

hat mit großer Weltoffenheit weit über die Grenzen Deutschlands hinaus eine enge Zusammenarbeit mit Fachkollegen vieler europäischer Länder angeregt und damit seiner hohen Verantwortung als Forscher stets gedient. Er hat in seinem Institut den Geist kameradschaftlicher Zusammengehörigkeit gepflegt und damit eine echte Forschungsgemeinschaft geschaffen. Er

hat als Züchtungsforscher bei dem Züchter für den Züchter gearbeitet und die Verbindung zwischen Wissenschaft und Praxis eng und unmittelbar gestaltet. Er macht es seinen Freunden leicht, ihm bei der Vollendung seines 60. Lebensjahres in seiner künftigen Arbeit Glück und Erfolg zu wünschen.

HANS STUBBE

(Aus dem Staatsinstitut für Angewandte Botanik, Hamburg)

Heterosis und Transgression bei dem Artbastard *Bryophyllum crenatum* BAK. × *B. daigremontianum* HAMET et PERRIER*

Von F. SCHWANITZ

(Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft)

Mit 28 Abbildungen

Die vorliegende Arbeit leitet eine Reihe von Veröffentlichungen ein, in denen über die Ergebnisse verschiedener Untersuchungen an der Nachkommenschaft der Artkreuzung *Bryophyllum crenatum* BAK. × *B. daigremontianum* HAMET et PERRIER berichtet werden soll.

Bei den Elternarten handelt es sich um Klone, die der Verfasser während des letzten Krieges aus dem Botanischen Garten in Heidelberg erhielt und die von ihm zunächst zur Herstellung polyploider Klone benutzt wurden. Die Chromosomenzahl beider Arten war gleich; im Gegensatz zu den in der Literatur angegebenen Zahlen besaß unser Klon von *B. crenatum* eine Chromosomenzahl von $2n = 34$, eine Tatsache, die wohl entscheidend mit dazu beigetragen hat, daß wir aus dieser Kreuzung eine leidlich fertile F_1 und aus dieser eine größere Zahl von F_2 -Pflanzen erhalten konnten.

Beide Elternarten wurden im Winter 1951/52 miteinander gekreuzt. Von über 100 in beiden Richtungen vorgenommenen Kreuzungen wurde nur von einer Pflanze von *B. crenatum* eine Frucht mit keimfähigen Samen erhalten. Aus dieser Frucht konnten 23 F_1 -Pflanzen gezogen werden. Diese F_1 -Pflanzen zeigten in Größe und Gewicht gegenüber den Eltern Heterosis, in den morphologischen Merkmalen verhielten sie sich weitgehend intermediär. Bezeichnend war jedoch, daß sich die aus den F_1 -Pflanzen gewonnenen Klone geringfügig aber doch deutlich voneinander in einzelnen Merkmalen: der Blattform, der Sproßlänge und der Blütenfarbe unterschieden. Die beiden für die Kreuzung verwendeten Elternklone — zumindest einer von ihnen — müssen also heterozygot gewesen sein. Diese Heterozygotie ist nicht weiter erstaunlich, da beide Elternklone selbststeril sind.

Die F_1 besaß im Vergleich zu den Eltern stark herabgesetzte Pollenfertilität, doch fanden sich immerhin soviel normal aussehende Pollenkörner, daß es möglich schien, von diesen F_1 -Pflanzen eine Nachkommenschaft zu erhalten.

Infolge der Selbststerilität der Eltern wurde davon abgesehen, durch Selbstbestäubung der F_1 -Pflanzen eine F_2 zu erziehen, es wurden vielmehr die verschiedenen F_1 -Geschwisterklone miteinander gekreuzt. Da es zunächst unsicher schien, ob auf diese Weise eine Nachkommenschaft zu erzielen war, wurde gleich-

zeitig eine Rückkreuzung von F_1 -Pflanzen mit beiden Elternarten vorgenommen. Aus diesen Kreuzungen, die im Winter 1953/54 vorgenommen wurden, konnten sowohl aus den Kreuzungen zwischen den verschiedenen F_1 -Klonen untereinander wie auch aus der Rückkreuzung der F_1 -Klone mit den Elternklonen Samenansatz und lebensfähige F_2 -Pflanzen erhalten werden. Auf die Rückkreuzungspflanzen mußte, da der zur Verfügung stehende Gewächshausraum beschränkt war, verzichtet werden. Dafür wurde im Winter 1954/55 nochmals durch Kreuzung von F_1 -Klonen untereinander eine Reihe von F_2 -Pflanzen erhalten. Insgesamt wurden auf diese Weise 283 F_2 -Pflanzen bzw. -Klone erhalten. Es wäre ohne weiteres möglich, diese Zahl beliebig zu erhöhen, der begrenzende Faktor ist hier die begrenzte Gewächshausfläche, die für die Kultur zur Verfügung steht.

Die starke Verminderung der Fertilität in der F_1 läßt erwarten, daß von den an sich in der F_2 möglichen Genotypen nur ein Teil verwirklicht wird. Es ließ sich trotzdem das Aufspalten der Artmerkmale der beiden Eltern, wie auch das Auftreten einer ganzen Reihe völlig neuer, zum Teil systematisch und phylogenetisch wichtiger Merkmale feststellen. Hierüber wie auch über die Fertilität und die Selbststerilität und Selbstfertilität bei Eltern, F_1 und F_2 wird gesondert berichtet werden.

Die Tatsache, daß infolge der bekannten Befähigung der Arten der Gattung *Bryophyllum*, sich mit Hilfe der Bildung von Brutknospen leicht vegetativ zu vermehren oder doch vermehren zu lassen, ließ unsere Kreuzung als besonders geeignet für genetisch-entwicklungsphysiologische und physiologische Analysen wichtiger Leistungsmerkmale erscheinen. Mit Hilfe der Brutknospenbildung kann man hier von jeder Einzelpflanze der Eltern-, der F_1 - oder F_2 -Generation eine praktisch unbegrenzte Menge an Pflanzenmaterial herstellen. Es ist hier ferner möglich, jeden Versuch mit genau dem gleichen Material und in jedem gewünschten Umfange beliebig oft zu wiederholen. Auf der anderen Seite wichen die F_1 -Pflanzen von den Eltern, vor allem aber die einzelnen F_2 -Pflanzen bzw. -Klone in ihrer Vitalität, in ihrer Wuchsfreudigkeit, in ihrer Stoffproduktion und in anderen Merkmalen so stark voneinander ab, daß hier die Möglichkeit gegeben schien, vor allem den theoretisch wie praktisch wichtigen Faktor der Stoffproduktion genetisch-entwicklungsphysiologisch zu untersuchen, in seine

* Herrn Professor Dr. R. von SENGBUSCH zum 60. Geburtstag gewidmet.

Einzelkomponenten zu zerlegen und so zu versuchen, die komplexen Eigenschaften Stoffproduktion bzw. Ertrag genetisch wie entwicklungsphysiologisch ein wenig verständlich zu machen.

Im Folgenden soll über eine erste Untersuchung aus diesem Fragenkreis berichtet werden: über die Heterosis in der F_1 der Artkreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum* und über die Transgression,

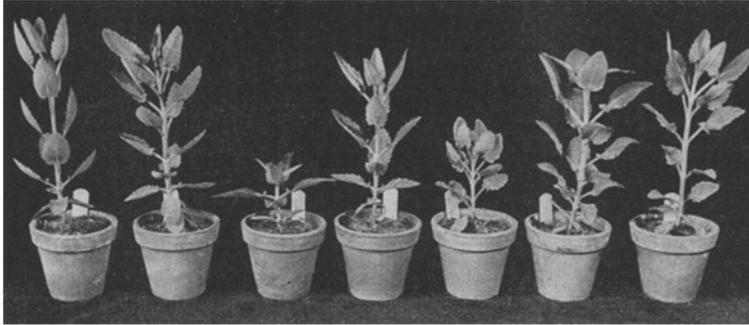


Abb. 1. (Von links nach rechts) Zwei verschiedene Transgressionspflanzen der F_2 der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum*, *B. daigremontianum*, F_1 -Pflanze, *B. crenatum*, zwei verschiedene Transgressionspflanzen der F_2 .

die in der F_2 in den Merkmalen beobachtet werden konnte, die in der F_1 Heterosis zeigten.

Daß diese Untersuchungen überhaupt durchgeführt werden konnten, ist einmal einer großzügigen Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft zu danken, zum anderen einer nicht minder großzügigen Förderung der Arbeiten durch den Direktor des Staatsinstituts für Angewandte Botanik, Herrn Professor Dr. KARL EGLE. Sowohl der Deutschen Forschungsgemeinschaft wie auch Herrn Professor EGLE sei auch an dieser Stelle für ihre Hilfe herzlichst gedankt.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß die verschiedenen F_1 -Klone im Vergleich mit gleichalten Klone der Elternarten eine deutliche Heterosis hinsichtlich des Längenwachstums zeigten. Diese Heterosis zeigte sich bei wiederholter Neuanzucht der Klone aus Brutknospen immer wieder so eindeutig, daß kein Zweifel an ihrem Vorhandensein bestehen konnte.

Bei der durch Kreuzung von F_1 -Geschwisterpflanzen untereinander erhaltenen F_2 traten schon früh nach dem Auflaufen sehr bedeutende Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit auf, die bei der weiteren Entwicklung erhalten blieben. Es fanden sich sowohl Pflanzen und Klone, die weit weniger wüchsig waren als die Eltern, als auch solche, welche die Eltern, aber auch die F_1 im Wachstum stark übertrafen (Abb. 1).

Um diese Beobachtungen überprüfen und gleichzeitig eine Reihe von morphologischen und physiologischen Merkmalen an Eltern, F_1 und F_2 analysieren zu können, wurden im November 1955 von dem gesamten vorhandenen Pflanzenmaterial Blätter durch Abtrennen von den Mutterpflanzen und durch Einstecken in feuchten Sand zur Brutknospenbildung gezwungen. Die Brutknospen wurden, nachdem sie eine ausreichende Größe erlangt hatten und bereits begannen, auch ohne äußere Einwirkung von den Blät-

tern abzufallen, in Pikierkästen ausgepflanzt. Die Jungpflanzen wurden danach noch einmal auf noch weiteren Abstand in Pikierkästen pikiert, später dann in zunächst kleinere, dann große Töpfe verpflanzt. Es wurde darauf gesehen, daß alle Töpfe möglichst gleichen Außenbedingungen ausgesetzt waren, u. a. wurden alle Töpfe regelmäßig umgestellt, so daß etwa vorhandene und nicht bemerkte Unterschiede in den Standortbedingungen immer wieder ausgeglichen wurden.

Ein unbestreitbarer Nachteil unseres Objektes ist u. a. sein hohes Wärmebedürfnis, das eine Kultur im Gewächshaus erforderlich macht. Damit wird die Zahl der einzelnen Klonpflanzen, die zur Untersuchung kommen können, notwendig stark beschränkt, was sich vor allem dann bemerkbar macht, wenn, wie im vorliegenden Falle, das Verhalten von Eltern, F_1 und möglichst der gesamten F_2 gleichzeitig untersucht werden soll. Dieser Nachteil wird sehr wesentlich dadurch ausgeglichen, daß bei sorgfältiger Auswahl des Ausgangsmaterials bei der Herstellung der Klone

und bei sorgfältiger, gleichmäßiger Pflege die zu einem Klon gehörenden Einzelindividuen in der Sproßlänge und in ihrem sonstigen Erscheinungsbild einander erstaunlich gleichen (Abb. 2). Es war dadurch möglich, nicht typische Pflanzen, die nur in sehr geringer Zahl auftreten, auszuschneiden und für die Untersuchungen nur solche Pflanzen zu verwenden, die der jeweiligen „Norm“ der Klone genau entsprachen. Da bis auf die letzte Untersuchung, deren Ergebnisse wir hier aus diesem Grunde im allgemeinen nicht berücksichtigt haben, stets mehrere Pflanzen vorhanden waren, glaubten wir, es angesichts der großen Übereinstimmung zwischen den Einzelpflanzen innerhalb der Klone verantworten zu können, bei



Abb. 2. Gleichmäßige Länge von je zwei Pflanzen verschiedener F_2 -Klone der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum*.

den Untersuchungen nur je eine Pflanze heranzuziehen.

Für die Durchführung der morphologischen Analyse der Elternarten, der F_1 und der F_2 , von der die Untersuchung der Heterosis und der Transgression nur ein Teil war, wurden von jedem Klon typische Einzelpflanzen ausgewählt. An ihnen wurde zunächst die Sproßlänge gemessen und das Frischgewicht der

Gesamtpflanze bestimmt. Danach wurden die Blätter abgeschnitten und von ihnen Lichtpausen angefertigt, mit deren Hilfe die Fläche und die Form der Blätter erfaßt werden soll. Danach wurden Blätter, Stengel und Wurzeln zerkleinert, bei 95° C getrocknet und das Trockengewicht der Gesamtpflanze ermittelt. Bei einer Untersuchung, die Ende August an den lebenden Pflanzen vorgenommen wurde, wurden an je 3 Pflanzen jedes Klons die Internodienlänge und Internodienzahl bestimmt.

Bei diesen Untersuchungen ergab sich in Übereinstimmung mit den früher gemachten Beobachtungen, daß hinsichtlich der Sproßlänge in der F_1 tatsächlich Heterosis vorlag und daß auch die an der F_2 in diesen Merkmalen beobachtete Transgression wirklich vorhanden war. Es stellte sich weiter heraus, daß ein gleiches Verhalten, also Heterosis in der F_1 und Transgression in der F_2 , auch für die Stoffproduktion der Pflanze, dargestellt am Frisch- und Trockengewicht, zutrifft. Bei allen diesen Merkmalen wurde jeweils in der F_2 eine größere oder geringere Zahl von Klonen gefunden, die noch höhere Werte zeigten als die F_1 -Klone, also für die gleichen Merkmale, in denen die F_1 -Pflanze Heterosis aufwies, Transgression erkennen ließen.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind im Folgenden in graphischer Darstellung wiedergegeben. Abb. 3 zeigt zunächst einmal in einer Übersicht die Werte, die zu 5 verschiedenen Zeiten für die Sproßlänge der Eltern, eines F_1 - und des besten F_2 -Klones erhalten wurden. Aus der Abbildung geht hervor, daß zu den verschiedensten Entwicklungszeiten die Überlegenheit des besten F_2 -Klons gegenüber der F_1 , sowie die Überlegenheit dieser F_1 gegenüber den Eltern unverändert erhalten ist.

Die weiteren Abbildungen geben — nach Klassen geordnet — die Werte wieder, die bei den einzelnen Untersuchungen für die Länge der Sprosse, für das Frisch- und Trockengewicht der Eltern, der F_1 und der F_2 erhalten wurden, wobei jeweils auch der Durchschnittswert der gesamten F_2 verzeichnet ist. Hierbei werden die Werte der F_2 -Pflanzen, die aus den Kreuzungen des Winters 1953/54 stammen, von denen des Winters 1954/55 gesondert aufgeführt. Diese gesonderte Darstellung wurde vorgenommen, weil schon eine oberflächliche Betrachtung zeigte, daß die F_2 -Pflanzen des zweiten Kreuzungsjahres im Durchschnitt merklich geringere Wüchsigkeit zeigten als die im ersten Kreuzungsjahr erhaltenen Pflanzen. Worauf

zungen des Winters 1953/54 stammen, von denen des Winters 1954/55 gesondert aufgeführt. Diese gesonderte Darstellung wurde vorgenommen, weil schon eine oberflächliche Betrachtung zeigte, daß die F_2 -Pflanzen des zweiten Kreuzungsjahres im Durchschnitt merklich geringere Wüchsigkeit zeigten als die im ersten Kreuzungsjahr erhaltenen Pflanzen. Worauf

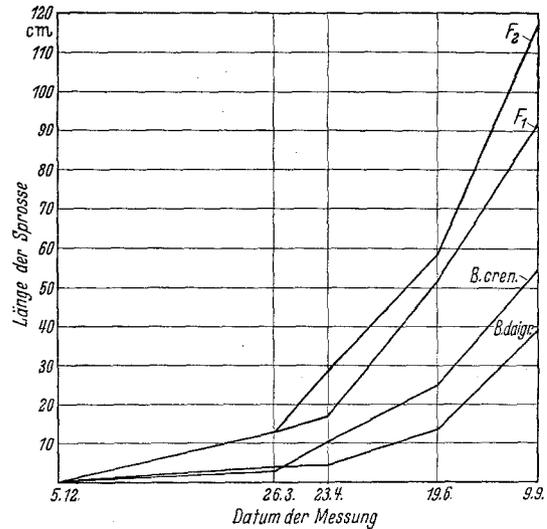


Abb. 3. Verlauf des Längenwachstums bei *Bryophyllum crenatum*, *B. daigremontianum*, einem F_1 -Klon und dem wüchsigsten F_2 -Klon.

diese auffällige Verschiedenheit der beiden Pflanzengruppen beruhen mag, soll hier nicht diskutiert werden; es erschien uns jedoch richtiger, an dieser Stelle das Verhalten der beiden F_2 -Gruppen gesondert zu betrachten.

Die Abb. 4—7 geben die Sproßlänge der beiden Elternarten, eines F_1 -Klons, der gesamten F_2 -Pflanzen, die aus den Kreuzungen zwischen verschiedenen F_1 -Geschwisterpflanzen stammen, die im Winter 1953/54 vorgenommen wurden — im Folgenden kurz als erste Kreuzungsserie bezeichnet — sowie des Durchschnitts dieser F_2 -Pflanzen wieder.

Aus den Abbildungen wird ersichtlich, daß auf allen vier Entwicklungsstadien, die hier wiedergegeben

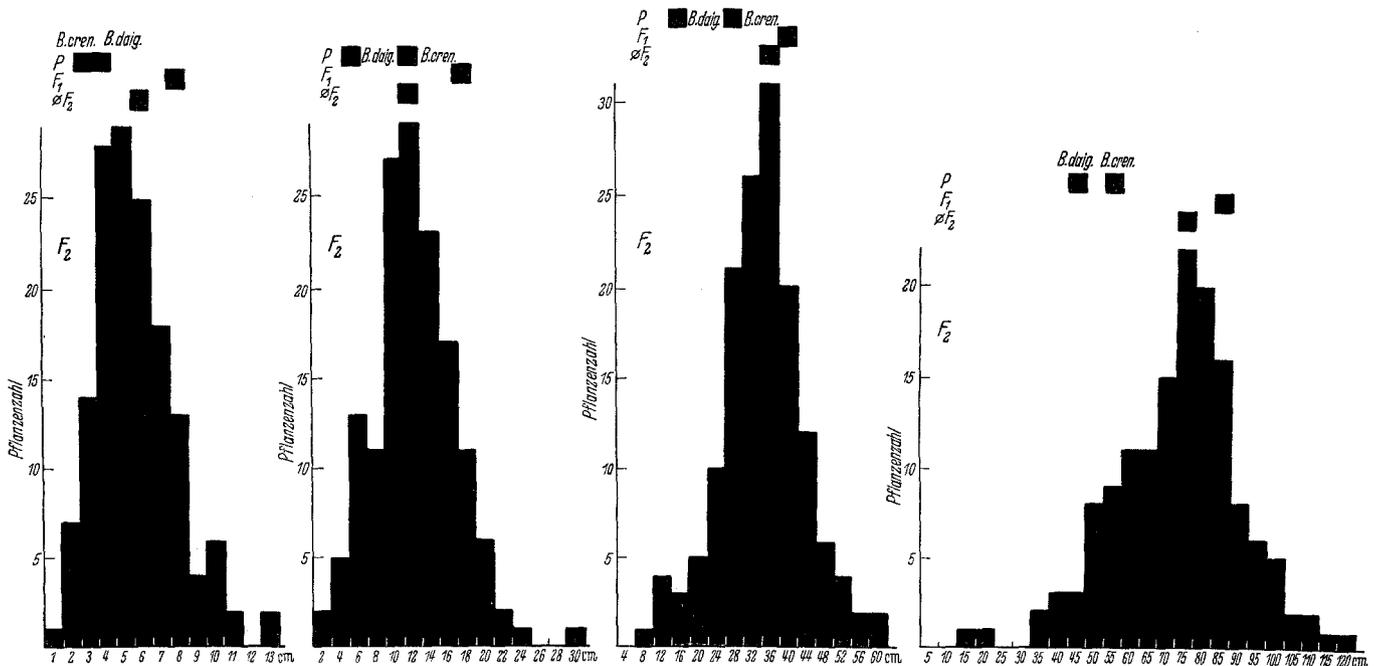


Abb. 4—7. Sproßlänge der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 und der einzelnen F_2 -Klone der ersten Kreuzungsserie (Die Werte nach Klassen zusammengefaßt) am 26. 3. 1956 (Abb. 4) am 23. 4. 1956 (Abb. 5) am 19. 6. 1956 (Abb. 6) am 9. 9. 1956 (Abb. 7),

werden, die F_1 den Eltern in der Sproßlänge deutlich überlegen ist und weiterhin, daß zu jeder dieser Zeiten eine Anzahl von F_2 -Klonen vorhanden ist, welche die F_1 in der Länge deutlich übertreffen. Betrachten wir jedoch den Durchschnitt der F_2 -Pflanzen, so erhalten wir in allen Fällen das Bild, das wir von den klassischen Lehrbuchdarstellungen des Verhaltens von Heterosis-

Serie: in allen Entwicklungsstadien ist die F_1 den Eltern überlegen, der Durchschnitt der F_2 liegt hier stets erheblich unter den Werten der F_1 , ja sogar unter den Werten der wüchsigeren Elternart, es finden sich jedoch auch hier stets wenigstens einige F_2 -Klone, welche die F_1 an Größe noch übertreffen.

Die F_2 -Pflanzen der ersten und die der zweiten Kreuzungsserie verhalten sich also im Wesentlichen gleich. Die geringere Wuchsfreudigkeit einer größeren Zahl von F_2 -Pflanzen der zweiten Serie äußert sich nur in einer geringen Anzahl von Klonen, welche Transgression zeigen, und in den sehr niedrigen Durchschnittswerten für die F_2 , die auf die große Zahl von F_2 -Klonen mit geringer Wüchsigkeit zurückzuführen sind.

Frisch- und Trockengewicht von Eltern, F_1 und F_2 wurden nur zu drei verschiedenen Zeiten

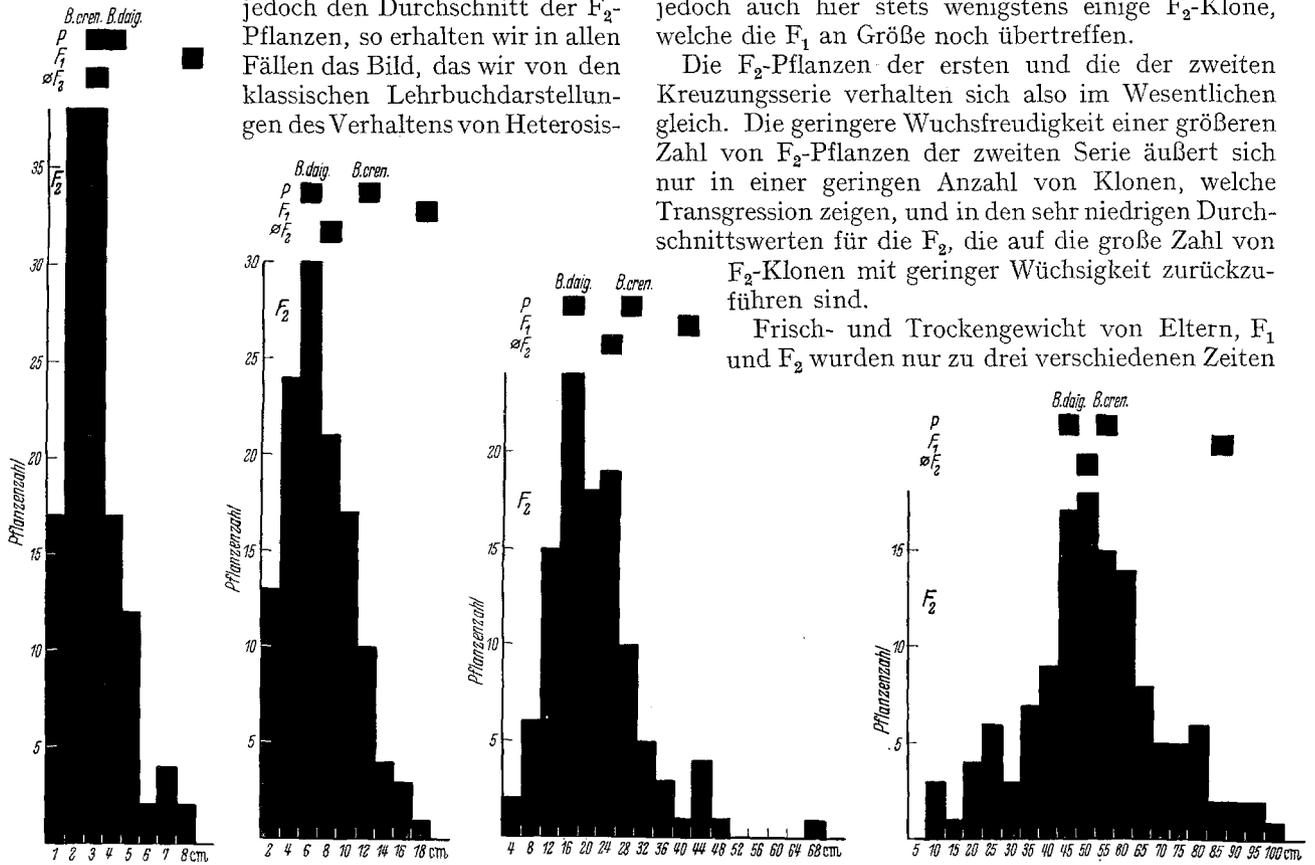


Abb. 8—11. Sproßlänge der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 und der einzelnen F_2 -Klone der zweiten Kreuzungsserie am 26. 3. 1956 (Abb. 8) am 23. 4. 1956 (Abb. 9) am 19. 6. 1956 (Abb. 10) am 9. 9. 1956 (Abb. 11).

pflanzen her kennen: die F_1 übertrifft die Eltern in irgendeinem Merkmal mehr oder weniger stark, in der F_2 sinkt diese erhöhte Leistungsfähigkeit aber bereits wieder ab.

Wenden wir uns jetzt den F_2 -Pflanzen der zweiten Kreuzungsserie zu, die, wie erwähnt, in ihrer Wuchsfreudigkeit den Pflanzen der ersten Serie nicht unerheblich nachstehen (Abb. 8—11). Wir erhalten hier im Wesentlichen das gleiche Bild wie bei der ersten

bestimmt. Die Abb. 12—14 geben die Werte für die Frischgewichte der ersten Kreuzungsserie wieder.

Wir finden auch hier in der F_1 Heterosis, die Werte der F_1 -Klone liegen in allen Fällen höher als die der Eltern, und in der F_2 fanden sich stets Klone, deren

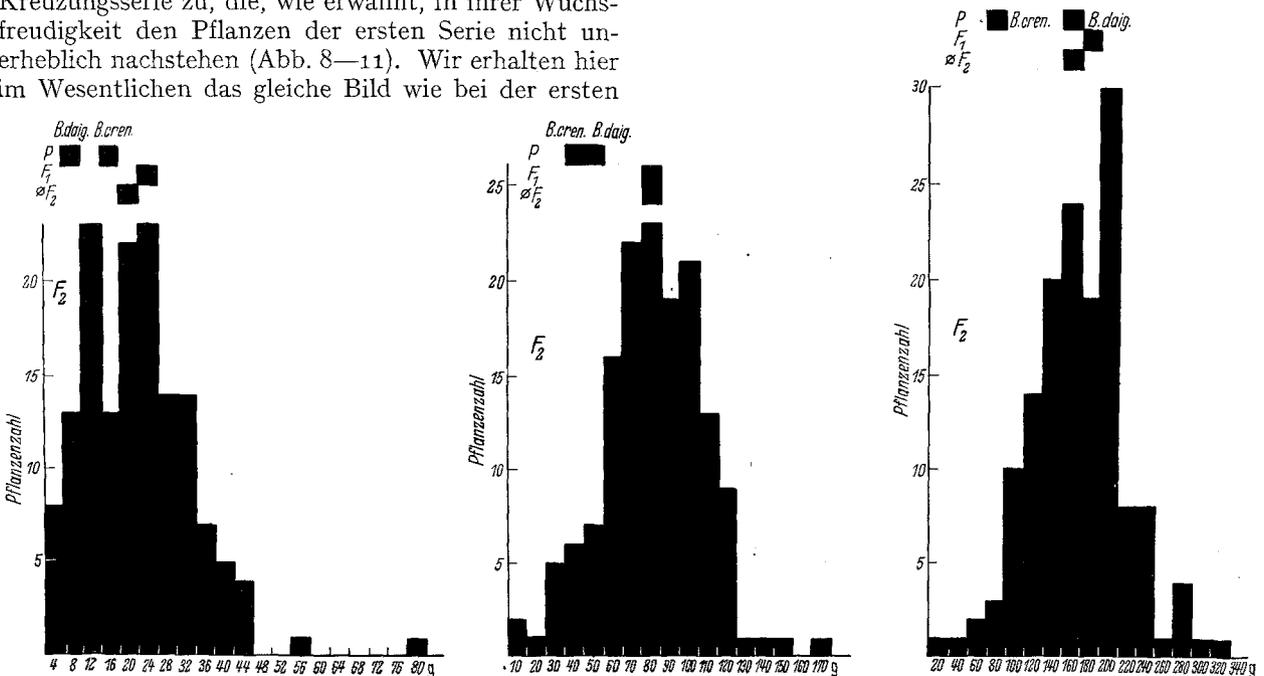


Abb. 12—14. Frischgewichte der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 sowie der einzelnen F_2 -Klone der ersten Kreuzungsserie (nach Klassen zusammengefaßt) am 23. 4. 1956 (Abb. 12) am 19. 6. 1956 (Abb. 13) am 9. 9. 1956 (Abb. 14).

Frischgewicht über dem der F_1 -Pflanzen lag. Die Durchschnittswerte der F_2 lagen in zwei Fällen unter dem F_1 -Wert, in einem Falle war das durchschnittliche Gewicht der F_2 ebenso groß wie das der F_1 .

In der zweiten Kreuzungsserie finden wir das gleiche Verhalten, nur daß hier in allen Fällen der Durchschnittswert der F_2 erheblich unter den Werten der F_1 liegt (Abb. 15 bis 17).

Fassen wir die Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammen, so können wir sagen, daß sowohl hinsichtlich des Längenwachstums wie auch hinsichtlich der Stoffproduktion, ausgedrückt durch Frisch- und Trockengewicht, in der F_1 der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum* deutliche Heterosis auftritt, daß die F_2 im Durchschnitt niedrigere Werte aufweist als die F_1 , daß aber eine Reihe von F_2 -Pflanzen bzw. -Klonen die Leistungen der F_1 zum Teil erheblich übertrifft.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, ob es zu den verschiedenen Zeiten, zu denen die Untersuchungen vorgenommen wurden, stets die gleichen Klone sind, die diese Transgression zeigen, oder ob F_2 -Klone, die zunächst besser waren als die F_1 , später in ihren Leistungen nachlassen, während vielleicht andere, die zunächst mittlere Leistungsfähigkeit zeigten, später aber besser waren als die F_1 .

Die Tabellen 1—3 zeigen, daß alle diese Möglichkeiten verwirklicht sind. Es findet sich eine Anzahl von F_2 -Klonen, die der F_1 stets überlegen sind, es gibt aber auch Klone, die nach einer anfänglichen Überlegenheit im Laufe der Zeit unter das Leistungsniveau der F_1 absinken, und es gibt endlich

noch andere Klone, die erst in ihren späteren Entwicklungsstadien die Werte der F_2 übertreffen. Die Ursache für dieses unterschiedliche Verhalten liegt u. E. vor allem darin begründet, daß sich die einzelnen Klone sehr erheblich in ihrem Entwicklungsrhythmus unterscheiden. Es konnte in jedem Frühjahr beobachtet werden, daß bestimmte Klone sehr frühzeitig von dem langsamen Wachstum, das für die Wintermonate charakteristisch ist, in das intensive Wachs-

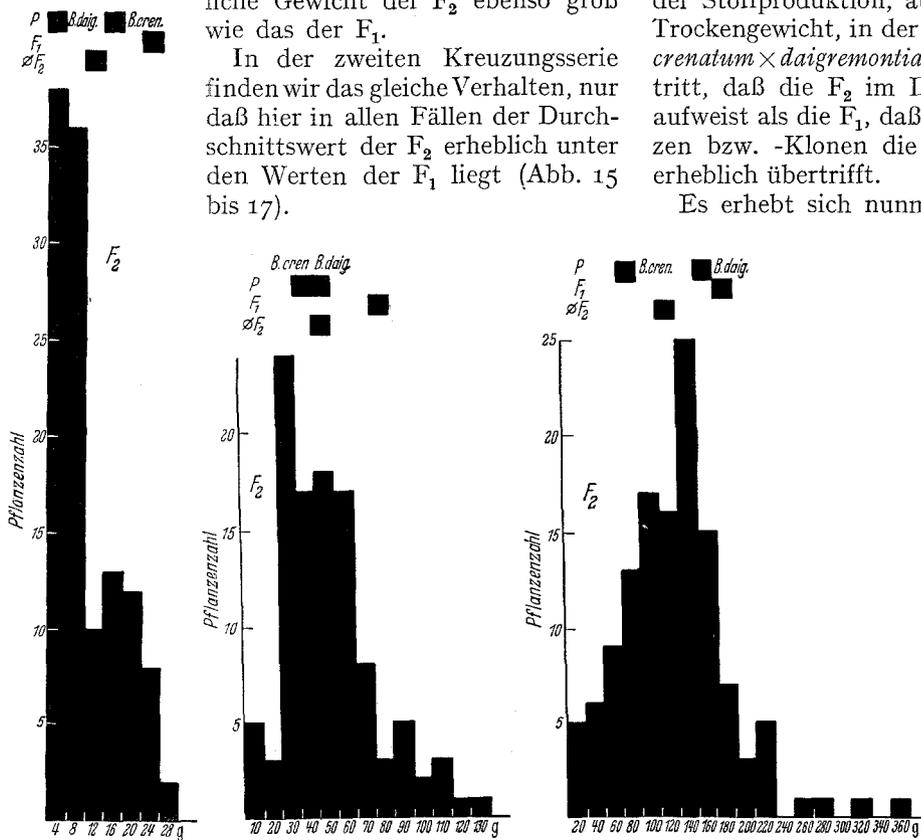


Abb. 15—17. Frischgewichte der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 sowie der einzelnen F_2 -Klone der zweiten Kreuzungsserie

am 23. 4. 1956 (Abb. 15)

am 19. 6. 1956 (Abb. 16)

am 9. 9. 1956 (Abb. 17).

Es stand von vornherein zu erwarten, daß sich das Verhalten der Trockengewichte nicht wesentlich von dem der Frischgewichte unterscheiden würde. Das ist bei der ersten Kreuzungsserie ganz eindeutig der Fall (Abb. 18—20), bei der zweiten Serie (Abb. 21—23) finden wir bei der frühesten Untersuchung keine Transgression, bei den beiden späteren Terminen ist die Transgression vorhanden aber nicht so ausgeprägt und nicht bei so vielen Klonen zu finden wie bei der ersten Kreuzungsserie.

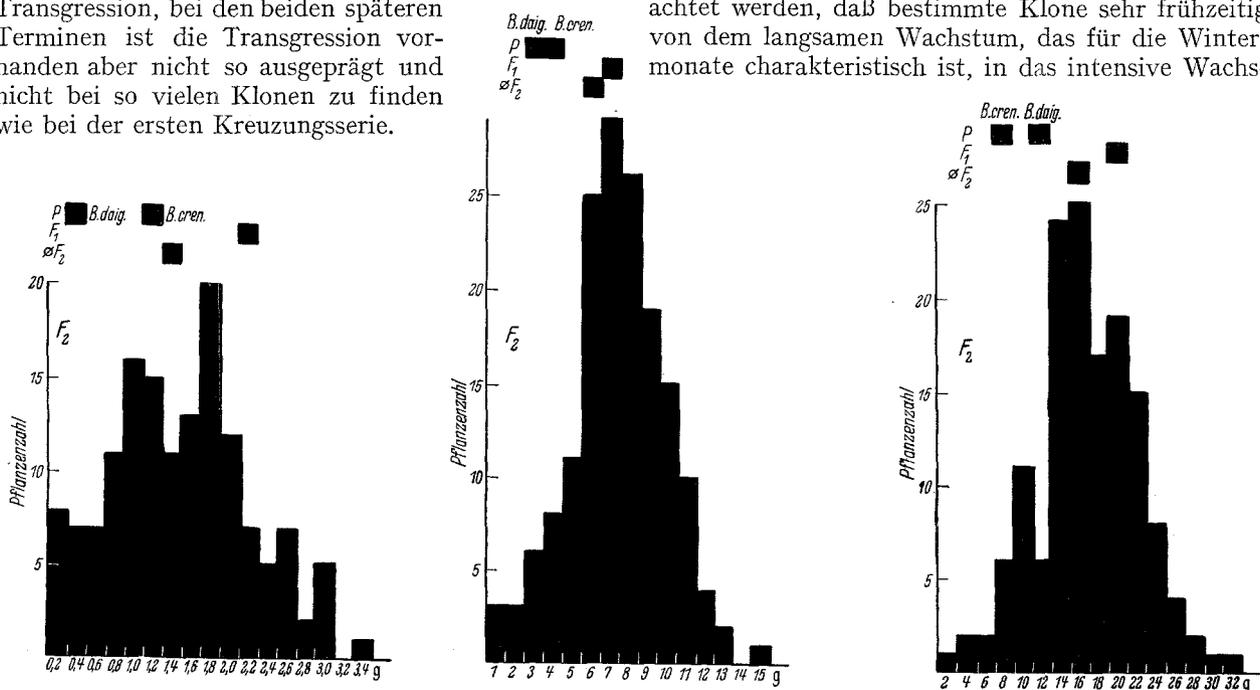


Abb. 18—20. Trockengewicht der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 sowie der einzelnen F_2 -Klone der ersten Kreuzungsserie

am 23. 4. 1956 (Abb. 18)

am 19. 6. 1956 (Abb. 19)

am 9. 9. 1956 (Abb. 20).

tum, wie es für Frühjahr und Sommer typisch ist, übergangen, während andere Klone, die sich in den gleichen Pikierkästen befanden, erst sehr viel später kräftig zu wachsen begannen. Dieses unterschiedliche Verhalten ist bei den einzelnen Klonen so einheitlich und gleichmäßig, daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß es sich hier um genotypisch be-

halten ist bei den einzelnen Klonen so einheitlich und gleichmäßig, daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß es sich hier um genotypisch be-

Klone beobachten. In einzelnen Fällen beruhen die aus Tab. 1—3 ersichtlichen Unterschiede im Verhalten der gleichen Klone zu verschiedenen Zeiten darauf, daß die Werte der F_2 -Klone nahe den Werten der F_1 liegen, so daß kleine modifikativ bewirkte Schwankungen dazu führen, daß die Werte der F_2 -Klone einmal unter, ein anderes Mal über den Werten der F_1 liegen.

Wie können wir nun das Auftreten von Heterosis und Transgression genetisch erklären? H. H. SMITH (1952) gibt ein Beispiel, das das Zustandekommen von Heterosis und Transgression verständlich macht. Er nimmt an, daß ein dominantes und ein rezessives Gen für intensives Wachstum vorhanden seien und daß ein drittes Wachstumsgen schwache Dominanz für gutes Wachstum zeige. In diesem Falle führt bei Annahme entsprechender Werte die schwache Dominanz des dritten Gens zur Heterosis in der F_1 , und in der F_2 müssen sich Kombinationen finden, in denen das erste Gen in dominanter Form, das zweite Gen in doppelt rezessiver Form und das dritte Gen wieder in doppelt dominanter Form enthalten ist,

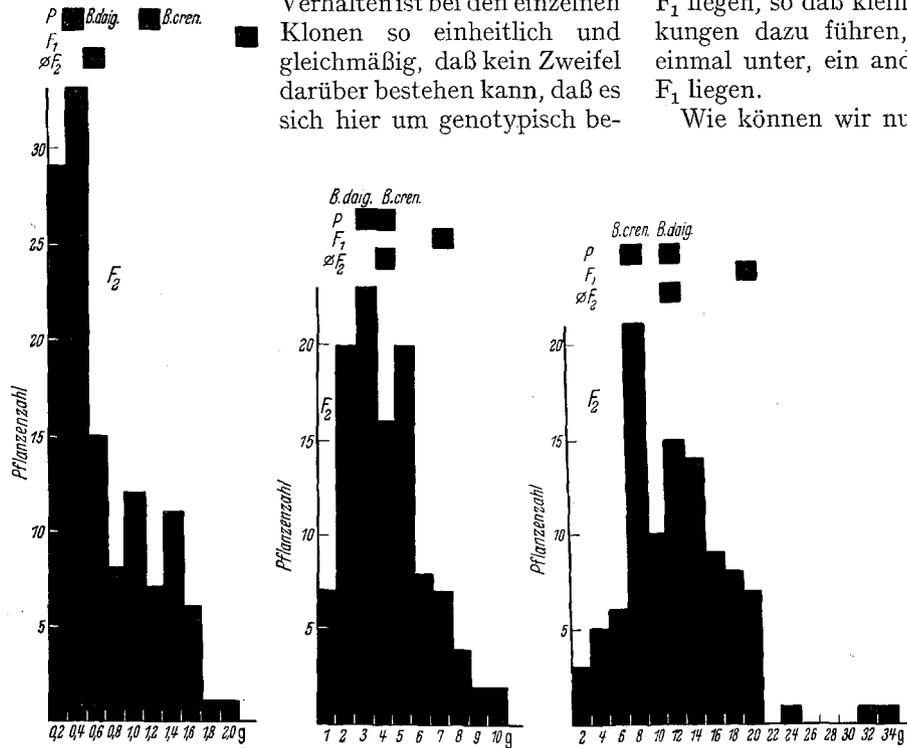


Abb. 21—23. Trockengewicht der Elternarten, der F_1 , des Durchschnitts der F_2 sowie der einzelnen F_2 -Klone am 23. 4. 1956 (Abb. 21) am 19. 6. 1956 (Abb. 22) am 9. 9. 1956 (Abb. 23).

dingte Unterschiede in der Jugendentwicklung handelt. Entsprechende Verschiedenheit im Entwicklungsrhythmus besteht offenbar auch auf späteren Entwicklungsstadien zwischen den einzelnen Pflanzen. Abb. 24 gibt den Verlauf der Zunahme des Trockengewichtes, also der Nettostoffproduktion, bei einigen F_2 -Klonen wieder. Es ist daraus ersichtlich, daß es Klone gibt, die eine gleichmäßig gute (148A) oder schlechte (135 H) oder mittelmäßige (152 G) Gewichtszunahme zeigen. Daneben finden sich jedoch auch Pflanzen, die nach einer verhältnismäßig langsam verlaufenden Jugendentwicklung auf späteren Stadien eine sehr bedeutende Gewichtszunahme zeigen können (148 A), und andere Pflanzen, die in ihrer Jugend eine hohe Leistungsfähigkeit aufweisen, die später sehr erheblich nachläßt. Für das Längenwachstum können wir ein entsprechendes Verhalten der verschiedenen

Tabelle 1. Verhalten der Transgressionsformen der F_2 zur F_1 auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Stengellänge: (1. Kreuzungsserie).

| Wert über der F_1 bei Messung: | Bezeichnung der F_2 -Klone | Wert über der F_1 bei Messung: | Bezeichnung der F_2 -Klone |
|----------------------------------|------------------------------|----------------------------------|------------------------------|
| 1. 2. 3. 4. | 138 G | 1. 3. 4. | 144 D |
| 1. 2. 3. 4. | 150 N | | |
| | | 3. 4. | 126 D |
| 1. 2. 3. | 135 U | 3. 4. | 135 O |
| | | 3. 4. | 135 S |
| 1. 2. | 148 J | 3. 4. | 138 K |
| 1. 2. | 156 U | 3. 4. | 156 R |
| | | 3. 4. | 156 E |
| 1. 3. | 152 G | 2. 3. 4. | 135 AD |
| 1. 4. | 137 B | 2. 3. 4. | 135 AE |
| | | 2. 3. 4. | 144 A |
| 1. 3. 4. | 136 A | 2. 3. 4. | 137 G |

Tabelle 2. Verhalten der Transgressionsformen der F_2 auf verschiedenen Entwicklungsstadien.

Frischgewicht (1. Kreuzungsserie, hier Wägung 1 nicht ausgewertet).

| Wert über der F_1 bei Wägung: | Bezeichnung der F_2 -Klone | Wert über der F_1 bei Wägung: | Bezeichnung der F_2 -Klone |
|---------------------------------|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|
| 2. 3. 4. | | 2. 3. | 135 AE 152 M |
| 2. 3. 4. | 135 Z 150 L | 2. 3. | 136 A 157 A |
| 2. 3. 4. | 137 F 150 N | | |
| 2. 3. 4. | 137 K 152 B | 2. 4. | 136 D 138 H |
| 2. 3. 4. | 144 C 152 C | 2. 4. | 136 E 150 H |
| 2. 3. 4. | 148 J 152 J | 2. 4. | 137 N 152 D |
| 2. 3. 4. | 149 B 156 A | | |
| 2. 3. 4. | 149 C 156 C | 3. 4. | 135 L 148 C |
| 2. 3. 4. | 150 A 164 A | 3. 4. | 135 N 154 B |
| 2. 3. 4. | 150 E 150 G | 3. 4. | 135 O 156 D |
| | | 3. 4. | 137 B 156 E |
| 2. 3. | 135 V 137 C | 3. 4. | 138 F 156 P |
| 2. 3. | 135 AB 150 F | 3. 4. | 148 A 156 T |
| 2. 3. | 135 AD 150 M | | |

Tabelle 3. Verhalten der Transgressionsformen der F_2 auf verschiedenen Entwicklungsstadien.

Trockengewicht (1. Kreuzungsserie; Wägung 1 hier nicht ausgewertet).

| Wert über der F_1 bei Wägung: | Bezeichnung der F_2 -Klone | Wert über der F_1 bei Wägung: | Bezeichnung der F_2 -Klone |
|---------------------------------|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|
| 2. 3. 4. | 135 AD 149 C | 2. 3. | 152 B 156 U |
| 2. 3. 4. | 136 E 150 A | | |
| 2. 3. 4. | 148 J 150 L | 3. 4. | 135 L 138 F |
| 2. 3. 4. | 150 M | 3. 4. | 135 AE 150 C |
| | | 3. 4. | 136 D 150 N |
| 2. 3. | 137 C 152 C | 3. 4. | 137 F 152 J |
| 2. 3. | 150 B 152 H | 3. 4. | 137 K 154 A |
| 2. 3. | 150 F 156 C | 3. 4. | 137 L 156 E |
| | | 3. 4. | 138 E |
| | | 2. 4. | 150 E |

und diese Genkombination muß die Möglichkeit zu einem noch besseren Wachstum bieten, als sie durch die genetische Konstitution der F_1 gegeben war.

Heterosis in der F_1 und Transgression in der F_2 kann jedoch auch dann bereits auftreten, wenn das betreffende Merkmal von nur zwei Genpaaren abhängt. Hierfür seien einige Beispiele angeführt. Wir setzen für die Allele beider Genpaare bestimmte Werte ein. Nehmen wir nun an, in dem einen Genpaar wäre das Allel, das die höhere Leistung bedingte, dominant vererbt, während das andere Genpaar intermediäre Vererbung zeigte, dann erhielten wir für Eltern, F_1 und F_2 Werte, wie sie uns die folgende Übersicht 1 zeigt.

Übersicht 1. (Erklärung im Text).

Bei einem Genpaar das günstigwirkende Allel dominant, bei einem Genpaar intermediäre Vererbung.

A:16 a:8 Aa:12
B:20 b:10 Bb:20

P AA bb × aaBB
16 10 8 20
26 28

F_1 Aa Bb
12 20
32

| F_2 ♀ ♂ | AB | Ab | aB | ab |
|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| AB | AABB (36) | AABb (36) | AaBB (32) | AaBb (32) |
| Ab | AABb (36) | AAbb (26) | AaBb (32) | Aabb (22) |
| aB | AaBB (32) | AaBb (32) | aaBB (28) | aaBb (28) |
| ab | AaBb (32) | Aabb (22) | aaBb (28) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F_2 :

36 32 28 26 22 18
3 6 3 1 2 1

Übersicht 2.

Bei beiden Genpaaren die günstig wirkenden Allele schwach dominant.

A:16 a:8 Aa:14
B:20 b:10 Bb:18

P AA bb × aaBB
16 10 8 20
26 28

F_1 Aa Bb
14 18
32

| F_2 ♀ ♂ | AB | Ab | aB | ab |
|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| AB | AABB (36) | AABb (34) | AaBB (34) | AaBb (32) |
| Ab | AABb (34) | AAbb (26) | AaBb (32) | Aabb (24) |
| aB | AaBB (34) | AaBb (32) | aaBB (28) | aaBb (26) |
| ab | AaBb (32) | Aabb (24) | aaBb (26) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F_2 :

36 34 32 28 26 24 18
1 4 4 1 3 2 1

Wir finden hier in der F_1 höhere Werte als bei den Eltern, und wir können leicht feststellen, daß in der F_2 Kombinationen auftreten, die die F_1 noch übertreffen.

Das gleiche finden wir, wenn wir annehmen, daß die günstigen Allele bei beiden Genen schwach dominant sind (Übersicht 2), oder wenn bei dem einen Genpaar das günstige Allel schwache Dominanz

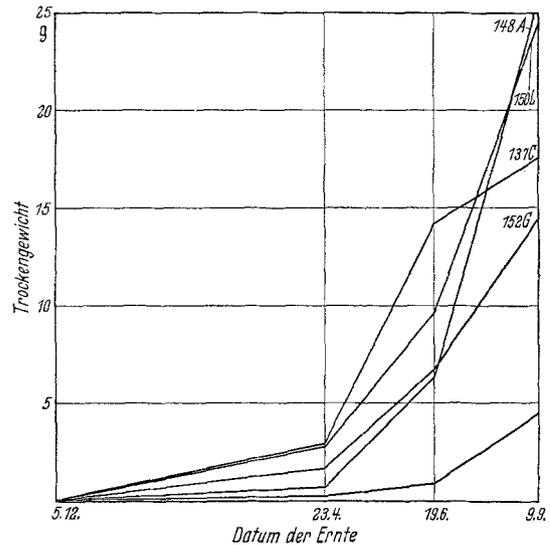


Abb. 24. Entwicklungsverlauf der Stoffproduktion verschiedener F_2 -Klone, gemessen am Trockengewicht der Pflanzen.

zeigt, während bei dem anderen Genpaar intermediäre Vererbung vorliegt (Übersicht 3). Auch wenn bei einem Genpaar vollkommene Dominanz, bei dem anderen schwache Dominanz vorliegt (Übersicht 4), oder wenn wir es bei dem einen Genpaar mit Superdominanz, bei dem anderen mit schwacher Dominanz oder mit intermediärer Vererbung zu tun haben (Übersicht 5 und 6), treffen wir die gleiche Erscheinung an: Heterosis in der F_1 und Transgression der F_1 -Werte in der F_2 .

Übersicht 3.

Bei einem Genpaar das günstig wirkende Allel schwach dominant, bei dem anderen Genpaar intermediäre Vererbung.

A:16 a:8 Aa:12
B:20 b:10 Bb:18

P AA bb × aaBB
16 10 8 20
26 28

F_1 Aa Bb
12 18
30

| F_2 | AB | Ab | aB | ab |
|-------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| AB | AABB (36) | AABb (34) | AaBB (32) | AaBb (30) |
| Ab | AABb (34) | AAbb (26) | AaBb (30) | Aabb (22) |
| aB | AaBB (32) | AaBb (30) | aaBB (28) | aaBb (26) |
| ab | AaBb (30) | Aabb (22) | aaBb (26) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F_2 :

36 34 32 30 38 26 22 18
1 2 2 4 1 3 2 1

Übersicht 4.

Bei einem Genpaar das günstig wirkende Allel dominant, bei dem anderen schwache Dominanz.

| | | | | | |
|----------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | A:16 | a:8 | Aa:14 | | |
| | B:20 | b:10 | Bb:20 | | |
| P | AAbb × aaBB | | | | |
| | 16 10 | 8 20 | | | |
| | 26 | | 28 | | |
| F ₁ | AaBb | | | | |
| | 14 20 | | | | |
| | 34 | | | | |
| F ₂ | ♀ ♂ | AB | Ab | aB | ab |
| | AB | AABB (36) | AABb (36) | AaBB (34) | AaBb (34) |
| | Ab | AABb (36) | AAbb (26) | AaBb (34) | Aabb (24) |
| | aB | AaBB (34) | AaBb (34) | aaBB (28) | aaBb (28) |
| | ab | AaBb (34) | Aabb (24) | aaBb (28) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F₂:

| | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|
| 26 | 34 | 28 | 26 | 24 | 18 |
| 3 | 6 | 3 | 1 | 2 | 1 |

Übersicht 5.

Bei einem Gen schwache Dominanz, bei dem günstig wirkenden Allel Superdominanz.

| | | | | | |
|----------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | A:16 | a:8 | Aa:14 | | |
| | B:20 | b:10 | Bb:22 | | |
| P | AAbb × aaBB | | | | |
| | 16 10 | 8 20 | | | |
| | 26 | | 28 | | |
| F ₁ | AaBb | | | | |
| | 14 22 | | | | |
| | 36 | | | | |
| F ₂ | ♀ ♂ | AB | Ab | aB | ab |
| | AB | AABB (36) | AABb (38) | AaBB (34) | AaBb (36) |
| | Ab | AABb (38) | AAbb (26) | AaBb (36) | Aabb (24) |
| | aB | AaBB (34) | AaBb (36) | aaBB (28) | aaBb (30) |
| | ab | AaBb (36) | Aabb (24) | aaBb (30) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F₂:

| | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 38 | 36 | 34 | 30 | 28 | 26 | 24 | 18 |
| 2 | 5 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 |

Die hier angeführten Beispiele, die bewußt so einfach wie möglich angenommen wurden, zeigen, daß schon bei Abhängigkeit eines Merkmals von nur zwei Genpaaren in der F₁ Heterosis auftreten kann und daß die von der F₁ erreichte Leistungshöhe bei einer mehr oder minder großen Zahl von F₂-Pflanzen überschritten werden kann. Voraussetzung für das Auftreten derartiger Transgressionsformen in der F₂ ist, wie aus den Beispielen ersehen werden kann, daß nicht bei beiden Genpaaren vollständig dominante Vererbung vorliegt.

Beruhete die Heterosis und die Transgression, wie angenommen, auf polygener Vererbung, so bestand die Möglichkeit, durch Zerlegung der untersuchten Eigenschaften in ihre Teileigenschaften das Zusammen-

Übersicht 6.

Bei einem Gen intermediäre Vererbung, bei dem anderen Superdominanz.

| | | | | | |
|----------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | A:16 | a:8 | Aa:12 | | |
| | B:20 | b:10 | Bb:22 | | |
| P | AAbb × aaBB | | | | |
| | 16 10 | 8 20 | | | |
| | 26 | | 28 | | |
| F ₁ | AaBb | | | | |
| | 12 22 | | | | |
| | 34 | | | | |
| F ₂ | ♀ ♂ | AB | Ab | aB | ab |
| | AB | AABB (36) | AABb (38) | AaBB (32) | AaBb (34) |
| | Ab | AABb (38) | AAbb (26) | AaBb (34) | Aabb (22) |
| | aB | AaBB (32) | AaBb (34) | aaBB (28) | aaBb (30) |
| | ab | AaBb (34) | Aabb (22) | aaBb (30) | aabb (18) |

Häufigkeit der Klassen in der F₂:

| | | | | | | | | |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 38 | 36 | 34 | 32 | 30 | 28 | 26 | 22 | 18 |
| 2 | 1 | 4 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 |

spiel der Gene, das zu Heterosis und Transgression führte, etwas besser zu verstehen. KEEBLE und PEL-LEW hatten bereits 1910 bei Erbsen gezeigt, daß bei der Sproßlänge Heterosis in der F₁ dadurch zustandekommen kann, daß der eine Elter ein dominantes Allel für lange Internodien, der andere ein dominantes Allel für eine große Internodienzahl besitzt. Bei unseren Kreuzungseltern zeichnete sich *B. crenatum* durch viele kurze Internodien aus, während *B. daigremontianum* weniger aber längere Internodien besaß. Es war daher naheliegend nachzuprüfen, wie weit auch in unserem Falle Heterosis und Transgression hinsichtlich der Sproßlänge aus dem Zusammenwirken von Internodienlänge und Internodienzahl verständlich werden. Zu diesem Zweck wurde Ende August 1956 bei dem ganzen vorhandenen Pflanzenmaterial — in der Regel 3 Pflanzen je Klon — Internodienlänge und Internodienzahl bestimmt. Es können an dieser Stelle nicht die gesamten dabei erhaltenen Ergebnisse gebracht werden — dies ist einer gesonderten Veröffentlichung vorbehalten — es soll jedoch auf die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchungen hingewiesen werden.

Die Abb. 24 zeigt, wie weit die Internodienlänge und die Internodienzahl an dem Zustandekommen einer bestimmten Sproßlänge bei den Elternarten, der F₁ und dem besten positiven Transgressionsklon sowie bei einem Klon mit negativer Transgression beteiligt sind. Die Werte entsprechen dem Durchschnitt von je 3 Pflanzen.

Aus der Abbildung werden die Unterschiede in der Internodienlänge und der Internodienzahl bei den Eltern deutlich sichtbar. Die F₁ hat eine Internodienzahl, die die von *B. crenatum* fast erreicht, sie übertrifft aber *B. daigremontianum* in der Internodienlänge sehr erheblich. Bei der positiven Transgressionspflanze ist die Internodienlänge fast so groß wie bei dem Elter mit der höheren Internodienzahl, die Internodienlänge übertrifft jedoch die Internodienlänge der F₁ noch um ein Beträchtliches. Bei dem Klon, der negative Transgression zeigt, finden

wir geringe Internodienzahl und geringe Internodienlänge vereinigt.

Bevor wir uns der Deutung dieses Verhaltens zuwenden, wollen wir die Anteile von Internodienlänge und Internodienzahl noch bei einigen weiteren F_2 -Pflanzen betrachten, und zwar bei Klonen mit positiver Transgression in der Sproßlänge (Abb. 26), bei Klonen mit mittlerer Länge des Sprosses (Abb. 27) und endlich bei Klonen, die in der Sproßlänge negative Transgression zeigen (Abb. 28). Bei den Ab-

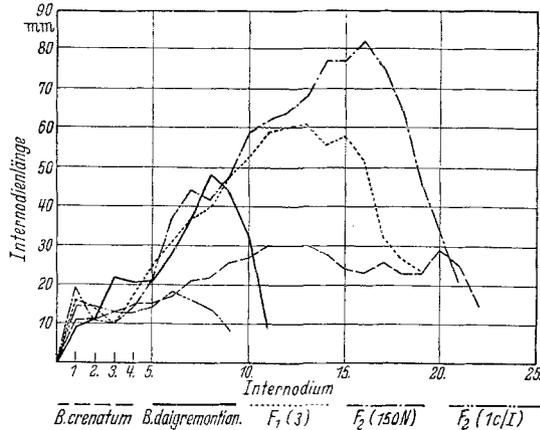


Abb. 25. Der Anteil von Internodienlänge und Internodienzahl am Zustandekommen der Gesamtlänge des Sprosses bei *Bryophyllum crenatum*, *B. daigremontianum*, bei einem F_1 -Klon, einem F_2 -Klon mit positiver und einem F_2 -Klon mit negativer Transgression.

bildungen mußte der Übersichtlichkeit wegen die Zahl der dargestellten Pflanzen beschränkt werden, es handelt sich in allen Fällen jedoch nicht um besonders ausgewählte sondern um beliebig herausgegriffene Pflanzen, die den übrigen Pflanzen der betreffenden Gruppe durchaus entsprechen.

Wie Abb. 26 zeigt, zeichnen sich die positiven Transgressionspflanzen dadurch aus, daß sie in der Internodienlänge der F_1 überlegen sind — dies gilt nicht nur für die hier dargestellten sondern für sämtliche Transgressionspflanzen — und in der Internodienzahl den internodienreichen Elter erreichen oder ihm jedenfalls sehr nahe kommen. Hinsichtlich der Internodienzahl wurden in der F_2 keine Klone gefunden, die *B. crenatum* übertrafen.

Aus Abb. 28 wird andererseits deutlich, daß die negativen Transgressionen Kombinationen der ungünstigen Teil-

eigenschaften der Elternarten darstellen: sie vereinigen die geringe Internodienlänge von *B. crenatum* mit der niedrigen Internodienzahl von *B. daigremontianum*.

Besonders interessant ist der Kurvenverlauf bei den in Abb. 27 dargestellten F_2 -Klonen mit mittlerer Sproßlänge, einer Länge, die etwa derjenigen der Eltern entspricht. Hier finden sich Klone, deren Sproßlänge entweder durch Kombination von wenigen langen oder zahlreichen kurzen Internodien zustandekommt, wie dies für die beiden Elternarten charakteristisch ist.

In ähnlicher Weise wie dies hier für die Sproßlänge geschehen ist, kann man auch versuchen, die beobachtete Heterosis und Transgression im Gewicht der

Pflanzen durch Zerlegung dieses Merkmals in seine Teilkomponenten verständlich zu machen, um damit vielleicht einen Weg für die genetische Analyse dieses Merkmals zu finden. Das Gewicht der Pflanze setzt sich zusammen aus dem Wurzelgewicht, dem Stengelgewicht und dem Gewicht der Blätter. Am Zustandekommen dieses letzteren Merkmals sind wieder mehrere Teileigenschaften beteiligt: die Zahl der Blätter, die Fläche der Einzelblätter und die Blattdicke. Aus der Zahl der Blätter und der Fläche der Einzelblätter

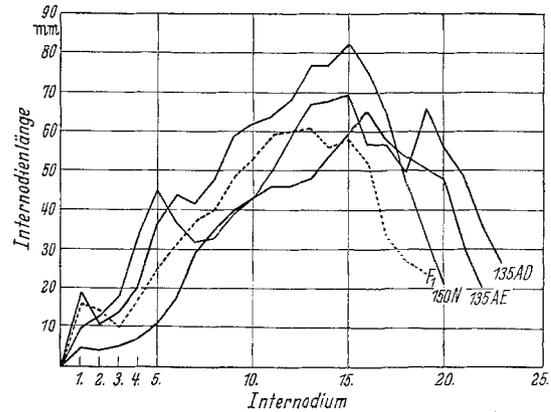


Abb. 26. Der Anteil von Internodienlänge und Internodienzahl am Zustandekommen der Gesamtlänge des Sprosses bei einem F_1 -Klon und mehreren F_2 -Klonen, die positive Transgression in der Sproßlänge zeigen.

ergibt sich eine Größe, die für das Gewicht der gesamten Blattmasse und damit auch für das Gesamtgewicht der Pflanze von Bedeutung ist, die vielleicht aber auch für die Stoffproduktion der Pflanze eine Rolle spielt: die Blattfläche je Pflanze.

Dieser Wert konnte für die Eltern, die F_1 und für die F_2 aus den Ergebnissen von Messungen errechnet werden, die Mitte Juni 1956 vorgenommen wurden. In dieser Zeit fanden sich bei *B. crenatum* elf Paare von kleinen Blättern, bei *B. daigremontianum* drei

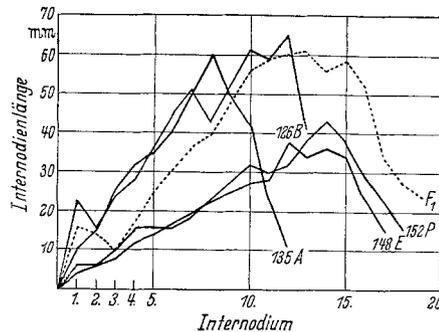


Abb. 27. Der Anteil von Internodienlänge und Internodienzahl am Zustandekommen der Gesamtlänge des Sprosses bei einem F_1 -Klon und mehreren F_2 -Klonen, die negative Transgression in der Sproßlänge zeigen.

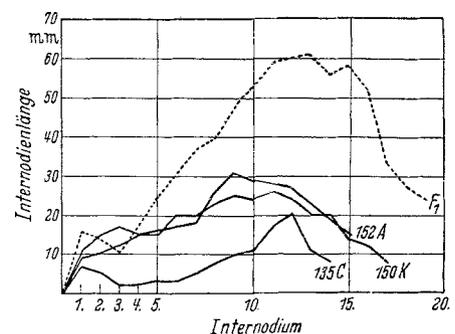


Abb. 28. Der Anteil von Internodienlänge und Internodienzahl am Zustandekommen der Gesamtlänge des Sprosses bei einem F_1 -Klon und mehreren F_2 -Klonen, die in der Sproßlänge etwa den Elternarten gleichkommen.

Paare von großen Blättern, die F_1 zeigte mit 6 Blattpaaren in der Blattzahl ein fast intermediäres Verhalten, in der Blattgröße fand sich schwache Dominanz der Großblättrigkeit. Die im Längenwachstum beste F_2 -Pflanze besaß in dieser Zeit 9 Blattpaare, erreichte also fast die Blattzahl der blattreichen Elternart.¹ In der Blattgröße wurde der großblättrige Elter *B. daigremontianum* beträchtlich übertroffen. Dieses Zusammenspiel von Blattzahl und Blattgröße hatte

¹ Es muß hierbei darauf hingewiesen werden, daß hier selbstverständlich nur die zu dieser Zeit noch an der Pflanze befindlichen Blätter gemeint sind. Alle Pflanzen hatten auf diesem Stadium bereits eine bestimmte, bei jedem Klon verschiedene Menge der unteren Blätter abgeworfen.

zur Folge, daß wir folgende Werte für die gesamte Blattfläche je Pflanze erhielten: *B. crenatum* 48,7 cm², *B. daigremontianum* 34,9 cm², F₁ 53,3 cm² und F₂-Transgressionspflanze (150 N) 92,0 cm².

Die Heterosis in der F₁ kommt hier also zustande durch das Zusammenwirken der Blattgröße, welche die von *B. daigremontianum* fast erreicht, und der gegenüber *B. daigremontianum* auf das Doppelte erhöhten Blattzahl. Die noch stärkere Steigerung der Blattfläche in der F₂ beruht darauf, daß hier beide Teileigenschaften, sowohl die Zahl wie die Größe der Blätter, ganz beträchtlich gegenüber der F₁ gesteigert sind.

Aus den vorliegenden Zahlen läßt sich noch nichts über die Zahl der Gene aussagen, die diesem Verhalten zugrunde liegen. Es müssen jedoch mindestens vier sein, denn die Blattzahl ist wieder die Resultante von zwei Teileigenschaften: der Zahl der überhaupt gebildeten Blätter und der — ersichtlich für jeden einzelnen Klon charakteristischen, das heißt also genetisch bedingten — Tendenz zum Abwerfen der unteren Blätter. Aus dem Verhalten der Blattgröße bei Eltern, F₁ und der F₂-Pflanze geht hervor, daß diesem Merkmal bei unserem Objekt mindestens zwei Genpaare zugrunde liegen müssen. Die Heterosis im Gesamtmerkmal, der Blattfläche je Pflanze, kommt hier zustande durch das Zusammenwirken von zwei jeweils polygen bedingten Teileigenschaften, die jede für sich keine Heterosis zeigen. Noch günstigere Kombinationen in den beiden Teileigenschaften führen dann zum Auftreten von Transgressionsformen in der F₂.

An dem Zustandekommen der Heterosis und Transgression bei der Sproßlänge müssen mindestens drei Genpaare beteiligt sein. Die Internodienzahl mag u. U. durch ein einziges Genpaar bestimmt werden, bei dem das Allel, das eine hohe Internodienzahl hervorruft, schwach dominant ist. Die Tatsache, daß die Internodienlänge in der F₁ Heterosis und in der F₂ Transgression zeigt, weist darauf hin, daß diesem Merkmal mindestens zwei Genpaare zugrunde liegen müssen. Heterosis und Transgression in der Länge des Sprosses werden, wie Abb. 25 deutlich zeigt, entscheidend durch Heterosis und Transgression der Internodienlänge beeinflusst. Das genetische Verhalten der Internodienzahl führt allerdings noch zu einer Verstärkung sowohl der Heterosis wie auch der Transgression.

Es ist vorläufig wenig genug, was wir über die genetischen Grundlagen der bei unserer Artkreuzung in der F₁ auftretenden Heterosis und der bei den F₂-Klonen beobachteten Transgression aussagen können. Wir glauben, daß der einzige Weg, der uns hier weiterführen kann, die weitere Zerlegung aller in Frage kommenden Eigenschaften in Teileigenschaften sein wird. Die Zerlegung der Eigenschaften in ihre Komponenten mag u. U. bereits wichtige Aufschlüsse darüber geben, wieweit und in welcher Art diese am Zustandekommen der Heterosis und der Transgression beteiligt sind. Andererseits kann auf diese Weise auch die Voraussetzung für die genetische Analyse von Heterosis und Transgression geschaffen werden, da zu erwarten steht, daß am Zustandekommen der Teileigenschaften erheblich weniger Gene beteiligt sind als am Zustandekommen der komplexen Eigenschaft, und daß daher das genetische Verhalten der Teileigenschaft leichter zu analysieren sein dürfte als das der Gesamteigenschaft.

Die weitere Auswertung unserer Untersuchungen an Eltern, F₁ und F₂ wird hier vielleicht einige weitere Fortschritte erbringen, andererseits wird es neuer, ausschließlich auf dieses Ziel gerichteter morphologischer und physiologischer Untersuchungen bedürfen. Einige solche Versuchsserien laufen bereits seit einiger Zeit, und obgleich sie noch weit von einem Abschluß entfernt sind, zeichnet sich hier bereits eine Möglichkeit ab, die Analyse der Heterosis weiter voran zu treiben bzw. sie auf eine neue physiologische Grundlage zu stellen.

Bei diesen Untersuchungen, die gemeinsam mit Fräulein Dr. RAADTS vorgenommen wurden, gingen wir von der Überlegung aus, daß sowohl beim Längenwachstum wie auch bei der Stoffproduktion, ausgedrückt in Frisch- oder Trockengewicht, der entscheidende Faktor die Befähigung der Pflanze zu einem bestimmten Wachstum sein müsse. Die Größe der Blattfläche, die auf den ersten Blick als entscheidende Grundlage der Stoffproduktion und damit des „Ertrages“ erscheinen mag, dürfte im besten Falle eine sekundäre Bedeutung besitzen, denn in unseren Versuchen haben alle Pflanzen zu Beginn ihrer Entwicklung eine gleiche Ausgangsgröße, alle später vorhandenen Unterschiede sowohl in der Größe der Blattfläche wie im Gewicht sind daher primär auf Unterschiede in der Wachstumsintensität zurückzuführen.

Vergleichende Untersuchungen, die an stark- und schwachwüchsigen Pflanzen der F₂ mit Hilfe des Avenatests durchgeführt wurden, ergaben in jedem Falle in der Sproßspitze und den obersten Blättern bei den wüchsigen Pflanzen einen bedeutend höheren Wuchsstoffgehalt als bei den Pflanzen mit geringer Wachstumsfähigkeit.

Bestimmte anatomische Befunde legten dann die Vermutung nahe, daß an den Wachstumserscheinungen und damit an der Heterosis und Transgression zwei verschiedene Gruppen von Wuchsstoffen beteiligt sein müßten. Es stellte sich nämlich heraus, daß die kleinen Blätter von *B. crenatum* sehr großzellig, die großen Blätter von *B. daigremontianum* sehr kleinzellig waren, daß die Zellen der fast ebenso großen Blätter der F₁-Pflanzen die gleiche Größe besaßen wie die von *B. daigremontianum* oder doch nur wenig größer waren, daß dagegen bei den Transgressionspflanzen der F₂ die großen und zum Teil sehr dicken Blätter größere oder große Zellen besaßen. Bei dem Aufbau der Blätter von *B. crenatum* spielt also die Zellstreckung eine größere Rolle als Zellteilungen, das Umgekehrte ist offenbar bei *B. daigremontianum* und bei den F₁-Pflanzen der Fall, während bei den Transgressionspflanzen der F₂ Zellteilung und -streckung beim Zustandekommen der Blattgröße eine bedeutende Rolle spielen müssen. Die beiden Eltern müssen sich also im Gehalt an Zellstreckungswuchsstoffen und an Wuchsstoffen, die einen Einfluß auf die Zellteilungsrate haben, beträchtlich unterscheiden.

Dies ist, wie unsere bisherigen Untersuchungen zeigten, auch tatsächlich der Fall. In den jungen Blättern von *B. crenatum* fand sich eine große Menge von mit dem Avenatest nachweisbaren Wuchsstoffen, die jungen Blätter von *B. daigremontianum* erwiesen sich jedoch als recht arm an diesen Substanzen, die F₁-Pflanzen besaßen dagegen mehr Streckungswuchsstoffe als *B. daigremontianum*, wenn auch die Werte von *B. crenatum* bei weitem nicht erreicht wurden.

Untersuchungen über den Gehalt der jungen Blätter an Bioswuchsstoffen, die mit Hilfe des Hefetests durchgeführt wurden, ergaben ein völlig anderes Bild: die jungen Blätter von *B. crenatum* enthielten sehr geringe Mengen an Biosubstanzen, während die von *B. daigremontianum* sehr reich an Bioswuchsstoffen sind. Die F_1 -Pflanzen besitzen mindestens ebenso viel an Bioswuchsstoffen wie *B. daigremontianum*.

Diese Befunde machen die an den Blattzellen gemachten Beobachtungen verständlich, sie stehen aber in einem gewissen Gegensatz zu den Ergebnissen von Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt der Sproßspitzen ohne Blätter. Hier zeigte im Avenatest *B. daigremontianum* einen hohen, *B. crenatum* einen niedrigen Wuchsstoffgehalt.

Untersuchungen über den Bios-Gehalt der Sproßspitzen konnten bisher nicht durchgeführt werden, so daß wir nicht sagen können, ob auch der Bioswuchsstoff in der Sproßspitze mengenmäßig anders verteilt ist als in den jungen Blättern. Eine Beobachtung allerdings läßt dies als möglich erscheinen. Bei der Behandlung verschiedener *Bryophyllum*-Arten und -bastardpflanzen mit einer Substanz, die offenbar die Wirkung eines Zellteilungshormons besitzt, ließ sich feststellen, daß das stärkere Wachstum der behandelten Pflanzen nicht mit einer Verlängerung der Internodien, wohl aber mit einer erheblichen Zunahme der Zahl der Nodien und Internodien verbunden war. Die hohe Internodienzahl bei *B. crenatum* und die geringe Zahl bei *B. daigremontianum* legt die Vermutung nahe, daß bei der ersten Art in der Sproßspitze ein hoher, bei der zweiten ein niedriger Gehalt an Bioswuchsstoffen vorhanden ist.

Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein müssen, die bisher erhaltenen Ergebnisse nachzuprüfen und zu sichern und darüber hinaus auch bestimmte F_2 -Klone in diese Untersuchungen mit einzu beziehen. Es soll weiterhin versucht werden, die vermuteten Beziehungen zwischen morphologisch-anatomischen Merkmalen und dem Gehalt an verschiedenen Wuchsstoffen bzw. deren Verteilung in verschiedenen Pflanzenteilen nachzuprüfen und zu ermitteln, wie weit quantitative Änderungen im Wuchsstoffgehalt der Sproßspitze und der Blätter der F_1 und bestimmter F_2 -Pflanzen gegenüber den Elternarten an den beobachteten Wachstumssteigerungen beteiligt sind, die zu Heterosis und Transgression geführt haben.

Die Beobachtung, daß in der Nachkommenschaft von Heterosispflanzen Individuen auftreten können, bei denen die Merkmale, die in der F_1 Heterosis zeigen, noch günstiger ausgeprägt sein können als bei F_1 -Pflanzen, steht heute nicht mehr vereinzelt da. MALINOWSKI (1955), dessen Originalarbeit uns leider nicht zur Verfügung stand, fand bei *Phaseolus*-Kreuzungen in der F_2 Transgression in der Länge der Pflanzen gegenüber der Heterosis zeigenden F_1 . Bei *Nicotiana rustica* gelang es H. H. SMITH (1952), durch Selektion in der Nachkommenschaft von Heterosispflanzen ebenfalls Transgressionstypen zu erhalten. Auf die genetische Deutung, die SMITH seinen Befunden gegeben hat, wurde oben hingewiesen. In der vorliegenden Arbeit wurde zu zeigen versucht, daß Heterosis in der F_1 und Transgression in dem Heterosis zeigenden Merkmal in der F_2 bereits bei nur zwei Genpaaren auftreten kann, wenn nicht in beiden Genpaaren das günstiger wirkende Allel vollständig dominant vererbt wird. Es sei hier aber auch noch einmal auf die

u. E. wichtige Feststellung hingewiesen, daß bei einer komplexen Eigenschaft — in diesem Falle der Blattfläche je Pflanze — Heterosis in der F_1 durch ein Zusammenwirken von zwei Teileigenschaften zustandekommen kann, die jede für sich keine Heterosis zeigen. Auf die Bedeutung der Zerlegung komplexer Eigenschaften in ihre Teileigenschaften für das Verständnis dieser komplexen Eigenschaften hat R. v. SENGBUSCH (1955) schon vor langer Zeit hingewiesen und BOERGER, HUHNKE, KÖHLER, SCHWANITZ (1956) und R. v. SENGBUSCH haben das Zusammenwirken solcher Teileigenschaften und deren Unabhängigkeit voneinander am Beispiel des Stärkeertrages der Kartoffel aufgezeigt.

Bereits der erste Versuch einer Zerlegung der komplexen Eigenschaften in ihre Teileigenschaften hat wertvolle Aufschlüsse über das Zustandekommen von Heterosis und Transgression bei unserer Artkreuzung erbringen können. Die Fortführung dieser Analysen und ihre Ausdehnung auf physiologische Vorgänge, die den genannten Erscheinungen zugrundeliegen, wird, wie wir hoffen, weitere Klarheit schaffen und die Voraussetzungen für eine genetische Analyse der Teileigenschaften und damit auch des Gesamtmerkmals geben.

Der vorliegende Fall stellt, so wie er uns heute erscheint, eine der Möglichkeiten dar, die zur Entstehung von Heterosis führen können. Wie verbreitet diese Form von Heterosis ist, läßt sich nicht sagen, zumal nur selten so günstige Möglichkeiten vorliegen, die etwa auftretenden Transgressionsformen mit Sicherheit aufzufinden, wie bei unserem Objekt. Da es sich bei den Eigenschaften, an denen wir Heterosis beobachten können, häufig um quantitative, polygen bedingte Merkmale handelt, und da es als unwahrscheinlich anzusehen ist, daß alle dabei beteiligten Gene vollständige Dominanz zeigen, steht zu erwarten, daß das Auftreten von Transgressionsformen in der Nachkommenschaft von Heterosispflanzen ein nicht allzu seltener Vorgang ist. In der Entstehung der Kulturheidelbeere, der Gartenerdbeere, des Zuckerrohrs und des Kulturmaises haben wir vielleicht Beispiele vor uns, bei denen derartige Transgressionen entscheidend für die Entstehung leistungsfähiger Kulturformen gewesen sind.

Bei der Züchtung von vegetativ vermehrbaren Pflanzen lassen sich sowohl die Heterosis- wie die Transgressionsformen leicht erhalten und vermehren, und es wäre durchaus denkbar, daß manche Erfolge besonders in der gärtnerischen Pflanzenzüchtung — man denke z. B. nur an die Erfolge der Dahlienzüchtung — auf der Auslese derartiger Transgressionsformen beruhen. Bei Pflanzen, die durch Samen vermehrt werden, muß es, wenn unsere Deutung richtig ist (vgl. hierzu Übersicht 1—6), möglich sein, unter einer Anzahl von Heterozygoten die leistungsfähigen homozygoten Transgressionsformen herauszufinden. Wenn die Auslese der leistungsfähigsten Formen eine größere Zahl von Generationen hindurch fortgesetzt wird, müßte es gelingen, homozygote Transgressionsformen zu isolieren. Ob dies auch bei Fremdbefruchtern zu erreichen sein wird, muß als fraglich erscheinen, es wäre jedoch immerhin denkbar, daß nach einer entsprechenden inter- oder intraspezifischen Kreuzung infolge des Auftretens von Transgressionstypen und nach entsprechender Auslese die neue Population sehr viel leistungsfähigere Typen enthält als die beiden Elternpopulationen.

Zum Schluß sei noch kurz die Frage erörtert, ob die von uns beobachteten Erscheinungen überhaupt als Heterosis bezeichnet werden dürfen. Nach der ursprünglichen Bedeutung des Begriffes Heterosis = „stimulus of heterozygosis“ (SHULL 1914) ist dies nicht der Fall, denn die höhere Leistungsfähigkeit der F_1 ist bei unserem Objekt offenbar nicht die Folge der Heterozygotie. Heute wird dieser Begriff jedoch weiter gefaßt, im Sinne „einer Erhöhung des Wachstums oder einer Steigerung irgendeiner anderen Funktion als Folge einer Kreuzung, wie diese im Einzelnen auch zustande gekommen sein möge“ (D. F. JONES 1952). Wenn wir uns dieser Definition anschließen, dürfen wir auch in dem vorliegenden Fall von Heterosis sprechen.

Zusammenfassung

Bei der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum* wurde für die Merkmale: Länge des Sprosses, Frisch- und Trockengewicht der Einzelpflanze in der F_1 Heterosis beobachtet.

In der F_2 zeigte der Durchschnitt aller F_2 -Pflanzen einen Abfall in der Leistungsfähigkeit gegenüber der F_1 . Eine Reihe von F_2 -Pflanzen übertraf jedoch in der Ausbildung der betreffenden Merkmale die F_1 -Pflanzen zum Teil in einem sehr beträchtlichen Ausmaß.

An Hand einiger Modellbeispiele wurde gezeigt, daß Heterosis in der F_1 und Transgression in der F_2 bereits bei Vererbung eines Merkmals durch zwei Genpaare dann auftreten können, wenn die günstiger wirkenden Allele nicht vollständig dominant sind, bzw. wenn superdominant, dominant oder schwach dominant wirkende Gene mit anderen Genen zusammenwirken, die intermediäre Vererbung zeigen, oder wenn die vorteilhafte Merkmalsausprägung durch ein Zusammenspiel von dominanten und schwach dominanten Allelen bewirkt wird.

Es wird darauf hingewiesen, daß es sich bei der Sproßlänge wie auch bei dem Gewicht der Pflanzen um komplexe Eigenschaften handelt, die sich aus mehreren bis vielen Teileigenschaften zusammensetzen. In der Zerlegung der komplexen Eigenschaften in die Teileigenschaften und deren gesonderter Untersuchung wird ein Weg zur Analyse der Gesamteigenschaften gesehen.

Die Zerlegung der Sproßlänge in die Teileigenschaften Internodienlänge und Internodienzahl ergibt für die Internodienlänge Heterosis in der F_1 und Transgression in der F_2 , für die Internodienzahl eine annähernd intermediäre Vererbung. Der Sproßlänge liegen mindestens 3 Gene zugrunde.

Als Teileigenschaft des Gewichts wurde die Blattfläche je Pflanze in die Teileigenschaften Blattzahl je Pflanze und Größe der Einzelblattpaare zerlegt. Während für das Gesamtmerkmal Blattfläche je Pflanze Heterosis in der F_1 und starke Transgression in der F_2 gefunden wurde, zeigte keine der beiden Teileigenschaften in der F_1 Heterosis. Für die Blattgröße wurde in der F_1 schwache Dominanz der größeren Blattfläche von *B. daigremontianum* gefunden, die Blattzahl war intermediär zwischen den Blattzahlen

der beiden Elternarten. Erst aus dem Zusammenwirken der beiden Teileigenschaften ergab sich die gegenüber den beiden Elternarten größere Blattfläche der F_1 -Pflanzen. Die Transgression einer guten F_2 -Pflanze beruht vornehmlich auf der starken Transgression der Blattfläche bei dieser Pflanze. Diese wird verstärkt durch eine erhöhte Blattzahl, die fast derjenigen der blattreicheren Elternart gleichkommt. Allein der Teileigenschaft Blattfläche je Pflanze liegen mindestens 4 Gene zugrunde: auf mindestens 2 Gene gründet sich das Merkmal Blattgröße, und auch die Zahl der an der Pflanze befindlichen Blätter muß auf mindestens 2 Genpaaren beruhen.

An Hand erster Ergebnisse noch laufender Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt der Elternarten und der F_1 wird erörtert, ob und wie weit die erhaltenen Ergebnisse auf quantitativ und qualitativ unterschiedlichen Wuchsstoffgehalt und auf verschiedene Verteilung dieser Wuchsstoffe bei den Eltern und eine neuartige Kombination dieser Wuchsstoffe in der F_1 und F_2 zurückzuführen sind.

Literatur

1. BOERGER, H., W. HUHNKE, D. KÖHLER, F. SCHWANITZ und R. v. SENGBUSCH: Untersuchungen über die Ursachen der Leistung von Kulturpflanzen. I. Das Verhalten der Komponenten des Stärkeertrages von Kartoffeln. Der Züchter 26, 364—370 (1956). — 2. BOLSUNOV, J.: La possibilité de la fixation d'hétérosis chez les plantes autogames et son importance pour la sélection pratique. Atti 9. Congr. internaz. genet. Bellagio (Como) 1953. Parte 2 (Caryologia Firenze 6, Suppl.) 985—993 (1954). — 3. BOLSUNOV, J.: Die Möglichkeiten der Heterosis bei selbstbefruchtenden Pflanzen und ihre Bedeutung für die praktische Tabakzüchtung. Fachl. Mitt. Österr. Tabakregie, H. 1, S. 19 (1954). — 4. EAST, E. M.: The distinction between development and heredity in inbreeding. Am. Nat. 43, 173—181 (1909). — 5. GOWEN, J. W.: (Herausgeber) Heterosis. Jowa 1952. — 6. JONES, D. F.: Plasmagenes and chromogenes in heterosis. Gowen: Heterosis, 224—235 (1952). — 7. KEEBLE, F. and C. PELLEW: The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). Journ. Genetics 1, 47—56 (1910). — 8. LERNER, J. M.: Genetic homeostasis. New York 1954. — 9. MALINOWSKI, E.: A peculiar case of heterosis in *Phaseolus vulgaris*. Ztschr. f. Vererbgs. Suppl. 11, 1090—1093 (1928). — 10. MALINOWSKI, E.: Hybrid vigour in *Phaseolus* and *Petunia*. Bull. Acad. Pol. Sci., Classe 2, 3, 181—188. (Nach Ref. in Ber. über d. wiss. Biol. 101, 377 (1956). — 11. MANGELSDORF, P. C.: Hybridization in the evolution of maize. Gowen: Heterosis, 175—198 (1952). — 12. MANGELSDORF, P. C.: Gene interaction in heterosis. Gowen: Heterosis, 320—329 (1952). — 13. MATHER, K.: The genetical basis of heterosis. (London) Proc. Roy. Soc., Ser. B, 144, 143—155 (1955). — 14. PONTECORVO, G.: Gene structure and action in relation to heterosis. (London) Proc. Roy. Soc., Ser. B, 144, 171—177 (1955). — 15. POWERS, L.: Gene recombination and heterosis. Gowen: Heterosis, 298—319 (1952). — 16. VON SENGBUSCH, R.: Ein Problem der Züchtungsforschung. Analyse und Synthese komplexer Eigenschaften. Forschungen u. Fortschritte 11, 427—429 (1935). — 17. SHULL, G. H.: Duplicate genes for capsule form in *Bursa bursa-pastoris*. Ztschr. f. Vererbgs. 12, 97—149 (1914). — 18. SMITH, H. H.: Fixing transgressive vigor in *Nicotiana rustica*. Gowen: Heterosis, 161—174 (1952). — 19. WHALEY, W. G.: Physiology of gene action in hybrids. Gowen: Heterosis, 98—113 (1952). — 20. WRICKE, G.: Ein Fall von Superdominanz bei einer experimentell hergestellten Autotetraploiden von *Arabidopsis thaliana*. Ztschr. f. Vererbgs. 87, 47—64 (1955).