sie leicht gescheckt erscheint. Auch BREMER (1931) weist auf große Verschiedenheiten in Entwicklungsphasen und Habitus seiner Bestände an *L. Scariola* hin, während DURST (1930) erst erwähnte, daß er

bekannt ist, darf auf Grund dieser Beobachtungen vielleicht doch die Vermutung ausgesprochen werden, daß *L. Scariola* eine große Zahl von Kleinarten umfaßt. Diese Kleinarten könnten wohl durch Kleinmutationen entstanden sein. *L. Scariola* würde sich dann durch einen hohen Grad von Mutabilität auszeichnen. Die naheliegende Annahme, daß auch die Varietäten von *L. sativa* durch Mutation und Bastardierung aus ihr entstanden seien, wird bestärkt

durch die in den vorbesprochenen Versuchen beobachteten Mutanten: Die Kurztagrosette I von BREMER und GRANA (1935) und die in meinen Kulturen gefundene Mutante (vgl. 1932, S. 16). Diese entstand aus einer Kreuzung von *L. Scariola* f. *typica* mit Blutrotem Kochsalat, *L. sativa* var. *longifolia*. Die F_1 -Generation bestand aus 8 Samen, deren 7 normale, den Eltern ähnliche Bastarde ergaben. Aus einem Samen entstand jedoch eine schwächliche Pflanze (vgl. Abb. 6), deren Blätter große Ähnlichkeit mit dem Amerikanischen Pflücksalat, *L. sativa* var. *aurescens*, zeigten. Noch größer wurde diese Ähnlichkeit in den Nachkommen dieser Mutante, die vom Amerikanischen Pflücksalat kaum mehr zu unterscheiden sind (vgl. Abb. 7).

Ob *L. sativa* von reiner *L. Scariola* oder von spontanen Bastarden mit andern Arten abgeleitet werden muß, ist fraglich. DURST meint eine andere Herkunft als die aus *L. Scariola* käme höchstens für die Kochsalate in Frage. Die Kochsalate nehmen innerhalb der Varietäten von *L. sativa* eine eigene Stellung ein. Sie sind wesentlich größer und kräftiger als die Kopf-, Pflück- und Schnittsalate, die einander, außer im Merkmal der Kopfbildung, sehr ähnlich sind. Der Kochsalat ist jedoch gerade die Varietät, die der *L. Scariola* im Habitus am ähnlichsten ist, ihr also wohl besonders nahe stehen dürfte. Möglicherweise könnten die Kopfsalate oder die ihnen nahestehenden Varietäten zuerst entstanden sein, und aus der Rückkreuzung einer dieser Kulturformen mit *L. Scariola* wäre die Varietät der Kochsalate hervorgegangen. Oder es könnten die Kochsalate zuerst aus *L. Scariola* entstanden und aus diesen durch Mutationen und Bastardierungen die Kopfsalate und die ihnen nahestehenden Varietäten. Die Entstehung meiner Pflücksalat-Mutante kann darüber keinen Aufschluß geben, da sie als Neubildung oder als Rückschlag gedeutet werden kann.

Dies und alles, was von älteren Autoren über die Herkunft von *L. sativa* geschrieben wurde, sind reine Hypothesen, für die noch keinerlei

Belege vorliegen. Wenn sich auch *L. sativa* und *L. Scariola* leicht kreuzen lassen, so sind sie doch in ihrem ganzen Habitus sehr verschieden. Daß sich fast alle typischen Merkmale der Kulturart recessiv verhalten gegenüber denjenigen von *L. Scariola* ist jedoch, in Anbetracht der Auslesearbeit des Züchters, kein Argument gegen die Ableitung der *L. sativa* von *L. Scariola*.

Tabelle 2.

Resultate der bisherigen Faktorenanalyse.

Dominant	Recessiv
<i>T</i> frühzeitige Schoßbildung an langen Tag gebunden	<i>t</i> tagneutral mit später Schoßbildung
<i>K</i> Blattrosette	<i>k</i> Kopfbildung
<i>G</i> grüne Laubblätter	<i>g</i> gelbe Laubblätter
<i>A</i> Anthocyan	<i>a</i> kein Anthocyan
<i>W</i> schwarze Samen	<i>w</i> weiße Samen
<i>S</i> behaarte Blattrippen	<i>s</i> unbehaarte Blattrippen
U_1 } gelappte Laubblätter	u_1 } ungelappte Laubblätter
U_2 }	u_2 }

Literatur.

BREMER, A. H.: Hovudsalat i Drivbenk og på Friland. Meldinger fra ved Norges Landbrukshiskole 1, 1—112 (1929).

BREMER, A. H.: Einfluß der Tageslänge auf die Wachstumsphasen des Salats. Genetische Untersuchungen I. Gartenbauwiss. 4, 479—483 (1931).

BREMER, A. H., u. J. GRANA: Genetische Untersuchungen mit Salat II. Gartenbauwiss. 9, 231—245 (1935).

DAHLGREN, K. V. O.: Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. Sv. bot. Tidskr. 12, 103—110 (1918).

DAHLGREN, K. V. O.: Kreuzungskleinigkeiten. Hereditas (Lund) 5, 222—230 (1924).

DURST, C. E.: Inheritance in Lettuce. Science 69, 553—554 (1929).

DURST, C. E.: Inheritance in Lettuce. Illinois Agric. Exper. Stat. Bull. 356, 238—341 (1930).

ERNST-SCHWARZENBACH, M.: Zur Genetik und Fertilität von *Lactuca sativa* L. und *Cichorium Endivia* L. Arch. J. Klaus-Stift. Zürich 7, 1—35 (1932).

LEWIS, M. T.: Inheritance of Heading Characteristics in Lettuce Varieties. Proc. Amer. soc. Hort. Sc. 27, 347—351 (1931) (nicht berücksichtigt).

NAUDIN, CH.: Variation désordonnée des plantes hybrides. Ann. sc. nat. VI ser bot. 2, 73—81 (1875).

SCHICK, R.: Photoperiodismus. Züchter 4, 122—135 (1932).

(Aus der Gärtnerlehranstalt Oranienburg.)

Züchterfolge bei der Fliederprimel.

Von E. Böhnert.

Die Fliederprimel, *Primula malacoides* FRANCH., hat ihre Heimat in Yunnan (östl. Südchina). Sie soll hier ein Ackerunkraut sein. Die ersten

Pflanzen kamen mir 1912 in der ehem. königl. Schloßgärtnerei zu Oliva bei Danzig als Topfpflanzen zu Gesicht. Obwohl es damals schon