

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Die Bedeutung von unreduzierten Gameten für die Polyploidiezüchtung bei der Fliederprimel (*Primula malacoides* FRANCHET)*

Von KURT SKIEBE

Mit 4 Abbildungen

Die Polyploidiezüchtung macht immer noch große Schwierigkeiten, da „künstliche“ polyploide Formen meistens starke Fertilitätsstörungen zeigen und auch häufig in anderen Eigenschaften den diploiden Typen unterlegen sind. Die polyploiden Sorten von *Primula malacoides* haben diese Nachteile nicht und verhalten sich wie „natürliche“ polyploide Formen. Die züchterischen Erfolge bei der Fliederprimel gehören sogar zu den eindrucksvollsten Leistungen, welche die Pflanzenzüchtung in den letzten 30 Jahren erzielt hat (Abb. 1 u. 2). Die auffällige Überlegenheit der polyploiden Sorten veranlaßte uns, die Entstehung dieser neuen Formen zu analysieren.

Primula malacoides FRANCHET ist nach KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ (1937) Ende des 19. Jahrhunderts in China entdeckt worden. Diese Art gelangte bald nach England und Frankreich, ohne zunächst Bedeutung zu gewinnen. Am Anfang des 20. Jahrhunderts setzte dann in Europa eine intensive züchterische Bearbeitung ein. 1927 stellte KOBEL, 1934 KATTERMANN und 1937 KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ fest, daß alle vorhandenen kleinblumigen Sorten $2n = 18$ Chromosomen hatten und damit diploid ($2x$) waren. Die genannten Autoren fanden bei ihren Untersuchungen außerdem eine bzw. einige großblumige Pflanzen mit der polyploiden Chromosomenzahl ($2n = 36$). 1953 berichten BÖHNERT und MÜHLENDYCK und 1957 MEIJER, daß es sich bei allen großblumigen Sorten um polyploide Formen handelt. Daraus ergibt sich, daß es im Anfang des Jahrhunderts nur diploide ($2x$) *Primula malacoides* gab, und heute fast nur noch polyploide ($4x$) Sorten im Handel sind. Von dieser Entwicklung sollen hier nur einige charakteristische Ergebnisse angeführt werden.

In England wurden um 1910 mehrere kleinblütige Sorten entwickelt, welche eine wesentliche Verbesserung der blaßlila Wildform bedeuteten. Nach 1914 kam die erste großblumige Form in den Handel (MEIJER 1957). 1920 begann man auch in der Schweiz mit der Züchtung von *Pr. malacoides*. Zunächst stand hier

ebenfalls nur diploides Material zur Verfügung. 1927 berichtete KOBEL und dann 1937 KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ von dem spontanen Auftreten polyploider Formen in verschiedenen $2x$ -Stämmen und -Sorten.



Abb. 1. Verschiedene Blüten. — Oben: von $4x$ -Pflanzen; unten: von $2x$ -Pflanzen.

Auch in Deutschland wurde in den zwanziger und dreißiger Jahren an mehreren Stellen die Züchtung von *Pr. malacoides* aufgenommen (KATTERMANN 1934 a u. b; BÖHNERT 1936, 1949; MÖHRING 1948; BÖHNERT und MÜHLENDYCK 1953). Eine besonders intensive züchterische Bearbeitung erfuhr die Fliederprimel in Weihenstephan. Hier wurden seit 1924 diploide Formen weiter entwickelt, in denen später großblumige Pflanzen auftraten, die KATTERMANN (1934 a u. b) einwandfrei als $4x$ -Typen identifizierte. 1929 begann BÖHNERT in Oranienburg *Pr. malacoides* zu züchten (BÖHNERT u. MÜHLENDYCK 1953). Als Ausgangsmaterial benutzte er die amerikanische, großblütige polyploide Sorte Erikson. Hieraus hat BÖHNERT mehrere neue $4x$ -Sorten entwickelt. Weitere Sorten sind aus Kreuzungen seiner $4x$ -Zuchtstämme hervorgegangen. Schließlich entstanden aber auch einige der ausgezeichneten BÖHNERTSchen Sorten aus der Bastardierung seiner großblütigen $4x$ -Stämme mit einem kleinblütigen Stamm aus der Schweiz.

In Quedlinburg züchtet VOGEL seit 1935 *Pr. malacoides*¹. Sein Material baut sich auf verschiedenen Sortenkreuzungen auf. Er bastardierte vornehmlich die damals allgemein verbreitete, aber ausgesprochen kleinblumige, in Weihenstephan gezüchtete Sorte Treurosa mit den von BÖHNERT entwickelten großblumigen

*Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 39.

Der Züchter, 28. Band

¹ Einen Teil seines Materials bearbeitet seit 1945 auch SCHÜTTAU.

Sorten Eriksonii und Winterfreude, sowie mit einem als Oranienburger bezeichneten Stamm. Als VOGEL seine Arbeit begann, war nur die Chromosomenzahl der kleinblumigen Sorte Treurosa (2x) bekannt. Man wußte damals noch nicht, daß die von VOGEL benutzten großblumigen Sorten polyploid waren. Er hat also, wie wir jetzt wissen, unbewußt zwischen 2x- und 4x-Pflanzen Valenzkreuzungen durchgeführt. Aus seinen Zuchtunterlagen geht hervor, daß er trotz zahlreicher Kreuzungen nur sehr wenige Samen erzielt hat, die in überwiegendem Maße großblumige Pflanzen ergaben. Aus diesem Material sind bis heute durch züchterische Bearbeitung in Quedlinburg die großblütigen poly-

Valenzkreuzungen hervorgegangenen 4x-Pflanzen können mit unreduzierten Gameten in Verbindung gebracht werden. Dabei müßten sich unreduzierte Gameten (2x) der diploiden Formen mit reduzierten Gameten (2x) der polyploiden Typen vereinigt haben. Die polyploiden *Pr. malacoides*-Sorten lassen sich demnach bei diploidem Ausgangsmaterial auf die Verschmelzung von zwei unreduzierten Gameten, oder, nach Valenzkreuzungen, auf die Vereinigung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gamete zurückführen. Es wurde von uns experimentell geprüft, ob bei *Pr. malacoides* diese beiden möglichen Entstehungsweisen auch tatsächlich vorkommen. Dabei bleibt

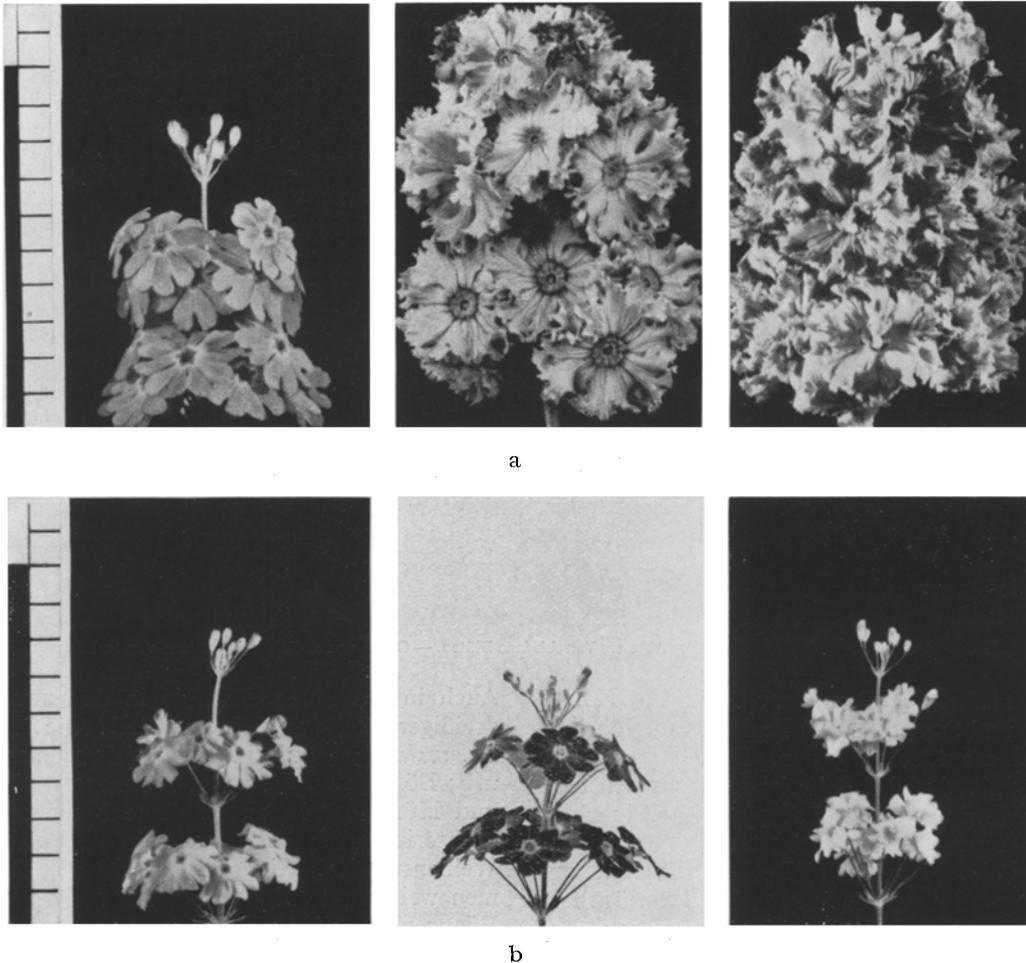


Abb. 2. Oberer Teil des Blütenstandes. — a verschiedener 4x-Pflanzen; b verschiedener 2x-Pflanzen.

ploiden Sorten Vorfrühling, Grandiosa, Primavera, Märchenprinz, Rosalinde, Gerlinde und Undine hervorgegangen (Abb. 3 u. 4).

Für unsere Betrachtungsweise ist es wichtig zu prüfen, auf welchem Wege bei *Pr. malacoides* die polyploiden Formen entstanden sind. Bereits KATTERMANN (1934 a u. b) sowie KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ (1937) hatten bei cytologischen Untersuchungen von jungen Antheren diploider Pflanzen unreduzierte Gameten beobachtet und deshalb die Entstehung von polyploiden Formen durch die Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten gedeutet. BÖHNERT und MÜHLENDYCK (1953) machten für die Entstehung von polyploiden Typen aus diploidem Material ebenfalls unreduzierte Gameten verantwortlich. Auch die von BÖHNERT und von VOGEL aus

offen, auf welche Weise sich unreduzierte Gameten gebildet haben. Für die vorliegende Fragestellung ist lediglich wichtig, daß sie die somatische Chromosomenzahl tragen.

Für unsere Versuche führten wir verschiedene Kreuzungen innerhalb der Valenz 2x und zwischen 2x- und 4x-Pflanzen durch.

Im einzelnen verwandten wir folgende Formen, deren Chromosomenzahlen wir vorher noch einmal bestimmt haben:

Schneewittchen	weiß	2n = 18
Rosa Korb	rosa	2n = 18
F ₁ -Bastard (Schneewittchen · Rosa Korb)	violett	2n = 18
Alba	weiß	2n = 36
Grandiosa	rosa	2n = 36
F ₁ -Bastard (Alba · Grandiosa)	violett	2n = 36

In dem uns zugänglichen Sortiment von *Pr. malacoides* gab es nur noch zwei diploide Sorten, Schneewittchen und Rosa Korb. Sie haben die für die 2x-Formen üblichen kleinen Blüten, sind aber gefüllt. Diese beiden diploiden Formen werden heute noch angebaut, da es bisher keine entsprechenden gefüllten polyploiden Sorten gibt. Bei *Pr. malacoides* beruht die Blütenfüllung auf der teilweisen Umwandlung der Antheren in Blütenblätter, so daß nur sehr wenig Pollen gebildet wird. In den gefüllten diploiden Sorten findet man gelegentlich einige nicht gefüllte Pflanzen. Die uns zur Verfügung stehende Varietät Schneewittchen hatte keine ungefüllt blühenden Formen. In Rosa Korb dagegen fanden wir eine Pflanze mit ungefüllten Blüten, die wir als Vater mit Schneewittchen kreuzten. In der Nachkommenschaft erhielten wir 100% violett blühende Pflanzen, die außerordentlich wüchsig waren.

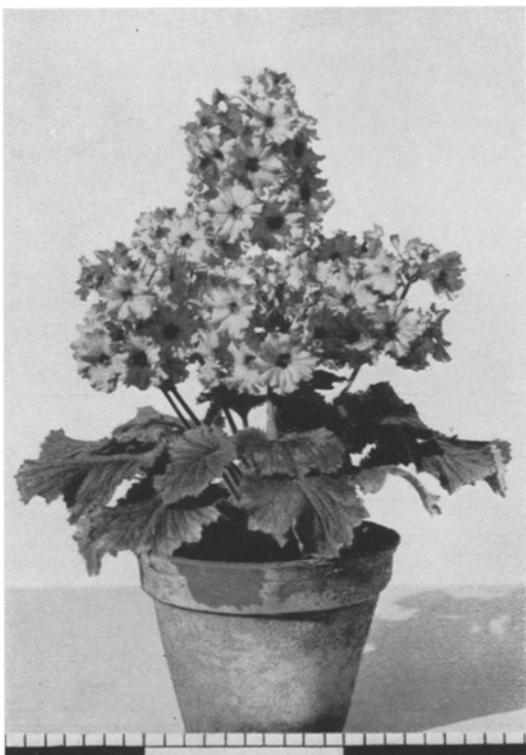


Abb. 3. 4x-Sorte „Gerlinde“, gezüchtet von VOGEL im Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg.

wie auch väterlichen Elter heranziehen. Beide Bastarde sind außerordentlich vital und zeichnen sich durch eine lange Blühdauer aus, die sich über die Blühzeit der frühen weißen und der späten rosa Formen erstreckt. Bei den 1957 noch einmal durchgeführten Valenzkreuzungen haben wir gleichzeitig sowohl mit weißen wie auch mit rosa Formen gekreuzt. Da wir 1957 eine wesentlich größere Menge von Pflanzen anbauten, standen für die ganze Versuchszeit genügend weiße Pflanzen, die relativ spät blühten, und genügend rosa Pflanzen, die relativ früh blühten, zur Verfügung.

Für jede einzelne Kreuzungskombination wurden immer jeweils an einem Tage 20 Blüten kastriert, mit einem Stanniolröllchen isoliert und nach 3—4 Tagen kontrolliert. Von den 20 kastrierten Blüten haben wir nur 15 bestäubt, wieder isoliert und ausgewertet. 1956 wurde



Abb. 4. 4x-Sorte „Rosalinde“, gezüchtet von SCHÜTTAU im Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg.

Die Hälfte dieser F_1 hatte ungefüllte Blüten. Diese ungefüllten Pflanzen benutzten wir neben den beiden gefüllten Sorten als dritte diploide Ausgangsform. Theoretisch hätten wir eine solche auch durch Selbstung der einen ungefüllten Pflanze aus der Sorte Rosa Korb herstellen können.

Da aber *Pr. malacoides* als Fremdbefruchter inzucht-empfindlich ist, schien uns eine F_1 geeigneter zu sein, zumal der Bastard violett blüht. Violett ist bei *Pr. malacoides* über weiß und rosa dominant bzw. epistatisch. Die Violett-färbung konnte deshalb noch als Bestätigung für eine stattgefundene Befruchtung mit herangezogen werden.

In Analogie zu den uns zur Verfügung stehenden diploiden Sorten verwandten wir von den 4x-Formen die Varietät Alba als weißen und Grandiosa als rosa Typ, sowie den violett blühenden F_1 -Bastard aus diesen beiden Sorten. Die Versuche erstreckten sich auf zwei Jahre, wobei 1956 sowohl 2x·2x- wie auch 2x·4x- und reziproke Kreuzungen zur Durchführung kamen, während wir 1957 lediglich Valenzkreuzungen vornahmen (vgl. Tab. 1 und 2). 1956 wurden in der Zeit vom 3. 1. bis zum 3. 2. die beiden früh blühenden weißen Formen [Schneewittchen (2x) und Alba (4x)] als mütterliche Elter benutzt. In der Zeit vom 4. 2. bis zum 25. 2. verwandten wir dagegen die beiden spät blühenden rosa Formen [Rosa Korb (2x) und Grandiosa (4x)]. Außerdem konnten wir in der gesamten Versuchszeit den 2x- bzw. 4x- F_1 Bastard als mütterlichen

in dieser Form jede Kreuzungskombination bei der Verwendung von weißen Müttern zehnmal (150 Blüten), bei der Benutzung von rosa Müttern sechsmal (90 Blüten) wiederholt. 1957 konnte jede Kreuzungskombination zwölfmal (180 Blüten) durchgeführt werden. Nach der Ernte haben wir je Kapsel 1. die in ihr gebildeten Samen, 2. die tatsächlich gekeimten Samen und 3. die aus den gekeimten Samen aufgewachsenen Pflanzen festgestellt. Bei *Pr. malacoides*, wie bei allen Arten mit sehr kleinkörnigen Samen, ist visuell nicht zu unterscheiden, ob diese voll ausgebildet oder verkümmert sind. Deshalb ist für den Grad der Fertilität bei solchen Formen die Anzahl der gekeimten Samen ein weit besserer Maßstab als nur die Ermittlung der gebildeten Samen. Um möglichst jeden lebensfähigen Samen zur Entwicklung zu bringen und die Keimung nicht durch zufällige Außeneinflüsse beeinträchtigen zu lassen, brachten wir die Samen mit Hilfe einer besonderen, bereits erfolgreich erprobten Methode zur Keimung (SKIEBE 1956).

Bei *Pr. malacoides* gibt es eine relativ sichere Möglichkeit, die Pflanzen zu erkennen, deren Chromosomensatz vermehrt worden ist. Nach Angaben von KATTERMANN (1934 b) sowie von KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ (1937), die wir bestätigen konnten, manifestiert sich die Erhöhung der Valenzstufe immer in einer vergrößerten Knospe und Blüte sowie in einem deutlich veränderten Habitus. Das umfangreiche Material aus den Kreuzungen innerhalb der Valenz 2x wurde daher zunächst auf größere Knospen und

Blüten vorselektiert und nur von den ausgelesenen Pflanzen die genaue Chromosomenzahl an Wurzelspitzen ermittelt. Alle aus den Valenzkreuzungen hervorgegangenen Pflanzen dagegen haben wir mit der KES-Quetschmethode cytologisch untersucht.

Mit Hilfe der von uns durchgeführten verschiedenen Kreuzungen sollten folgende Fragen bearbeitet werden:

1. Treten bei *Pr. malacoides* nach Kreuzungen innerhalb der Valenz $2x$ spontan $4x$ -Formen auf? (Tab. 1.)

2. Kommen bei Valenzkreuzungen $2x \cdot 4x$ und reziprok neben $3x$ -Typen auch andere Valenzstufen vor? (Tab. 2.)

3. Wie ist der Fertilitätsgrad von $4x$ -Formen im Vergleich zu $2x$ -Typen? (Tab. 3.)

Aus der Tab. 1 ergibt sich, daß bei Kreuzungen von zwei diploiden *Pr. malacoides*-Formen neben den üblichen $2x$ - auch gelegentlich $3x$ - und $4x$ -Pflanzen auftreten. Der Prozentsatz von $3x$ - bzw. $4x$ -Formen ist dabei außerordentlich gering. Bei der Kreuzung $2x$ -Schneewittchen $\cdot 2x$ - F_1 fand sich unter 2144 Pflanzen nur eine $4x$ -Form. In der Kreuzungskombination Rosa Korb $\cdot 2x$ - F_1 konnten zwischen 2345 Pflanzen eine $3x$ -Form sowie zwei $4x$ -Pflanzen festgestellt werden. Schließlich trat bei 3987 Pflanzen, die aus der Bastardierung $2x$ - $F_1 \cdot 2x$ - F_1 stammten, nur ein

$4x$ -Typ auf. Die Entstehung der $3x$ -Form ist durch die Befruchtung einer reduzierten mit einer unreduzierten Gamete zu deuten. Dementsprechend dürfte die Bildung der $4x$ -Pflanzen auf die Verschmelzung zweier unreduzierter Gameten zurückzuführen sein.

Während die Kreuzungen innerhalb der Valenz $2x$ außerordentlich fertil waren, wiesen alle Valenzkreuzungen nur einen sehr geringen Samenansatz auf (Tab. 2). So hatte im Jahre 1956 bei der Kreuzung $2x$ -Schneewittchen $\cdot 4x$ - F_1 der größte Teil der geernteten Kapseln überhaupt keinen Samen angesetzt. Es wurden nur 33 keimfähige Samen geerntet, aus denen 26 Pflanzen aufwuchsen. Von diesen hatten 8 die Valenz $2x$. Diese diploiden Formen waren in ihrem Habitus muttergleich. 18 Pflanzen zeigten die Valenz $4x$ und erwiesen sich auch schon äußerlich als Kreuzungsprodukte. Aus den Kreuzungen zwischen $2x$ -Rosa Korb und dem $4x$ - F_1 Bastard entwickelte sich sogar nur ein lebensfähiges $4x$ -Samenkorn. Die ebenfalls 1956 durchgeführten Valenzkreuzungen $4x \cdot 2x$ sind noch weniger fertil. Auch hier entstanden neben einigen $3x$ - wieder $4x$ -Pflanzen, die der jeweiligen Mutter nicht gleichen. Um sowohl die weißen wie auch die rosa Formen gleichzeitig prüfen zu können, wurden die Valenzkreuzungen in beiden Richtungen im Jahre 1957 noch einmal durchgeführt, wobei wir

Tabelle 1. Kreuzungsergebnisse nach Kreuzungen innerhalb der Valenz $2x$.

Versuchsdauer der durchgeführten Kreuzungen	Versuchsglied	Anzahl der behandelten Blüten	Anzahl der keimfähigen Samen	aufgezogene Pflanzen			
				Anzahl	Valenz		
				2x	3x	4x	
3.1.—3.2. 1956	$2x$ Schneewittchen $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	150	2883	2144	2143	—	1
4.2.—25.2. 1956	$2x$ Rosa Korb $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	90	2871	2345	2342	1	2
3.1.—25.2. 1956	$2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt) $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	240	4645	3987	3986	—	1

Tabelle 2. Kreuzungsergebnisse nach Valenzkreuzungen zwischen $2x$ - und $4x$ -Formen.

Versuchsdauer der durchgeführten Kreuzungen	Versuchsglied	Anzahl der behandelten Blüten	Anzahl der keimfähigen Samen	aufgezogene Pflanzen			
				Anzahl	Valenz		
				2x	3x	4x	
a) 1956							
3.1.—3.2. 1956	$2x$ Schneewittchen $\cdot 4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa)	150	33	26	8	—	18
4.2.—25.2. 1956	$2x$ Rosa Korb $\cdot 4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa)	90	1	1	—	—	1
3.1.—3.2. 1956	$4x$ Alba $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	150	7	7	—	5	2
4.2.—25.2. 1956	$4x$ Grandiosa $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	90	1	1	—	—	1
b) Wiederholung 1957							
7.1.—19.2. 1957	$2x$ Schneewittchen $\cdot 4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa)	180	23	23	1	3	19
7.1.—19.2. 1957	$2x$ Rosa Korb $\cdot 4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa)	180	50	47	3	21	23
7.1.—19.2. 1957	$4x$ Alba $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	180	31	25	—	3	22
7.1.—19.2. 1957	$4x$ Grandiosa $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	180	6	6	—	—	6
c) Ergänzung 1957							
7.1.—19.2. 1957	$2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt) $\cdot 4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa)	180	52	49	3	7	39
7.1.—19.2. 1957	$4x$ - F_1 (Alba \cdot Grandiosa) $\cdot 2x$ - F_1 (Schneewittchen \cdot Rosa Korb ungefüllt)	180	9	8	—	1	7

sie durch die Kombination $2x \cdot F_1 \cdot 4x \cdot F_1$ und reziprok ergänzt. Die Ergebnisse entsprechen denen des Vorjahres. Es fällt dabei auf, daß die Kreuzungen etwas fertiler sind und verhältnismäßig mehr $3x$ -Formen entstehen.

Für die Valenzkreuzungen beider Jahre ist das relativ hohe Auftreten von $4x$ -Formen charakteristisch. Die in diesem Falle üblichen $3x$ -Pflanzen werden in erheblich geringerer Anzahl gebildet, und $2x$ -Formen kommen nur ganz gelegentlich vor. Auf den möglichen Bildungsmodus dieser $2x$ -Pflanzen wird später eingegangen. Die $3x$ -Typen müssen aus reduzierten Gameten entstanden sein und bedürfen keiner weiteren Erklärung. Die $4x$ -Pflanzen sind aus der Verschmelzung von unreduzierten $2x$ -Geschlechtszellen der diploiden Formen mit reduzierten $2x$ -Gameten der polyploiden Typen hervorgegangen. Da die $4x$ -Pflanzen sowohl in der Kreuzungsrichtung $2x \cdot 4x$ wie auch in der Kombination $4x \cdot 2x$ aufgetreten sind, ist der Nachweis erbracht, daß unreduzierte Gameten

gestört zu sein braucht. In Tabelle 3 ist die Samenproduktion von entsprechenden $2x$ - und $4x$ -Typen gegenüber gestellt. Die ermittelte Zahl der keimfähigen Samen zeigt bei der gleichen Anzahl der Kreuzungen eindeutig die Überlegenheit der $4x$ -Formen. In allen drei verglichenen Fällen werden bei den Polyploiden ganz erheblich mehr keimfähige Samen gebildet als bei den Diploiden. Dieses Ergebnis ist besonders wichtig, weil es sich um polyploide Formen handelt, die aus einer Befruchtung von unreduzierten Gameten hervorgegangen sind. Die Polyploidisierung beruht bei *Pr. malacoides* also auf Vorgängen in der Meiosis, weshalb wir sie mit „meiotisch“ entstandene Formen bezeichnen wollen. Bei der üblichen Polyploidisierung durch Colchicin dagegen erfolgt die Verdoppelung in der Mitosis, so daß man dabei von „mitotischen“ Polyploiden sprechen kann (SKIEBE 1956).

Neben diesen Feststellungen, die sich auf die Entstehungsweise der heutigen polyploiden Sorten be-

Tabelle 3. Vergleich der Samenbildung von $2x$ - und $4x$ -Formen.

Versuchsdauer der durchgeführten Kreuzungen	Versuchsglied	Anzahl der behandelten Blüten	Anzahl der keimfähigen Samen
3.1.—3. 2. 1956	$2x$ Schneewittchen	150	2 883
3.1.—3. 2. 1956	· $2x$ F_1 (Schneewittchen · Rosa Korb ungefüllt)		
3.1.—3. 2. 1956	$4x$ Alba	150	16 080
	· $4x$ F_1 (Alba · Grandiosa)		
4.2.—25. 2. 1956	$2x$ Rosa Korb	90	2 871
4.2.—25. 2. 1956	· $2x$ F_1 (Schneewittchen · Rosa Korb ungefüllt)		
4.2.—25. 2. 1956	$4x$ Grandiosa	90	3 784
	· $4x$ F_1 (Alba · Grandiosa)		
3.1.—25. 2. 1956	$2x$ F_1 (Schneewittchen · Rosa Korb ungefüllt)	240	4 631
3.1.—25. 2. 1956	· $2x$ F_1 (Schneewittchen · Rosa Korb ungefüllt)		
3.1.—25. 2. 1956	$4x$ F_1 (Alba · Grandiosa)	240	21 415
	· $4x$ F_1 (Alba · Grandiosa)		

im weiblichen und männlichen Geschlecht auftreten und sich auch befruchten.

Auf Grund dieser experimentellen Ergebnisse läßt sich die Entstehung der seit 40 Jahren in zunehmendem Maße geschaffenen polyploiden Fliederprimeln rekonstruieren. Als man an den verschiedensten Stellen die Züchtung der kleinblütigen *Pr. malacoides* intensiviert, erweiterte sich auch das $2x$ -Material sehr stark. Nach unseren jetzigen Kenntnissen mußten dabei in größeren Beständen vereinzelt $4x$ -Formen durch eine gelegentliche Verschmelzung zweier unreduzierter Gameten auftreten (Tab. 1). Diese $4x$ -Formen sind entweder direkt zu $4x$ -Sorten entwickelt worden oder dienten zur Kreuzung mit kleinblütigen $2x$ -Typen. Aus diesen Valenzkreuzungen gingen dann in erhöhtem Maße erblich stark verschiedene polyploide Pflanzen hervor (Tab. 2). Die Folge davon war, daß aus diesem ausgezeichneten Ausgangsmaterial immer mehr polyploide Sorten gezüchtet werden konnten, die sehr bald auf Grund ihrer vielfältigen Überlegenheit die alten diploiden Sorten verdrängten.

Die Entwicklung bei *Pr. malacoides* zeigt in seltener Eindringlichkeit, wie durch die Züchtung eine diploide Art mit einer geringen Formenmannigfaltigkeit zu einer polyploiden Kulturart mit einer großen Formenmannigfaltigkeit werden kann. Sie lehrt aber auch, daß bei den Polyploiden die Fertilität in keiner Weise

ziehen, sind noch einige andere Ergebnisse erwähnenswert. So ist das Auftreten von $2x$ -Formen nach $2x \cdot 4x$ -Kreuzungen besonders auffällig. Daß es sich bei diesen Formen um ungewollte Selbstungen handelt, kann weitgehend ausgeschaltet werden. Es besteht vielmehr die große Wahrscheinlichkeit, daß die $2x$ -Samen auf apogame Vorgänge zurückzuführen sind, wie sie ERNST (1953) bereits bei anderen Primelarten ebenfalls nach $2x \cdot 4x$ -Kreuzungen nachgewiesen hat. Vor einigen Jahren haben auch wir bei *Pr. malacoides* Hinweise für eine Apogamie gefunden. Nach zahlreichen Bestäubungen von heterozygoten $2x$ -Pflanzen mit artfremdem Pollen entwickelten sich nur wenige Samen. Die daraus entstandenen $2x$ -Pflanzen waren keine Artbastarde und lieferten nach Selbstung entweder völlig homozygote Nachkommen oder spalteten noch weiter auf. Bei den Pflanzen mit der homozygoten Nachkommenschaft ist es leicht vorstellbar, daß sie aus einer Haplo-Diplo-Parthenogenese hervorgegangen sind, während die Pflanzen mit der spaltenden Nachkommenschaft auf eine Diplo-Parthenogenese zurückgeführt werden können.

Ein weiteres auffälliges Ergebnis ist das häufige Auftreten von polyploiden Pflanzen nach Valenzkreuzungen. Dieses Resultat ist nur auf eine besonders starke Beteiligung der unreduzierten Gameten bei der Befruchtung zurückzuführen. Zur besseren Übersicht haben wir die Kreuzungen so geordnet, daß in

Tab. 4 im oberen Teil die gleiche 2x-Mutter und im unteren Teil der gleiche 2x-Vater mit jeweils 2x- und 4x-Partnern kombiniert werden. Schließt man dann von den Chromosomenzahlen der tatsächlich aufgewachsenen Pflanzen auf die zur Befruchtung gekommenen Gameten, dann läßt sich sowohl bei den weiblichen wie auch bei den männlichen Gameten folgendes feststellen: Von den 2x-Müttern Schneewittchen und Rosa Korb kamen, mit dem 2x-F₁ Bastard als Vater gekreuzt, fast nur reduzierte Gameten zur Befruchtung. Bei denselben Müttern treten, mit einer 4x-Form kombiniert, in einem hohen Prozentsatz unreduzierte Gameten in Erscheinung. Ebenso verhält es sich, wenn man den unteren Teil der Tabelle betrachtet. Auch hier ergibt sich bei der Benutzung des 2x-F₁ Bastardes als Vater, daß bei der

der entstandenen Embryonen annehmen. Dabei besteht die Möglichkeit, daß, relativ betrachtet, nach 2x·2x-Bestäubungen die reduzierten, bei Valenzkreuzungen dagegen die unreduzierten Gameten während der Befruchtung im Vorteil sind. Es ist aber auch denkbar, daß sich erst nach der Befruchtung „Konkurrenzbedingungen“ entwickeln. Dann müßten bei 2x·2x-Kreuzungen die Embryonen, die unter Beteiligung von unreduzierten Gameten entstanden sind, kaum lebensfähig sein, während umgekehrt bei den Valenzkreuzungen, die unter Beteiligung von reduzierten Gameten hervorgegangenen Embryonen eine geringere Vitalität besitzen. Schon allein auf Grund der abweichenden Chromosomenzahlen der beiden Gamentypen und der sich daraus ergebenden Valenzverhältnisse bei dem gesamten Befruchtungsvorgang ist sowohl eine unterschied-

Tabelle 4. Ermittelte reduzierte und unreduzierte Gameten bei verschiedenen Kreuzungskombinationen.

Versuchsjahr	Kreuzungskombination ♀ ♂	Anzahl der Kreuzungen	aufgezogene Pflanzen			befruchtete Gameten					
			Anzahl	2x	3x	4x	♀		♂		
							red.	unred.	red.	unred.	
1956	2x Schneewittchen · 2xF ₁	150	2144	2143	—	1	2143	1	2143	1	
1956	2x Schneewittchen · 4xF ₁	150	26	8	—	18	—	18	18	—	**
1957	2x Schneewittchen · 4xF ₁	180	23	1	3	19	3	19	22	—	**
1956	2x Rosa Korb · 2xF ₁	90	2345	2342	1	2	2342	2	2342	2	*
1956	2x Rosa Korb · 4xF ₁	90	1	—	—	1	—	1	1	—	
1957	2x Rosa Korb · 4xF ₁	180	47	3	21	23	21	23	44	—	**
1956	2x Schneewittchen · 2xF ₁	150	2144	2143	—	1	2143	1	2143	1	
1956	4x Alba · 2xF ₁	150	7	—	5	2	1	—	5	2	
1957	4x Alba · 2xF ₁	180	25	—	3	22	25	—	3	22	
1956	2x Rosa Korb · 2xF ₁	90	2345	2342	1	2	2342	2	2342	2	*
1956	4x Grandiosa · 2xF ₁	90	1	—	—	1	1	—	—	1	
1957	4x Grandiosa · 2xF ₁	180	6	—	—	6	6	—	—	6	

** ohne Berücksichtigung der 2x-Pflanzen, die ja wahrscheinlich nicht aus einer Befruchtung hervorgegangen sind.

* ohne Berücksichtigung der 3x-Pflanze, da nicht entschieden werden kann, von welcher Seite die unreduzierte Gamete kam.

Kreuzung mit 2x-Formen fast nur reduzierte Gameten zu einer erfolgreichen Befruchtung kommen. Kombiniert man den 2x-F₁ Bastard dagegen mit 4x-Müttern, dann läßt sich auf Grund der aufgewachsenen Pflanzen wieder auf relativ wenig reduzierte, aber verhältnismäßig viel unreduzierte Gameten schließen. Diese Betrachtung bestätigt erneut, daß im weiblichen und männlichen Geschlecht neben reduzierten auch immer einige unreduzierte Gameten gebildet werden. Bei Kreuzungen innerhalb der Valenz 2x kommen von beiden Eltern neben den zahlreichen reduzierten nur ganz gelegentlich einige unreduzierte Gameten zu einer erfolgreichen Befruchtung, so daß vor allen Dingen 2x- und nur vereinzelt 3x- oder sogar 4x-Pflanzen entstehen. Bei Valenzkreuzungen dagegen verschmelzen von den diploiden Eltern im allgemeinen mehr unreduzierte als reduzierte Gameten erfolgreich, so daß hier neben einigen 3x-Pflanzen relativ viele 4x-Pflanzen gebildet werden. Diese Befruchtungsergebnisse können nicht auf einer unterschiedlichen Bildung von unreduzierten Gameten beruhen, da die Gameten bereits vor der Kreuzung entstehen und dieselben 2x-Eltern sowohl für die Kombination mit 2x- wie auch mit 4x-Partnern benutzt wurden. Man muß deshalb entweder eine unterschiedliche Befruchtung der gebildeten reduzierten und unreduzierten Gameten oder eine differenzierte Vitalität

liche Verschmelzung der gebildeten Gameten wie auch eine differenzierte Vitalität der entstandenen Embryonen möglich. Es ist sogar denkbar, daß beide Erscheinungen gleichzeitig wirksam werden.

Der Grad des Auftretens von polyploiden Pflanzen nach Valenzkreuzungen scheint außerdem noch von Außenbedingungen und dem jeweiligen Idiotyp des Kreuzungspartners abzuhängen. In Tabelle 4 fällt auf, daß dieselbe Kreuzungskombination 1956 und 1957 durchgeführt in den einzelnen Jahren einen unterschiedlichen Anteil von 4x-Pflanzen zeigt. Den Einfluß des Idiotyps erkennt man daran, daß derselbe Vater mit zwei verschiedenen Müttern im gleichen Jahr gekreuzt eine unterschiedliche Anzahl von 4x-Pflanzen ergibt.

Faßt man alle bisherigen Ergebnisse zusammen, so können wir daraus schließen, daß die Erfolge bei der Polyploidiezüchtung von *Pr. malacoides* zu einem großen Teil auf der „meiotischen“ Entstehung dieser polyploiden Formen beruhen. Es müssen dabei Vorgänge während der Gametenbildung und der Befruchtung wirksam werden, die bei einer „mitotischen“ Entstehungsart in dieser Form nicht möglich sind. NAWASHIN hat bereits 1926 auf einen unterschiedlichen Wert von „mitotisch“ und „meiotisch“ entstandenen polyploiden Formen hingewiesen. Auch EIGSTI und DUSTIN (1955) erwähnen ausdrücklich, daß in der Natur die zufällige Verdoppelung der Chromosomenzahl weit-

gehend auf gametische Vorgänge zurückzuführen ist, während die experimentelle Chromosomenverdopplung auf der Behandlung von somatischen Geweben mit Colchicin beruht. Die Autoren halten diesen Unterschied für wichtig und schlagen deshalb vor, man sollte beide Entstehungsweisen vergleichen, wo immer es möglich ist. GREENLEAF (1941, 1942) hat bereits einen Vergleich zwischen „mitotisch“ und „meiotisch“ entstandenen allopolyploiden Formen in der Gattung *Nicotiana* durchgeführt. Die auf „meiotischem“ Wege entstandene 4x-allopolyploide Form war in beiden Geschlechtern fertil, während die auf „mitotischem“ Wege hergestellten 4x-Allopolyploiden weiblich steril waren.

Die Art der Entstehung polyploider *Pr. malacoides*-Sorten scheint kein Sonderfall zu sein. So hatte beispielsweise der Anbau des ebenfalls fremdbefruchtenden Alpenveilchens (*Cyclamen persicum* MILL.) um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts im Vergleich zu heute nur eine geringe Bedeutung. Die Blüten waren für eine Zierpflanze zu klein und die Variabilität zwischen den Sorten zu gering. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts bekam die Cyclamenzucht durch „spontan“ entstandene Gigastypen einen starken Auftrieb (SCHNEIDER u. MAATSCH 1950). GLASAU (1939/1940) nimmt an, daß es sich bei den ersten großblütigen Formen um polyploide Pflanzen gehandelt hat. Darauf deutet vor allem auch die Tatsache, daß unsere heutigen Cyclamensorten fast ausschließlich großblütig und in der Mehrzahl polyploid sind (HEITZ 1926; GLASAU 1939/1940; KAPPERT 1941). Diese Polyploiden entstanden wahrscheinlich ebenfalls aus unreduzierten Gameten wie die heutigen Primeltypen (vgl. S. 357). Dafür sprechen auch die Ergebnisse von WELLENSIEK (1955). Er hat nach Valenzkreuzungen zwischen 2x- und 4x-Formen einen nur geringen Samenansatz erzielt und aus diesen wenigen Samen neben einigen 3x- in der Mehrzahl 4x-Pflanzen erhalten. WELLENSIEK deutet die Entstehung der 4x-Pflanzen mit der Befruchtung einer weiblichen unreduzierten (bzw. reduzierten und wieder duplizierten) 2x-Gamete mit einer männlichen reduzierten 2x-Gamete.

Die hier kurz angedeutete Entstehungsart der polyploiden *Cyclamen persicum* sowie die Analyse der züchterischen Entwicklung bei *Pr. malacoides* zeigen die große Bedeutung der unreduzierten Gameten, die vor allen Dingen nach Valenzkreuzungen zu wertvollen polyploiden Sorten geführt haben. Nach unserer Meinung sollten deshalb Valenzkreuzungen auch bei anderen Arten in der Polyploidiezüchtung bewußt angewandt werden.

Die großen züchterischen Erfolge bei *Pr. malacoides* zeigen auch, daß man bei der Züchtung von Kulturpflanzen, wie es BECKER (1954) fordert, von einer evolutionistischen Betrachtungsweise ausgehen muß. Dazu gehört vor allen Dingen eine intensive Berücksichtigung der befruchtungsbiologischen Phänomene. Wir haben „bei den Polyploiden die glückliche Gelegenheit, das Zusammenspiel genetischer und fortpflanzungsbiologischer Momente bei der Evolution experimentell analysieren zu können“ (BECKER 1954).

Zusammenfassung

1. Die Entstehung der polyploiden *Primula malacoides*-Sorten wurde analysiert.

2. In den Samenanlagen und Antheren entstehen zu einem kleinen Prozentsatz unreduzierte Gameten.

3. Bei den Kreuzungen von 2x-Formen kommt es ganz gelegentlich zur Befruchtung von unreduzierten Gameten, aus denen 3x- und 4x-Pflanzen entstehen.

4. Bei Valenzkreuzungen zwischen 2x- und 4x-Pflanzen entwickeln sich nur wenige Samen, aus denen neben einigen 3x-Formen zu einem relativ hohen Prozentsatz 4x-Typen hervorgehen.

5. Polyploide Sorten, die auf eine Befruchtung von unreduzierten Gameten zurückzuführen sind, übertreffen in ihrem züchterischen Wert und in ihrer Samenproduktion die entsprechenden diploiden Sorten.

Mein erster Dank gilt Herrn Professor Dr. BECKER für seine stete Förderung der Arbeit durch seine anregenden Diskussionen und die in großzügiger Weise zur Verfügung gestellten Arbeitsbedingungen. Herrn Saatzuchtleiter VOGEL danke ich sehr für seine mir bereitwilligst mitgeteilten züchterischen Erfahrungen. Besonders aber danke ich ihm, daß er mir Einsicht in seine Zuchtbücher gewährte.

Schließlich gilt mein Dank den technischen Assistentinnen der Abteilung für ihre gewissenhafte Hilfe bei den Versuchen, vor allem Frau Stein.

Literatur

1. BECKER, G.: Problematik der Pflanzenzüchtung. Berichte und Vorträge der Dtsch. Akad. d. Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin I/1953, 37—59 (1954).
2. BÖHNERT, E.: Züchterfolge bei der Fliederprimel. Der Züchter 8, 21—24 (1936).
3. BÖHNERT, E.: Zwanzig Jahre Züchtarbeit an *Primula malacoides*. Gartenwelt 49, 296—298 (1949).
4. BÖHNERT, E. und E. MÜHLENDYCK: Die züchterische Entwicklung der *Primula malacoides* FRANCHET. Technische Universität Berlin-Charlottenburg Festschrift zur 50. Wiederkehr der Verlegung der Höheren Gartenbaulehranstalt von Wildpark nach Dahlem, 7—18 (1953).
5. EIGSTI, O. J. und P. DUSTIN: Colchicine — in Agriculture Medicine Biology and Chemistry. The Iowa State College Press, Ames, Iowa U. S. A. 1955.
6. ERNST, A.: Muttergleiche Nachkommen nach interspezifischen Kreuzungen bei Blütenpflanzen. Experientia 9, 7—16 (1953).
7. GLASAU, F.: Monographie der Gattung *Cyclamen* auf morphologisch-cytologischer Grundlage. Planta 30, 507—550 (1939/40).
8. GREENLEAF, W. H.: Sterile and fertile Amphidiploids: Their possible Relation to the Origin of *Nicotiana tabacum*. Genetics 26, 301—324 (1941).
9. GREENLEAF, W. H.: Genic sterility in tabacum-like amphidiploids of *Nicotiana*. Journ. of Genetics 43, 69—96 (1942).
10. HEITZ, E.: Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Größe und Form im Pflanzenreich I. Zeitschr. f. Bot. 18, 625—681 (1926).
11. KAPPERT, H.: Die Bedeutung der Polyploidie in der Cyclamenzüchtung. Der Züchter 13, 106—114 (1941).
12. KATTERMANN, G.: Cytologische Feststellungen bei *Primula malacoides*. I. Mitteilung. Die diploiden Rassen. Gartenbauwissensch. 9, 120—134 (1934 a).
13. KATTERMANN, G.: Die cytologischen Verhältnisse bei *Primula malacoides*. II. Mitteilung. Die tetraploiden Pflanzen. Gartenbauwissensch. 9, 159—174 (1934 b).
14. KOBEL, F.: Über eine tetraploide (Gigas) Form von *Primula malacoides*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 36, 25—26 (1927).
15. KOBEL, F., F. Camenzind und F. SCHÜTZ: Züchtungsversuche mit *Primula malacoides* FRANCHET. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 47, 284—318 (1937).
16. MEIJER, G. L.: Een halve eeuw *Primula malacoides*. Vakblad voor de Bloemisterij 22, 288—289 (1957).
17. MÖHRING, H. K.: Topfprimeln. Verl. Dtsch. Gärtnerbörse Aachen 1949.
18. NAWASHIN, M.: Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. wiss. Biol. Abtlg. B Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anatomie 4, 171—215 (1926).
19. SCHNEIDER, F., und R. MAATSCH: *Cyclamen*. 3. Aufl. Berlin, Verlag P. Parey 1950.
20. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. Der Züchter 26, 353—363 (1956).
21. WELLENSIEK, S. J.: The genetics of diploid-tetraploid and reciprocal *cyclamen* crosses. Der Züchter 25, 229—230 (1955).