

**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:** 11.02.2026

**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  $65^{\circ} 22'$  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. Merkwürdigweise 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 gleichgrifflig (homostyl, homo-monomorph). 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.

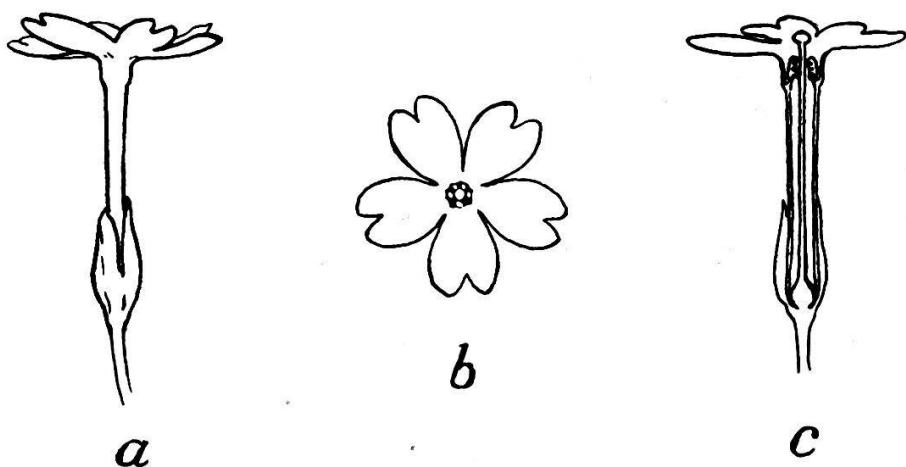
### I. Zur Blütenbiologie von *Pr. longiflora* All.

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. Blütenmorphologisches.

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 Kronenschlund 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 unter den Kronröhreneingang und zwischen die dicht unter dem 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 kurzgriffige 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. SCHWARZENBACH 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 (Küschnacher-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. longiflora		Pr. farinosa langgrifflig		Pr. farinosa kurzgrifflig	
	Variationsbreite in mm	Mittelwert in mm	Variationsbreite in mm	Mittelwert in mm	Variationsbreite in mm	Mittelwert in mm
Totalhöhe des Kelches vom Stielansatz 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 Fruchtknotenbasis bis zur Einbuchtung 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 Narbenscheitels vom Oberrand der Staubbeutel; bei Pr. farinosa kurzgr. = Abstand zwischen Narbenscheitel und 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 (Oberbayern) 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. Bei Pflanzen anderer Standorte dürfte er wohl 3 mm erreichen. Er ist also  $2\frac{1}{2}$  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 engröhrligen 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 langröhrligen Blüten von *Pr. longiflora* nur den langrüsseligen Tag- und Dämmerungs-schwärmern 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 Fremdbestäubungen vollziehen. Aufkriechende oder anfliegende Insekten mit kurzem Rüssel, welche den Honigsaft nicht erreichen, oder die Blüten überhaupt nur zur Einsammlung von Pollen besuchen, werden mit den pollengebedeckten 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. Die 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

	Selbstbestäubung der Blüten			Bestäubung zwischen verschie- denen Blüten desselben Stockes			Fremd- bestäubungen		
	Bestäubte Blüten	Samenhal- tige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhal- tige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhal- tige Früchte	Zahl der Samen
Pflanze 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			
" 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	—	—				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 des selben 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.

Tabelle 3

	Zahl der Versuchspflanzen	Langgriffel								Kurzgriffel											
		Selbst-bestäubung				Blüten des-selb.Stockes				Illeg.Fremd-bestäubung				Selbst-bestäubung				Blüten des-selb.Stockes			
		Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen	Bestäubte Blüten	Samenhaltige Früchte	Zahl der Samen		
1922	7	19	5	13	7	—	—	3	—	—	21	6	26	—	—	—	2	1	26		
1923	4	16	2	9	7	—	—	—	—	—	9	5	44	3	2	42	—	—	—		
1924	5	4	—	—	1	—	—	—	—	—	8	2	30	—	—	—	2	1	26		
		39	7	22	15	—	—	3	—	—	38	13	100	3	2	42	2	1	26		

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 zu den Kreuzungsversuchen mit *Pr. longiflora* verwendet worden, gegenüber welchen die weniger wichtige Feststellung des Erfolges illegitimer Fremdbestäubung mit Pollen der gleichen Art zurücktreten musste. So haben also 39 selbstbestäubte Blüten 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 geblieben. Etwas grösser ist die Selbstfertilität der Kurzgriffel. 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 Fruchtbildung 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 kurzgrifflichen Pflanzen sind unvollständiger als diejenigen an den Langgriffeln, wiederum deswegen,

Tabelle 4

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

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  $\frac{1}{3}$  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 Selbst- und 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-

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 Sichereres 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 Anhaltpunkte 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 gleichgrifflig, 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?

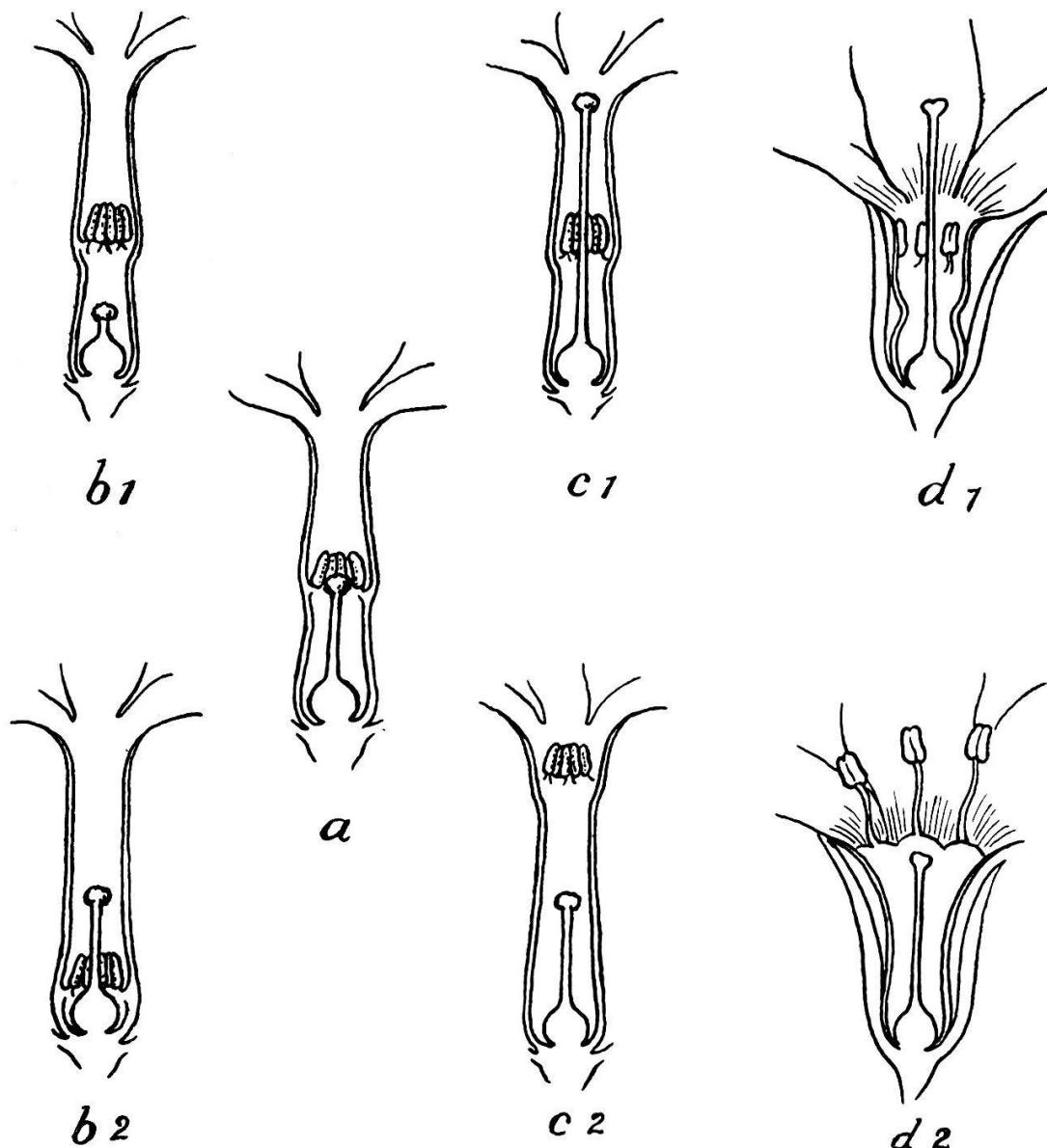
Blüten-Dimorphismus bedeutet gegenüber Blüten-Monomorphismus sicher eine Progression. Von dimorph gewordenen Formen aus ist aber auch eine Rückkehr zum Monomorphismus denkbar. Die Frage, ob *Pr. longiflora* primär oder sekundär monomorph ist, kann z. Z. noch nicht entschieden werden. Es sind daher für 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 Kronenschlund sitzenden Antheren und der über den Kronensaum hinausragenden Narbe ist aus einer monomorphen homostylen 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 Kronsauum emporragend.

des Griffels oder der Kronröhre) aus der ungefährnen Mittelstellung nach oben gegen den Kronschlund gerückt worden. Bei 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 Kronsäum 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 Kronsäum 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 Kronsäumes 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 Kronsäum emporgehoben sind (vergl. Fig. 2, d 1, 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 sekunden 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. MÜLLER (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 ursprünglich heterostylen Primel zu deuten ist, kann auf Grund 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 auftreten. Ist nun *Pr. longiflora* genotypischer Langgriffel 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

a) Maximale Durchmesser der Pollenkörner												
	Klassengrenzen : Teilstriche des Okularmikrometers. 1 Teilstrich = 2,4 $\mu$											
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Pr. longiflora . . . .					1	33	831	133	2			
Pr. farinosa, kurzgrifflig			12	249	726	13						
Pr. farinosa, langgrifflig		1	968	26	5							

b) Maximallängen der Narbenpapillen												
	Klassengrenzen : Jeder 3. Teilstrich des Okularmikrometers. Klassenspielraum 7,2 $\mu$											
0	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36
Pr. longiflora . . . .					11	56	61	15	5			
Pr. farinosa, langgrifflig			62	71	16	1						
Pr. farinosa, kurzgrifflig		15	115	20								

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 Versuchspflanzen	Pr. longiflora ♀ × farinosa ♂						Zahl der Versuchspflanzen	Pr. farinosa ♀ × longiflora ♂						
	longiflora ♀ × farin. kurzgr. ♂			longiflora ♀ × farin. langgr. ♂				farin. langgr. ♀ × longiflora ♂			farin. kurzgr. ♀ × longiflora ♂			
	Zahl der bestäubten Blüten	Samen-haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der bestäubten Blüten	Samen-haltige Früchte	Zahl der Samen		Zahl der bestäubten Blüten	Samen-haltige Früchte	Zahl der Samen	Zahl der bestäubten 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 Frucht- und 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 *keimfähig*, 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* ♀  $\times$  *farinosa* kurzgrifflig ♂ 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 Umstände 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 Muragl 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. Selbstbestäubung, 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* primär Natur ist, 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 durchgeföhrten 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 keimfähig. 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. I. 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.