

III. Vorträge

Untersuchungen an den Bastarden der Arten *Nicotiana Sanderae*, *N. Langsdorffii* und *N. longiflora*

Von Friedrich Brieger, Berlin-Dahlem

Das Evolutionsproblem, die Frage nach der Entstehung der Arten, kann bei dem gegenwärtigen Stande der experimentellen Genetik auf zwei verschiedenen Wegen einer Lösung näher gebracht werden. Entweder versucht man künstlich durch äußere Eingriffe, durch Behandlung mit Chemikalien oder Bestrahlung mit Röntgenstrahlen o. ä., Mutationen auszulösen, um dann Rückschlüsse auf das Auftreten neuer Erbeigenschaften in der Natur ziehen zu können. Oder aber man versucht durch den genetischen Vergleich nahe verwandter Spezies Aufschlüsse über die Art der sie charakterisierenden erblichen Eigenschaften zu bekommen. Ein solcher Vergleich der hauptsächlichsten Charaktere der Arten *N. Sanderae* und *N. Langsdorffii* einerseits und *N. longiflora* andererseits ist die Aufgabe der Untersuchungen, über die hier berichtet werden soll.

Es ist bereits seit langem bekannt, daß die beiden natürlichen Arten *N. alata* und *N. Forgetiana* leicht miteinander gekreuzt werden können und vollkommen fertile Bastarde geben, die in normaler Weise aufspalten. Diese vollkommene Kreuzungsfertilität ist wohl in Verbindung mit der Selbststerilität der beiden Arten der Grund dafür, daß sich in Kultur kaum mehr die reinen Arten, sondern nur noch die aus Kreuzungen hervorgegangenen Mischtypen finden. Diese werden alle unter dem Namen *N. Sanderae* zusammengefaßt. Unter ihnen finden sich wieder entstandene homozygote Formen, die den reinen Arten vollkommen entsprechen. *N. Langsdorffii* ist eine Art, die von den *Sanderae*-Typen morphologisch scharf getrennt ist. Infolge ihrer vollkommenen Selbstfertilität scheinen sich noch ursprüngliche reine Formen, die mit der Originaldiagnose vollkommen übereinstimmen, in Kultur zu finden. Auch von *N. longiflora* befindet sich anscheinend ganz reines Material in Kultur. Diese Art ist ebenfalls vollkommen selbstfertil und kann daher leicht rein weiter gezüchtet werden.

Obwohl die *Sanderae*-Formen und *N. Langsdorffii* zu verschiedenen Gattungssektionen gerechnet werden, zur *sectio petunioides* und *rustica*, lassen sie

sich doch leicht kreuzen und geben vollkommen fertile Bastarde miteinander.

Die Analyse der *Sanderae*-Formen und ihrer Bastarde mit *Langsdorffii* ist von mehreren Untersuchern mit dem Erfolge durchgeführt worden, daß die genetische Grundlage einer Reihe der wichtigeren Charaktere erfaßt werden konnte (Lock 1909, East 1915, Sachs-Skalinska 1921, Brieger und Mangelsdorf 1927, Brieger 1928, 1929). Die Form und Größe der Blüten ist ausgesprochen polymer bedingt (Lock, East). Die meisten Farbcharaktere, mit denen wir uns vor allem hier befassen werden, sind dagegen einfach faktoriell determiniert. Die folgenden Charaktere, die in den Kreuzungen mit *N. longiflora* verwandt wurden, sollen genauer besprochen werden:

Die kräftige Farbe der Blüten vieler *Sanderae*-Formen und der typischen *N. Forgetiana* sowie die schwach violette Tönung der Blüten von *N. alata* wird durch einen dominanten Faktor C_{sa} bedingt. Homozygot rezessive $C_{sa} C_{sa}$ -Pflanzen besitzen dagegen rein weiße Blüten. Die „Elfenbein“-Farbe der *alata*-Blüten wird durch einen anderen rezessiven Erbfaktor $i_{sa} i_{sa}$ bedingt. Pflanzen, die den dominanten I_{sa} -Faktor enthalten, sind bei Anwesenheit des Grundfaktors C_{sa} farbig und nicht elfenbein. Die rote Farbe der Blüten von *N. Forgetiana* wird durch einen oder mehrere dominante Faktoren R_{sa} verursacht. Die mit ihnen allelen Violett-Faktoren r_{sa} sind meist, aber nicht immer, vollkommen rezessiv. Zu diesen Grundfaktoren der Anthokyanbildung in den Blüten von *N. Sanderae* kommen dann noch eine Reihe von Genen, die die Farbintensität beeinflussen, und andere, die die Verteilung des Anthokyans in den verschiedenen Teilen der Petalen kontrollieren.

Die grüne Farbe der *Langsdorffii*-Blüte wird vor allem durch einen dominanten Erbfaktor G_{la} verursacht, der die Ausbildung von Chlorophyll besonders in den Zellen der Oberseite der Blütenblätter mit sich bringt. Die *Sanderae*-Formen sind ausnahmslos $g_{sa} g_{sa}$ und enthalten Chlorophyll fast nur in den Zellen der Blütenröhre. Die blaue Farbe des *Langsdorffii*-Pollens wird nach East durch ein Allelenpaar, nach Brieger durch zwei komplementäre dominante Allele B_{la} bedingt. Die reinen *Sanderae*-Formen mit ihrem gelblichweißen Pollen haben die Konstitution $b_{sa}^1 b_{sa}^1 b_{sa}^2 b_{sa}^2$. Das Fehlen von Anthokyan in den Blütenblättern von *Langsdorffii* wird vor allem durch das Vorhandensein eines rezessiven, dem Elfenbeinfaktor von *alata* (i_{sa}) allelen Gens (i_{la}) bedingt, welches diesem Faktor in seiner Wirkung sehr ähnlich, aber nicht gleich ist. Nach dem Dominanzgrade können wir die folgende Reihe aufstellen: $I_{sa} > i_{sa} > i_{la}$. Durch Kreuzungen von *Langsdorffii* mit I_{sa} -Formen von *Sanderae* kann man weiterhin feststellen, daß auch *Langsdorffii* einen Grundfaktor C_{la} für Anthokyanbildung und den oder die rezessiven Faktoren r_{la} für eine violette Färbung der Petalen besitzt. Infolge der Anwesenheit des i_{la} -Faktors können sie sich aber phänotypisch nicht bemerkbar machen.

Die Ergebnisse dieser Faktorenanalyse sind in den ersten Spalten der Tabelle 1 noch einmal zusammengestellt.

Tabelle 1

In Anwesenheit von	<i>Sanderae</i> -Formen		<i>Langsdorffii</i>	<i>longiflora</i>
I-	$C_{sa} C_{sa}$ farbige Blüten	$c_{sa} c_{sa}$ ¹⁾ weiße Blüten	$C_{1a} C_{1a}$ farbige Blüten	$(C_{1o} C_{1o})$ farbige Blüten
C-	$I_{sa} I_{sa}$ farbige Blüten	$i_{sa} i_{sa}$ elfenbeinfarbene Blüten	$i_{1a} i_{1a}$ elfenbeinfarbene Blüten	$(i_{1o} i_{1o})$ <i>longiflora</i> -Blüten
C- I-	$R_{sa} R_{sa}$ rote Blüten	$r_{sa} r_{sa}$ violette Blüten	$r_{1a} r_{1a}$ violette Blüten	$(r_{1o} r_{1o})$ violette Blüten
—	$g_{sa} g_{sa}$ Blüten fast ohne Chlorophyll		$G_{1a} G_{1a}$ grüne Blüten	$(g_{1o} g_{1o})$ Blüten fast ohne Chlorophyll
—	$b_{sa} b_{sa}$ weißer Pollen		$B_{1a} B_{1a}$ blauer Pollen	$(b_{1o} b_{1o})$ weißer Pollen

In der Mehrzahl der Kreuzungen der *Sanderae-Langsdorffii*-Pflanzen mit *longiflora* waren alle F_1 -Pflanzen normal entwickelt und zeigten eine ausgesprochene Heterosis. In einigen Familien dagegen waren alle oder ein Teil der Individuen nur sehr kümmerlich entwickelt. Bei den Zwergpflanzen unterbleibt die Ausbildung der Blattrosetten; die Blätter sind viel kleiner; die Stengel nur schwächlich und wenig verzweigt; die Blüten sind zwar weniger zahlreich, aber normal ausgebildet. Die faktorielle Erklärung für das Auftreten dieser semiletalen Formen ist nur in einigen Familien möglich. Es handelt sich offenbar sowohl um *longiflora*- als auch um *Sanderae*-Faktoren, die in den arteigenen Genomen ausbalanciert sind, dagegen in Kombination mit den artfremden Genotypen die Entwicklungsstörungen ergeben. So spaltete in verschiedenen Kreuzungen eines *longiflora*-Individuums mit verschiedenen *Sanderae*-Formen normale und semiletale Formen in gleichem Verhältnis heraus, was eine einfache monofaktorielle Spaltung andeutet. In anderen Familien waren die Krüppel in der Minderzahl (nur etwa 10%). Und in wieder anderen Kreuzungen waren alle Individuen schwach entwickelt.

Die F_1 -Pflanzen sind, wie auch schon von anderer Seite angegeben, vollkommen steril. Der Vergleich der Erbfaktoren kann sich daher nur auf die Untersuchung der F_1 -Pflanzen erstrecken, weshalb eine sichere Faktorenanalyse nicht möglich ist. Es ist aber anzunehmen, daß *longiflora* zu jedem Gen der

¹⁾ $c_{sa} c_{sa}$ ist epistatisch über ii .

Sanderae-Langsdorfii-Pflanzen ein Allel besitzt. Die letzteren Arten haben haploid 9 Chromosomen (nach anderen Autoren nur 8), die ersteren 10 Chromosomen, und die Paarung ist in den Bastarden vollkommen normal, abgesehen davon, daß die überzähligen *longiflora*-Chromosomen ungepaart bleiben.

Die Blüten von *N. longiflora* sind unmittelbar nach dem Aufblühen auf der Innenseite der Kronenblattzipfel rein weiß gefärbt, verfärben sich aber später leicht violett. Ihre Außenseite ist dagegen immer violett überlaufen.

Kreuzt man eine weißblühende *Sanderae* von der Konstitution $c_{sa} c_{sa}$ mit *longiflora*, so sind die Blüten der F_1 -Pflanzen ausgesprochen farbig. Man kann also annehmen, daß auch *longiflora* den Grundfaktor für Anthokyanbildung besitzt. Ob dieses Allel dem C_{sa} -Faktor von *Sanderae*, oder dem C_{1a} -Faktor von *Langsdorfii* vollkommen gleich ist, kann nicht entschieden werden. Die Wirkung der drei Gene ist jedenfalls vollkommen gleich.

Wenn man dagegen eine *Sanderae*-Pflanze mit elfenbeinfarbenen Blüten mit *longiflora* kreuzt, so zeigen die F_1 -Pflanzen ausnahmslos die gleiche leicht violette Tönung wie die *longiflora*-Eltern. Wir nehmen daher an, daß diese Art ein sowohl von dem Farbfaktor I_{sa} als auch von den Elfenbeinfaktoren i_{sa} und i_{1a} verschiedenes Allel i_{1o} enthält.

Die violette Tönung der *longiflora*-Blüten läßt bereits darauf schließen, daß diese Art einen Violettfaktor r_{1o} enthält. In Kreuzungen erweist sich der Rotfaktor R_{sa} von *Forgetiana* als dominant.

N. longiflora besitzt immer weißlich-gelben Pollen wie auch die *Sanderae*-Formen. In den Kreuzungen erweist sich die blaue Pollenfarbe von *N. Langsdorfii* als dominant, und zwar ist sie in meinem Material wieder bifaktoriell bedingt.

Auf Grund dieser Befunde an den F_1 -Pflanzen, die in Tabelle 1 wiedergegeben sind, kommen wir zu den folgenden Konstitutionsformeln der vier Ausgangsarten:

<i>N. Forgetiana</i>	$C_{sa} C_{sa}$	$I_{sa} I_{sa}$	$R_{sa} R_{sa}$	$g_{sa} g_{sa}$	$b_{sa} b_{sa}$. . .
<i>N. alata</i>	$C_{sa} C_{sa}$	$i_{sa} i_{sa}$	$r_{sa} r_{sa}$	$g_{sa} g_{sa}$	$b_{sa} b_{sa}$. . .
<i>N. Langsdorfii</i>	$C_{1a} C_{1a}$	$i_{1a} i_{1a}$	$r_{1a} r_{1a}$	$G_{1a} G_{1a}$	$B_{1a} B_{1a}$. . .
<i>N. longiflora</i>	$(C_{1o} C_{1o})$	$i_{1o} i_{1o}$	$r_{1o} r_{1o}$	$g_{1o} g_{1o}$	$b_{1o} b_{1o}$. . .)

In diesen Formeln wie auch in Tabelle 1 ist der Vereinfachung halber nicht berücksichtigt, daß es mehrere polymere R-Faktoren und sicherlich mindestens zwei B-Faktoren gibt. Die Formeln von *N. longiflora* sind hier wie auch in der Tabelle in Klammern gegeben, weil sie nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit erschlossen werden konnten, während die Konstitutionsformeln der anderen drei Arten im Kreuzungsexperiment zahlenmäßig sichergestellt wurden.

Bei dem Vergleich der Formeln fällt vor allem auf, daß alle Arten durch den Grundfaktor C für Antokyanbildung charakterisiert sind, der nur weißen *Sanderae*-Sippen fehlt. Auch die Arten, die in ihren Blüten

infolge der Anwesenheit von Elfenbeinfaktoren, kein oder kaum Anthokyan ausbilden, besitzen den grundlegenden Farbfaktor.

Es ist weiterhin wichtig, daß die Arten mit Ausnahme von *N. Forgetiana* den oder die Violettfaktoren enthalten, gleichgültig ob sie kaum (*alata*, *longiflora*) oder kein (*Langsdorfii*) Anthokyan in den Blüten ausbilden.

Darauf, daß die drei zuletzt genannten Arten die die Anthokyanbildung ganz oder fast ganz unterdrückenden Elfenbeinfaktoren besitzen, wiesen wir bereits hin.

Wir können also feststellen, daß die Arten eine ganze Reihe von wesentlichen Faktoren gemein haben, insofern als sie einander alle und in der Wirkung ähnliche Gene enthalten. Die auffallenden Unterschiede in der Farbe der Blüten und des Pollens, durch die die Spezies charakterisiert werden, haben aber eine sehr einfache genetische Basis. Nur ein Gen bedingt die kräftige Anthokyanbildung der Blüten von *N. Sanderae*, ein anderes das ausgesprochene Grün von *Langsdorfii*. Ein oder zwei komplementäre Faktoren rufen die auffallende Blaufärbung des *Langsdorfii*-Pollens hervor. Daraus läßt sich ableiten, daß nur durch verhältnismäßig wenige Faktormutationen die wichtigen Artcharaktere auseinander oder aus den Charakteren einer Stammform hervorgegangen sind.

Über die Mutationsrichtungen der *Marchantia polymorpha* L. und die Entwicklungsreihen der Marchantiaceen

Von H. Burgeff, Würzburg

Ref. hat sich seit 1920 mit dem Mutationsproblem und der Vererbung bei *Marchantia* befaßt; zuerst bei *M. polymorpha*, später hat er andere europäische Arten, zuletzt ein Dutzend tropischer Arten hinzugenommen, die der möglichen Tetradenanalyse wegen ein günstigeres Material darstellen.

Mutationen sind häufiger, als man gemeinhin denkt. Von zwei typischen *polymorpha*-Stämmen aus Berlin und Halle leiten sich bis heute 15 Mutationen ab, von denen etwa die Hälfte genügend fertil ist, um Kreuzungen zu erlauben.

Marchantia polymorpha ist, wie der Name sagt, recht vielgestaltig. Aber fast diese ganze den Systematikern aufgefallene Variabilität beruht auf Modifikation durch wechselnde äußere Faktoren. Auch in der Altersentwicklung findet man einen sehr ausgesprochenen Wechsel der Form. Jugendform, Folgeform und fertile Form des Thallus lassen sich unterscheiden. Es bedurfte deshalb jahrelanger Beobachtungen der induzierten Formen bis sich manche Mutationen von diesen trennen ließen.