

Aus dem Botanischen Institut der Universität zu Köln

Über die Bedeutung genetischer Untersuchungen an kältebedürftigen Pflanzen für die Aufklärung von Vernalisationserscheinungen*

Von KLAUS NAPP-ZINN

Mit 4 Abbildungen

I. Einleitung

Ein tieferes physiologisches Verständnis der Vernalisationsvorgänge¹⁾ wird nur als Frucht sorgfältiger stoffwechselanalytischer Untersuchungen zu erwarten sein. Solche Untersuchungen, etwa seit 1933 in verschiedenen Ländern hin und wieder in Angriff genommen, haben aber bis heute noch zu keinem befriedigenden Resultat geführt. Zwar ist es in den letzten Jahren gelungen, einzelne kältebedürftige Pflanzen auch ohne Vernalisation durch die Anwendung von Gibberellinen zum Blühen zu bringen (A. LANG hatte 1956 darüber erstmals berichtet); doch sind die Hoffnungen, von hier aus einen leichten Zugang zu der stoffwechselphysiologischen Seite des Vernalisationsproblems zu finden, aus Gründen, die an dieser Stelle nicht näher erörtert werden sollen, nicht sehr groß. Und das wenige, was man in physiologisch-chemischer Hinsicht über die Vernalisationserscheinungen weiß, steht zu unseren rein entwicklungsphysiologischen Kenntnissen wohl in einem bedauerlichen Mißverhältnis, nicht aber in einer solchen Beziehung, die eine Interpretation im Hinblick auf mögliche Kausalzusammenhänge sehr aussichtsreich erscheinen ließe.

Es überrascht deshalb nicht, daß die Ergebnisse von Vernalisations-, Anti-, De- und Revernalisationsversuchen, wenn überhaupt, dann ganz formal interpretiert werden, etwa in der Weise, daß man aus dem Verhalten der Versuchspflanzen auf reversible und irreversible Teilabschnitte des Vernalisationsprozesses, auf Vorgänge mit größeren oder kleineren Temperaturkoeffizienten oder auf thermostabile und thermolabile Zwischenstufen schließt (einen kleinen Überblick über solche Deutungen gibt PURVIS 1961). In dieser Situation wird noch vielfach übersehen, daß genetische Untersuchungen wertvolle Indizien für die Richtigkeit solcher Vorstellungen liefern können. Derartige Untersuchungen über die genetischen Grundlagen des Sommer- und des Wintertypus, an denen sich auch E. SCHIEMANN in früheren Jahren beteiligt hat, sind hauptsächlich an Kulturpflanzen (und größtenteils unter züchterischen Gesichtspunkten) durchgeführt worden. Einige ihrer Ergebnisse für die „Theorie der Vernalisation“ fruchtbar zu machen, soll auf den folgenden Seiten versucht werden.

II. Zahl der beteiligten Faktoren

Im Plasmon lokalisierte Faktoren hat bislang offenbar nur MICHAELIS 1939 (bei Kreuzungen von *Epilobium*-Arten) angenommen. In allen anderen Fällen

gab es keinen Anlaß, extranukleäre Vererbung des Kältebedürfnisses zu vermuten. Hinsichtlich der Zahl, der Epistasie- und Dominanzverhältnisse der beteiligten Gene differieren jedoch selbst die bei ein und derselben Pflanzenart gewonnenen Resultate ganz erheblich — je nach dem, welche Sorten oder Rassen analysiert worden sind.

Fassen wir zunächst die Anzahl der fraglichen Faktoren ins Auge! Hier ist vorweg zu bedenken, daß sich manche in Betracht kommenden Gene nur unter bestimmten Temperatur- und Lichtbedingungen manifestieren und daß es bisher noch in keinem Falle möglich gewesen ist, zu entscheiden, ob nicht in einem Chromosom bzw. in einer Koppelungsgruppe mehrere der fraglichen Gene enthalten sind. In Tab. 1

Tabelle 1. Mindestzahl der das Kältebedürfnis von Spät-Sommerannuellen, Winterannuellen und Zweijährigen kontrollierenden Gene.

Objekte	Mindestzahl der beteiligten Gene	Autoren
<i>Triticum vulgare</i>	1	v. TSCHERMAK 1923
„ „	1 bzw. 2	COOPER 1923
„ „	2	AAMODT 1923, 1927; NILSSON-LEISSNER 1925; AVAKJAN 1948-49; KUSPIRA und UNRAU 1957; MORRISON 1960 ¹
„ „	1—3	AUSEMUS 1956; DANTUMA 1958; KNOTT 1959
„ „	ca. 3	LEWICKI 1927 a, b
<i>Hordeum sativum</i>	1	v. TSCHERMAK 1923, 1927; SCHIEMANN 1925; RUPPERT 1925; TOCHTUEV 1940
„ „	2	GAINES 1917; KUKKUCK 1930, 1933 a, b
„ „	2 bzw. 3	HEHN 1948
„ „	3	TAKAHASHI und YASUDA 1956, 1957
„ „	bis zu 6	GREBENNIKOV 1935 a, b
<i>Secale cereale</i>	1	v. TSCHERMAK 1901, 1923; PURVIS 1939
<i>Hyoscyamus niger</i>	1	CORRENS 1903, 1904; MELCHERS 1936, 1937
<i>Melilotus albus</i>	1	H. B. SMITH 1927
<i>Arabidopsis thaliana</i>	1	HÄRER 1950
„ „	2 ²	NAPP-ZINN 1957 a; DIERKS 1958

¹ Eventuell mehr als 2 Gene, Signifikanz unsicher.

² Außerdem schwächer wirkende Zusatzgene angenommen.

* Frau Prof. Dr. E. SCHIEMANN zur Vollendung des 80. Lebensjahres gewidmet.

¹ Unter Vernalisation verstehen wir die Herbeiführung der Blühreife unter der Einwirkung von Kälte, unter Blühreife dasjenige Entwicklungsstadium der Pflanze, in dem eine letzte Voraussetzung für die Blütenbildung (z. B. Langtagexposition) erfüllt werden muß, wenn die betreffende Pflanze zur Blütenanlage übergehen soll.

(die natürlich absolut keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt) sind daher nur Mindestzahlen dieser Gene enthalten. Beim Betrachten dieser Tabelle fällt auf, daß bei den dort genannten Zweijährigen¹ (*Hyos-*

¹ Nachstehend werden folgende Symbole und Abkürzungen verwendet werden: ⊙ = zweijährig; ⊚ = einjährig; sa = sommerannuell; wa = winterannuell.

cyamus und *Melilotus*) sowie bei *Secale* nur je 1 ein Kältebedürfnis auslösendes Gen gefunden worden ist. Dabei ist zu beachten, daß die Zahlenangabe für Roggen sich auf den genetischen Vergleich von Petkuser Sommer- und Winterroggen stützt; dieser aber ist aus jenem in den 1890er Jahren offenbar durch Mutation eines Gens hervorgegangen (HILLMANN 1910). Für die drei übrigen Arten, von denen Gerste und Weizen besonders gründlich untersucht worden sind, wurden beim Vergleich bestimmter Sorten oder Rassen Unterschiede in bis zu 3 (*Triticum*, *Arabidopsis*) oder gar in bis zu 6 Genen (*Hordeum*)¹ gefunden. Inwieweit es sich bei den in verschiedenen Kreuzungen in ein und derselben Species manifest gewordenen Genen um dieselben Faktoren handeln kann oder um verschiedene Faktoren handelt, wird sich wenigstens teilweise zeigen, wenn wir auf die Dominanz- und Epistasieverhältnisse dieser Gene zu sprechen kommen. Hier interessiert uns allein die Tatsache, daß am Zustandekommen des Kältebedürfnisses in einer Reihe von Fällen (wozu u. a. auch *Lobium*-, *Beta*- und *Brassica*-Arten zu zählen sind) mehrere Gene verantwortlich sind, von denen jedes einzelne (soweit durch Vernalisationsversuche geprüft) ein bestimmtes Kältebedürfnis bewirkt, sofern es sich nicht um Inhibitorgene handelt, deren „anderes“ Allel Gene, die ein Kältebedürfnis bewirken, nicht zur Wirkung kommen läßt. Faktoren, die wie bei Strubes Rotem Schlanstedter Sommerweizen nur ein geringes Kältebedürfnis bewirken, sind dabei außer acht gelassen.

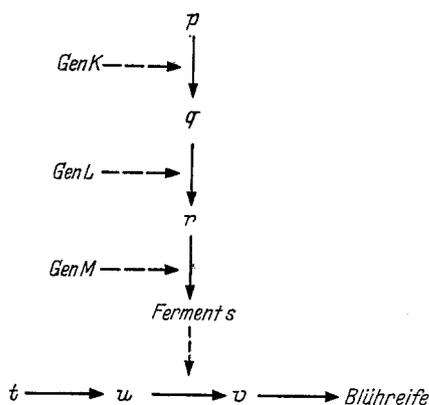


Abb. 1. Schema für die Annahme, daß alle „Vernalisations-Gene“ (*K*, *L*, *M*) mittelbar den gleichen Teilabschnitt des zur Blühreife führenden Prozesses kontrollieren. Liegt das „kältebedürftige Allel“ der Gene *K*, *L*, *M* vor, so entsteht das Ferment *s* nur bei oder nach Vernalisation. Mit der Groß- und Kleinschreibung hier und in Abb. 2 soll nichts über Dominanz-Verhältnisse gesagt werden.

Ist nun aber das Vernalisationsbedürfnis plurifaktoriell kontrolliert, so erhebt sich die Frage nach den Ansatzpunkten der verschiedenen Gene. Hierbei kommen vor allem zwei Möglichkeiten in Betracht: Einmal erscheint es denkbar, daß alle beteiligten Faktoren jeweils (mittelbar) auf denselben Biosynthese- (oder Dissimilations-)Schritt einwirken, etwa in der Weise, daß alle diese Gene zunächst an der Entstehung eines Ferments mitwirken, das seinerseits einen Abschnitt des zur Blühreife führenden Prozesses katalysiert (Schema Abb. 1; vgl. HOROWITZ und LEUPOLD 1951). Andererseits kann man sich vorstellen, daß jedes dieser Gene einen anderen in den Weg zur Blühreife einge-

¹ Die Arbeiten von GREBENNIKOV, in denen bis zu 6 Gene für das Kältebedürfnis von *Hordeum* verantwortlich gemacht werden, waren mir leider unzugänglich und müssen daher im folgenden unberücksichtigt bleiben.

schalteten Biosynthese- (oder Dissimilations-)Schritt kontrolliert (Schema Abb. 2). Diese Alternative läßt sich augenblicklich nicht entscheiden; möglicherweise ist sie auch — infolge unzutreffender Vorstellungen von der Blühreife — falsch gestellt. Wie dem aber auch sei — zu der Annahme, daß diese Gene verschiedene Einzelreaktionen kontrollieren, berechtigt

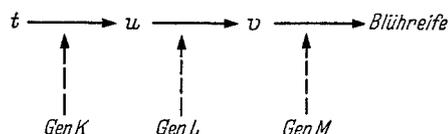


Abb. 2. Schema für die Annahme, daß die „Vernalisations-Gene“ verschiedene Teilabschnitte des zur Blühreife führenden Prozesses kontrollieren. Liegt das „kältebedürftige Allel“ der Gene *K*, *L*, *M* vor, so wird die Blühreife durch Vernalisation herbeigeführt.

nicht nur alles das, was im Zusammenhang mit der Ein-Gen-ein-Ferment-Hypothese bekannt geworden ist (vgl. HOROWITZ und LEUPOLD 1951 sowie ANFINSEN 1959, S. 36), sondern auch die Tatsache, daß diese Gene ein unterschiedliches Epistasie- und Dominanzverhalten zeigen, worauf wir nunmehr unser Augenmerk richten wollen.

III. Dominanzverhältnisse der beteiligten Faktoren

Eine durchaus behelfsmäßige Übersicht über Dominanz- und epistatische Wirkung der für das Vernalisationsbedürfnis verantwortlichen Gene wird in Tabelle 2 zu geben versucht. Die entscheidende und zugleich die problematischste Spalte dieser Tabelle ist diejenige mit der Überschrift „Allele kältebedürftiger Kreuzungspartner bzw. Kreuzungsnachkommen (vergleichen mit nicht kältebedürftigen)“. Zur Erläuterung dieser Spalte ist folgendes vorzuschicken:

1. Die in dieser Spalte gegebenen Interpretationen von Kreuzungsergebnissen rühren nicht unbedingt von den in der letzten Spalte genannten Autoren her. Sollte ein gewisses Maß von Übersichtlichkeit erreicht werden, so mußte bis zu einem gewissen Grade generalisiert werden.

2. Diese Generalisierung bezieht sich zunächst auf die Gensymbole. Man kann leicht feststellen, daß hier auf die auch von MELCHERS und LANG benutzten Symbole *S/s* und *I/i* zurückgegriffen wird: Nur *Sii* ist *wa*; denn *ss* ist epistatisch in bezug auf *ii* und *I* epistatisch über *S*. Daraus ergibt sich ein F_2 -Spaltungsverhältnis von

- 3 sa : 1 wa (Weizen und Gerste in Tabelle 2, jeweils 1. Zeile)
aus der Kreuzung $SSII (= sa) \times SSii (= wa)$,
13 sa : 3 wa (Weizen und Gerste in Tabelle 2, jeweils 2. Zeile)
aus der Kreuzung $ssII (= sa) \times SSii (= wa)$
oder $SSII (= sa) \times ssii (= sa)$,
1 sa : 3 wa (Weizen und Gerste in Tabelle 2, jeweils letzte Zeile)
aus der Kreuzung $ssii (= sa) \times SSii (= wa)$.

3. In der Tabelle sind nur diejenigen Gene vermerkt, die sich in bestimmten Kreuzungen tatsächlich manifestiert haben. Wenn also z. B. für *Triticum* in der 1. Zeile nur unter *ii-hk* ein + steht, so wird dabei im Hinblick auf die übrigen bei Weizen erhobenen Befunde stillschweigend angenommen, daß beide Kreuzungspartner im Besitz des Gens *S* übereinstimmen.

4. Bei der Anlegung der Tab. 2 wurde angestrebt, mit einer möglichst geringen Zahl verschiedener Gene auszukommen. Die Generalisierung betrifft deshalb auch die entwicklungsphysiologischen Genwirkungen selbst. So erscheint in dieser Tabelle das Gen *U* als für das große Kältebedürfnis zweijähriger *Hyoscyamus*-Pflanzen ebenso verantwortlich wie für das geringfügige Vernalisationsbedürfnis gewisser spät-sommerannueller *Arabidopsis*-Rassen. Die Gleichartigkeit bestimmter Gene bei nicht

Tabelle 2. Dominanz- und Epistasieverhältnisse von für das Vernalisationsbedürfnis verantwortlichen Genen.

Objekte	dominant in F ₁	Spaltungs- verhältnis in F ₂	Allele kältebedürftiger Kreuzungspartner bzw. Kreuzungsnachkommen (verglichen mit nicht kältebedürftigen)						Autoren
			hh	ii	kk	S.	T.	U.	
<i>Triticum vulgare</i>	Sommertyp	3 sa : 1 wa		+					COOPER 1923; KUSPIRA und UNRAU 1957
„ „	Sommertyp	13 sa : 3 wa		+			+		COOPER 1923
„ „	Sommertyp	15 sa : 1 wa	+	+					AVAKJAN 1948/49
„ „	Sommertyp	15 sa : 1 wa	+	+					AAMODT 1923, 1927; NILSSON-LEISSNER 1925; MORRISON 1960
„ „	Wintertyp	1 sa : 3 wa					+		v. TSCHERMAK 1923
<i>Hordeum sativum</i>	Sommertyp	3 sa : 1 wa		+					v. TSCHERMAK 1923, 1927; SCHIEBMANN 1925; RUPPERT 1925; TOCHTUJEV 1940
„ „	Sommertyp	13 sa : 3 wa		+			+		GAINES 1917; KUCKUCK 1930, 1933 a, b; LI 1932; GREBENNIKOV 1935 a, b; CHODKOV 1941; HEHN 1948
„ „	Sommertyp	15 sa : 1 wa	+	+					HEHN 1948
„ „	Sommertyp	63 sa : 1 wa	+	+	+				HEHN 1948
„ „	Sommertyp	61 sa : 3 wa		+	+		+		TAKAHASHI und YASUDA 1956, 1957
„ „	Wintertyp	1 sa : 3 wa					+		TOCHTUJEV 1940
<i>Secale cereale</i>	Sommertyp	3 sa : 1 wa		+					v. TSCHERMAK 1901, 1923; PURVIS 1939
<i>Hyoscyamus niger</i>	⊙	1 ⊙ : 3 ⊙						+	CORRENS 1903, 1904; MELCHERS 1936, 1937; SARKAR 1958
<i>Melilotus albus</i>	⊙	3 ⊙ : 1 ⊙		+					H. B. SMITH 1927
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Spätblüher							+	HÄRER 1950
„ „	Spätblüher							+	DIERKS 1958
„ „	Sommertyp		+						LAIBACH 1943
„ „	Wintertyp						+		LAIBACH 1943
„ „	Wintertyp		+				+	+	NAPP-ZINN unveröffentlicht

hh, ii, kk, S., T. und U. bewirken Kältebedürfnis; H., I., K., ss, tt und uu bewirken kein Kältebedürfnis. H und U sind unter bestimmten Bedingungen unvollständig dominant, I und K epistatisch über S, ss epistatisch über ii und kk, T epistatisch über hh und H, uu epistatisch über T. Kreuze in liegenden Rechtecken bedeuten, daß nichts darüber gesagt wird, in welche der Spalten das Kreuz gehört, über die sich das Rechteck erstreckt.

¹ und 1—2 weitere Gene

miteinander kreuzbaren Arten läßt sich ohnedies genetisch nicht nachweisen.

Nach diesen Vorbemerkungen über die Form der Tab. 2 ist nach ihrem Inhalt zu fragen. Fürs erste haben wir zwei Gruppen von Genen zu unterscheiden. Bei der einen Gruppe (hh, ii, kk) wird das Kältebedürfnis durch das rezessive Allel der fraglichen Gene bewirkt, bei der anderen Gruppe (S, T, U) dagegen jeweils durch das dominante Allel. Einer weitverbreiteten Vorstellung zufolge (die z. B. auch PARDEE, JACOB und MONOD 1959 voraussetzen) pflegt ein dominantes Allel die Entstehung einer bestimmten Substanz zu bewirken, deren Entstehung bei alleiniger Anwesenheit des rezessiven Allels unterbleibt. Trifft diese Vorstellung zu, so könnte man etwa annehmen, daß die Allele H, I und K die Bildung eines oder mehrerer Blühhormone (oder Blühhormonvorstufen) bewirken, die bei alleiniger Gegenwart des rezessiven Allels nicht ohne Vernalisation entstehen.¹ Umgekehrt könnte man vermuten, daß S, T und U die Synthese eines oder mehrerer Blühhemmstoffe oder ihrer Vor-

¹ Einen Hinweis auf die Richtigkeit dieser Überlegung geben Beobachtungen von SEARS (1954) an aneuploiden Exemplaren des (schwach kältebedürftigen) „Chinese Spring“-Weizens, dessen Chromosom XVIII nach KUSPIRA und UNRAU (1957) ein — wohl unvollständig — dominantes Gen für „Sommertyp“ enthält: Monosome Exemplare mit nur einem Chromosom XVIII pro Zelle blühten spät, disome (mit zwei Chromosomen XVIII) zur normalen Zeit und tetrasome noch früher.

stufen vermitteln, die bei Vernalisation schneller verschwinden, als sie neu gebildet werden, und deren Produktion bei alleiniger Gegenwart der betreffenden rezessiven Allele gleichfalls unterbleibt.

Bemerkenswert ist nun, daß bei allen Pflanzen, von denen eine größere Anzahl von Rassen bzw. Sorten untersucht wurden (*Hordeum*, *Triticum*, *Arabidopsis*), Gene beider Gruppen gefunden worden sind. Beruht im Falle der Gene S, T, U das Vernalisationsbedürfnis auf einer Blühhemmung und der Vernalisationseffekt somit auf einer Enthemmung — und beruht im Falle der Gene hh, ii und kk das Vernalisationsbedürfnis auf dem Fehlen eines Blühhormons, der Vernalisationseffekt aber auf der Bildung dieses Hormons oder seiner Vorstufen, so gibt es bei den genannten Arten Linien oder Individuen, für die diese beiden Möglichkeiten zugleich zutreffen.

Die von v. DENFFER (1950) aufgeworfene Frage „Blühhormon oder Blühhemmung?“ würde demnach, wenigstens im Hinblick auf die genetischen Grundlagen der Vernalisation, die Antwort „Blühhormon und Blühhemmung“ finden können¹. Damit würde freilich nur eine Erkenntnis ausgesprochen, die schon Eingang in Lehrbücher gefunden hat, daß nämlich

¹ Nach Abschluß des Manuskripts dieser Veröffentlichung wurden mir die Arbeiten von DE LINT (1960) und BEST (1960) bekannt, die bezüglich des Photoperiodismus auf anderen Wegen zu derselben Auffassung kommen.

jeder entwicklungsphysiologische Prozeß von fördernden und hemmenden Vorgängen beeinflußt werde. Zugleich würde damit aber auch bis zu einem gewissen Grade verständlich, wieso bei der Pfropfung blühreifer Reiser auf vernalisationsbedürftige Unterlagen im einen Falle (VÖCHTING 1892: *Beta vulgaris*) eine Blühhemmung von der Unterlage auf das Reis, im anderen Falle (MELCHERS 1936, 1937: *Hyoscyamus niger*) eine Blühförderung vom Reis auf die Unterlage übertragen werden konnte. Denn daß bei *Hyoscyamus* laut Tabelle 2 das Kältebedürfnis in den untersuchten Fällen von einem dominanten Allel verursacht wurde, von welchem nach dem zuvor Gesagten die Bildung eines Hemmstoffes zu erwarten wäre, schließt nicht das Vorhandensein anderer Gene aus, die die Entstehung eines bei der Pfropfung übertragbaren Blühimpulses bewirken, wogegen der postulierte Hemmstoff in dem blühreifen Reis nicht bzw. nicht mehr vorhanden gewesen sein dürfte (denn, wie oben erläutert, dürfte bei der doppelt rezessiven \ominus *Hyoscyamus*-Form kein Hemmstoff gebildet worden sein, und bei einem vernalisierten \ominus *Hyoscyamus*-Reis sollte der Hemmstoff bei der Kältebehandlung verschwunden sein). Ob es nun bei solchen Transplantationen zu einer Blühförderung beim (noch) kältebedürftigen Pfropfpartner oder zu einer Blühhemmung beim nicht (mehr) kältebedürftigen Partner kommt, könnte wenigstens zum Teil vom Mengenverhältnis des „Blühhormons“ und des Hemmstoffes abhängen.

Natürlich wäre es reizvoll, an diesem Punkt Betrachtungen über die chemische Natur der blühfördernden und blühhemmenden Stoffe anzustellen. Solche Überlegungen haben allerdings keine Grundlage in den bisherigen genetischen Befunden. So sei im Hinblick auf v. DENFFERS Blühhemmungshypothese (1950) nur gesagt, daß gewiß in manchen Fällen Wuchsstoffe bei der Blütenbildung eine Rolle spielen, daß aber zwischen Vernalisationserscheinungen und Wuchsstoffhaushalt bislang keine einheitliche Beziehung festgestellt werden konnte (vgl. NAPP-ZINN 1957 d). Die von v. DENFFER in diesem Zusammenhang angeführte Devernalisation kann auch unter Bedingungen erfolgen, unter denen eine gesteigerte Wuchsstoffproduktion zumindest fraglich erscheinen muß. Auch Stabilisationserscheinungen (vgl. PURVIS und GREGORY 1952, NAPP-ZINN 1957 c, 1960) dürften bei Zugrundelegung der Wuchsstoffhypothese zu weiteren Annahmen zwingen.

IV. Epistasieverhältnisse der beteiligten Faktoren

Eine Fülle von Problemen werfen natürlich auch die in Tab. 2 angedeuteten Epistasie- und Hypostasie-Erscheinungen auf. Die am häufigsten wiederkehrende Beziehung ist diejenige zwischen den Genpaaren S/s und I/i , die bislang nur bei Weizen und Gerste nachgewiesen zu sein scheint und die in der Legende zu Tab. 2 mit den Ausdrücken von TAKAHASHI und YASUDA (1956, 1957) erläutert ist (daß diese Autoren sich anderer Gensymbole bedienen, tut nichts zur Sache). Ebenso gut, vielleicht noch besser, kann man mit GAINES 1917 (vgl. MELCHERS und LANG 1948) sagen, daß es ein Gen gibt, dessen dominante Form (S) ein Kältebedürfnis bewirkt, und ein anderes, dessen dominante Form (I) die S -Wirkung unterdrückt. Ebenso wie I verhält sich dann auch K . Führt S nach dem oben Gesagten zur Bildung eines Blühhemmstoffes, so kann man sich z. B. vorstellen, daß I und K die Zerstörung von Zwischenprodukten der Hemmstoffsynthese bewirken (vgl. Schemata Abb. 3), wenn man

die genannten Faktoren sämtlich auf ein Reaktionssystem beziehen will.

Bei dieser Art der Interpretation würden I und K allerdings nicht die Bildung von Blühhormonvorstufen, sondern den Abbau von Vorstufen eines Blühhemmstoffes kontrollieren, so daß, aufs Ganze gesehen, entsprechend v. DENFFERS Vorstellungen die Blühhemmung im Vordergrund stehen würde¹. Einer solchen

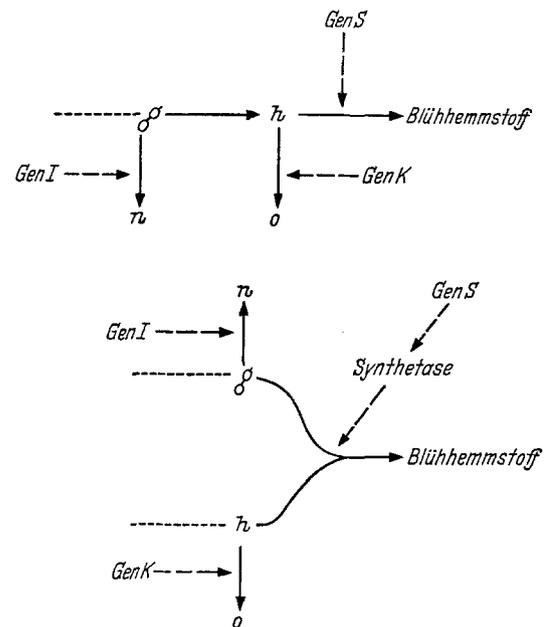


Abb. 3. Diese Schemata erläutern zwei Möglichkeiten, wie die Epistasie von I und K über S zustande kommen könnte.

Blühhemmungshypothese für Weizen, Gerste und Roggen widersprechen auch nicht die spärlichen stoffwechselphysiologischen Befunde (im weitesten Sinne): Der O_2 -Bedarf der Vernalisation (GREGORY und PURVIS 1938, Winterroggen) kann bedeuten, daß der Hemmstoff oxydativ beseitigt wird. Hierzu würde auch passen, daß der respiratorische Quotient von Wintergetreide-Embryonen und -Karyopsen bei vernalisierenden Temperaturen erheblich unter 1 liegt, wenn nicht bei entsprechenden Sommerformen ganz ähnliche Verhältnisse herrschten (NAPP-ZINN 1954). Daß die herkömmlichen Atmungsgifte die Vernalisation von Winterroggen nicht nennenswert beeinträchtigen (PURVIS 1961, NAPP-ZINN unveröff.), könnte darauf beruhen, daß die Oxydation des Hemmstoffes von einer spezifischen Oxydase katalysiert wird. Dagegen haben CHOUARD und POIGNANT (1951) über die Hemmung des Vernalisationsprozesses bei einem Winterweizen durch verschiedene Effektoren berichtet; das Kältebedürfnis des in ihren Versuchen benutzten Winterweizens Vilmorin 27 scheint aber hinsichtlich seiner genetischen Grundlagen noch nicht untersucht zu sein; es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß hier ein von dem des Roggens abweichender genetischer Mechanismus vorliegt. Die Wirkungslosigkeit von Gibberellinen bezüglich des Vernalisationsbedürfnisses bei Winterroggen (KOLLER, HIGHKIN und CASO 1960, PURVIS 1960) kann man in dem Sinne interpretieren, daß es hier gar nicht

¹ Natürlich könnte man auch umgekehrt annehmen, daß I und K die Synthese eines Blühhormons begünstigen und S den Abbau einer seiner Vorstufen bewirkt, doch erfordert diese Hypothese mehr zusätzliche Annahmen als die vorausgehende, da ja schon I oder K alleine den Sommertyp zustande bringt.

auf „Blühormone“ (diesen Ausdruck kann man auf die Gibberelline nur mit Vorbehalt anwenden) ankommt, solange der Hemmstoff nicht verschwunden ist.

Wie verhält es sich nun mit *Arabidopsis*? Ehe wir dieser Frage nachgehen können, müssen wir uns in Erinnerung rufen, daß wa *Arabidopsis*-Pflanzen einige Monate nach der Aussaat bei etwa 20 °C und ausreichender Beleuchtung auch ohne Kältebehandlung zur Blütenbildung übergehen, was bei Wintergetreiden nicht der Fall zu sein pflegt. Bei spät blühenden *Arabidopsis*-Pflanzen muß daher stets in Vernalisationsversuchen geprüft werden, ob auch wirklich ein Kältebedürfnis vorliegt, wogegen man bei Getreiden auch ohne Vernalisation durch Freilandaussaat etwa im April oder Anfang Mai feststellen kann, ob es sich um Winterformen, also Pflanzen mit größerem Kältebedürfnis, handelt oder nicht.

Tabelle 3. *Arabidopsis*-Rassen, die hinsichtlich ihres Vernalisationsverhaltens entwicklungsphysiologisch und genetisch untersucht worden sind.

Rassen	vernalisiert (Langtag- aufzucht)	Vernalisations-Versuche	genetische Analyse
Stockholm (wa)	+	LAIBACH 1951; NAPP-ZINN 1957 c	LAIBACH 1943; NAPP-ZINN 1957 a
Kopenhagen (wa)	+	LAIBACH 1951	LAIBACH 1943
Zürich (spät-sa)	+	NAPP-ZINN 1957 b, 1960	DIERKS 1958
Graz (spät-sa)	+	ZENKER 1955	HÄRER 1950
Limburg ₅ (Li ₅ ; früh-sa)	—	ZENKER 1955; SARKAR 1958	HÄRER 1950; NAPP-ZINN 1957 a
Warschau (früh-sa)	—	LAIBACH 1951	LAIBACH 1943
Dijon (früh-sa)	—	ZENKER 1955	LAIBACH 1943; DIERKS 1958

Solche Kontrollversuche sind aber bei *Arabidopsis* nur vereinzelt mit der genetischen Analyse des Blühalters Hand in Hand gegangen, so daß man oft nur mit Vorbehalt aus einem hohen Blühalter auf ein Kältebedürfnis schließen kann. In Tab. 3 sind 7 Lokalrassen von *Arabidopsis thaliana* (2 wa, 2 spät-sa und 3 früh-sa) aufgeführt, die sowohl bezüglich ihrer Vernalisierbarkeit geprüft als auch bei Untersuchungen über den Erbgang des Kältebedürfnisses verwendet worden sind. In einzelnen Fällen beschränkte sich die genetische Analyse, soweit veröffentlicht, allerdings auf die Herstellung und Beobachtung der F₁-Generation. Mindestens 6 weitere Rassen (spät-sa: Lund, Lund₁, Eifel₁, Brünn; früh-sa: Estland₂, Eifel₆) sind hinsichtlich ihrer Vernalisierbarkeit, nicht aber hinsichtlich der genetischen Grundlagen ihres spät- oder früh-sa Charakters untersucht worden (ZENKER 1955). Mindestens 14 andere Rassen (spät-sa: Estland, Eifel, Bologna, Berlin-Tiergarten, Turin; früh-sa: Catania wenig behaart, Catania stark behaart, Enkheim, Enkheim₂, Maturba, Wilna, Wilna₂, Berlin-Dahlem, Berlin-Grünwald) wurden zwar genetisch, nicht aber entwicklungsphysiologisch untersucht (HÄRER 1950, DIERKS 1958; eine von DIERKS in Aussicht gestellte Veröffentlichung über Temperatureinflüsse auf die Blütenbildung der von ihm benutzten Rassen steht noch aus). Wir müssen uns deshalb im folgenden auf die in Tab. 3 genannten Rassen beschränken.

Fassen wir zunächst die genetischen Grundlagen des Kältebedürfnisses der spät-sa Rassen Zürich und Graz ins Auge! Aus Versuchen von HÄRER (1950) kann

man schließen, daß sich die Rasse Graz von der früh-sa Limburg₅ in einem Gen unterscheidet, dessen (unvollständig) dominantes Allel das Kältebedürfnis der Rasse Graz bewirkt. (Den Nachweis, daß es sich bei den anderen von ihr untersuchten spät-sa Rassen um multiple Allele dieses Gens handelt, ist HÄRER schuldig geblieben.)

Von den umfangreichen Versuchen, die DIERKS (1958) durchgeführt hat, können wir nach dem zuvor Gesagten nur die mit der Rasse Zürich vorgenommenen Kreuzungen berücksichtigen. Nehmen wir an, daß die u. a. als Kreuzungspartner verwendeten früh-sa Rassen Catania stark behaart und Enkheim unvernalisierbar sind, dann kann man auf Grund der F₂-Verteilung (mit Vorbehalt, weil das zuerst blühende Viertel der F₂ etwas später blühte als die früh-sa Rassen) annehmen, daß das relativ hohe Blühalter von Zürich —

ebenso wie jenes von Graz — unifaktoriell bedingt ist und das Kältebedürfnis von dem einmal vollständig (Tab. 5 bei DIERKS), ein andermal (DIERKS' Tab. 18 und graphische Darstellung 5) unvollständig dominanten Allel hervorgerufen wird.

Unter den Rassen, die DIERKS als Kreuzungspartner für Zürich verwendete, ist Dijon die einzige, bei der ZENKER (1955) festgestellt hat, daß sie unter Langtagbedingungen keinen Vernalisationseffekt zeigt. Eigentümlicherweise

blühte der F₁-Bastard Dijon × Zürich später als die Rasse Zürich, was unter Zugrundelegung dessen, was DIERKS über ähnliche Kreuzungsergebnisse sagt, als ein durch Zusatzgene hervorgerufener Heterosiseffekt gedeutet werden könnte. Ob diese bei Dijon in Ein- oder Mehrzahl vorhandenen „Heterosigene“ in der Kreuzung mit Zürich ein zusätzliches Kältebedürfnis hervorrufen, ist noch offen. Bejahendenfalls wären sie hypostatisch unter dem rezessiven Allel des im vorigen Absatz besprochenen Gens, und das dominante Allel (des oder) der „Heterosigene“ würde in geeignetem genetischem Milieu das Kältebedürfnis bewirken. Diese Möglichkeit ist in der viertuntersten Zeile unserer Tab. 2 vorgesehen, wobei nur ein „Heterosigen“ angenommen wird. Ob die beiden dort angekreuzten Gene additiv wirken, ist eine gleichfalls noch unbeantwortete Frage.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den winterannuellen *Arabidopsis*-Rassen. Kreuzungen zwischen solchen und früh-sa Rassen hat erstmals LAIBACH durchgeführt (und zwar — persönlicher Mitteilung zufolge — weniger in der Absicht, den genetischen Hintergrund der Vernalisation aufzuhellen, als vielmehr um zu zeigen, zu welcher verschiedenartigen Versuchen sich *Arabidopsis* eignet, wodurch auch die Kürze seiner diesbezüglichen Darstellung gerechtfertigt wird). Bei LAIBACHS Kreuzung Stockholm (wa) × Warschau (früh-sa) erwies sich in der F₁-Generation das Merkmal „sommerannuell“ als dominant, in der F₂ als unvollständig dominant, wogegen sich bei der Kreuzung Dijon (früh-sa) × Kopenhagen (wa) das Merkmal „winterannuell“ dominant verhielt.

Eine weitergehende genetische Analyse ist seit einer Reihe von Jahren bei Nachkommen der Kreuzung Stockholm (wa) \times Limburg₅ (früh-sa) im Gange. In Erweiterung des früher (NAPP-ZINN 1957a) hierüber Mitgeteilten kann jetzt gesagt werden, daß bei einem der für das Kältebedürfnis von Stockholm verantwortlichen Gene (welches sich in den F₃-Familien H 36 s und H 43 s sowie bei den Frühblühern unter den H 55 s-Pflanzen manifestierte) das rezessive Allel das Kältebedürfnis auslöst (*hh* in Tab. 2). Sowohl über das dominante als auch über das rezessive Allel dieses Gens wirkt das gleichfalls ein Kältebedürfnis (und zwar ein größeres Kältebedürfnis als *hh*) bewirkende dominante Allel eines anderen Gens (*T* in Tab. 2) epistatisch. Dieses hier mit *T* bezeichnete Allel wurde u. a. bei den F₃-Familien H 53 s (homozygot, neben *hh*), H 51 s (homozygot, neben *HH*) sowie bei den Spätblühern unter den H 55 s-Pflanzen (teils homo-, teils heterozygot, neben *hh*) angetroffen. Da aber unvernalisierte *TT*-Pflanzen unter günstigen Lichtverhältnissen erheblich früher blühen als nicht kältebehandelte Stockholm-Pflanzen, müssen für deren hohes Blühalter (oder anders ausgedrückt: für ihr noch größeres Kältebedürfnis) noch weitere Gene in Ein- oder Mehrzahl verantwortlich sein, deren Wirkungen sich zu denen des Gens *T* additiv oder epistatisch verhalten können. Dafür spricht auch die geringe Anzahl der Pflanzen vom Limburg₅-Typ, die bei der Rückkreuzung des F₁-Bastards mit dem sa Elternteil herauspalten¹.

Unsere Kenntnisse über die genetischen Ursachen des Kältebedürfnisses bei *Arabidopsis* sind demnach noch zu unvollständig, als daß schon Abschließendes über die Beziehungen zwischen den beteiligten Genen gesagt werden könnte. Dennoch ist schon jetzt offenkundig, daß hier andere Epistasie-Verhältnisse als bei Weizen und Gerste herrschen: Gibt es bei diesen ein Gen, dessen kein Kältebedürfnis bewirkendes rezessives Allel (*ss*) epistatisch über diejenigen Gene wirkt, deren rezessive Allele ein Kältebedürfnis herbeiführen, so gibt es bei *Arabidopsis* ein Gen, dessen dominantes, „kältebedürftiges“ Allel (*T*) dasselbe tut. Weder wurde bis jetzt ein Gen vom *S/s*-Typ bei *Arabidopsis* noch umgekehrt ein Gen vom *T/t*-Typ bei Getreiden nachgewiesen.

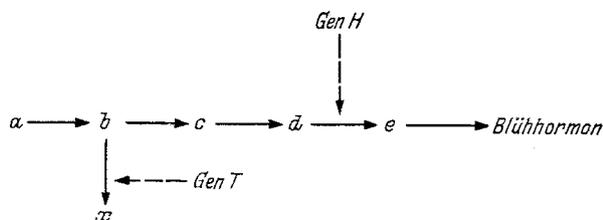


Abb. 4. Dieses Schema zeigt, wie die Epistasie von *T* über *H* zustande kommen könnte.

Eine Möglichkeit, wie bei *Arabidopsis* diese Gene zusammenwirken könnten, veranschaulicht Abb. 4: *H* würde einen Teilprozeß einer Blühhormonsynthese kontrollieren, der im Falle der doppelt rezessiven Kombination (*hh*) durch Kälte begünstigt würde; *T* könnte eine Vorstufe, die diesem Teilprozeß vorausgeht, für die Blühhormonsynthese unbrauchbar machen. Daß es dann, d. h. beim Vorhandensein von *T*, nicht mehr darauf ankommt, ob *H* oder *h* vorliegt, wäre verständ-

¹ Über diese Untersuchungen, die sich noch im Gang befinden, wird später ausführlicher zu berichten sein.

lich. Die postulierten weiteren Gene könnten nach Art von *H/h* oder von *T/t* auf das Reaktionssystem einwirken.

Wie harmonieren nun diese Vorstellungen mit unseren geringen stoffwechselphysiologischen Kenntnissen vom Vernalisationsprozeß bei *Arabidopsis*? SARKAR (1958) hat gezeigt, daß Pflanzen der wa Rasse Stockholm sowie F₁-Bastarde Stockholm \times Limburg₅ auf eine Behandlung mit Gibberellinsäure sehr gut ansprechen. Darin könnte man eine Stütze für die Auffassung finden, daß es auf die Bildung einer Art Blühhormon ankommt, die bei unvernalisierten Exemplaren in der Wärme unterbleibt oder hinausgezögert ist. Weiterhin scheint man bei *Arabidopsis* wenigstens in manchen Fällen einen Vernalisationseffekt durch Maleinsäurehydrazid weitgehend unterdrücken zu können (NAPP-ZINN unveröffentlicht); dies könnte als Unterbindung eines Abschnittes einer Blühhormonsynthese aufgefaßt werden.

V. Schlußbemerkungen

Welche Folgerungen sind nun für die künftigen Bemühungen um die Aufklärung von Vernalisationserscheinungen aus den genetischen Befunden zu ziehen, die wir uns in den vorausgehenden Abschnitten vor Augen gestellt haben? Wie wir gesehen haben, kann ein Vernalisationsbedürfnis durch das Zusammenwirken recht verschiedenartiger Gene zustande kommen, die nicht nur teils in der dominanten, teils in der rezessiven Form ein Kältebedürfnis auslösen, sondern sich auch in ihren Epistasie-Verhältnissen unterscheiden. Es empfiehlt sich deshalb, bei stoffwechsel- und entwicklungsphysiologischen Untersuchungen zum Vernalisationsproblem besonders solche Linien, Sorten, Varietäten usw. zu verwenden, die sich nur in einem Gen, dessen Dominanz- und eventuelles Epistasie-Verhalten man kennen sollte, von entsprechenden nicht kältebedürftigen Formen unterscheiden. Bei den vielseitigen Versuchen von GREGORY und PURVIS an Petkuser Winterroggen ist diese Forderung zwar erfüllt, aber gerade in diesem Falle hat sich bisher nur ein einziges „Vernalisations-Gen“ finden lassen. Man wird deshalb gut daran tun, auch Linien (anderer Arten), die in je einem anderen Gen von nicht vernalisierbaren Formen differieren, in entsprechende Untersuchungen einzubeziehen.

VI. Zusammenfassung

Bei vernalisationsbedürftigen Pflanzen verschiedener systematischer Stellung sind durch Kreuzung mit entsprechenden nicht kältebedürftigen Formen mindestens 6 Gene erfaßt worden, die für das Zustandekommen von Kältebedürfnissen verantwortlich sind.

Im Falle dreier dieser Gene (*H/h*, *I/i*, *K/k*) bewirkt das rezessive Allel, bei drei anderen (*S/s*, *T/t*, *U/u*) das dominante Allel ein Kältebedürfnis.

Darüber hinaus unterscheiden sich die am Kältebedürfnis beteiligten Gene auch in ihren Epistasie-Verhältnissen: Eine Gruppe von Epistasie-Beziehungen (*I* und *K* epistatisch über *S*, *ss* epistatisch über *ii* und *kk*) wurde bisher nur bei *Hordeum* und *Triticum*, eine andere (*T* epistatisch über *hh* und *H*) nur bei *Arabidopsis* gefunden.

Diese Befunde werden im Hinblick auf die bekannten Blühhormon- und Blühhemmungshypothesen diskutiert; in diesem Zusammenhang werden ein paar Sché-

mata entworfen, die veranschaulichen, wie man sich das Zusammenwirken epi- und hypostatischer Gene auf möglichst einfache Weise vorstellen könnte.

In Anbetracht der Anzahl und des unterschiedlichen genetischen Verhaltens der bis jetzt bekannten „Vernalisations-Gene“ ist anzunehmen, daß dem Kältebedürfnis verschiedener spät-sommerannueller, winterannueller und zweijähriger Pflanzen auch unterschiedliche stoffwechselphysiologische Mechanismen zugrunde liegen. Es empfiehlt sich daher, stoffwechsel- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen besonders an solchen kältebedürftigen Formen durchzuführen, die sich nur durch das eine oder andere, aber stets nur durch ein „Vernalisations-Gen“ von entsprechenden nicht kältebedürftigen Formen unterscheiden.¹

Literatur

* = nicht im Original gesehen.

1. AAMODT, O. S.: The inheritance of growth habit and resistance to stem rust in a cross between two varieties of common wheat. *J. agric. Res.* 24, 457—469 (1923). —
2. AAMODT, O. S.: A study of growth habit and rust reaction in crosses between Marquis, Kota and Kanred wheats. *Phytopathology* 17, 573—609 (1927). —
3. ANFINSEN, CH. B.: The Molecular Basis of Evolution. New York: John Wiley & Sons, Inc. 1959. —
4. AUSEMUS, E. R.: Wheat in North America. *Handb. d. Pflanzenzüchtg.* 2, 187—216 (1956).*
5. AVAKJAN, A. A.: Vererbung erworbener Eigenschaften. *Agrobiologija* 1948, Heft 6, 13—49 (russisch); deutsch in *Sowjetwiss.* 1949, Heft 1, 143—182. —
6. BEST, R.: Photoperiodism in plants as studied by means of response curves. *Proc. kon. nederl. Akad. Wet., Ser. C*, 63, 676—691 (1960). —
7. CHODKOV, L. E.: The appearance of „winter“ and „semi-winter“ plants in a progeny resulting from crossing spring grains. *Jarovizacija* 1941, Heft 1, 47—49.* —
8. CHOUARD, P., et P. POIGNANT: Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *C. r. Acad. Sci. (Paris)* 232, 103—105 (1951) et *Phytoma* 22, 11—13 (1951). —
9. COOPER, H. P.: Inheritance of the spring and winter growing habit in crosses between typical spring and winter wheats. *J. Amer. Soc. Agron.* 15, 15—24 (1923)*. —
10. CORRENS, C.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 21, 195—201 (1903). —
11. CORRENS, C.: Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 22, 517—524 (1904). —
12. DANTUMA, G.: Breeding wheat and barley for winter hardiness. *Diss. Wageningen* (1958)*. —
13. DENFFER, D. v.: Blühormon oder Blühhemmung? Neue Gesichtspunkte zur Physiologie der Blütenbildung. *Naturwiss.* 37, 296—301, 317—321 (1950). —
14. DIERKS, W.: Untersuchungen zum Heterosisproblem. *Z. Pflanzenzüchtg.* 40, 67—102 (1958). —
15. GAINES, E. F.: Inheritance in wheat, barley, and oat hybrids. *Washington agric. Exper. Stat. Bull.* 135, 1—61 (1917)*. —
16. GREBENNIKOV, P. E.: The main results of work on plant breeding and genetics of wheat and barley during 1923—1934. *Proc. agric. Inst. Krasnodar* 1, 3—58 (1935 a).* —
17. GREBENNIKOV, P. E.: Materials on the question of the origin of winter barley. *Proc. agric. Inst. Krasnodar* 1, 65—79 (1935 b).* —
18. GREGORY, F. G., and O. N. PURVIS: Studies in vernalisation of cereals. III. The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalising effect of low temperature during germination. *Ann. of Bot., N. S.*, 2, 753—764 (1938). —
19. HÄRER, L.: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Beitr. Biol. Pflanzen* 28, 1—34 (1950). —
20. HEHN, E. R.: The inheritance of agronomic characters in barley. *Ph. D. Thesis Iowa State College* (1948).* —
21. HILLMANN, P.: Die deutsche landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung. *Arbeiten der Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft* 168, S. 531. Berlin: P. Parey 1910. —
22. HOROWITZ, N. H., and U. LEUPOLD: Some recent studies bearing on the one gene-one enzyme hypothesis. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.* 16, 65—72 (1951). —
23. KNOTT, D. R.: The inheritance of rust resistance. IV. Monosomic analysis of rust resistance and some other characters in six varieties of wheat including Gabo and Kenya Farmer. *Canad. J. Plant Sci.* 39, 215—228 (1959).* —
24. KOLLER, D., H. R. HIGHKIN and O. H. CASO: Effects of gibberellic acid on stem apices of vernalizable grasses. *Amer. J. Bot.* 47, 518—524 (1960). —
25. KUCKUCK, H.: Die Entstehung von Wintertypen nach Kreuzung von Sommertypen bei Gerste. *Z. Vererbungslehre* 53, 1—25 (1930). —
26. KUCKUCK, H.: Über die Entstehung von Wintergersten aus Kreuzung von Sommergersten und über die Beziehungen der Winterfestigkeit zum Winter-Sommertyp. *Z. Züchtg., Reihe A Pflanzenzüchtg.* 18, 259—290 (1933 a). —
27. KUCKUCK, H.: Die Entstehung von Wintergersten aus Kreuzungen von Sommergersten und ihre praktische Bedeutung. *Der Züchter* 5, 196—199 (1933 b). —
28. KUSPIRA, J., and J. UNRAU: Genetic analyses of certain characters in common wheat using whole chromosome substitution lines. *Canad. J. Plant Sci.* 37, 300—326 (1957).* —
29. LAIBACH, F.: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. *Bot. Arch.* 44, 439—455 (1943). —
30. LAIBACH, F.: Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. *Beitr. Biol. Pflanzen* 28, 173—210 (1951). —
31. LANG, A.: Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. *Naturwiss.* 43, 284—285 (1956). —
32. LEWICKI, ST.: Différences biologiques entre les blés d'hiver et les blés de printemps. I. Études sur les hybrides en culture de printemps. *Pamiętnik Państw. Inst. Nauk. Gospod. Wiejsk. w Puławach* 8, 147—224 (1927 a). —
33. LEWICKI, ST.: Différences biologiques entre les blés d'hiver et les blés de printemps. II. Études sur les hybrides en culture d'hiver. *Pamiętnik Państw. Inst. Nauk. Gospod. Wiejsk. w Puławach* 8, 347—416 (1927 b). —
34. LI, T. S.: Genetical studies of winter versus spring habits of barley plants from the viewpoint of breeding method. *Mem. 25. Ann. Suigen Coll. Agric. and Forest. (Korea)* 392—414 (1932)*. —
35. LINT, P. J. A. L. DE: An attempt to analysis of the effect of light on stem elongation and flowering in *Hyoscyamus niger* L. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 60, 1—59 (1960). —
36. MELCHERS, G.: Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zbl.* 56, 567—570 (1936). —
37. MELCHERS, G.: Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger*. *Biol. Zbl.* 57, 568—614 (1937). —
38. MELCHERS, G., und A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zbl.* 67, 105—174 (1948). —
39. MICHAELIS, P.: Keimstimmung und Plasma-vererbung bei *Epilobium*. *Jb. wiss. Bot.* 88, 69—88 (1939). —
40. MORRISON, J. W.: The monosomic analysis of growth habit in winter wheat. *Z. Vererbungslehre* 91, 141—151 (1960). —
41. NAPP-ZINN, K.: Vergleichende Atmungsmessungen an Sommer- und Winterannuellen. Untersuchungen an Caryopsen und Embryonen von *Secale cereale* und an Samen von *Arabidopsis thaliana*. *Z. Naturforschg.* 9b, 218—229 (1954). —
42. NAPP-ZINN, K.: Untersuchungen zur Genetik des Kältebedürfnisses bei *Arabidopsis thaliana*. *Z. Vererbungslehre* 88, 253—285 (1957 a). —
43. NAPP-ZINN, K.: Untersuchungen über den Aufbau der Infloreszenz bei *Arabidopsis thaliana*. *Beitr. Biol. Pflanzen* 34, 113—128 (1957 b). —
44. NAPP-ZINN, K.: Untersuchungen über das Vernalisationsverhalten einer winterannuellen Rasse von *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 50, 177—210 (1957 c). —
45. NAPP-ZINN, K.: Physiologische Analyse des Vernalisationsvorganges. *Z. Botanik* 45, 320—333 (1957 d). —
46. NAPP-ZINN, K.: Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana*. I. Licht und Dunkelheit während Kälte- und Wärmebehandlung. *Planta* 54, 409—444 (1960). —
47. NILSSON-LEISSNER, G.: Beiträge zur Genetik von *Triticum Spelta* und *Triticum vulgare* L. *Hereditas* 7, 1—74 (1925). —
48. PARDEE, A. B., F. JACOB and J. MONOD: The genetic control and cytoplasmic expression of „inducibility“ in the synthesis of β -galactosidase by *E. Coli*. *J. molec. Biol.* 1, 165—178 (1959). —
49. PUR-

¹ Herrn Privatdozenten Dr. P. STARLINGER bin ich für einige Hinweise zu Dank verpflichtet.

vis, O. N.: Studies in vernalisation of cereals. V. The inheritance of the spring and winter habit in hybrids of Petkus rye. *Ann. of Bot., N. S.*, 3, 719—729 (1939). — 50. PURVIS, O. N.: Effect of gibberellin on the flower initiation and stem extension in Petkus winter rye. *Nature (London)* 185, 479 (1960). — 51. PURVIS, O. N.: The physiological analysis of vernalisation. *Handb. d. Pflanzenphysiologie* 16, 76 ff. (1961). — 52. PURVIS, O. N., and F. G. GREGORY: Studies in vernalisation. XII. The reversibility by high temperature of the vernalised condition in Petkus winter rye. *Ann. of Bot., N. S.*, 16, 1—21 (1952). — 53. RUPPERT, F. D.: Inheritance of winter and spring habits in barley. *J. Amer. Soc. Agron.* 17, 656 (1925).* — 54. SARKAR, S.: Versuche zur Physiologie der Vernalisation. *Biol. Zbl.* 77, 1—49 (1958). — 55. SCHIEMANN, E.: Zur Genetik des Sommer- und Wintertypus bei Gerste. *Z. Vererbungslehre* 37, 139—209 (1925). — 56. SEARS, E. R.: The aneuploids of common wheat. *Missouri agric. Exper. Stat. Res. Bull.* 572 (1954).* — 57. SMITH, H. B.: Annual versus biennial growth habit and its inheritance in *Melilotus alba*. *Amer.*

J. Bot. 14, 129—146 (1927). — 58. TAKAHASHI, R., and SH. YASUDA: Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. *Ber. Ohara-Inst. landw. Biol.* 10, 245—308 (1956). — TAKAHASHI, R., and SH. YASUDA: Genetic studies of time of heading in barley. *Proc. int. Genet. Symp.* 1956 (Suppl. Vol. zu „Cytologia“) 1957, 498—501. — 60. ТОЧТУЈЕВ, А. В.: Inheritance of the length of growing period in barley. *Dokl. Akad. Nauk SSSR, N. S.*, 27, 147—150 (1940).* — 61. TSCHERMAK, E. v.: Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. *Kritisch-historische Betrachtungen. Z. landw. Versuchswesen Österr.* 4, 1029—1060 (1901).* — 62. TSCHERMAK, E. v.: Bastardierung. *Handb. d. landw. Pflanzenzüchtung* 4, 309—326 (1923).* — 63. TSCHERMAK, E. v.: Praktische und theoretische Ergebnisse auf dem Gebiete der Gerstenbastardierung. *Z. Pflanzenzüchtg.* 12, 370—380 (1927). — 64. VÖCHTING, H.: Über Transplantation am Pflanzenkörper. *Tübingen* 1892.* — 65. ZENKER, A. M.: Jarowisationsuntersuchungen an sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 32, 135—170 (1955).

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung, Berlin-Dahlem

Beitrag zur Genetik der Fliederprimel, *Primula malacoides* Franchet*

Von W. SEYFFERT¹

1. Einleitung

Die Fliederprimel ist ein anschauliches Beispiel für die Umwandlung einer in ihrer Heimat Yunnan nur als unscheinbares Unkraut bekannten Wildform zu einer ansprechenden Zierpflanze. Seit ihrer Einführung nach England im Jahre 1906 hat sie vor allem im zweiten Viertel unseres Jahrhunderts als Folge einer konsequenten Auslese auf gedrungenen Wuchs, geschlossenen Blütenstand, große Einzelblüten, reiches Farbenspiel und gute Wüchsigkeit eine bemerkenswerte Veränderung erfahren. Die Arbeit der deutschen und englischen Züchter wurde in unerwarteter Weise durch das spontane Auftreten von Typen, die dem oben beschriebenen Zuchtziel in idealer Weise näher kamen, gefördert. Diese Typen waren, wie KATTERMANN (1934) später nachweisen konnte, tetraploid mit $2n = 36$. Da sie von den Züchtern, zunächst ohne Kenntnis der genomischen Unterschiede, mit der Mehrzahl der bis dahin vorhandenen diploiden Sorten gekreuzt und rückgekreuzt wurden und Valenzkreuzungen bei *Primula malacoides* fast ausnahmslos tetraploide Nachkommen ergeben, entstand in kurzer Zeit ein Sortiment, das nahezu ausschließlich tetraploide Sorten umfaßte.

In diesen neuen Sorten sind nicht nur die idealen Wuchseigenschaften der tetraploiden mit dem reichen Farbenspiel der diploiden Eltern verbunden, vielmehr ist darüber hinaus eine noch vielfältigere und intensivere Farbausprägung zu erkennen. Die züchterische Bearbeitung des tetraploiden Materials erwies sich indessen mangels grundlegender Erkenntnisse über die Genetik der wichtigsten Sortencharaktere als schwierig. Resultate von KOBEL, CAMENZIND und SCHÜTZ (1937), anhand der Untersuchung diploider Sorten erhalten, ließen sich offenbar nicht auf tetraploide übertragen, Versuche zur

Konstanzzüchtung bestimmter Eigenschaften scheiterten an der scheinbar hohen Mutabilität der Fliederprimel (BÖHNERT und MÜHLENDYK, 1953). Die praktische Züchtung, die bis dahin so beachtliche, wenn auch zum Teil durch den Zufall begünstigte Resultate aufzuweisen hatte, fand sich vor einer gewissen Grenze, deren Überschreitung nur mit Hilfe besseren genetischen Rüstzeugs möglich erscheint. Ihr ist die Anregung zur vorliegenden Arbeit, die einen bescheidenen Beitrag zur Genetik der Fliederprimel und damit zur Lösung züchterischer Probleme darstellen soll, zu verdanken.

2. Material und Methoden

a) Material

Als Ausgangsmaterial für die genetischen und chromatographischen Untersuchungen dienten im Handel befindliche Sorten und Einzelpflanzen, die aus Zuchtstämmen des Instituts für Blumen- und Zierpflanzenbau der TU in Berlin-Dahlem entnommen worden waren. Die Pflanzen wurden in Gewächshäusern und Frühbeeten unter praxisüblichen Bedingungen angezogen. Die Aussaat erfolgte Anfang Juni in Saatschalen, nach zweimaligem Pikieren wurden die Pflanzen in ger Töpfe verpflanzt und bis zum Eintritt des Frostes in Frühbeetkästen kultiviert, anschließend in Kalthäusern aufgestellt und bis zur Samenreife dort belassen.

Um eine erste Übersicht über die Sorteneigentümlichkeiten hinsichtlich der Blütenfarbe zu erhalten, wurde von den verschiedenen Ausgangstypen zunächst der Farbton mit Hilfe der Farbtafeln nach HICKETHIER und der HORTICULTURAL COLOUR CHART festgestellt. Darüber hinaus hielten wir es für notwendig, das Pigmentmuster der als Selbstungs- und Kreuzungseltern verwendeten Typen papierchromatographisch aufzunehmen, um eine eindeutige Kennzeichnungs- und Vergleichsmöglichkeit zu haben.

Die so erhaltenen Charakteristika sind in der Tab. 1 zusammengefaßt worden. Alle Angaben

* Frau Prof. Dr. E. SCHIEMANN zum 80. Geburtstag gewidmet.

¹ Jetzt: Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang.