

Zur Genetik der trimorphen Heterostylie sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie.

Von G. v. Ubisch.

I.

Bateson und Gregory¹⁾ haben 1905 festgestellt, daß die Heterostylie bei *Primula* ein mendelndes Merkmalspaar ist, wobei langgriffelig rezessiv, kurzgriffelig normalerweise heterozygotisch ist. Durch illegitime Befruchtung der kurzgriffeligen Formen können auch homozygotisch kurzgriffelige Dominanten abgespalten werden. Wir hätten also die Formeln:

$$\text{lang} \times \text{kurz} = aa \cdot Aa = aa + Aa = 1 \text{ lang} : 1 \text{ kurz}$$

$$\text{kurz} \times \text{lang} = Aa \cdot aa = aa + Aa = 1 \text{ lang} : 1 \text{ kurz}$$

$$\text{kurz} \times \text{kurz} = Aa \cdot Aa = AA + 2Aa + aa = 1 \text{ lang} : 3 \text{ kurz}$$

$$\text{lang} \times \text{lang} = aa \cdot aa = aa = n \text{ lang} : 0 \text{ kurz.}$$

In der Natur dürften nur die beiden ersten Bestäubungen im größeren Maßstabe vorkommen.

Wir können wohl kaum zweifeln, daß der Vererbungsmodus bei anderen dimorph-heterostylen Gewächsen derselbe sein wird, wenn auch meines Wissens keine größeren Zahlen veröffentlicht worden sind, aus denen dieser Schluß gezogen worden wäre. Die wenigen Zahlen, die F. Hildebrand²⁾ von *Forsythia*-Kreuzungen angibt, sprechen wenigstens nicht dagegen, wenn so kleine Zahlen natürlich auch nichts beweisen können. Hildebrand erhielt folgende Resultate:

$$\textit{Forsythia suspensa} \quad \text{kurz} \times \text{lang} = 6 \text{ lang} : 4 \text{ kurz}$$

$$\text{ " " } \quad \text{lang} \times \text{kurz} = 1 \text{ lang} : 2 \text{ kurz}$$

$$\text{ " " } \quad \text{kurz} \times$$

$$\text{ " } \textit{viridissima} \quad \text{lang} = 10 \text{ lang} : 10 \text{ kurz}$$

$$17 \text{ lang} : 16 \text{ kurz.}$$

Ich selbst erhielt bei legitimer Bestäubung des perennierenden Flachses (ohne Ausschluß der Selbstbestäubung) das Zahlenverhältnis 208 : 229³⁾, also ganz offenbar entsprechend der oben angegebenen Formel.

Schließlich wird man aus dem Vorkommen in der Natur, das stets angenähert 1 : 1 ist, denselben Schluß ziehen können. (Darauf komme ich weiter unten noch zurück.)

Schwieriger liegen die Verhältnisse bei den trimorphen Formen. Die große Kompliziertheit der Bestäubungseinrichtung macht die Verhältnisse recht unübersichtlich und erfordert ein bedeutend größeres Zahlenmaterial, um eine Analyse zu ermöglichen.

1) Bateson and Gregory, On the inheritance of heterostylism in *Primula* (Proc. Roy. Soc. B Vol. 76, 1905, p. 581.)

2) Hildebrand, F., Über die Heterostylie und Bastardierungen bei *Forsythia*. (Bot. Ztg. 1894, p. 191—200.)

3) Bei allen angegebenen Zahlenverhältnissen bedeutet die erste Zahl langgriffelig, die zweite kurzgriffelig.

Dieses finden wir in einer Arbeit von Barlow⁴⁾, doch zieht der Verfasser nur einige allgemeinere Schlüsse daraus und erklärt sich außerstande, die genetischen Formeln für die drei Typen anzugeben. Und doch erscheint es mir nicht allzu schwierig, diese zu definieren und dann nachträglich an dem geringen Zahlenmaterial von Hildebrand⁵⁾ und Darwin⁶⁾ zu verifizieren. (Da Barlow seit 1913 seiner vorläufigen Mitteilung keine ausführliche hat folgen lassen, ist wohl kaum anzunehmen, daß wir von ihm selbst noch eine Deutung seiner Versuche zu erwarten haben.)

Barlow hat seine Versuche mit *Oxalis valdiviana* und *Lythrum Salicaria* angestellt, wir wollen von letzterem ausgehen. Er erhielt die in Tabelle I zusammengestellten Zahlen. Zu der Tabelle ist folgendes zu bemerken. Es handelt sich stets um legitime Bestäubung; lang \times mittel heißt also: ein langgriffeliges Exemplar bestäubt mit dem Pollen aus den langen Antheren einer mittelgriffeligen Pflanze, u. s. w.

Tabelle I.

1	2	3	4
Eltern	lg : mi : kz	Verhältnis lg : mi : kz	Formel
lg \times mi	6 : 5 : 0	1 : 1 : 0	aaBb · aaBb
mi \times lg	93 : 84 : 0	1 : 1 : 0	aaBb · aabb
lg \times kz	50 : 0 : 46	1 : 0 : 1	aabb · Aabb
kz \times lg	123 : 0 : 103	1 : 0 : 1	Aabb · aabb
mi \times kz	53 : 63 : 145	1 : 1 : 2	aaBb · Aabb
kz \times mi	71 : 56 : 162	1 : 1 : 2	Aabb · aaBb

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir es hier mit dem in Rubrik 3 vermerkten Spaltungsverhältnis zu tun haben. Dies läßt sich ungezwungen durch die in Rubrik 4 vermerkten Formeln erklären, wenn wir annehmen, daß die Wirkung von A größer als von B ist, also alle Formen, die A und B gemeinsam enthalten, kurzgriffelig sind. Denn die angegebenen Formeln aaBb für mittel-, Aabb für kurzgriffelig sind offenbar durchaus nicht die einzig möglichen, während langgriffelig immer doppeltrezessiv aabb ist.

Aus der Kreuzung mittel \times kurz erhalten wir z. B.

$$\begin{aligned} \text{aaBb} \times \text{Aabb} &= \text{aabb} = 1 \cdot \text{langgr.} \\ &+ \text{aaBb} = 1 \cdot \text{mittelgr.} \\ &+ \text{Aabb} + \text{AaBb} = 2 \cdot \text{kurzgr.} \end{aligned}$$

Daß diese neue kurzgriffelige Form AaBb lebensfähig ist, beweist das Verhältnis 1 : 1 : 2.

4) Barlow, N., Preliminary Note on Heterostylism in *Oxalis* and *Lythrum* Journ. of Genetics VI (p. 53—65 1913).

5) Hildebrand, F., Über einige Pflanzenbastardierungen. (Jenaische Ztschr. 23, 1889.)

6) Darwin, Ch., Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. 1877.

Kreuzt man nun AaBb mit aaBb, so erhält man

Gameten ♀	AB	Ab	aB	ab	
♂ aB	AaBB kz.	AaBb kz.	aaBB mi.	aaBb mi.	= 1 · lang : 3 · mittel : 4 · kurz.
	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	
ab	kz.	kz.	mi.	lg.	

Wir müssen aus diesen und ähnlichen Kreuzungen den Schluß ziehen:

1. daß lang = aabb
mittel = aaBb (aaBB)
kurz = Aabb (AaBb, AaBB, AaBb, AAbb, Aabb)*
2. daß man durchaus nicht immer dasselbe Zahlenverhältnis bei Kreuzung entsprechender Typen zu erhalten braucht.

Die zuerst angegebenen Formeln sind die häufigsten, da sie bei den Spaltungen in der Mehrzahl auftreten.

Nach den obigen einfachen Zahlenverhältnissen erscheint es merkwürdig, daß der Versuchsansteller sie nicht zu deuten vermochte. Der Grund dafür ist wohl darin zu suchen, daß seine Hauptversuche mit *Oxalis valdiviana* nicht das obige eindeutige Resultat ergeben bei Kreuzung mittel × kurzgriffeliger Pflanzen. Barlow schloß daraus offenbar, daß nur der Mangel an größeren Zahlen bei *Lythrum* ein einfaches Resultat vortäuscht. Hätte er umgekehrt geschlossen, daß bei *Lythrum* normale Verhältnisse vorliegen, und man daher ein eindeutiges Resultat erhält, so wäre er ohne Zweifel zu demselben Resultat wie wir gelangt und hätte dann mit Leichtigkeit den Grund für die Abweichungen bei *Oxalis* erkannt. Denn daß er der Lösung sehr nahe war, beweisen folgende Schlüsse, die er aus seinen Versuchen zieht.

1. Reziproke Kreuzungen sind einander gleich.
2. Langgriffelig ist rezessiv.
3. Mittel- und kurzgriffelige Pflanzen müssen je mehrere Formeln haben können. (Die Verhältnisse, die er als möglich angibt, erübrigt es mitzuteilen, da sie durch Zusammenzählen verschiedener Verhältnisse gewonnen sind.)

In Tabelle II seien nun seine Ergebnisse für *Oxalis valdiviana* wiedergegeben; sie entsprechen vollkommen Tabelle I.

Tabelle II.

Eltern	lg : mi : kz	Verhältnis lg : mi : kz	Formel
lg × mi	138 : 137 : 0	1 : 1 : 0	aabb · aaBb
mi × lg	209 : 205 : 6	1 : 1 : 0	aaBb · aabb
lg × kz	203 : 3 : 191	1 : 0 : 1	aabb · Aabb
kz × lg	151 : 9 : 156	1 : 0 : 1	Aabb · aabb
mi × kz	146 : 355 : 546		
kz × mi	218 : 395 : 558	?	?

*) Die Formeln mit AA scheiden praktisch aus, da sie nur durch illegitime Bestäubung zu stande kommen können.

An der letzten Kreuzung ist Barlow gescheitert, denn diese ergibt keineswegs das einfache Verhältnis 1:1:2, das er bei *Lythrum* wohl erkannte. Glücklicherweise sind die einzelnen Kreuzungen, aus denen die Zahlen zusammengezählt sind, auch getrennt angegeben, und wir sehen daraus, daß sie sich in zwei Gruppen teilen lassen. (Ich trenne hier die reziproken Kreuzungen nicht mehr, da sie sich durchweg als genetisch gleich herausgestellt haben.)

1. Serie:	2. Serie:
lg : mi : kz	lg : mi : kz
3 : 4 : 3	44 : 100 : 174
17 : 10 : 28	82 : 241 : 341
4 : 2 : 12	95 : 241 : 276
16 : 16 : 24	221 : 582 : 791 experimentell
103 : 136 : 246	198 : 597 : 795 theoretisch für
143 : 168 : 313 experimentell	1 : 3 : 4
156 : 156 : 312 theoretisch für	
1 : 1 : 2	

Das Verhältnis 1:1:2 tritt immer auf, wenn normale Kurzgriffelige von der Formel Aabb mit Mittelgriffeligen aaBb gekreuzt werden; das Verhältnis 1:3:4, wie wir Seite 90 ableiteten, wenn die kurzgriffelige Pflanze die Formel AaBb hatte. Da diese Form von Kurzgriffeligkeit bei jeder Kreuzung von normalen mittelgriffeligen Pflanzen mit normalen kurzgriffeligen auftreten muß, ist es nicht erstaunlich, daß Barlow einige solcher Exemplare in die Hand gefallen sind, im Gegenteil, bei einer größeren Versuchsserie müssen wir fordern, daß eine solche Pflanze auftritt. Denn daß diese Form nicht etwa steril ist, was immerhin nicht unmöglich wäre, konnte ich an meinen eigenen *Lythrum*-Versuchen (die jedoch noch in ihrem Anfangsstadium sind) feststellen.

Barlow gibt ferner noch eine größere Anzahl von Kreuzungen wieder, die er als F₃ resp. F₄-Generationen bezeichnet. Wie diese aus den angegebenen hervorgehen, ist nicht mitgeteilt; es ist anzunehmen, daß er die F₁-Beete sich selbst überlassen und nur die aus deren Samen stammenden Pflanzen gekreuzt hat. Über die Elternpflanzen wird weiter nichts angegeben, als wie sie selbst und ihre Eltern ausgesehen haben. Also z. B. mittelgr. (aus Kreuzung von mittel × kurz) × kurzgr. (aus Kreuzung von mittel × kurz). Diese Zahlen bestätigen die Richtigkeit meiner Deutung, ganz besonders tut dies das Auftreten eines neuen Spaltungsverhältnisses, nämlich mittel × kurz und reziprok = 0:1:1. Dies Verhältnis tritt nur dann auf, wenn die mittelgriffelige Elternpflanze aus einer Kreuzung von mittel × kurz stammt; sie hatte offenbar die Formel aaBB. Diese Formel müssen aber 1/3 aller mittelgriffeligen Pflanzen der Kreuzung aaBb × AaBb, die Barlow nach obigem (Serie 2) verschiedentlich hergestellt, gehabt haben. aaBB × Aabb ergibt dann AaBb + aaBb = 0:1:1.

Barlow gibt schließlich noch einige illegitime Bestäubungen nach Versuchen von sich und Darwin wieder: mit Ausnahme einer einzigen, wo bei Selbstbestäubung einer mittelgriffeligen Pflanze die Zahlen 3:5:3 erhalten wurden, stimmen diese alle mit unseren Annahmen überein. Ob es sich hierbei um einen Versuchsfehler handelt, oder um das gelegentliche Auftreten falscher Typen, das Barlow's *Oxalis*-Versuche zeigen (siehe Tabelle II, ich komme darauf noch zurück), wird schwer zu entscheiden sein.

Die einzigen größeren Zahlen, die ich in der Literatur sonst über trimorphe Pflanzen finden konnte, stammen von Hildebrand⁷⁾. Es handelt sich dabei meist um Varietätskreuzungen aus der *rubella*-Gruppe von *Oxalis*. Der Verf. erhielt folgende Zahlen:

$$\left. \begin{array}{l} \lg \times mi = 84 : 81 : 2 \\ \lg \times kz = 71 : 0 : 71 \\ mi \times kz = 4 : 6 : 19 \end{array} \right\} \text{rubella-Gruppe}$$

Oxalis lasiopetala \times *articulata* und reziprok.

II.

Es hat einen gewissen Reiz, sich ein Bild von der Häufigkeit der Typen in der Natur zu machen, wie sie die genetischen Formeln fordern würden. Diese Vorstellung kann natürlich nur ganz angenähert sein, da ja die genetische Formel nur einen Teil des Problems berücksichtigt. (Nach der genetischen Formel ist z. B. das Ergebnis für die Nachkommenschaft dasselbe, ob wir eine legitime oder illegitime Bestäubung mit demselben Pollenlieferanten vornehmen.) Die einzige Annahme, die wir in Berücksichtigung des sogenannten Illegitimitätsproblems machen wollen, ist die, daß legitime Befruchtungen in der Mehrzahl vorkommen.

Fangen wir mit den dimorphen Pflanzen an. Hier heißen die langgriffeligen Pflanzen aa, die kurzgriffeligen Aa. Das Verhältnis in der Natur muß sich daher aus den legitimen Kreuzungen $\lg \times kz$ und $kz \times \lg$ zusammensetzen, also 1:1 ergeben. Dies finden wir bestätigt in folgender Tabelle, die aus Beobachtungen, die von Darwin und mir gesammelt sind, zusammengestellt ist. Bei den Zählungen sind mir einige Kollegen behilflich gewesen, wofür ich ihnen auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

Tabelle III.

Beobachter:	Spezies:	Fundort:	lang : kurz : isostyl
Darwin	<i>Primula offic.</i>		241 : 281
Breitenbach (Darwin)	" <i>elatior</i>	a. d. Lippe	467 : 411 : 16
N. v. Gescher	" "	Münster i. W.	770 : 865 : 1
H. Kappert	" "	" "	46 : 45
L. v. Ubisch	" "	Ammersee	507 : 511
Scott (Darwin)	" <i>acaulis</i>		44 : 56
Darwin	" "		36 : 40
Fr. Darwin	<i>Pulmonaria angust.</i>		125 : 77
Darwin	<i>Menyanthes trifol.</i>		110 : 137
G. v. Ubisch	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Mecklenburg	291 : 341
G. v. Ubisch	" "	Potsdam	322 : 363

7) Hildebrand, F., Über einige Pflanzenbastardierungen. (Jenaische Ztschr. 23, 1889.)

Wir finden hier fast überall einen geringen Überschuß an kurzgriffeligen Pflanzen, die sich aus illegitimer Befruchtung kurzgriffeliger Exemplare erklären dürften. Dies Resultat ist nach der genecischen Formel zu erwarten, da die Kurzgriffel heterozygotisch sind, also eine größere Variationsbreite in der fraglichen Eigenschaft besitzen müssen, wenn nicht absolute Dominanz herrscht. Denn wenn auch die Faktoren explicite nichts über bessere und schlechtere Bestäubung, also über Legitimität und Illegitimität aussagen, so steht doch fest, daß diese in engerem Zusammenhange mit ihnen stehen muß.

Dieser Beobachtung und Überlegung steht die gegenteilige Behauptung in der Literatur gegenüber, daß lang \times lang besser ansetze als kurz \times kurz (siehe z. B. C. Correns, Ber. deutsch. bot. Gesellsch. 1889; E. Strasburger, Pringsheim's Jahrb. 1886). Verfolgt man diese Behauptung bis zu ihrem Ursprung, so landet man immer bei einigen Zahlen, die von Darwin⁸⁾ stammen, und die mir durchaus nicht das zu beweisen scheinen, was der Verf. daraus gefolgert hat. Ich habe sie daher zu einer Tabelle übersichtlich zusammengestellt.

Tabelle IV.

1	2	3	4	5
Spezies	lg \times kz	kz \times lg	lg \times lg	kz \times kz
<i>Prim. offic.</i>	$\frac{14}{22} = 63\%$	$\frac{11}{13} = 84\%$	$\frac{5}{20} = 25\%$	$\frac{6}{15} = 40\%$
" <i>elatior</i>	$\frac{6}{10} = 60\%$	$\frac{8}{10} = 80\%$	$\frac{4}{20} = 20\%$	$\frac{3}{17} = 18\%$
" <i>acaulis</i>	$\frac{11}{12} = 90\%$	$\frac{7}{8} = 87\%$	$\frac{14}{21} = 67\%$	$\frac{7}{18} = 40\%$
" <i>sinensis</i>	$\frac{16}{24} = 67\%$	$\frac{8}{8} = 100\%$	$\frac{13}{20} = 65\%$	$\frac{4}{7} = 58\%$
<i>Pulmonaria</i>	$\frac{9}{18} = 50\%$	$\frac{15}{18} = 83\%$	$\frac{0}{18} = 0\%$	$\frac{7}{12} = 58\%$
<i>Linnum</i> grdf. und perenne			weniger fruchtbar	fruchtbarer

Zu der Tabelle sei folgendes bemerkt. Der Nenner der Brüche in den Rubriken 2 bis 5 bedeutet die Anzahl Bestäubungen, die Darwin vorgenommen, der Zähler die Anzahl Kapseln, die gut angesetzt. Danach habe ich die Ansatz-Prozente ausgerechnet.

Aus der Tabelle geht hervor, daß in drei Fällen zwar lang \times lang besseren Ansatz gibt als kurz \times kurz, daß in drei Fällen aber das Entgegengesetzte der Fall ist. Danach dürfte man, besonders in Hinblick auf die kleinen Zahlen, höchstens sagen, die Frage bliebe unentschieden.

In Tabelle V sind einige Daten, die ich erhalten habe, zusammengestellt. Auch meine Zahlen sind absolut nicht ausreichend, um die Frage zu entscheiden. (Die Versuche wurden zu einem ganz anderen Zweck angestellt.) Hier sind die illegitimen Selbst- und Fremdbestäubungen getrennt aufgeführt, doch ist der Unterschied in der Güte des Ansatzes kaum groß zu nennen. Der Nenner der Brüche bedeutet wieder die Anzahl Blüten, die bestäubt wurden, der Zähler aber die Anzahl Samen, die dabei erhalten wurden. Daraus ergibt sich die Anzahl Samen pro Kapsel. Bezeichnet man mit den Ziffern 1—6

8) Darwin loc. cit.

die relative Güte des Ansatzes bei den drei Arten, wo alle sechs möglichen Bestäubungen vorgenommen wurden, so erhält man die Reihenfolge $lg \times kz = 4$, $kz \times lg = 5$, $kz \times kz = 10$, kz selbst = 12, lg selbst = 13, $lg \times lg = 17$.

Tabelle V.

Spezies	$lg \times kz$	$kz \times lg$	$lg \times lg$
<i>Primula offic.</i>	$\frac{402}{9} = 45$ (1)	$\frac{240}{6} = 40$ (2)	$\frac{0}{11} = 0$ (5)
" <i>obconica</i>	$\frac{1025}{35} = 29$ (2)	$\frac{609}{16} = 38$ (1)	$\frac{13}{40} = 0$ (6)
" <i>denticulata</i>	$\frac{8174}{34} = 240$ (1)	$\frac{5732}{38} = 150$ (2)	$\frac{317}{16} = 14$ (6)
" <i>malacoides</i>	$\frac{2279}{16} = 142$	$\frac{1755}{14} = 125$	
" <i>Auricula</i>	$\frac{42}{1} = 42$		$\frac{0}{5} = 0$
	(4)	(5)	(17)

Tabelle Va.

Spezies	$lg \times$ selbst	$kz \times kz$	$kz \times$ selbst
<i>Primula offic.</i>	$\frac{0}{12} = 0$ (5)	$\frac{65}{10} = 7$ (3)	$\frac{489}{70} = 7$ (3)
" <i>obconica</i>	$\frac{120}{37} = 3$ (5)	$\frac{201}{16} = 12$ (3)	$\frac{249}{36} = 7$ (4)
" <i>denticulata</i>	$\frac{401}{9} = 45$ (3)	$\frac{1068}{29} = 37$ (4)	$\frac{1851}{52} = 36$ (5)
" <i>malacoides</i>	$\frac{0}{19} = 0$		$\frac{1163}{49} = 24$
" <i>Auricula</i>	$\frac{0}{4} = 0$		$\frac{95}{5} = 19$
	(13)	(10)	(12)

Schließlich sind zu dieser Frage noch einige Resultate von Eva de Vries⁹⁾ anzuführen, die sie in ihrer Züricher Dissertation 1919 veröffentlicht hat. Die Verfasserin erhielt besseren Samenansatz bei Selbstbestäubung langgr. *Primula acaulis* als kurzgr.; bei *Pr. elatior* dagegen besseren Samenansatz bei Selbstbestäubung der Kurzgriffel. Die Verf. kommt zu dem Schluß, daß individuelle Verschiedenheit einen großen Einfluß ausübe und daß man aus geringen Zahlen keine Schlüsse ziehen dürfe.

Mir scheinen alle diese Zahlen jedenfalls nicht mit den Zählungen aus der Natur in Widerspruch zu stehen. Der Ansatz, der allein aus diesen Tabellen zu entnehmen ist, besagt im übrigen nicht so viel wie die Keimfähigkeit, die das wahre Maß für die Güte der Bestäubung ist. Hierüber sind noch Versuche abzuwarten.

Wenn wir zu den trimorphen Formen übergehen, so können wir leicht ausrechnen, wie die Häufigkeit in der Natur sein müßte, wenn ursprünglich von jedem Typ eine Pflanze dagewesen wäre und nur legitime Bestäubung befruchtend wirkte. Dies ist offenbar die einfachste Annahme. Wir erhalten dann nach einer Generation das Verhältnis 5:3:4, oder was dasselbe ist, 42:25:33 %. Schon in der nächsten Generation erhalten wir angenähert das definitive Verhältnis nämlich 36:26,5:37,5 %. Wenn ich auf die Ableitung dieses Verhältnisses verzichte, so geschieht das, weil der Formel m. E. keine Bedeutung beizumessen ist, da die Voraussetzung im allgemeinen in der Natur nicht erfüllt sein muß. Denn Fertilität, also

9) De Vries, Eva, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. (Dissertation. Zürich 1919.)

Erhaltung der Art, wird durch zwei Formen vollständig gewährleistet, soweit wir wissen wenigstens.

Das gelegentliche Auftreten der dritten Form, in Kreuzungen, in denen es nach der Formel nicht auftreten dürfte, gibt allerdings zu denken. So finden wir bei Barlow in der Kreuzung mittel \times lang (siehe Seite 90) 6 kurze neben 209 langen und 205 mittleren Exemplaren, bei lang \times kurz 3 mittlere unter 203 langen und 191 kurzen und 9 mittlere unter 151 langen und 156 kurzen. Natürlich kann es sich um einen Bestäubungsfehler handeln, doch möchte ich das nicht von vornherein annehmen*). Experimentell ließe sich dieser Punkt ja leicht feststellen, wenn man unter vollständiger Ausschaltung des dritten Typs jahrelang zwei Typen miteinander bestäubt und jedesmal die Samen aussät.

Die Zählungen, die von Darwin, meinem Kollegen und mir stammen, bestätigen die Annahme, daß man in der Natur fast jedes Zahlenverhältnis erwarten kann, wengleich bei größeren Beständen das Verhältnis 4 : 3 : 4 die größte Wahrscheinlichkeit hat. Es handelt sich hierbei nur um *Lythrum Salicaria*.

Tabelle VI.

Sammler:	Ort:	lg : mi : kz
Darwin	Nord-Wales	95 : 97 : 72
"	Hampshire	53 : 38 : 38
H. Kappert	Sorau N.-L.	64 : 36 : 44
G. v. Übisch	Lichterfelde	31 : 21 : 35
"	"	115 : 119 : 31
"	Potsdam	55 : 51 : 43

III.

Die verschiedene Größe der Narbenpapillen und Pollenkörner schien lange Zeit den Blütenbiologen die hinreichende Ursache für die verschiedene Wirksamkeit der legitimen und illegitimen Bestäubung zu sein. Diese auf den ersten Blick so einleuchtende „Anpassung“ hat der kritischen Forschung nicht standgehalten. Siehe z. B. C. Correns loc. cit., G. Tischler¹⁰⁾. Die Hoffnung, auf genetischem Wege der Frage auf den Grund zu kommen, hat uns bisher auch noch betrogen. Denn wie schon verschiedentlich erwähnt, besagt es nichts für das Illegitimitätsproblem, wenn wir die genetische Formel der drei — resp. — zwei Typen kennen, da dieselbe Formel der ganzen Pflanze zukommen muß. Ich will gestehen, daß ich mir eine ganz andere Vorstellung gemacht hatte. Nehmen wir z. B. an, die kurzgriffelige Form heiße Aabb, so müssen sowohl die männlichen als auch die weib-

10) Tischler, G., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei *Lythrum Salicaria* mit Beziehung auf das Illegitimitätsproblem. (Flora 11, p. 165, 1918.)

*) Nach freundlicher brieflicher Mitteilung erhielt H. Kniep bei der legitimen Bestäubung einer kurzgr. Pflanze mit dem Pollen einer mittelgr. Pflanze 4 lg : 54 mi : 78 kr. Es hat sich dabei wohl um die Combinationen Aabb \times aaBB gehandelt (siehe S. 91).

lichen Gameten Ab und ab heißen. Es wäre nun möglich gewesen, daß bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen der langen Antheren nur die Gameten ab sich entwickelt hätten, alle Ab dagegen zugrunde gingen und bei den mittleren Antheren umgekehrt. (Eine ähnliche Anschauung scheint sich Tischler gebildet zu haben.) Oder auch es hätten sich alle Pollenkörner entwickeln aber nur bestimmte determinierte auf den verschiedenen Narben keimen können. Daß diese Vorstellung nicht richtig sein kann, beweist die Gleichheit reziproker Kreuzungen und die Tatsache, daß es für die aus der Kreuzung hervorgehenden Typen ganz gleichgültig ist, mit welchem Satz Pollenkörner derselben Pflanze die Bestäubung vorgenommen wird (also ob legitim oder illegitim), nur die Güte des Ansatzes wird beeinflusst. Als wahrscheinlichste Erklärung bleibt immer noch die von L. Jost¹¹⁾, daß sich in den verschiedenen Sätzen von Pollenkörnern und Stempeln chemische Stoffe verschiedener Konzentrationen vorfinden, von denen nur ganz bestimmte zusammenpassen. Bei *Lythrum* erscheint das ganz besonders einleuchtend, wenn man den grünen Stärkepollen der langen Antheren mit dem gelben Fettpollen der anderen Antheren vergleicht, doch ist die Gleichheit der mittleren und kurzen Antheren um so auffallender. Man muß aber bedenken, daß wir dabei in keiner anderen Lage sind als etwa bei gewissen selbststerilen Gewächsen, wo wir dem Pollen auch nicht ansehen können, welche Liniénstoffe er enthält. (Bei der Gelegenheit möchte ich erwähnen, daß bei einer meiner mittelgriffeligen Pflanzen die Pollenfächer der langen Antheren einiger Blüten gelb gefärbt waren wie bei den kurzen Antheren. Eine mikroskopische Untersuchung ergab aber, daß fast alle Pollenkörner taub waren und die wenigen guten an Form, Inhalt, Farbe dem grünen Stärkepollen gleich. Die Abweichung war also nur eine scheinbare, hervorgerufen durch eine Lichtwirkung. Vielleicht handelt es sich bei den beiden von Koehne¹²⁾ beschriebenen und von Tischler¹³⁾ angeführten Pflanzen um dieselbe Erscheinung.)

Trotz dieser Mißerfolge dürfte nicht zu zweifeln sein, daß die Unterschiede der generativen Organe, die die verschieden gute Befruchtung bedingen, vererbt werden. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß sie durch die Faktoren, die wir ganz neutral A und B genannt haben, mitvererbt werden, doch scheint es mir noch nicht an der Zeit zu sein, darüber zu spekulieren.

11) Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. (Bot. Ztg. 45, p. 77—117, 1907.)

12) Koehne, Ae., *Lythraceae monographice describuntur*. (Engler's Jahrb. 6, p. 45, 1885.)

13) Tischler, G., *Pollenbiologische Studien*. (Ztschr. f. Bot. p. 461, 1917.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Ubisch Gertrud [Gerta] von

Artikel/Article: [Zur Genetik der trimorphen Heterostylie sowie einige Bemerkungen zur dimorphen Heterostylie. 88-96](#)