Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)

Band: 3 (1925)

Artikel: Systematik und Genetik : zur Blütenbiologie und Genetik von Primula

longiflora All.

Autor: Ernst, Alfred

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-306799

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 21.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

In Finnland ist sie nur von einem Fundort im nördlichsten Teil dicht an der schwedischen Grenze bekannt; nicht selten, auch auf den Faeröern, Island und in Süd-Grönland (bis 65° 22′ n. Br.).

In der Schweiz muss *C. hamulata* ziemlich selten sein. Fast alle Fundorte gehören den unteren Lagen an; eine Ausnahme bildet nur ein bei St. Moritz, ca. 1775 m ü. d. M. gelegener. Ich kenne nur folgende Belege.

Kt. Genf: Unweit Compesières (Dr. Lagger); Pinchat (1875 J. Rome); Mares et fossés de Viry (1854 Chavin).

Kt. Waadt: Zwischen Attalens und Chatel-St.-Denis (Hb. Reynier).

Kt. Wallis: Lac de Morgins (1890 F.O. Wolf).

Kt. Basel: Wyl (1862 Hb. E. S. Fries).

Kt. Zürich: Eulach bei Winterthur (Hb. E. Gamper).

Kt. Graubünden: St. Moritz-Bad (1915 B. Branger).

Kt. Tessin: Lago Maggiore bei Muralto und E. von Mappo (1903 C. Schröter); Rivapiana (1912 O. Naegeli); Piano di Magadino (1921 G. Samuelsson).

V.

Zur Blütenbiologie und Genetik von Primula longiflora All.

Von Alfred Ernst, Zürich Mit zwei Textabbildungen Eingegangen 24. März 1925

Eine der eigenartigsten unserer alpinen Primeln, diesen «Kronjuwelen im Blütendiadem unserer königlichen Berge» (H. Christ) ist unstreitig *Primula longiflora*. Im Gegensatz zu der nahe verwandten *Pr. farinosa* und den formen- und farbenreichen Vertretern der *Auriculae* spielt sie zwar in den Schweizeralpen eine weniger bedeutende Rolle als in den Ostalpen. Sie wird (vergl. C. Schröter, 1924, S. 615) nur in einer beschränkten Zahl von Tälern der Kantone Wallis, Tessin und Graubünden als feuchtigkeitsliebende Pflanze der Alpenweiden

und des Wildheurasens, in der Regel in nicht allzu individuenreichen Beständen, gefunden.

Primula longiflora All. ist eine Mehlprimel und stimmt mit Pr. farinosa, dem weit verbreiteten Prototyp der Farinosae, mit der sie sich vielfach auch in die Standorte teilt, bei grösseren Ausmassen, im Habitus sehr weitgehend überein. Ihr auffallendstes Merkmal ist die gegenüber allen einheimischen Primeln besonders stark verlängerte und enge Kronröhre. Sie zeigt damit nach der Auffassung der Blütenbiologen (vergl. H. Müller, 1881, S. 369) die weitestgehende Anpassung an die in den Alpen besonders wichtige Bestäubung durch Schmetterlinge, vor allem durch langrüsslige Tagschwärmer. Merkwürdigerweise ist damit das Fehlen der für unsere anderen Primeln typischen dimorphen Blütenausbildung verbunden: Pr. longiflora ist in ihrer Blütenausbildung durchaus monomorph.

Die ersten Feststellungen hierüber sind schon in den grundlegenden Arbeiten der ausgedehnten Heterostylie-Literatur enthalten. J. Scott (1865, S. 81) und H. Müller (1873, S. 346) reihen Pr. longiflora, vornehmlich auf Grund der Angaben von G. D. J. Koch (1844, S. 673) und L. Ricca (1870, S. 260) den «nicht dimorphen Species» der Gattung Primula ein. Neben 36 typisch dimorphen Spezies kennt nämlich Scott schon 1865 nicht weniger als deren 6, welche hinsichtlich Ausbildung von Staubblättern und Stempeln vom Typus der Heterostylie abweichen, unter sich aber wieder sehr verschiedenartige Verhältnisse aufweisen. Für Pr. longiflora stellte er mit Ricca fest, dass die Antheren konstant den Schlund der Kronröhre umgeben, während die Narbe wenig über dieselbe hinausragt oder auf gleicher Höhe mit den Antheren liegt. Auch alle späteren Beobachter, mit Ausnahme von A. Kerner (1891, II. S. 310, 315, 389/90), der auch bei Pr. longiflora lang- und kurzgrifflige Individuen auseinanderzuhalten versuchte, bezeichnen diese Spezies als gleich grifflig (homostyl, homo-mono-So sind also die blütenmorphologischen Verhältnisse von Pr. longiflora trotz der zahlreichen älteren Angaben noch lange nicht genügend geklärt. Ihre nochmalige Ueberprüfung in Verbindung mit Untersuchungen über die Fertilität von Pr.

longiflora nach Fremd- und Selbstbestäubung erschien wünschenswert und besonders für die Förderung einer künftigen Lösung des Heterostylieproblems von einiger Bedeutung.

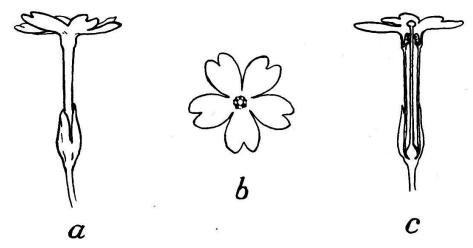
I. Zur Blütenbiologie von Pr. longiflora All.

Eine einwandfreie Entscheidung über mono- oder dimorphe Ausprägung des Blütenbaues ist nur möglich auf Grund vergleichender Untersuchungen an einem genügend umfangreichen Pflanzenmaterial verschiedener Herkunft, sowie sorgfältiger morphologisch-statistischer Aufnahmen und Messungen an Blüten von mindestens einem Standort. Solche Untersuchungen hat auf meine Veranlassung M. Schwarzenbach in ziemlich weitem Umfange durchgeführt und deren Resultate in einer ungedruckt gebliebenen Diplomarbeit «Morphologisch-anatomische und statistische Untersuchungen an Primula longiflora All.» zusammengestellt. Die in den nachfolgenden Ausführungen enthaltenen Angaben über Messungen und Zählungen zur Kenntnis des Blütenbaues von Pr. longiflora und farinosa, der Grösse ihrer Pollenkörner und Narbenpapillen und einige weitere, einzeln erwähnte Befunde sind dieser Studie entnommen. Die experimentellen Untersuchungen zur Feststellung der Fertilitätsverhältnisse von Pr. longiflora und farinosa sind als Bestandteile eingehender Untersuchungen zum Heterostylieproblem von Primula von mir selbst in den Jahren 1922—1924 durchgeführt worden.

1. Blüten morphologisches.

Die Blüten von Pr. longiflora verhalten sich in der Regel deutlich proterandrisch. Die Geschlechtsreife beginnt schon, bevor die Blumenkrone vollständig ausgewachsen ist. In der ca. 10 mm langen, noch geschlossenen Knospe überragt, wie schon A. Schulz (1890, S. 146) schreibt, der Griffel, dessen Narbe in der Regel noch nicht empfängnisreif ist, den Scheitel der bereits stäubenden Antheren um 1—2 Millimeter. Bei einer Kronröhrenlänge von 18—20 mm öffnen sich die Blüten. Die nunmehr empfängnisfähige Narbe ist auf einem, den Kronsaum überragenden Griffel ca. 2 mm, selten weniger, über die völlig geöffneten und grösstenteils entleerten Antheren empor-

gehoben. Das Wachstum von Kronröhre und Stempel dauert nach Beginn der Anthese je nach der Witterung noch kürzere oder längere Zeit an. Erst 8—14 Tage später sind sie völlig ausgewachsen. Der horizontal ausgebreitete, in 5 tief herzförmig eingeschnittene Lappen geteilte Kronsaum (vgl. Fig. 1, b) hat 15—22 mm Durchmesser. Die Kronröhre erreicht mit einer auffallend geringen Dicke von 1,5 bis 2 mm eine Länge von 20—30 mm (Fig. 1, a). Die immer noch empfängnisfähige zwei-



Figur 1: Primula longiflora All. a) Seitenansicht, b) Frontansicht des fünflappigen Kronsaumes, c) längshalbierte Blüte zur Demonstration der Narbe-Antherenstellung. Nat. Grösse.

lappige Narbe ragt 0,5—5 mm über den Kronsaum und die den Kronschlund in der Regel nur mit dem Scheitel erreichenden Antheren hinaus (Fig. 1, c). Auch C. Schröter (1924, S. 615) gibt an, dass er bei zahlreichen Herbarexemplaren von fast allen schweizerischen Standorten stets die Narbe 3—4 mm, selten 0,5—1 mm über den Schlund vorragend fand. Nur bei einer kleinen Anzahl der von M. Schwarzenbach und mir untersuchten Blüten stand die Narbe unmittelbar über den Antheren oder war der Griffel im späteren Verlaufe des Wachstums so weit hinter der Kronröhre zurückgeblieben, dass die Narbe unt er den Kronsaum in einer kleinen Erweiterung der Kronröhre inserierten Antheren hineinzuliegen kam. Die auffallend lange Dauer des Streckungswachstums von Kronröhre und Stempel

und deren verschiedene Abhängigkeit von den Einflüssen der Aussenwelt bedingen die in der ausgewachsenen Blüte ziemlich stark variierenden Stellungsverhältnisse von Antheren und Narbe. Für deren Beurteilung ist massgebend, dass im Knospenstadium und in eben sich öffnenden Blüten die Narbe die Staubbeutel konstant überragt und dass die nacheinander zur Anthese kommenden Blüten desselben Blütenstandes sich später in bezug auf Narben- und Antherenstellung, entsprechend dem Wechsel in der Witterung während der Blütenentwicklung, verschieden verhalten können. Nichts spricht dafür, dass bei Pr. longiflora zwei verschiedene Blütentypen, wie etwa konstant kurzgrifflige Individuen mit gleichhoch stehenden Antheren und Narben und deutliche Langgriffel mit überragender Narbe, vorhanden sind. Ein Vergleich mit Pr. farinosa ergibt auch, dass die Variationsbreite der Blütenorgane und ihrer Abstände bei Pr. longiflora, wenigstens bezogen auf die ganz allgemein bedeutenderen Dimensionen, nicht grösser sind als bei der viel kleiner blütigen Pr. farinosa. M. Schwar-ZENBACH hat an 25 Blüten von P. longiflora und je 25 Blüten der lang- und kurzgriffligen Pr. farinosa dieselben Organmessungen vorgenommen.

Von Pr. longiflora kamen als Untersuchungsmaterial zur Verwendung 5 Blüten, die im Sommer 1922 am Standort Mattmarksee (Wallis) selbst eingesammelt, in schwächerem Juelschem Gemisch fixiert und hernach in 70 % Alkohol konserviert worden waren. Ferner 20 Blüten, die Ende April bis Mitte Mai 1923 an den im Sommer 1922 vom Mattmarksee in den Institutsgarten versetzten Pflanzen zur Anthese kamen und in gleicher Weise fixiert und konserviert wurden. Von Pr. farinosa wurden Blüten lang- und kurzgriffliger Pflanzen an einem Standort in der Umgebung Zürichs (Küsnachter-Tobel, Sommer 1923) eingesammelt und in gleicher Weise behandelt. Zur Erleichterung der Messungen wurden alle Blüten der Länge nach aufgeschnitten, an den in Alkohol liegenden Blütenhälften die in den Rubriken von Tabelle 1 aufgeführten Dimensionen mit dem Zirkel abgenommen und auf dem Maßstab auf halbe Millimeter genau bestimmt.

Tabelle 1

	Pr. lon	giflora	Pr. fai langg	rinosa rifflig	Pr. farinosa k u r z grifflig		
	Variations- breite in mm	Mittelwert in mm	Variations- breite in mm	Mittelwert in mm	Variations- breite in mm	Mittelwert in mm	
Totalhöhe des Kelches vom Stiel-		•					
ansatz bis zur Spitze der							
Kelchzipfel	7,5-11	8,9	4-6	5,1	4-6	4,9	
Länge der Kelchzipfel	3-5,5	3,9	1,5-3	2,1	1,5-2,5	1,9	
Länge der Kronröhre von der		926					
Fruchtknotenbasis bis zur Ein-							
buchtung der Kronlappen .	21-27	24,3	5-8	6,6	4,5-8	6,3	
Durchmesser des Kronsaumes.	15-21	18,4	11-13,5	12,2	7-14	11,4	
Länge der Kronsaum-Lappen .	6-9	8,1	3,5-6	4,8	3,5-6	4,5	
Abstand des Narbenscheitels von							
der Spitze der Kelchzipfel .	13-21	18,1	0-2	1,1	0-(-2)	-0,9	
Totallänge des Stempels von der							
Fruchtknotenbasis bis zum							
Scheitel der Narbe	23-29	26,1	4-6	5,3	2-4	3,3	
Abstand des Antherenscheitels							
von der Fruchtknotenbasis .	20-26	23,6	3-5	3,9	3,5-6,5	5,2	
Narben-Antherenabstand:							
(Bei Pr. longiflora u. farinosa							
langgr. = Abstand des Narben-		İ					
scheitels vom Oberrand						100	
der Staubbeutel; bei Pr. fari-							
nosa kurzgr. = Abstand zwi-							
schen Narbenscheitel und		Victoria de la					
Unterrand der Staubbeutel)	0,5-5	2,5	0,5-2	1,4	0-2	0,7	

Mit den Resultaten der von M. Schwarzenbach an Blüten des Pr. longiflora-Materials vom Mattmarksee ausgeführten Messungen stimmen meine eigenen Beobachtungen und Messungen an Pflanzen von Val d'Arlas (Berninagebiet, Graubünden), an Pflanzen aus Samenmaterial vom Schachen (Ober-Bayern) und in der Hauptsache auch diejenigen an Pflanzen überein, die mir Ende Juni 1924 aus Ovaro bei Udine (Venetien) zugekommen sind. Es würde zu weit führen, die Resultate dieser Messungen hier eingehend besprechen und mit den in der ältern Literatur enthaltenen spärlichen Angaben vergleichen zu wollen. Hervorgehoben sei nur, dass bei allen von uns selbst

untersuchten Pflanzen die Antheren sich konstant in derselben Höhenlage der Blüten befinden, mit dem oberen Rande unmittelbar den Kronschlund erreichen oder ganz wenig in die Kronröhre eingesenkt sind und von der Narbe des langgriffligen Stempels um 0,5—5 mm überragt werden (vgl. Fig. 1, c). Für die Beurteilung der Variationsbreite der Stempellänge und des Narben-Antheren-Abstandes ist besonders die Vergleichung mit den Langgriffeln von Pr. farinosa wertvoll. Die mittlere Stempellänge der letzteren ist 5,3 mm, diejenige von Pr. longiflora mit 26,1 mm also fast fünfmal grösser. Die Variationsbreite des Pr. longiflora - Stempels ist dagegen nicht das Fünf-, sondern nur ungefähr das Dreifache derjenigen der Langgriffel von Pr. farinosa. Der mittlere Abstand des oberen Antherenrandes von der Stempelbasis ist für Pr. farinosa langgrifflig 3,9 mm, bei Pr. longiflora mit 23,6 mm das Sechsfache. Die Differenz zwischen Minus- und Plusvarianten von Pr. longiflora ist auch in bezug auf dieses Merkmal nicht sechsmal, sonder nur dreimal grösser als bei Pr. farinosa langgrifflig. Bei der Einschätzung dieser Angaben über den Narben-Antheren-Abstand ist weiter in Berücksichtigung zu ziehen, dass ganz allgemein (vergl. z. B. E. Widmer 1891, S. 16) bei den Farinosae die Heterostylie wenig ausgeprägt ist und für Pr. farinosa und verwandte Arten der Abstand zwischen Staubbeuteln und Narbe zu durchschnittlich 1 mm angegeben wird. Damit stimmen die Resultate der in Tabelle 1 aufgeführten Messungen an Pr. farinosa lang- und kurzgrifflig sehr gut überein, für deren Narben-Antheren-Abstand Mittelwerte von 1,4 und 0,7 mm gefunden worden sind. Für Pr. longiflora dagegen ist der Mittelwert des Narben-Antheren-Abstandes der gemessenen 25 Blüten 2,5 mm. Pflanzen anderer Standorte dürfte er wohl 3 mm erreichen. Er ist also 2½ bis 3 mal grösser als der Mittelwert des Narben-Antheren-Abstandes bei Pr. farinosa lang- und kurzgrifflig.

Aus der Vergleichung der Blüten von $Pr.\ longiflora$ mit den dimorphen Blüten von $Pr.\ farinosa$ geht also einwandfrei hervor, dass sie in Anbetracht der bedeutenderen Ausmasse eine gegenüber beiden Blütentypen von $Pr.\ farinosa$ grössere Konstanz in der Entwicklung von Kronröhre, Androeceum und Gynaeceum zeigen, von welcher schliesslich die gegenseitige

Stellung von Staubbeuteln und Narben abhängig ist. Pr. longiflora ist mit vollem Recht als monomorph bezeichnet worden.

2. Bestäubung und Fertilität.

Die Bestäubungsverhältnisse von Pr. longiflora sind in erster Linie durch die lange Kronröhre und die über die Antheren emporgehobene Narbe eindeutig bestimmt. Nach H. MÜLLER sind die Blüten der Mehlprimel an Standorten der Ebene durch besonders grosse Blüteneingänge und weite Kronröhren dem Besuch von Bienen und Hummeln angepasst, während die engröhrigen Blüten alpiner Formen dagegen von Schmetterlingen, im besonderen Faltern, besucht und bestäubt werden. Wie H. MÜLLER vermutete und A. Schulz später feststellte, ist der oft sehr reichlich abgesonderte Honigsaft am Grunde der langröhrigen Blüten von Pr. longiflora nur den langrüsseligen Tag- und Dämmerungsschwärmern zugänglich. Als Hauptbestäuber wird Macroglossa stellatarum, der Taubenschwanz, genannt. Narben- und Antherenstellung von Pr. longiflora bringen es mit sich, dass dieser Schwärmer und andere Honigsaft saugende Insekten in nacheinander besuchten Blüten in der Hauptsache Fremdbe-Aufkriechende oder anfliegende Instäubungen vollziehen. sekten mit kurzem Rüssel, welche den Honigsaft nicht erreichen, oder die Blüten überhaupt nur zur Einsammlung von Pollen besuchen, werden mit den pollenbedeckten Körperteilen gelegentlich auch die vorragende Narbe berühren und Pollen derselben Blüte abstreifen, also Selbstbestäubung vermitteln. Spontane Selbstbestäubung ist sodann in denjenigen Blüten von Pr. longiflora möglich, in welchen die Narbe nicht oder nur wenig über die Antheren emporragt und mit denselben wenigstens zeitweise in Berührung kommt. Blüten von Pr. longiflora sind zur Blütezeit in der Regel schräg aufwärts gerichtet. Daher kommt für die Blüten mit verlängertem Griffel die Möglichkeit der Selbstbestäubung durch herunterfallenden Pollen nicht in Frage. Die welkenden und abdorrenden Blumenkronen bleiben bei Pr. longiflora im Kelche sitzen und werden erst spät durch die schwellende Frucht gesprengt. Die bei verschiedenen anderen Primeln, vor allem an Langgriffel-Blüten, zu spontaner Selbstbestäubung führende Berührung der noch befruchtungsfähigen Pollen führenden Antheren abfallender Blumenkronen mit der vorstehenden Narbe ist ebenfalls ausgeschlossen. An den freien Standorten wird also bei der monomorphen *Pr. longiflora* sehr wahrscheinlich Fremdbestäubung über Selbstbestäubung vorherrschen.

Versuche mit künstlicher Bestäubung haben nun ergeben, dass die Fertilität von Pr. longiflora, sofern als Kriterien vorderhand nur die Beziehungen zwischen Bestäubung und Frucht- und Samenbildung (vergl. A. Ernst 1925, S. 55) in Frage kommen, bei Selbst- und Fremdbestäubung merkwürdigerweise fast genau gleich gross ist. Einige Ergebnisse meiner Versuchsserien vom Jahre 1923 mit Pflanzen aus Samen vom Schachengarten hat bereits C. Schröter (1924, S. 615) in seiner Besprechung von Pr. longiflora mitgeteilt. Im einzelnen und in ihrer Gesamtheit geben die angestellten Bestäubungsversuche weitgehende Aufschlüsse. Ausser Selbstbestäubung von Blüten sind auch Bestäubungen zwischen Blüten desselben Stockes und eigentliche Fremdbestäubungen, d. h. Bestäubungen zwischen Blüten verschiedener Pflanzen vorgenommen worden. Die Zahl der Blüten ist in den Blütenständen von Pr. longiflora gegenüber Pr. farinosa und mehreren anderen einheimischen Arten gering. An jeder Versuchspflanze wurden 1—2 Blüten mit Pollen von Pr. farinosa bestäubt. Die Anzahl derjenigen Pflanzen, an welchen die beiden illegitimen Bestäubungen und Fremdbestäubung zugleich vorgenommen werden konnten, ist daher klein. An den meisten Pflanzen musste eine Beschränkung auf zwei der vorgesehenen vier Bestäubungsmöglichkeiten eintreten. In Tabelle 2 sind die Resultate der Bestäubungen an 12 Pflanzen des bayrischen Materials im Sommer 1923 zusammengestellt. An den Pflanzen 1 und 2 ist je eine Blüte selbstbestäubt worden, während je zwei andere Blüten mit Pollen desselben Stockes und zwei Blüten mit Pollen eines anderen Stockes belegt wurden. An den Pflanzen 3—7 wurde je eine Blüte selbstbestäubt, an ein oder zwei weiteren Blüten die Befruchtung mit Pollen einer anderen Blüte desselben Stockes versucht. Die Blüten der Pflanzen 8-12 wurden der Selbst- und Fremdbestäubung unterworfen.

Tabelle 2

		The second second	stbestäu er Blüte	_		ng zwischen ten desselbe	The state of the s	Fremd- bestäubungen			
		Bestäubte Blüten	Samenhal- tige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenbal- tige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhal- tige Früchte	Zahl der Samen	
Pflanze	e 1	1	1	225	2	2	633	2	2	502	
"	2	1	1	342	2	2	632	2	2	600	
"	3	1	1	285	2	2	252				
"	4	1	1	225	1	1	237				
"	5	1	1	235	2	2	405				
"	6	1	1	300	2	2	475				
"	7	1	1	190	1	1	250	Ü.			
"	8	2	2	261				1	1	88	
***	9	1	1	170				1	1	215	
"	10	1	1	180				1	1	190	
"	11	2	1	160				2	2	475	
"	12	1	_				81	1	1	185	
		14	12	2573	12	12	2884	10	10	2255	

An diesen 12 Pflanzen sind also annähernd in gleicher Anzahl Selbstbestäubungen, Bestäubungen zwischen Blüten desselben Stockes und zwischen Blüten verschiedener Stöcke vorgenommen worden. Von den bestäubten 36 Blüten haben nicht weniger als 34 Frucht angesetzt. Dass gerade zwei selbstbestäubte Blüten ohne Fruchtansatz blieben, ist jedenfalls rein zufällig und darf nicht als Beweis einer gegenüber den beiden anderen Bestäubungsmöglichkeiten verminderten Fertilität der Selbstbestäubung angesehen werden. Die Samenzahl ist innerhalb aller drei Fruchtgruppen gegenüber derjenigen der meisten anderen einheimischen Primeln und vor allem gegenüber Pr. farinosa ungewöhnlich hoch. Die durchschnittliche Samenzahl der 12 aus selbstbestäubten Blüten entstandenen Früchte ist 214, diejenige der 12 Früchte aus den mit Pollen desselben Stockes bestäubten Blüten 240, diejenige der aus Fremdbestäubungen hervorgegangenen Früchte 226. Der Erfolg der Fremdbestäubung steht also innerhalb dieser Versuchsserie hinsichtlich Samengehalt der Früchte etwas hinter der Bestäubung zwischen Blüten desselben Stockes zurück. Dieses Verhältnis scheint ein annähernd konstantes zu sein,

denn es kehrt mit verschärfter Deutlichkeit auch im Gesamtergebnis aller in den Jahren 1923 und 1924 ausgeführten Bestäubungsversuche wieder. Diese Gesamtresultate sind:

31 Selbstbestäubungen lieferten 23 Früchte mit insgesamt 4621 Samen; im Durchschnitt 201 Samen.

18 mit Pollen aus anderen Blüten desselben Stockes bestäubte Blüten ergaben 17 Früchte mit insgesamt 4001 Samen; im Durchschnitt 235 Samen.

23 fremdbestäubte Blüten brachten 20 Früchte mit insgesamt 4050 Samen; im Durchschnitt 202 Samen.

Die mittleren Samenzahlen der Früchte aus Selbst- und Fremdbestäubungen sind im Gesamtergebnis also nahezu gleich, diejenige der aus Bestäubungen zwischen Blüten desselben Stockes hervorgegangenen Früchte dagegen um reichlich 30 grösser. Fremdbestäubung zwischen verschiedenen Stöcken ist also bei *Pr. longiflora* hinsichtlich Fruchtansatz und Samenbildung entschieden nicht vorteilhafter als Selbstbestäubung und weniger vorteilhaft als Bestäubung zwischen Blüten derselben Pflanze.

Dieses an sich schon ungewöhnliche Ergebnis wirkt noch auffallender, wenn die Fertilitätsverhältnisse von *Pr. farinosa* nach Selbstbestäubung der Lang- und Kurzgriffel, sowie das Verhältnis der Samenbildung bei illegitimer und legitimer Bestäubung derselben, zum Vergleich herangezogen werden. Die Resultate der in den Jahren 1922 bis 1924 an den Lang- und Kurzgriffeln von *Pr. farinosa* vorgenommenen Selbst- und illegitimen Fremdbestäubungen sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Kurzgriffel Langgriffel Blüten des-Illeg. Fremd-Selbst-Blüten des-Illeg. Fremd-Selbstbestäubung selb.Stockes bestäubung bestäubung selb.Stockes bestäubung

Tabelle 3

Die Selbstfertilität der Lang- und Kurzgriffel von Pr. farinosa ist ausserordentlich gering. Tabelle 3 gibt allerdings in der Hauptsache nur über den Effekt der Selbstbestäubung grössere Zahlen, während über den Erfolg bei Bestäubung zwischen Blüten desselben Stockes und der illegitimen Fremdbestäubung nur kleine Zahlen vorliegen. Das ist darauf zurückzuführen, dass genaue Resultate mit den beiden letzteren Bestäubungsarten wenigstens an Kurzgriffeln Kastration der Blüten zur Voraussetzung haben. Infolge des geringen Narben - Antherenabstandes und des frühzeitigen Ausstäubens des Pollens muss die Kastration schon an sehr jungen Knospen vollzogen werden. Bei der Kleinheit der Blüten ist diese Prozedur ausserordentlich mühsam und zeitraubend. Die Mehrzahl der kastrierten Blüten ist sodann den Kreuzungsverzu suchen mit Pr. longiflora verwendet worden, gegenüber welchen die weniger wichtige Feststellung des Erfolges illegitimer Fremdbestäubung mit Pollen der gleichen Art So haben also 39 selbstbestäubte Blüten rücktreten musste. von Langgriffeln sieben unansehnliche Früchte mit insgesamt 22 meistens kleinen und kaum keimfähigen Samen geliefert. Fünfzehn Bestäubungen mit Pollen des gleichen Stockes und drei illegitime Fremdbestäubungen sind ohne jeden Erfolg Etwas grösser ist die Selbstfertilität der Kurzgeblieben. griffel. 38 geselbstete Blüten ergaben 13 Früchte mit 100 Samen, drei Bestäubungen mit Pollen desselben Stockes zwei Früchte mit 42 Samen, zwei illegitime Fremdbestäubungen eine Frucht mit 26 Samen.

Als Gesamtergebnis haben also 57 Selbstbestäubungen und illegitime Fremdbestäubungen der Langgriffel 22 Samen, die entsprechenden 43 Bestäubungen an Kurzgriffeln 148 Samen ergeben. Die Langgriffel von *Pr. farinosa* lieferten ca. 525 mal weniger, die Kurzgriffel ca. 58 mal weniger Samen als dem Durchschnitt aller Bestäubungen an *Pr. longiflora* entspricht.

Dagegen sind die beiden legitimen Bestäubungen von $Pr.\ farinosa$ (langgrifflig weiblich \times kurzgrifflig männlich und kurzgrifflig weiblich \times langgrifflig männlich) mit $Pr.\ longiflora$ hinsichtlich Frucht bildung gleichwertig. In der Samen-

produktion allerdings bleiben auch sie hinter den Resultaten der Selbstbestäubung von Pr. longiflora bedeutend zurück. In Tabelle 4 sind die Resultate der während zwei aufeinanderfolgenden Jahren an denselben Pflanzen ausgeführten reziproken legitimen Kreuzungen neben die Resultate aus Selbst- und illegitimen Fremdbestäubungen an denselben Individuen gestellt. Die Ergebnisse an den kurzgriffligen Pflanzen sind unvollständiger als diejenigen an den Langgriffeln, wiederum deswegen,

Tabelle 4

	Langgriffel									Kurzgriffel						
Nr. der		Selbst- und illeg. Legitime Fremd- Fremdbestäubung bestäubung							Nr. der		t- und lbestä		Legitime Fremd- bestäubung			
Pfl	anze	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der be- stäubt. Blüten	naitige Früchte		Pflanze		Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	
20	1922	5	1	2	5	5	342	13	1922							
	1923	4			3	3	117		1923	2	1	3	2	2	119	
18	1922	2	1	5	5	5	305	21	1922	6	5	47	2	1	92	
17	1922	3	3	6	4	4	241	29	1922							
	1923	2		_					1923	2	_	_	3	3	115	
11	1922	9			5	4	365	25	1923							
	1923	3							1924	2	1	17	2	2	126	
6	1922	3	_	-	5	3	229	31	1923							
	1923	_ 3_		-					1924	2_	_ 1	13	2	1	51	
		34	5	13	27	24	1599			14	8	80	11	9	503	

weil die kastrierten Blütenknospen der Kurzgriffel für die Kreuzungsversuche mit Pr. longiflora reserviert werden mussten und leider an einer ganzen Anzahl der behandelten Pflanzen die Blütenstände vor der Fruchtbildung abgestorben sind. Immerhin ist aus den Ergebnissen an diesen wenigen Versuchspflanzen doch deutlich zu ersehen, dass bei Pr. farinosa, ganz ähnlich wie bei Formen aus der Auriculae - Gruppe (vergl. A. Ernst, 1925, S. 38), Frucht- und Samenbildung nach illegitimer Bestäubung namentlich bei den Langgriffeln ganz bedeutend hinter dem Erfolg der legitimen Bestäubung zurückstehen. Selbstbestäubung und illegitime Fremdbestäubung lieferten 15 %, legitime Fremdbestäubung dagegen 89 % Früchte. Erstere enthalten pro Frucht 2—3, letztere im Durchschnitt 67 Samen. Illegitime Bestäubung wirkt bei Kurzgriffeln bedeutend

günstiger. Fruchtbildung erfolgt in mehr als 50 % der bestäubten Blüten; die durchschnittliche Samenzahl der Früchte ist 10 gegenüber 63 in den Früchten aus legitimen Bestäubungen. Die Resultate der beiden legitimen Bestäubungen sind hinsichtlich Frucht- und Samenbildung fast völlig gleichwertig. In allen legitim entstandenen Früchten von $Pr.\ farinosa$ ist aber die Samenzahl durchschnittlich nur etwa $^{1}/_{3}$ derjenigen von $Pr.\ longiflora$.

Für dimorphe Primeln ist durch neuere Untersuchungen (vergl. G. Ubisch, 1924, S. 199; A. Ernst, 1925, S. 48) der Nachweis erbracht worden, dass Bestäubungen zwischen gleichhoch stehenden Organen fertil wirken, während diejenigen zwischen ungleichhoch stehenden Organen geringen Erfolg haben, gleichgültig, ob sie derselben Blüte, Blüten desselben oder verschiedener Stöcke angehören. Pr. farinosa zeigt, wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, im Fertilitätsgrad legitimer und illegitimer Bestäubungen merkwürdigerweise ebenfalls starke Unterschiede, trotzdem der Antheren-Narbenabstand seiner Blüten nicht wie bei anderen Arten ungefähr die halbe Kronröhrenlänge, sondern nur 1 bis 2 mm beträgt. Dagegen liegen bei Pr. longiflora hinsichtlich der Fertilität nicht nur von den typischen heterostylen, sondern auch von deren homostylen Rassen sehr stark abweichende Verhältnisse vor. Mit dem Monomorphismus der Blüten geht ein völliges Verschwinden der Unterschiede im Effekt der Selbstund Fremdbestäubung für die Frucht- und Samenproduktion einher.

Es ist ohne weiteres zu erwarten, dass die morphologischen und physiologischen Besonderheiten dieser Primelart für die Lösung genetischer Fragen zum Heterostylieproblem von allergrösster Wichtigkeit sind.

II. Zur Genetik des Blüten-Monomorphismus von Pr. longiflora

Innerhalb der Gattung *Primula* ist Heterostylie in mehr oder weniger scharfer Ausprägung bei der überwiegenden Mehrzahl der ca. 210 Arten nachgewiesen. Pax und Knuth füh-

⁴¹ Veröff, des Geobot, Inst. Rübel, Heft 3

ren noch 1905 in ihrer Bearbeitung der Primulaceae im «Pflanzenreich» ausser Pr. longiflora nur wenige Arten an, die ebenfalls monomorph sein sollen. Ueber die Fertilität derselben auf verschiedene Bestäubungen ist noch so wenig Sicheres bekannt, dass z. B. für eine dieser Arten, Pr. mollis Nutt., angenommen wird, ihre Blüten seien infolge der Homostylie direkt an Selbstbestäubung angepasst, während Pr. verticillata Forsk. nach anderen Mitteilungen nach Selbstbestäubung unfruchtbar sein soll. In den letzten 20 Jahren sind die morphologischen und physiologischen Verhältnisse der genannten beiden wie auch der anderen Arten, für welche schon J. Scott (1865, S. 81) monomorphe Blütenformen angegeben hat, nicht weiter untersucht worden. So fehlen also z. Z. alle Anhaltspunkte für eine eingehendere Vergleichung von Pr. longiflora mit anderen nicht dimorphen Primeln. Sie steht in der monomorphen Ausbildung ihrer Blüten wie auch in ihren Fertilitätsverhältnissen noch recht isoliert da.

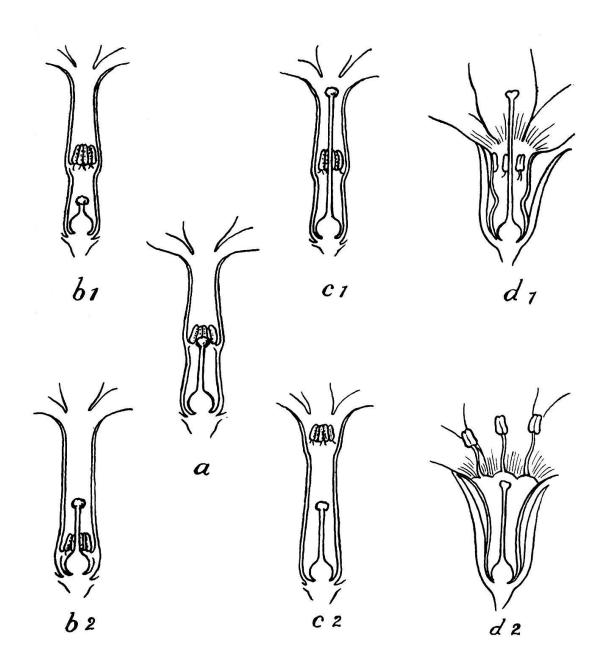
Die Nomenklatur der Heterostylie liegt leider noch im argen. Vorderhand dürften Missverständnisse vermieden werden, wenn Arten mit einheitlicher Ausbildung der Blüten aller Individuen, wie es im vorstehenden für Pr. longiflora bereits geschehen ist, als monomorph bezeichnet werden. Die ebenfalls viel gebrauchten Bezeichnungen gleich grifflig, homostyl, isostyl sind deswegen nicht eindeutig, weil sie zwar ebenfalls Bezug nehmen auf die Uebereinstimmung der Griffellänge aller Blüten, darüber hinaus aber die Mehrzahl der Autoren mit denselben auch die Vorstellung einer gleichhohen Stellung von Narben und Antheren verbindet. In diesem letzteren Sinne ist Pr. longiflora sicher nicht homostyl und also mit den «homostylen» Rassen normalerweise heterostyler Arten (vergl. A. Ernst, 1925, S. 21) auch nicht auf gleiche Stufe zu stellen. Vorderhand dürfte dies durch die Reservierung der Bezeichnung monomorph für Arten mit einerlei Blüten und die Anwendung der Ausdrücke gleichgrifflig, homostyl etc. auf Blüten mit gleich hoch stehenden Antheren und Narben genügend deutlich zum Ausdruck gebracht werden.

1. Ist Primula longiflora primär oder sekundär monomorph?

Blüten-Dimorphismus bedeutet gegenüber Blüten-Monomorphismus sicher eine Progression. Von dimorph gewordenen Formen aus ist aber auch eine Rückkehr zum Monomorphismus denkbar. Die Frage, ob *Pr. longiflora* primär oder sekundär monomorph ist, kann z. Z. noch nicht entschieden werden. Es sind daher für experimentell genetische Untersuchungen offenbar die nachfolgenden drei Möglichkeiten der Entstehung des bei *Pr. longiflora* festgestellten Blütenbaues in erster Linie in Betracht zu ziehen:

- 1. Ausbildung und Lagerungsverhältnisse von Androeceum und Gynaeceum der *Pr. longiflora* sind gleich wie bei der Stammform der Gattung *Primula* und anderer jetzt heterostyler *Primulaceae*.
- 2. Die monomorphe Blütenform von *Pr. longiflora* mit den am Kronschlund sitzenden Antheren und der über den Kronsaum hinausragenden Narbe ist aus einer monomorphhomostylen Grundform gleichzeitig mit der Heterostylie der anderen Arten hervorgegangen.
- 3. Die jetzige *Pr. longiflora* ist die nach dem Verschwinden der Kurzgriffel übriggebliebene langgrifflige Form einer früher typisch heterostylen Art.

Der geringste Grad von Wahrscheinlichkeit kommt jedenfalls der unter 1 angeführten Möglichkeit zu. Zwar gehen die Ansichten darüber auseinander, ob die heterostylen Primeln von einer Stammform mit gleichhoch stehenden Antheren und Narben (Fig. 2 a) oder von einer solchen mit einer die Antheren überragenden Narbe abstammen (vergl. A. Ernst, 1925, S. 50). Für den einen wie den anderen Fall muss angenommen werden, dass in den Blüten der hypothetischen Grundform Antheren und Narbe ungefähr in halber Höhe der Kronröhre enthalten gewesen seien. Nur von diesem Typus der Narbe-Antherenstellung aus ist die Entstehung der beiden Extreme der jetzigen Ausprägungsformen der Heterostylie denkbar. Bei der Entstehung der gegen das eine Extrem (vergl. Fig 2, c 1, c 2) führenden Formenreihe ist das eine der beiden Organe (Streckung



Figur 2: Schema der Ableitung verschiedener Ausprägungsformen der Heterostylie von einer hypothetischen «monomorph-homostylen» Grundform.

a = hypothetische Grundform, Narbe und Antheren in halber Höhe der Kronröhre. b 1 und b 2 = Heterostylie mit Verkürzung des Griffels und Verlagerung der Antheren in Fruchtknotenhöhe. c 1 und c 2 = Heterostylie mit Verlängerung des Griffels und Verlagerung der Antheren an den Kronröhrenschlund. d 1 und d 2 = Typus der Heterostylie von Hottonia palustris, Narbe der Langgriffel und Antheren der Kurzgriffel einige Millimeter über den Kronsaum emporragend.

des Griffels oder der Kronröhre) aus der ungefähren Mittelstellung nach oben gegen den Kronschlund gerückt worden. einer zweiten Formenreihe dagegen sind Narbe oder Antheren durch Verkürzung des Griffels, resp. der Kronröhre aus der Mitte der Kronröhre gegen den Fruchtknoten hin verlagert worden (Fig. 2, b 1, b 2). Eine über den Kronsaum hinausgehende Verlängerung der Antheren oder des Griffels ist innerhalb der Gattung *Primula* selten. Unter den europäischen Arten der Gattung Primula ist Pr. longiflora mit ihrer den Kronsaum überragenden Narbe das einzige hiefür bekannte Beispiel. Dagegen ist seit der Entdeckung der Heterostylie durch Chr. K. Sprengel (1793, S. 103, Taf. IV, Fig. 15, 16) bekannt, dass in den langgriffligen Blüten von Hottonia palustris L. die in der Höhe des Kronsaumes liegenden Antheren von der Narbe um einige Millimeter überragt werden, während umgekehrt bei den Kurzgriffeln dieser Pflanze die Narbe im Kronröhrenschlund liegt und die Staubbeutel auf verhältnismässig langen Filamenten über den Kronsaum emporgehoben sind (vergl. Fig. 2, d1, d 2). Ausserdem zeichnen sich die Blüten von Hottonia im Verhältnis zu den Primeln durch bedeutend kürzere und gleichzeitig breitere Kronröhren aus. Es ist kaum anzunehmen, dass diese Blütenform mit ihren über den Kronschlund hinaus verlängerten Griffeln und Staubblättern der Grundform der Gattung Primula noch besonders nahestehen wird. Sie wird ähnlich wie die ungewöhnlich langgestreckte, enge Kronröhre von Pr. longiflora nicht als primitive, sondern eher als ausnahmsweise stark vom Grundtypus abweichende Neubildung zu deuten sein.

Schwieriger wird darüber eine Entscheidung zu treffen sein, welcher der S. 643 unter 2 und 3 angeführten Möglichkeiten der sek und ären Entstehung des eigenartigen Monomorphismus der Blüten von Pr. longiflora die grössere Wahrscheinlichkeit zukommt. Aus den morphologischen Verhältnissen heraus allein ist auch hier eine Entscheidung nicht zu treffen. Man könnte dagegen versucht sein, die grosse Selbstfertilität von Pr. longiflora mit derjenigen von monomorph-homostylblütigen Formen anderer Primulaceen-Gattungen, wie Androsace (vergl. z. B. H. Müller, 1881, S. 359) zu vergleichen und aus der Fähigkeit zur Autogamie auf eine direkte Ableitung der Pr. longiflora

von einer ähnlichen autogam-monomorphen Urform zu schliessen. Die Annahme einer solchen Abstammung liegt noch um so näher, als ja bei allen heterostylen Primeln Selbst- und illegitime Fremdbestäubung der beiden Blütenformen gegenüber der legitimen Bestäubung ganz allgemein zurückstehen und auch bei der Pr. longiflora nahe verwandten Pr. farinosa der Fertilitätsgrad nach illegitimer Bestäubung der Langgriffel noch wesentlich geringer ist als derjenige der Kurzgriffel. Beide Argumente bilden keineswegs einen zwingenden Beweis für die direkte Ableitung des überverlängerten Pr. longiflora-Griffels von der ursprünglichen, monomorphen Grundform. Bei verschiedenen heterostylen Primeln, unter anderen bei Pr. vulgaris Hudson (vergl. E. de Vries 1919, S. 119) sind die Langgriffel bei Selbstbestäubung und illegitimer Fremdbestäubung wesentlich fertiler als die Kurzgriffel. Bei Hottonia palustris resultiert sogar aus der illegitimen Fremdbestäubung von Langgriffeln eine der legitimen Fremdbestäubung fast gleichkommende Fertilität. J. Scott (1865, S. 78) und H. Mül-LER (1873, S. 53) haben in Kulturversuchen festgestellt, dass bei Lang- und Kurzgriffeln der genannten Pflanze Selbstbestäubung und Bestäubungen zwischen Blüten desselben Stockes zwar sehr geringe Frucht- und Samenbildung zur Folge haben, dass dagegen die illegitime Kreuzung zwischen verschiedenen Stöcken der langgriffligen Form beinahe ebenso hohe Fruchtbarkeit auslöst als legitime Kreuzung zwischen Lang- und Kurzgriffeln. H. Müller nimmt an, dass solche illegitime Fremdbestäubungen langgriffliger Blüten in der Natur neben legitimer Fremdbestäubung durch die pollensuchenden Insekten sehr häufig vollzogen werden. Sofern die Erblichkeitsverhältnisse bei Hottonia palustris gleich sind wie bei den bisher untersuchten Primeln, so werden aus den legitimen Befruchtungen zwischen homozygoten Lang- und heterozygoten Kurzgriffeln zu gleichen Teilen wieder Lang- und Kurzgriffel, aus Selbst- und illegitimen Fremdbestäubungen der Langgriffel dagegen nur Langgriffel hervorgehen. Je zahlreicher also bei einer solchen Form Blüten von Langgriffeln durch illegitime Fremdbestäubung zur Fruchtbildung gelangen, um so mehr wird in einer Population das ursprüngliche Zahlenverhältnis der

Lang- und Kurzgriffel zugunsten der Langgriffel verschoben werden. Durch jede Zunahme der Langgriffel werden die Möglichkeiten für das Zustandekommen legitimer Bestäubungen und damit der Erhaltung der Kurzgriffel immer geringer, so dass diese schliesslich verschwinden können. Ob nun unsere Pr. longiflora auf diesem Wege entstanden und als erhalten gebliebene langgrifflige Rasse einer sprünglich heterostylen Primel zu deuten ist, kann der morphologisch-physiologischen Verhältnisse allein nicht entschieden werden. Dagegen sind wichtige Aufschlüsse für die Lösung dieser Frage vom Vererbungsexperiment zu erwarten. Wir wissen, dass bei den heterostylen Primeln die beiden hinsichtlich Narben-Antherenstellung verschiedenen Blütentypen gewissermassen als antagonistische Merkmale vererbt werden. Die Ausbildung von Gynaeceum und Androeceum der beiden Blütentypen beruht zwar, wie neuerdings nachgewiesen worden ist, nicht auf einem antagonistischen Genpaar, sondern zum mindesten auf dem Vorkommen von zwei Genpaaren, innerhalb welchen die Gene für die Ausprägung des Gynaeceums mit langem Griffel und des Androeceums mit tiefstehenden Staubbeuteln, sodann die Gene für kurzgriffliges Gynaeceum und hohe Antherenstellung stark gekoppelt Ist nun Pr. longiflora genotypischer Langgriffel auftreten. einer ursprünglich heterostylen Art, so müsste dies in der Zusammensetzung der Nachkommenschaft aus Kreuzungen mit den Lang- und Kurzgriffeln anderer Arten deutlich zum Ausdruck kommen. Handelt es sich aber um eine selbständige monomorphe Form, so ist eine ähnlich starke Koppelung der Gene für die Ausprägung von Gynaeceum und Androeceum nicht ohne weiteres zu erwarten. Die Kreuzung mit typischen Lang- und Kurzgriffeln wird zu wesentlich anderen Resultaten führen müssen.

2. Kreuzungsversuche mit mono- und dimorphen Arten.

Kreuzungen zwischen homomorphen und heteromorphen Arten sind schon zu verschiedenen Malen versucht worden, haben aber bis jetzt noch niemals zu positiven Resultaten geführt. Nach T. Tammes (1915, S. 271) und W. Bateson (1916, S. 199) bleiben Kreuzungen zwischen dem monomorphen Linum usitatissimum mit dimorphen Arten, wie z.B. Linum perenne, ohne Erfolg. Auch die wiederholten Versuche von C. Correns (1921, S. 97), Linum usitatissimum mit L. narbonense und anderen heterostylen Arten zu verbinden, ergaben keine keimfähigen Samen. Kreuzungen zwischen Fagopyrum tataricum mit F. esculentum, von Lythrum salicaria mit L. hyssopifolium führten ebenfalls nicht zum Ziel. Ueber Kreuzungsversuche zwischen homomorphen und heteromorphen Primula - Spezies sind in der Literatur meines Wissens keine Angaben vorhanden. Dagegen ist eine von Krättli 1876 im Fextal gesammelte Primel als Bastard zwischen Pr. farinosa und longiflora aufgefasst und als P. Krättliana Brügger beschrieben worden. E. Widmer (1891, S. 124), welche diese Pflanze nachuntersucht und mit den hypothetischen Elternarten verglichen hat, bezweifelt ihre hybride Natur und hält sie für eine abnormale Form von Pr. longiflora. Ferner weist E. Widmer darauf hin, dass es trotz eifrigen Suchens nicht möglich gewesen sei, an gemeinschaftlichen Standorten der beiden Arten weitere als Hybride zu deutende Individuen aufzufinden und sie hält es für zweifelhaft, ob die monomorphe Pr. longiflora sich überhaupt mit einer heterostylen Art kreuze.

Der Ausführung künstlicher Kreuzbestäubungen zwischen Pr. longiflora und Pr. farinosa konnte kaum eine zuversichtliche Prognose gestellt werden. Dazu sind die Blüten der beiden Arten morphologisch und physiologisch zu sehr verschieden. Vor allem schien nach Erfahrungen in anderen Verwandtschaftskreisen der Umstand erschwerend ins Gewicht zu fallen. dass die Griffel von Pr. longiflora nicht weniger als 5-6 mal länger sind als diejenigen der Langgriffel von Pr. farinosa. An den auf der Narbe von Pr. longiflora keimenden Pollen von Pr. farinosa werden also physiologisch ganz andere Anforderungen gestellt, als auf den Narben der lang- und kurzgriffligen Blüten der eigenen Art. Weitere Schwierigkeiten für das Zustandekommen der Kreuzbefruchtung werden jedenfalls auch daraus erwachsen, dass Pollenkörner und Narbenpapillen der beiden Arten von sehr verschiedener Grösse sind. Eine direkte Abhängigkeit der Keimfähigkeit des Pollens, der Entwicklung und des Wachstums der Pollenschläuche von diesen Grössenverhältnissen ist zwar (vergl. C. Correns, 1889, S. 265) sicher nicht vorhanden. Doch ist anzunehmen, dass mit den in Frage stehenden morphologischen Unterschieden auch solche physiologischer Natur einhergehen, welche das Resultat der verschiedenen Bestäubungsmöglichkeiten beeinflussen. In diesem Sinne dürfte also die Vergleichung der Pollenkorn- und Papillengrössen der beiden Arten doch etwelche Anhaltspunkte zur Beurteilung der Möglichkeit ihrer gegenseitigen Befruchtung ergeben.

In Tabelle 5 a und b sind die Resultate der Messungen von M. Schwarzenbach an Pollenkörnern und Narbenpapillen der beiden Blütentypen von *Pr. farinosa* und der monomorphen Blüten von *Pr. longiflora* zusammengestellt.

Tabelle 5

\ 3 5 · 1	1 D 1 1 D 11 1 0									
a) Maximal	le Durchmesser der Pollenkörner									
	Klassengrenzen: Teilstriche des Okularmikrometers. 1 Teilstrich = 2,4 μ									
Pr. longiflora Pr. farinosa, kurzgrifflig Pr. farinosa, langgrifflig b) Maxi	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$									
	Klassengrenzen : Jeder 3. Teilstrich des Okularmikrometers Klassenspielraum 7,2 μ									
Pr. longiflora Pr. farinosa, langgrifflig Pr. farinosa, kurzgrifflig	$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$									

Der Pollen beider Arten ist annähernd kugelig und in der Regel gut ausgebildet. Auf 100 normal entwickelte Körner wurden bei Pr. longiflora im Mittel 6,2, bei Pr. farinosa langgrifflig 5,4, und bei Pr. farinosa kurzgrifflig 8,5 degenerierte Pollenkörner gezählt. Da die Volumenberechnung der Körner nicht in Frage kam, ist nur der grösste Durchmesser normal aussehender Körner gemessen worden. Zur Sicherung guter Durchschnittswerte wurden von je 10 Pflanzen immer 50 Pollenkörner aus je zwei Staubblättern einer Blüte gemessen. Schwieriger vorzubereiten war die Messung der Narbenpapillen, die nur an

Längsschnitten durch die Narbe möglich ist. Da die Gewinnung einer genügend grossen Anzahl guter Schnitte recht zeitraubend wurde und pro Schnitt immer nur wenige Papillen genau gemessen werden konnten, ist die Anzahl der Messungen auf 150 pro Form beschränkt geblieben.

Aus den Angaben von Tabelle 5 a und b geht hervor, dass die Unterschiede zwischen den Pollenkörnern von Pr. longiflora und Pr. farinosa kurzgrifflig ziemlich genau von derselben Grössenordnung sind wie zwischen Pr. farinosa lang- und kurzgrifflig. In der Länge der Narbenpapillen steht Pr. farinosa langgrifflig intermediär zwischen der kurzgriffligen Rasse und Pr. longiflora. Die Möglichkeit, dass diesen morphologischen Unterschieden wieder solche physiologischer Natur einigermassen parallel gehen, ist nicht ausgeschlossen. So kann also vielleicht auch der einen oder anderen der vier möglichen Kreuzungen von Pr. longiflora mit Pr. farinosa lang- und kurzgrifflig wenigstens hinsichtlich Narben-Antheren-Stellung der Charakter einer legitimen Bestäubung und damit gegenüber anderen Kombinationen eine erhöhte Fertilität zukommen.

Tabelle 6

Zahl der Versuchs- pflanzen	Pr.	longi	flora 9	⊋×fa	arinos	a o		Pr. farinosa♀× longiflora ♂						
	lor × far	ngiflor in. kur	a♀ zgr.♂	longiflora ♀ × farin. langgr. ♂			Zahl der Versuchs-		n. lang ongiflo	gr. 9 ra 👌	farin. kurzgr. ♀ × longiflora ♂			
	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	pflanzen	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der be- stäubten Blüten	Samen- haltige Früchte	Zahl der Samen	
1922							1922							
3	3	_	_	3	_		5	26	6	59	9		_	
1923							1923							
4	10	-		8	2	214	5	17	7	58	2	_		
1924							1924							
8	22	1	55	12	-	_	9	13	-	-	13		_	
	35	1	55	23	2	214		56	13	117	24			

Die in den Jahren 1922—1924 an einer allerdings noch ungenügenden Individuen- und Blütenzahl vorgenommenen Kreuzbestäubungen haben ergeben (vergl. Tabelle 6), dass Fruchtund Samenbildung zum mindesten durch drei der vier möglichen Kreuzungen ausgelöst werden können.

Bei Verwendung von *Pr. longiflora* als Mutterpflanze haben 35 mit Pollen von *Pr. farinosa* kurzgrifflig bestäubte Blüten eine Frucht mit 55 Samen geliefert. Aus 23 Bestäubungen mit Pollen von *Pr. farinosa* langgrifflig gingen zwei Früchte mit 81 und 133 Samen hervor. Bedeutend erfolgreicher war bis jetzt, wenigstens in bezug auf Fruchtbildung, die Bestäubung von *Pr. farinosa* langgrifflig weiblich mit Pollen von *Pr. longiflora*. Sie lieferte aus 56 Blüten 13 Früchte, allerdings mit der stark herabgesetzten durchschnittlichen Zahl von 10 Samen. Nur die Bestäubung von 24 Blüten der kurzgriffligen *Pr. farinosa* mit Pollen von *Pr. longiflora*, offenbar die unnatürlichste Kombination der beiden Arten, ist bis jetzt ohne jeden Erfolg geblieben.

Die aus den Kreuzungen von $Pr.\ longiflora \times farinosa$ und reziprok erhaltenen Samen sind keim fähig, haben aber gegenüber den Samen der beiden Elternarten eine stark verminderte Keimkraft. Die aus den 1922 und 1923 gewonnenen Samen hervorgegangenen Keimlinge waren schwächlich, teilweise ohne Würzelchen und gingen ausnahmslos frühzeitig ein. Ein günstigeres Schicksal scheint den im Frühjahr 1925 entstandenen Nachkommen aus der Kreuzung $Pr.\ longiflora > farinosa$ kurzgrifflig d beschieden zu sein, von denen zur Zeit (20. III. 1925) einige schon so weit herangewachsen sind, dass ihre weitere Entwicklungsfähigkeit zu blühfähigen Pflanzen wohl ausser Frage steht.

Damit dürfte gezeigt sein, dass für die in anderen Verwandtschaftskreisen erfolglos gebliebenen Kreuzungsversuche zwischen dimorph und monomorph blühenden Arten die Verhältnisse innerhalb der Gattung Primula günstiger liegen. Es ist sogar wohl möglich, dass die Fortsetzung und Ausdehnung der Versuche mit verbesserten Methoden die bisherigen Resultate übertreffen wird. Der relativ noch kleine Erfolg derselben ist wahrscheinlich nicht nur der geringen Eignung der beiden Elternarten zur Kreuzung, sondern wohl auch dem Umstande zuzuschreiben, dass es mir bis jetzt nur teilweise möglich geworden ist, die Versuchspflanzen der beiden Arten gleichzeitig zur Blüte zu bringen. Pr. longiflora blühte 1922—24 in meinem Versuchsgarten bedeutend früher als Pr. farinosa. Bei den meisten Kreuzbestäubungen konnten daher nur Narben von Pr.

longiflora - Blüten in den letzten Stadien der Anthese mit Pollen aus frisch geöffneten Blüten von Pr. farinosa belegt werden. Anderseits musste die Bestäubung der vielleicht noch zu jungen Narben von Pr. farinosa mit schon altem Pollen von Pr. longiflora besorgt werden. In Zukunft soll versucht werden, die Pr. longiflora im Wachstum stärker zurückzubehalten, die Pr. farinosa dagegen in der Blütenbildung möglichst zu fördern. Die dazu notwendigen gärtnerischen Einrichtungen standen mir bis jetzt nicht zur Verfügung. Die Verbesserung der Versuchseinrichtungen im Zürcher Versuchsgarten und die Verlegung eines Teiles der Versuche an einen alpinen Standort (Muottas Muraigl oberhalb Samaden, Graubünden, ca. 2500 m ü. M.) lassen für die Fortsetzung der Versuche an einem reichlicheren Pflanzenmaterial mit einiger Berechtigung grössere Erfolge erwarten.

Ausser Kreuzungen zwischen Pr. longiflora und Pr. farinosa sind auch solche zwischen Pr. longiflora und anderen dimorphen Arten aus der Farinosae-Gruppe, im besonderen mit Pr. scotica Hooker, Pr. sibirica Jacq. und Pr. rosea Royle bereits begonnen, z. T. in Vorbereitung. Unzweifelhaft stehen der erfolgreichen Durchführung dieser Kreuzungen noch zahlreiche Schwierigkeiten entgegen. Von ihrer Ueberwindung darf eine wesentliche Erweiterung und Vertiefung unserer derzeitigen Kenntnisse über Entstehung, Bedeutung und Vererbung der Heterostylie erwartet werden.

Zusammenfassung der Resultate

- 1. Pr. longiflora All. zeigt im Gegensatz zu allen anderen einheimischen Primeln nicht dimorphe, sondern monomorphe Ausbildung der Blüten. In den Blüten aller untersuchten Stöcke von vier weit auseinanderliegenden Standorten (Wallis, Engadin, Ober-Bayern, Venetien) befinden sich die Antheren am oberen Ende der langgestreckten Kronröhre, den Kronschlund nur mit dem Scheitel erreichend. Die Narbe der Blüten ragt auf ungewöhnlich langem Griffel 0,5—5 mm über den Kronsaum heraus.
- 2. Selbstäubung, Bestäubung mit Pollen aus anderen Blüten desselben Stockes und Fremdbestäubung zwischen Blüten verschiedener Pflanzen von *Pr. longiflora* lösen gleich-

mässig gut Frucht- und Samenbildung aus. Dadurch unterscheidet sich diese Spezies nicht nur von den weitgehend selbststerilen heterostylen Arten, sondern auch von deren selbstfertilen homostylen Rassen. Mit dem Monomorphismus der Blüten geht ein völliges Verschwinden der mit der Heterostylie verbundenen Unterschiede im Effekt der Selbst- und Fremdbestäubung für die Frucht- und Samenproduktion einher.

- 3. Die Stellung von Staubbeuteln und Narbe in den monomorphen Blüten von Pr. longiflora kann nicht diejenige der Blütengrundform sein, von welcher in der Gattung Primula die Heterostylie ihren Ausgang genommen hat. Ueber die genetischen Beziehungen zwischen dem Blüten-Monomorphismus von Pr. longiflora und der Heterostylie anderer Arten der Gattung Primula geben weder die vergleichend-morphologischen Untersuchungen noch die Feststellung der Fertilitätsverhältnisse entscheidenden Aufschluss. Dagegen dürfte die Möglichkeit vorhanden sein, durch Kreuzungen zwischen Pr. longiflora und nächstverwandten heterostylen Arten Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage erhalten, ob die monomorphe Blütenausbildung von Pr. longiflora primärer Naturist, d. h. ob sie gleichzeitig und unabhängig von der Heterostylie der anderen Arten aus einer gemeinsamen Grundform hervorgegangen ist, oder ob sie sekundären Ursprunges ist, d. h. als erhalten gebliebene Langgriffel-Form einer früher heterostylen Art aufgefasst werden muss.
- 4. Während in den Gattungen Linum, Fagopyrum und Lythrum Kreuzungsversuche zwischen homomorphen und heteromorphen Arten resultatlos geblieben sind, haben die 1922 bis 1924 durchgeführten Kreuzungen zwischen Pr. longiflora und der dimorphen Pr. farinosa in drei der vier möglichen Kombinationen positive Resultate gezeitigt. Ein Teil der aus diesen Kreuzungen hervorgegangenen Samen ist keim fähig. Es besteht also die Möglichkeit, durch die Kreuzung von monomorphen und dimorphen Arten zu Resultaten zu gelangen, die für das Verständnis des Heterostylieproblems von derselben Bedeutung werden können, wie die Resultate der Kreuzung zwischen Diözisten und Zwittern für das Problem der Vererbung des Geschlechts.

Literaturverzeichnis

- BATESON W., Note on experiments with flax at the John Innes horticultural institution. Journal of Genetics V. 1916. S. 199-201.
- CORRENS C., Kulturversuche mit dem Pollen von Primula acaulis Lam. Ber. d. D. bot. Ges. Jahrg. 7, 1889, S. 265-272.
- Zahlen- und Gewichtsverhältnisse bei einigen heterostylen Pflanzen. Biologisches Zentralblatt. 41. 1921. S. 97—109.
- CHRIST H., Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.
- Ernst A., Genetische Studien über Heterostylie bei Primula. Archiv der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene. Zürich. 1. 1925. S. 13—62.
- Kerner A., Pflanzenleben. Bd. II. Leipzig und Wien 1891.
- Koch G. D. J., Synopsis florae germanicae et helveticae. Ed. sec. Pars secunda, 1844. Primulaceae. S. 673—680.
- Müller H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.
- Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
- PAX F. und Knuth R., Primulaceae. In Engler: Das Pflanzenreich. Leipzig 1905. IV. S. 237.
- RICCA L., Alcune osservazioni relative alla Dicogamia nei vegetali fatte sulle Alpi di Val Camonica nell'anno 1870. Atti della Società Italiana di Sc. Nat. Vol. XIII. Fasc. S. 254—263.
- Schröter C., Das Pflanzenleben der Alpen. II. Auflage. 2. Liefg. Zürich 1924.
- Schulz A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. II. Bibliotheca botanica. 17. Cassel 1890.
- Scott J., Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the Primulaceae. Journal of the Linnean Society Bot. Vol. VIII. 1865. S. 78—126.
- Sprengel Ch. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.
- Tammes, T., Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Recueil d. Travaux bot. Néerlandais. 12. 1915. S. 217—277.
- VRIES E. de, Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung Primula. Recueil d. Travaux bot. Néerlandais 16. 1919. S. 63—205.
- Widmer E., Die europäischen Arten der Gattung Primula. München 1891.