

(Aus dem Institut für Pflanzenzucht, Leningrad.)

## Vererbung von Anheftungstypen der Blüten und einiger anderer Merkmale beim Hafer.

Vorläufige Mitteilung zu einer vergleichenden Hafergenetik.

Von H. Emme.

(Schluß.)

Wir haben eine Reihe Merkmale angeführt, die (mit einer „relativen“ Ausnahme) zu den tri- und pentaploiden  $F_1$ -Bastarden stets vom Elter mit der größeren Chromosomenzahl übergehen. Es existiert aber eine weitere Gruppe von Merkmalen, die ein anderes Verhalten zeigen und in den untersuchten Fällen dem  $F_1$ -Bastard unabhängig davon, ob sie dem Elter mit der größeren oder mit der kleineren Chromosomenzahl angehören, vererbt werden. Hierher gehören: Behaarung der Glumelle der ersten Blüte, Färbung der Glumelle, Granne der ersten Blüte („Granne vorhanden“ — „Granne fehlt“), Form vom Busch, Anwesenheit einer Ligula, Behaarung der Keime, Struktur der Spitze der äußeren Glumelle der ersten Blüte.

Das Verhalten bei Kreuzung dieses letzteren Merkmals verdient spezielle Beachtung: Laut MALZEV sind die *Denticulatae* von den *Aristulatae* abzuleiten. Deshalb betrachtet dieser Forscher die Spitze der äußeren Glumelle der *Denticulatae* als ein Derivat derjenigen der *Aristulatae*, wobei er aus den *Aristulatae* ssp. *Vaviloviana* zu *A. fatua* L. am nächsten setzt.

Wir zitieren MALZEV (1931, russ. Text, p. 411). „Unter anderen spricht die Kürze der Strigen von ssp. *Vaviloviana* bei gleichzeitiger Existenz neben denselben zweier Seitenzähnchen in hohem Maße für seine nahe Verwandtschaft mit *A. fatua*, bei welchem die äußere Glumelle ebenfalls in zwei Zähnchen ausläuft, während Strigen gänzlich fehlen.“ Somit homologisiert MALZEV die Seitenzähnchen der *Vavilovianae*, also auch der *abyssinicae* mit den Zähnchen der Formen von *A. fatua* L. s. a. Ohne vergleichende embryologische und anatomische Untersuchungen, die ja leider völlig ausstehen, halten wir diese Behauptung für nicht genügend berechtigt. Die Zähnchen der *Denticulatae* müssen weder den Zähnchen noch den Strigen der *Aristulatae* durchaus homolog sein. Überhaupt hat die Glumellenspitze keinen einfachen Bau: sie wird bedingt durch die Lage von Gefäßbündeln, welche an der Strigen- und Zähnchenbildung teilnehmen, und durch die Lage der Zwischen gewebe. Bei Vergleich von Eltern und Bastarden in Kreuzungen zwischen den *Aristulatae* und *Denticulatae* ist es sehr schwer zu entscheiden,

was einander als allelomorphe Merkmalspaare gegenübergestellt werden muß: ein einfaches Gegenüberstellen von „Strigen vorhanden“, „Strigen nicht vorhanden“ entspricht, wie das Gesamtbild der pentaploiden Bastard-Kombinationen zeigt, nicht der Wirklichkeit; es handelt sich eben um ein kompliziertes Merkmal, wie es viele „gute systematische“ Merkmale sind (Wurzelsystem, Infloreszens, Bau von Petalen, von Blattspreiten usw.).

Leider haben die Besitzer einer  $F_2$ -Generation (*barbata*  $\times$  *sativa*) solcher Bastarde — IVANOV und NHIYAMA — dem Verhalten dieses so wichtigen taxonomischen Merkmals noch keine Beachtung geschenkt.

Das oben Geschilderte spricht wohl deutlich genug dafür, daß nach ihrem Verhalten, wenigstens in den bisher gewonnenen pentaploiden  $F_1$ -Bastarden die Hafermerkmale in zwei Gruppen eingeteilt werden können: *in solche, die stets vom Elter mit der größeren Chromosomenzahl dem Bastarde vererbt werden, und in solche, die zu demselben von jedem Elter übergehen können*. Als Erklärung für das erstere Verhalten könnte man sich eine überwiegende Wirkung von drei Chromosomensätzen, von drei Genomen, drei multiplen Faktoren oder drei gleichartiger Genensysteme über deren zwei vorstellen.

Dieses würde für echte Polyploidie innerhalb von *Euavena* GRISEB. sprechen. Bei den Hafern als Selbstbestäubern müßte Autopolyploidie eine größere Rolle spielen als Allopolyploidie, wenn auch letztere durchaus nicht ausgeschlossen ist. Im Laufe der Evolution der polyploiden Formen konnten die ursprünglichen Genome vielfachen Änderungen unterworfen gewesen sein; deshalb ist es gar nicht gesagt, daß die Gameten der tetraploiden Formen durchaus zwei, die der hexaploiden durchaus drei absolut identische Chromosomen jeder Kategorie enthalten. Aber gerade die oben geschilderte Dominanz von Merkmalen seitens des mehrchromosomigen Elters kann so gedeutet werden, daß in bezug auf eine Reihe Merkmale die Gameten der hexaploiden Formen tatsächlich eine dreifache, die der 28-chromosomigen nur eine doppelte, also kleinere Portion allelomorpher Gene führen, weshalb das Übergewicht der dreifachen Por-

tion durch den hexaploiden Elter bestimmt wird.

Diese Erscheinung könnte auch anders gedeutet werden. Jedenfalls steht aber eines fest: das Vorhandensein in der  $F_1$ -Zygote von 21 Chromosomen einer Elternform (d. h. dreier Portionen?) und von 14 Chromosomen der anderen Elternform (d. h. zweier Portionen?) führt die für den ersten Elter typische Entwicklung eines Merkmals nach sich.

Die zweite Gruppe zeugt dafür, daß, wenn auch die Evolution der Formen von *Euavena* autopolyploide Formen geschaffen hat, sie sich nicht auf bloßes mechanisches Summieren der ursprünglichen Génome in der neuen Zygote beschränkte, sondern daß sich wenigstens in einem Teil derselben tiefgreifende Änderungen vollzogen haben, welche zu qualitativ neuen Relationen in der neuen Zygote führten, und dadurch das Verhalten bei der Vererbung von Merkmalen der neu entstandenen autotetra- oder hexaploiden Formen ein anderes wurde als bei den ursprünglichen Formen; dadurch konnte es geschehen, daß eine 42-chromosomige, also hexaploide Form, in bezug auf irgendwelche Chromosomen oder Faktoren doch „diploid“ wurde, wodurch Dominanz eines entsprechenden Merkmals seitens eines autotetraploiden Elters, bedingt durch die doppelte Anzahl der entsprechenden Faktoren auftreten kann. Es kann sich aber in solchen Fällen auch um größere Intensität in der Wirkung der Gene (Dominanz) des 28-chromosomigen Elters handeln, die aber gegen die dreifache Portion von allelomorphen recessiven Genen im hexaploiden Elter nicht vollgültig aufkommen können, weshalb sich beim  $F_1$ -Bastard das Merkmal nur intermediär äußert.

Fälle von Dominanz im Bastard von Merkmalen eines Polyploids höherer Ordnung bei Kreuzung desselben mit einem solchen niedriger Ordnung finden wir vor allem bei RENNER (1929) (7) zusammengestellt. RENNER betont ausdrücklich, daß es sich aber in solchen Fällen auch um kompliziertere Erscheinungen handeln kann, wie es schon GOODSPREAD und CLAUSEN (1917) (8) an ihren *N. tabacum*  $\times$  *N. silvestris*-Kreuzungen (der Fall mit var. *calycina*) gezeigt haben. An unseren (KOVALENKO und EMME) zahlreichen Kartoffelbastard-Kombinationen sehen wir Überwiegen der meisten Merkmale von *S. demissum* (72 Chromosomen) bei Kreuzung desselben mit *S. tuberosum* (48 Chromosomen); während dieselben Merkmale seitens *S. curtibolum* (60 Chromosomen), eines zweifellosen komplizierten Allopolyploids, in solchen und anderen Kreuzungen einen ganz anderen Vererbungsgang

aufweisen. Darauf werden wir in einer entsprechenden Arbeit zurückkommen. *Jedenfalls existiert in der Natur kein Gesetz der Dominanz in Bastarden von Merkmalen polyploider Formen höherer Ordnung bei Kreuzung derselben mit Formen, die eine kleinere Chromosomenzahl besitzen. Dieses kann sich aber für viele Merkmale als Regel erweisen in solchen Gattungen, in denen vielfach richtige Autopolyploidie oder Verdopplung der Chromosomenzahl nach Kreuzung relativ naher Formen stattgefunden hat.*

Wenden wir uns nun wieder den Merkmalen zu, denen hier unsere Hauptaufmerksamkeit gewidmet war, nämlich den Anheftungsarten der Haferblüte, und zwar der ersten im Ährchen, und sehen wir, welche theoretischen Fragen speziell in Zusammenhang mit dem Verhalten dieser Merkmale aufgestellt werden können.

I. Es handelt sich vor allem darum, daß der selbe Anheftungsmodus in genotypisch ganz verschiedenen Individuentypen auftreten kann. So sehen wir z. B., daß ein Stielchen, welches die Form eines kurzen Säulchens mit schalenartiger Vertiefung am Oberende hat, wie Abb. 1, sich entwickelt:

a) Bei allen 42-chromosomigen Kulturformen aus *A. fatua* L. s. a.

b) In  $F_1$ -Bastarden vom 28-chromosomigen ssp. *abyssinica* (Stielchen in Form einer dünnen Säule, die am Oberende mit der Blüte verwachsen ist)  $\times$  ssp. *macrantha* (Stielchen typisch für die kultivierten Hafer).

c) In  $F_1$ -Bastarden vom 28-chromosomigen ssp. *barbata* (Stielchen oben stark schräg mit schmäler, länglicher Vertiefung)  $\times$  ssp. *macrantha* und  $\times$  ssp. *sativa*. Letztere Formen konnten als ♀ oder ♂ Pflanzen verwendet werden.

d) In  $F_1$ -Bastarden von ssp. *macrantha*, ssp. *sativa* usw. mit den 42-chromosomigen Wildhafern — ssp. *fatua*, ssp. *Ludoviciana*. Bei letzteren sind die Stielchen wie bei *barbata*, nur derber und größer, und zwar bei ssp. *fatua* etwas kleiner als bei ssp. *Ludovicina*.

e) Bei einigen  $F_2$ — $F_4$ -Spätlingen aus der Kreuzung von prol. *nuda chinensis*  $\times$  ssp. *fatua*, d. h. von Eltern mit ganz anderem Stielchenhabitus. Wir haben also vor uns eine Konvergenz in der Endentwicklung von Merkmalen ausgewachsener in bezug auf die genotypischen Elemente allem Anschein nach ganz verschiedener Organismen.

Aber wie verläuft der Entwicklungsprozeß in diesen verschiedenen Fällen? Hier liegt für uns ein ganz unerschlossenes Gebiet und es ist absolut unbekannt, ob der Prozeß von Anfang an gleich verläuft oder verschieden, und wenn so, dann

von welchem Momente an verschieden. Auf diese Frage müssen die Morphogenetiker Antwort geben. Aber wie auch die Lösung der Frage erfolgen wird, sie wird von großer Bedeutung sein.

II. Ferner sehen wir Dominanz vom Anheftungsmodus der Wildhafer im di- und tetraploiden Bastarden (allen bisher beschriebenen), während in der hexaploiden Hafergruppe das Verhalten dieser Merkmale ein verschiedenes sein kann, wobei in *sativa*  $\times$  *fatua*-Bastarden gerade der *sativa*-Typus dominiert. Dieses führt vor die prinzipielle Frage über die Beziehungen zwischen gegenwärtigen Wild- und Kulturformen einer Gattung. In der Literatur sind die Meinungen darüber durch zwei Richtungen vertreten: a) ein Teil Forscher betrachtet die Wildarten als Stammformen der kultivierten Formen; als Kriterium dient Dominanz von Merkmalen der Wildformen über denen der Kulturform, was letztere als recessive Mutanten ersterer zu betrachten gestattet (vgl. VAVILOV 1931 (10) u. a. b) Andererseits war VAVILOV (1926) (9) der erste, welcher den Gedanken aussprach, daß viele Wildformen nicht Stammformen, sondern nur den kultivierten Arten verwandte, selbständige Arten und Unterarten einer Gattung vorstellen (z. B. *Triticum*, *Avena* usw.). Eine kritische Übersicht der Argumentationen für und wider gibt SCHIEMANN (1932) (11). In bezug auf Hafer stehen auf ersterem Standpunkte SCHULTZE (1912—1913) (12), THELLUNG (1911, 1928) (13), MALZEV (1930), augenscheinlich auch SCHIEMANN (1932). VAVILOV (1926) betrachtet die kultivierten Haferformen nicht als direkte Derivate der Wildhafer.

Was geben nun Haferbastarde in dieser Hinsicht: a) In der 14-chromosomigen Gruppe dominieren die *hirtula*-Merkmale über diejenigen von *strigosa*, *brevis*.

b) In der 28-chromosomigen Gruppe dominieren die *barbata*-Merkmale über *abyssinica* (IVANOV, 1930, und unsere eigenen Beobachtungen).

c) In triploiden Bastarden dominieren *barbata*-Merkmale über diejenigen von *strigosa* (NISHIYAMA 1929 und unsere Beobachtungen.)

d) In der hexaploiden Gruppe ist das Bild nicht einartig: bei Bastarden innerhalb *A. fatua* s. a. dominiert der kultivierte Anheftungstypus der ersten Blüte; in  $F_1$  ssp. *fatua*  $\times$  ssp. *byzantina* dominiert der Wildtypus, jedoch in  $F_1$  *sativa*  $\times$  *Ludoviciana* dominiert wiederum der *sativa*-Typus.

Wir können uns die Entstehung von ssp. *strigosa* als recessive Mutation von *hirtula*-artigen Stammformen vorstellen, was die Do-

minanz der typischen *hirtula*-Merkmale erklären könnte; ssp. *barbata*, durch Autotetraploidie aus *hirtula*-artigen Formen entstanden, ist auch denkbar; die Verbreitungsareale dieser Arten sprechen nicht dagegen; das würde auch Dominanz der *barbata*-Merkmale in bezug zu denjenigen von *strigosa* erklären. Schwieriger ist die Erklärung der Genesis von ssp. *abyssinica*; der Morphologie des Stielchens nach steht er ssp. *strigosa* am nächsten. Jedoch sprechen die gesamten botanisch-geographischen Daten gegen eine solche Voraussetzung und führen VAVILOV und MALZEV zu anderen Gesichtspunkten. Diese Forscher verbinden ssp. *abyssinica* mit ssp. *Vaviloviana*, und zwar durch seine var. *intercedens* mit seiner kaum angedeuteten Angliederungsnarbe an der ersten Blüte und Stielchen. Vielleicht sind die *Vavilovianae* von *hirtula*-ähnlichen Formen abzuleiten, deren Nachkommen noch jetzt in Palästina und Syrien auftreten. Verdoppelung der Chromosomenzahl (14) letzteres konnte vor sich gehen, als dieselben in die niedrigeren Temperaturen der abyssinischen Gebirge verdrängt oder verschleppt wurden. So konnten die *Vavilovianae* entstehen, die ihrerseits durch Mutation die in bezug auf den Wildhafermerkmalkomplex recessiven ssp. *abyssinica* ergaben. (Nicht ausgeschlossen ist die Entstehung von *fatua*-artigen Formen, durch Befruchtung einer diploiden und haploiden Gamete der *Vavilovianae*; dominante Mutationen denselben müßten dann aber die *sativa*-artigen Formen ergeben haben.)

Wie läßt sich nun aber das Verhalten desselben Merkmalkomplex bei hexaploiden Hafern erklären? Und insbesondere die von einer Reihe Autoren und von uns beobachtete mono- oder dihybride Spaltung in  $F_2$  und das Verhalten in der Nachkommenschaft von *fatua*-oiden Mutanten? Auf den ersten Blick könnte ja die Erklärung sehr einfach ausfallen: die Gameten der betreffenden hexaploiden Formen sind eben in bezug auf die Wildhafermerkmale (oder entsprechender Kulturhafermerkmale) nicht trimer, sondern monomer. Und hätten wir nur hexaploide Bastarde vor uns, so würden wir unfehlbar diese Deutung vorschlagen. Jedoch würde dieselbe in Widerspruch zum Verhalten derselben Merkmale bei den pentaploiden Bastarden stehen, wo wir dieses Verhalten auf Grund von Autopolyploidie und entsprechender Genenpolymerie deuteten.

Diese Widersprüche sind auf zweierlei Wegen zu beseitigen:

1. Entweder ausgehend von der Voraussetzung, daß die 42-chromosomigen Formen, wenigstens

die in den bisherigen Kreuzungen figurierenden Hafer, *allopolyploid* sind; dann muß vorausgesetzt werden, daß bei Kreuzung von weitabstehenden Formen untereinander, wie es z. B. die 28- und 42-chromosomigen Arten sind, die *Elemente der Elterngameten, welche verschiedenen Ursprung haben, in den Zygoten als ganz ausbalanciertes System, wie „Monolyten“ gegeneinander einwirken*. Bei Kreuzung zwischen naheverwandten Arten, z. B. innerhalb *A. fatua* L. s. a., ist die Reaktion mehr differenziert, und die einzelnen Faktoren einer jeden Gamete können sich in ihrer Wirkung summieren oder annulieren.

2. Oder ausgehend von der Voraussetzung über *autopolyploiden* Ursprung der 42-chromosomigen Formen; dann müssen in hexaploiden Bastardkombinationen die trimeren Faktoren (genetisch), welche die oben erwähnten strukturellen Merkmale der Eltern bedingen (Stielchen, Narbenform, Callusform usw.) jederseits als ein Ganzes, sozusagen monolytisch (absolut gebunden) einander entgegenwirken, wodurch monohybride (oder in einem mehr komplizierten Fall vielleicht dihybride) Spaltung in  $F_2$  solcher Bastarde möglich wird.

Jedenfalls fordert die Frage über die hier zugesetzten Widersprüche noch viel Beachtung; sie ist eng verbunden mit dem Problem der Polyploidie, insbesondere mit der Frage über das Zusammenwirken allelomorpher Merkmale in Bastardkombinationen polyploider Formen.

#### Anhang:

Außer den obgenannten Bastarden haben wir neuerdings noch eine Reihe weiterer erhalten:

1. Triploid: *abyssinica*  $\times$  *hirtula*, *hirtula*  $\times$  *barbata atheranta*, *Vaviloviana*  $\times$  *strigosa*.
2. Tetraploid: (14  $\times$  14) *abyssinica*  $\times$  *atheranta*. Dazu (7  $\times$  21 und 21  $\times$  7) ZAGORODNIJAK, L. (1929)  $F_1$ — $F_3$  *brevis*  $\times$  *sativa* und KIHARA und NISHIYAMA (1932)  $F_1$  *fatua*  $\times$  *strigosa* und  $F_1$  *fatua*  $\times$  *strigosa*.
3. Pentaploid: *Vaviloviana*  $\times$  *macrocarpa* und  $\times$  *nodipubescens*, u. a. m.
4. Eine große Anzahl neuer hexaploider

Artkombinationen. Das Verhalten der Merkmale aller genannten Bastarde steht im Einklang mit unseren Schlußfolgerungen.

#### Literatur.

1. MALZEV, A. J.: Wild and cultivated oat sectio *Euavena* GRISEB. 38. Suppl. zu den Bull. of appl. bot., of gen. and pl.-br. Leningrad 1930.
2. NISHIYAMA, J.: The Genetics and Cytology of certain Cereals. Jap. J. of Genet. 1—2, 1—48 (1929).
3. KIHARA, H., and NISHIYAMA: Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena* with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. Jap. J. of Bot. 6, Nr. 2, 245—305 (1932).
4. JONES, E. T.: Morphological and genetical studies of fatuoid and other aberrant grain-types in *Avena*. J. Genet. 1, 1—68 (1930).
5. IVANOV, F. J.: Über Kreuzungen tetraploider Hafer (*Av. barbata* POTT., *A. Braunii* KÖRN.) untereinander und mit hexaploiden Formen (*Av. sativa*, *A. nuda* L. var. *inermis*, *Av. Ludoviciana* Dur., *Av. sterilis* L.). Proc. U. S. S. R. Congr. Gen., Pl. and Anim. Br. II, 243—262 (russ.); engl. Zus. 262/263.
6. EMME, H.: Über pentaploide Haferbastarde. Bull. of appl. bot., genet. and pl. br. XX, 585—607 (russ.); deutsche Zus. 608—610.
7. RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Handb. Vererbung 11, 161 (1929).
8. GOODSPREAD, T. H., and R. E. CLAUSEN: The nature of the  $F_1$  species hybrid between *Nicotiana sylvestris* and varieties of *N. tabacum*. With special reference to the conception of reaction system contrasts in heredity. Univ. California Publ. Bot. 5 (1917).
9. VAVILOV, N. J.: Studies on the origin of cultivated plants. Inst. de bot. appl. et d'amél. des plantes. 138 S. (russ.). Engl. Zus. 139—248. Leningrad 1925.
10. VAVILOV, N. J.: The Linnean Species as a System. Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. XXVI, 3, 109—134 (russ.). Engl. Zus. ist gedr. in den Abh. V. Intern. Bot. Kongr. Cambridge, Sect. G. 1930.
11. SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Handb. Vererb. 3, Lief. 15 (1932).
12. a) SCHULTZ, A.: Abstammung und Heimat des Saathafers. Z. Getr. 5, 139—142 (1913). — b) Die Geschichte des Saathafers. Jber. Westf. Pr. Ver. Wiss. u. Kunst, 41, 204—217 (1912—13).
13. a) THELLUNG, A.: Über die Abstammung, den syst. Wert und die Kulturgesch. der Saathaferten usw. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 56, 311—337 (1911). — b) Die Übergangsformen vom Wildhafertypus (*A. agrestes*) zum Saathafertypus (*A. sativae*). Rec. des trav. bot. néerl. 25, 416 bis 444 (1928).

## Die Fragen der Immunität bei Vertretern der Gattung *Nicotiana*.

Von **M. F. Ternovsky**-Krasnodar (U. d. S. S. R.).

Die Fragen der Immunität bei Vertretern der Gattung *Nicotiana* gewinnen ein besonderes Interesse, da bei Schädigung der kultivierten Arten *N. Tabacum* und *N. rustica* durch In-

fektionskrankheiten und Parasiten, die gewöhnlich bei anderen Pflanzen angewandten Bekämpfungsmaßnahmen in den meisten Fällen nicht zu empfehlen sind, weil sie die Qualität