

(Aus der Zweigstelle Baden [Rosenhof b. Ladenburg a. N.] des Kaiser Wilhelm-Instituts für Züchtungsforschung.)

## Untersuchungen an polyploiden Pflanzen.

### V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen.

Von F. SCHWANITZ.

Mit 18 Textabbildungen.

#### Einleitung.

Seit den ersten Untersuchungen an polyploiden Pflanzen gehörten die Veränderungen der Sexualität, infolge der Verdoppelung bzw. Vervielfachung des Genoms zu den Kernproblemen der Polyploidieforschung. Es konnte nämlich bereits früh von verschiedenen Autoren festgestellt werden, daß die Samenproduktion der Polyploiden gegenüber derjenigen der Diploiden zumeist beträchtlich zurücksteht. Diese Erscheinung wurde bisher in der Regel auf die bei Polyploiden immer wieder beobachteten Störungen im Ablaufe der Meiosis zurückgeführt: die Bildung von Uni-, Tri- und Quadriivalenten neben den normalen Bivalenten und daraus folgend die Entstehung von Gonen und Zygoten mit unbalanzierten Chromosomensätzen.

Es kann selbstverständlich kein Zweifel darüber bestehen, daß diese Erscheinung einen beträchtlichen Anteil an der Verminderung der Samenmenge hat. Andererseits ist es jedoch nicht möglich, den Rückgang der Samenproduktion ausschließlich von den Schwankungen der Chromosomenzahl in den Geschlechtszellen abzuleiten. Dies wird u. a. sehr schön durch die Tatsache demonstriert, daß polyploide Blüten bei manchen Arten eine sehr starke Neigung besitzen, bereits im Knospenstadium abzufallen. So konnten wir selbst bei zwei verschiedenen Herkunft von *Lathyrus odoratus* beobachten, daß bei den durch Colchicinbehandlung tetraploid gewordenen Pflanzen sämtliche Knospen vor dem Aufblühen abgeworfen wurden. Auch HARTMAIR (1943) stellte bei tetraploiden Gurkenpflanzen fest, daß hier die männlichen Blüten auffallend klein waren und vor der völligen Entfaltung abfielen.

Es konnte ferner bereits früher in einigen Veröffentlichungen (SCHWANITZ 1942 a, 1948) gezeigt werden, daß bei den polyploiden Pflanzen die generative Phase gegenüber der vegetativen reduziert ist. Schließlich konnte auch an Hand der Pollenkeimung (SCHWANITZ 1942 b) wahrscheinlich gemacht werden, daß die schlechtere Keimung des Pollens der tetraploiden Pflanzen nicht allein auf chromosomale Störungen zurückgeführt werden kann, sondern zum größten Teil auf gänzlich anderen Ursachen beruhen muß.

Alle diese Befunde führten zu der Schlußfolgerung, daß die Verminderung der Samenproduktion bei polyploiden Pflanzen zum großen Teile auf eine Abschwächung der Sexualität zurückzuführen ist. Es erschien daher wichtig, zu versuchen, die hier vorliegenden Verhältnisse genauer zu analysieren und zu versuchen, die etwa beobachteten Veränderungen im sexuellen Verhalten der polyploiden Pflanzen in Einklang mit anderen bereits bekannten physiologischen und morphologischen Veränderungen zu bringen.

Die hier vorliegenden Untersuchungen wurden im Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung begonnen und in Aldersbach/Ndby. abgeschlossen. Die Zeitverhältnisse erlaubten es nicht, sie in dem Maße auszubauen und fortzuführen, wie es ursprünglich ge-

plant war, und so blieben noch manche Lücken offen, deren Schließung zukünftigen Untersuchungen vorbehalten ist. Andererseits aber zeigen die erhaltenen Ergebnisse bereits deutlich, daß die Verminderung der Samenproduktion tatsächlich wenigstens zum Teil auf eine Abschwächung der Sexualität bei den polyploiden Pflanzen zurückgeführt werden muß. Sie geben uns ferner, wenn auch vorläufig nur in Form einer Arbeitshypothese, zusammen mit den Resultaten anderer Autoren die Möglichkeit, die Veränderung der Sexualität infolge der Genomvermehrung zu deuten und mit einer Reihe wichtiger anderer Eigenarten polyploider Pflanzen in Zusammenhang zu bringen.

#### Material und Methodik.

Das bei diesen Untersuchungen verwendete tetraploide Pflanzenmaterial wurde aus Handelssaatgut mit Hilfe der Behandlung von Keimpflänzchen mit Colchicin gewonnen (vgl. SCHWANITZ 1948). Das diploide Saatgut war Handelssaatgut der gleichen Sorte, von der gleichen Firma bezogen wie das Ausgangsmaterial der Tetraploiden. Die Verwendung diploiden Handelssaatgutes als Vergleichsmaterial läßt sich damit begründen, daß alle verwendeten Arten Fremdbefruchter und zum großen Teil darüber hinaus auch weitgehend selbststeril sind. Damit sind alle Sorten als stark heterozygote Populationen zu betrachten, und es ist sicher gleichgültig, ob der Samen von diploiden Pflanzen der behandelten Generation bzw. deren Nachzucht oder aus einer in der genetischen Streubreite dem Ausgangsmaterial höchstwahrscheinlich gleichwertigen Handelssaat stammte. Das tetraploide Saatgut stammte jeweils von so vielen erfolgreich mit Colchicin behandelten Ausgangspflanzen, daß die genetische Variationsbreite der Ausgangspopulation in der daraus hervorgegangenen tetraploiden Population noch enthalten sein muß.

Die Auswertung der Ergebnisse erfolgte nach den üblichen statistischen Methoden (JOHANNSEN 1926, JUST 1935, TEDIN 1941, KOLLER 1940, PATAU 1943). Die mittleren Fehler wurden in der Regel durch  $t \cdot m$  ausgedrückt, wobei die  $t$ -Werte der im Buch von KOLLER enthaltenen Tafel entnommen wurden; die Werte  $t \cdot m$  entsprachen also dem dreifachen mittleren Fehler bei unendlich großer Zahl von Einzelmessungen. Für die Angabe der Sicherung der Differenz zwischen zwei Werten bedienen wir uns auch in dieser Arbeit der von PIRSCHLE eingeführten Zeichen: \*\*\*P < 0,0027, \*\*P 0,0027 — 0,01, \*P 0,01 — 0,05, °P 0,05 — 0,1, °°P > 0,1.

#### Ergebnisse.

##### Zahl der Samenanlagen und Samen.

Im Rahmen der eingeleiteten Untersuchungen schien es u. a. wichtig, einmal festzustellen, ob und in welchem Ausmaße die Zahl der Samenanlagen im Fruchtknoten durch die Polyploidie beeinflusst wird. Es wurden daher von gelbem Senf, von Ölrettich und

von Rübsen die Fruchtknoten blühender Pflanzen gesammelt, mit Chloralhydrat aufgehellt und an ihnen die Zahl der Samenanlagen mit Hilfe des Mikroskopes ermittelt. Bei gelbem Senf standen neben den normalen tetraploiden Pflanzen auch einige Stämme zur Verfügung, die von besonders gut fertilen Tetraploiden abstammten und diese erhöhte Fertilität der Eltern ebenfalls zeigten (Abb. 1—4). Der Senfversuch, aus dem die Fruchtknoten entnommen worden waren, war einmal mit normaler Volldüngung angesetzt worden (1,5 dz/ha Kalkammonsalpeter, 1,2 dz/ha Thomas-mehl, 1,2 dz/ha 40%iges Kalidüngesalz), während eine

andere Parzelle bei sonst gleicher Düngung die dreifache Stickstoffgabe erhalten hatte. Der Ölrettich erhielt einmal eine normale Volldüngung (wie oben), zum anderen die dreifache Gabe dieser Volldüngung.

Tabelle 1 gibt die Ergebnisse dieser Untersuchung wieder. Beim gelben Senf zeigt sich sehr deutlich, daß die Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten durch die Verdoppelung des Genoms nicht unbeträchtlich abgesenkt wird. Die normalen 4 n-Pflanzen haben eine um etwa 20% geringere Anzahl von Samenanlagen als die diploiden. Diese Unterschiede zwischen den Valenzstufen sind einwandfrei gesichert. Gesichert sind



Abb. 1. Fruchstand von diploidem gelbem Senf (*Sinapis alba* L.).



Abb. 2. Fruchstand von tetraploidem gelbem Senf mit erhöhter Fertilität.



Abb. 3. Fruchstand von tetraploidem gelbem Senf.

Tabelle 1. Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten und Zahl der Samen je Schötchen bei diploiden und tetraploiden Cruciferen.

Objekt	Valenz	Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten				Zahl der Samen je Schötchen			
		n	M	± m · t	Sicherung der Differenz	n	M	± m · t	Sicherung der Differenz
Gelber Senf ( <i>Sinapis alba</i> L.) normal gedüngt	2 n	500	4,696	0,103	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>	574	4,260	0,169	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>
	4 n	500	4,118	0,148	2 n : 4 n fertil <sup>xxx</sup>	502	2,416	0,157	2 n : 4 n fertil <sup>xxx</sup>
	4 n	500	3,784	0,127	4 n : 4 n fertil <sup>xxx</sup>	500	2,247	0,169	4 n : 4 n fertil <sup>x</sup>
Gelber Senf ( <i>Sinapis alba</i> L.) dreifache N-Gabe	2 n					500	3,684	0,187	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>
	4 n					500	2,298	0,151	2 n : 4 n fertil <sup>xxx</sup>
	4 n					500	2,014	0,145	4 n : 4 n fertil <sup>xxx</sup>
Ölrettich ( <i>Raphanus sat.</i> L.) var. <i>oleiferus</i> METZG.) normale Volldüng.	2 n	500	7,978	0,227	2 n : 4 n <sup>xx</sup>	500	4,575	0,353	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>
	4 n	500	7,696	0,199		490	2,713	0,45	
Ölrettich ( <i>Raphanus sativus</i> L.) var. <i>oleiferus</i> METZGER dreif. Düngergabe	2 n	500	9,112	0,236	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>	490	5,089	0,368	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>
	4 n	500	8,282	0,190		490	3,131	0,284	
Sprengelrübsen ( <i>Brassica rapa</i> L.) var. <i>oleifera</i> METZG.)	2 n	640	21,897	0,419	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>	500	17,684	0,553	2 n : 4 n <sup>xxx</sup>
	4 n	510	23,996	0,414		500	14,614	0,459	

aber auch die Unterschiede, die zwischen den normalen 4 n-Pflanzen und den durch Auslese aus diesem Material erhaltenen tetraploiden Stämmen mit gesteigerter Fertilität besteht. Die Ausgangsformen waren als Pflanzen, die durch einen für Tetraploide überdurchschnittlichen Schötchenansatz auffielen, aus der Population ausgelesen worden und hatten, wie schon erwähnt, diese höhere Fruchtbarkeit auch auf ihre Nachkommenschaft übertragen. Wie nun unsere Untersuchungen zeigen, geht diese erhöhte Fertilität Hand in Hand mit einer Vermehrung der Zahl der Samenanlagen. Die Steigerung der Fertilität, die hier erfolgt ist, kann demnach nicht oder doch nur zum Teil auf einer Verringerung der Unregelmäßigkeiten bei der Meiosis beruhen; sie muß vielmehr unmittelbar durch die gleichen Faktoren bestimmt werden, die dazu führen, daß die Diploiden eine höhere, die Tetraploiden eine geringere Zahl von Samenanlagen bilden.

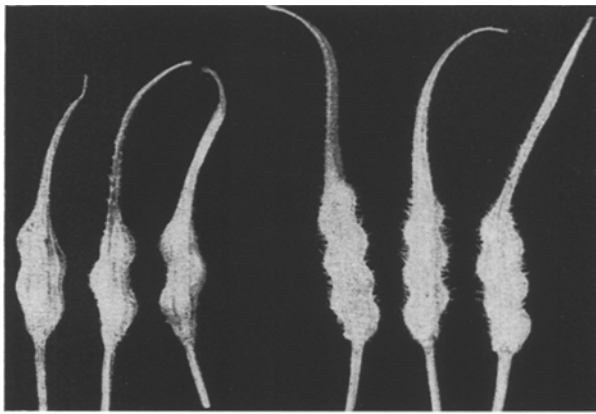


Abb. 4. Schötchen von diploidem (rechts) und tetraploidem gelben Senf. Die geringere Samenzahl je Schötchen bei den Tetraploiden ist deutlich erkennbar.

Bei Ölrettich sind die Unterschiede zwischen den Valenzstufen nicht so stark ausgeprägt. Bei Normaldüngung ist die Zahl der Samenanlagen bei den Tetraploiden um etwa 3,5%, bei der dreifachen Volldüngung um etwa 9% abgesenkt. In beiden Fällen sind die Unterschiede zwischen den Valenzstufen gesichert. Auffällig ist die beträchtliche Steigerung, die die Zahl der Samenanlagen durch die Erhöhung der Grunddüngung erfahren hat. Setzen wir die Werte, die bei der normalen Düngung erhalten wurden, gleich 100, so bringt die verstärkte Düngung bei Diploiden eine Steigerung auf 114,2, bei den Tetraploiden dagegen nur auf 107,6. Wir haben hier offenbar wieder das gleiche Phänomen vor uns, auf das wir in früheren Arbeiten bereits wiederholt hinweisen konnten (SCHWANITZ 1942 b, 1949 a u. b), daß günstige Faktoren von den Tetraploiden in der Regel nicht so gut ausgenutzt werden können wie von Diploiden.

Abweichend von den bisher besprochenen Objekten ist das Verhalten des Rübsens. Hier finden wir als Folge der Verdoppelung des Genoms eine deutlich merkliche, gesicherte Zunahme der Zahl der Samenanlagen im Verhältnis von 100 : 109,6.

An dem gleichen Material wurde dann später auch die Zahl der Samen untersucht. Bei gelbem Senf zeigte sich, daß die an den Samenanlagen beobachteten Erscheinungen auch an den Samen selbst festgestellt werden können (Abb. 4). Allerdings verstärkt sich bei den Samen der Unterschied zwischen Diploiden und Tetra-

ploiden noch ganz wesentlich. Waren bei den Samenanlagen die Unterschiede zwischen den Valenzstufen etwa wie 100 : 80 (bzw. 88), so sind sie bei den Samen selbst wie 100 : 53 (bzw. 57). Das heißt aber mit anderen Worten, daß bei den Tetraploiden ein verhältnismäßig größerer Teil der vorhandenen Samenanlagen entweder nicht befruchtet wird oder als Zygote oder junger Embryo zugrunde geht als bei den Diploiden (Abb. 5). Zwischen den fertileren und den normalen 4 n-Pflanzen bestehen auch hier gut gesicherte Unterschiede, doch nähert sich im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Samenanlagen die Samenzahl der fertileren 4 n-Pflanzen weit mehr der Samenzahl der normalen 4 n-Pflanzen als derjenigen der 2 n-Formen.

In die Untersuchung der Samenzahl wurden auch die Pflanzen mit einbezogen, die eine überstarke N-Düngung erhalten hatten. Im ganzen entspricht das Verhältnis der Samenzahl zwischen Diploiden, fertileren und normalen Tetraploiden den Verhältnissen, wie sie bei der normalen Düngung beobachtet werden konnten. Vergleicht man jedoch die einzelnen Werte mit den Zahlen, die von der entsprechenden Gruppe der einfach gedüngten Pflanzen erhalten wurden, so zeigt sich in jedem Falle eine nicht

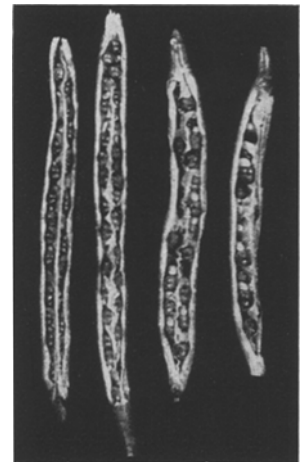


Abb. 5. *Brassica oleracea* L. Stärkeres Absterben der Embryonen in den tetraploiden (rechts) als in den diploiden Schötchen.

unbeträchtliche Verringerung der Samenzahl als Folge der überstarken N-Düngung. Die bekannte Schwächung der reproduktiven Phase durch einseitige oder zu hohe N-Düngung äußert sich also u. a. auch in einer Herabsetzung der Samenzahl je Schötchen.

Beim Ölrettich (Abb. 6) läßt sich gleichfalls feststellen, daß durch die Verdoppelung des Genoms die Samenzahl stärker reduziert wird als die Zahl der Samenanlagen. Ferner zeigt sich hier auch bei der Samenzahl in beiden Valenzstufen die fördernde Wirkung der verstärkten Volldüngung.

Auffallend gering ist der Rückgang der Samenzahl bei dem tetraploiden Rübsen. Im Vergleich mit den Diploiden ist hier die Zahl der Samen nur um 17,4% vermindert. Diese geringe Verminderung der Samenzahl infolge der Polyploidie entspricht dem Verhalten der Samenanlagen, bei denen wir abweichend von den beiden anderen Arten bei den Tetraploiden eine geringe Steigerung der Zahl feststellen konnten.

Vergleichen wir nun die hier erhaltenen Resultate mit den Ergebnissen der Ertragsversuche, über die wir früher berichtet haben (SCHWANITZ 1948), so stellt sich ganz eindeutig ein gleichsinniges Verhalten der einzelnen Arten in den verschiedenen Versuchen heraus.

Der gelbe Senf, bei dem in den Ertragsversuchen der stärkste Rückgang des Samenertrages als Folge der Polyploidie festgestellt werden konnte (34–64% des Ertrages der Diploiden), zeigt in den vorliegenden Untersuchungen die stärkste Verminderung sowohl der Zahl der Samenanlagen wie auch der Zahl der Samen.

Beim Ölrettich kam das Absinken des Samenertrages bei den Polyploiden nicht ganz so stark zum Ausdruck (62—71%), und dieses etwas günstigere Verhalten kommt auch in dieser Arbeit zum Ausdruck: vor allem die Zahl der Samenanlagen wird bei weitem nicht so stark herabgesetzt wie beim Senf.

Eine Ausnahme unter den Polyploiden scheint — zumindest unter günstigen äußeren Verhältnissen — der Rübsen zu machen. Im Ertragsversuch brachten hier die Tetraploiden in einem Jahr unter günstigen Verhältnissen gleiche, wenn nicht gar etwas höhere Samenerträge (101—108%), unter ungünstigeren Verhältnissen im folgenden Jahre allerdings nur erheblich geringere (54—64%) als die Diploiden. Diese unter günstigen Verhältnissen hohe Leistungsfähigkeit der polyploiden Rübsenpflanze zeigt sich auch in der Zahl der Samenanlagen, die hier bei den Tetraploiden höher liegt als bei den Diploiden, sie tritt aber auch in der recht geringen Verminderung der Zahl der Samen je Schötchen deutlich zutage.

Aus den Untersuchungen der Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten sowie der Zahl der Samen je Schötchen geht also hervor, daß durch die Polyploidie sowohl die Zahl der Samenanlagen wie auch die Zahl der gebildeten Samen beeinflusst wird. In zwei Fällen wurde die Zahl der Samenanlagen herabgesetzt, in einem Falle wurde sie gesteigert. Die Zahl der Samen war stets, wenn auch in sehr verschiedenem Umfange, vermindert. Es konnte ferner nachgewiesen werden, daß zwischen den als Folge der Polyploidie hier beobachteten Veränderungen in der Zahl der Samenanlagen und Samen und denjenigen, die wir bereits früher für die Samenerträge der gleichen Pflanzen im Feldversuch feststellten, eine weitgehende Gleichsinnigkeit besteht.

#### Ölgehalt der Samen.

Eine solche Gleichsinnigkeit zeigte sich auch hinsichtlich des Ölgehaltes der Samen. Die Ölbestimmungen wurden durch Herrn Dozent Dr. W. KEIL im Pharmakologischen Institut der Universität Heidelberg vorgenommen. Wir möchten ihm hierfür auch an dieser Stelle herzlichst danken. Tab. 2 zeigt die Ergebnisse dieser Untersuchung.

Tabelle 2. Ölgehalt der Samen diploider und tetraploider Cruciferen.

Objekt	Valenz	Ölgehalt in % des Trockengewichtes
Gelber Senf . . . . . ( <i>Sinapis alba</i> L.)	2 n	23,9
	4 n	20,3
Ölrettich . . . . . ( <i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>oleiferus</i> METZGER)	2 n	31,4
	4 n	28,8
Sprengelrübsen . . . . . ( <i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER)	2 n	33,9
	4 n	35,0

Die Ergebnisse dieser Ölbestimmungen entsprechen durchaus den anderen bisher beschriebenen Resultaten. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl führt bei Senf und Ölrettich zu einer beträchtlichen Verminderung des Ölgehaltes. Bezeichnenderweise ist das Absinken des Ölgehaltes beim gelben Senf merklich stärker (etwa —15%) als beim Ölrettich (—8,3%). Der Sprengelrübsen zeigt auch hier sein von den anderen

Arten abweichendes Verhalten, bei ihm ist der Ölgehalt durch die Polyploidie etwas erhöht. Auch hinsichtlich des Ölgehaltes zeigt also der Rübsen gegenüber der Genomverdoppelung ein wesentlich günstigeres Verhalten als die anderen untersuchten Arten.

#### Zahl der Blüten.

Um einen weiteren Einblick in die Ursachen der unterschiedlichen Samenproduktion bei Diploiden und Tetraploiden zu erhalten, wurde schließlich bei einer Reihe von Arten die Zahl der Blüten während des ganzen Verlaufs der Blühperiode festgestellt. Leider konnte der Rübsen nicht in diese Untersuchungen mit einbezogen werden, weil es unterlassen worden war,



Abb. 6. Fruchtstand von diploidem (links) und tetraploidem Ölrettich.

die Pflanzen rechtzeitig durch Bestäuben mit Gesarol gegen den Befall durch den Rapsglanzkäfer zu schützen. Die Pflanzen waren infolgedessen zu Beginn der Blühperiode so stark befallen und geschädigt, daß es fraglich erschien, ob es möglich sein werde, mit diesem Material einwandfreie Ergebnisse zu erhalten. Die Zählungen wurden daher nur mit Senf, Ölrettich, Fingerhut, Königskerze und Chicoree durchgeführt. Die Untersuchungen wurden so vorgenommen, daß bei einer gleichen Zahl diploider und tetraploider Pflanzen täglich die Zahl der neu geöffneten Blüten ermittelt wurde. Bei Chicoree und Königskerze sind diese von den älteren Blüten eindeutig zu unterscheiden. Bei den anderen Objekten wurden die bereits gezählten Blüten durch Abreißen eines kleinen Stückes an einem der Blütenblätter gekennzeichnet. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigt Tab. 3.

Wir erhalten hieraus wieder deutlich das für die Polyploidie häufig so typische Bild, daß die einzelnen Arten die Verdoppelung des Genoms offensichtlich ganz verschiedenartig beantworten. Besonders stark ist die Abnahme der Zahl der hervorgebrachten Blüten beim tetraploiden Senf (37,4%), es folgen dann der Fingerhut (48,9%) und der Ölrettich (68,2%). Die tetraploiden Königskerzen bilden kaum noch eine ge-

ringere Zahl von Blüten aus als die diploiden (94,2%), und beim Chicoree verhalten sich beide Valenzstufen praktisch völlig gleich (99,5%).

herabgesetzt; je länger dagegen die betreffende Art blüht, um so geringer ist der Einfluß der Polyploidie auf die Zahl der entfalteten Blüten.

Tabelle 3. Zahl der von Diploiden und Tetraploiden im Laufe einer Blühperiode hervorgebrachten Blüten und Blütenköpfchen.

Objekt	Valenz	Zahl der untersuchten Pflanzen	Blühdauer in Tagen	Zahl der Blüten (bzw. Blütenköpfchen)
Gelber Senf . . . . .	2 n	25	48	10 706
( <i>Sinapis alba</i> L.) . . . . .	4 n	25	43	4 009
Roter Fingerhut . . . . .	2 n	10	30	2 477
( <i>Digitalis purpurea</i> L.) . . . . .	4 n	10	30	1 212
Ölrettich . . . . .	2 n	25	54	12 325
( <i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>oleiferus</i> METZGER) . . . . .	4 n	25	51	8 408
Großblütige Königskerze . . . . .	2 n	10	103	14 096
( <i>Verbascum thapsiforme</i> SCHRÖD.) . . . . .	4 n	10	102	13 281
Chicoree . . . . .	2 n	20	127	24 636
( <i>Cichorium intybus</i> L. var. <i>foliosum</i> ) . . . . .	4 n	20	123	24 510

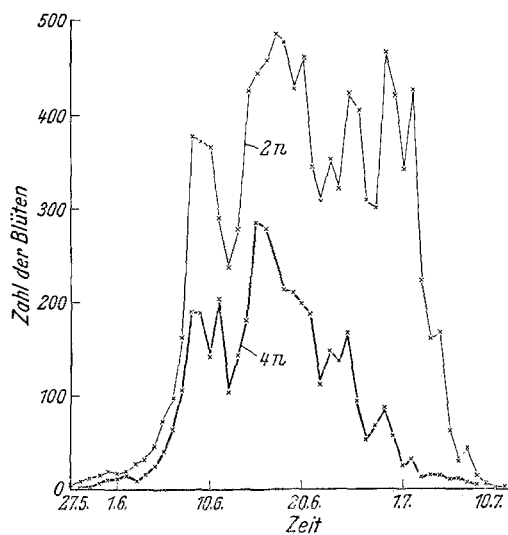


Abb. 7. Kurvenmäßige Darstellung des Blühverlaufs bei gelbem Senf. (Zahl der neu geöffneten Blüten je Tag.)

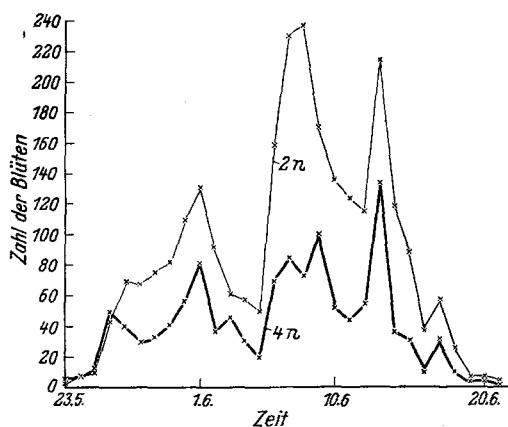


Abb. 8. Kurvenmäßige Darstellung des Blühverlaufs bei *Digitalis purpurea*.

Diese Zusammenhänge werden noch deutlicher und verständlicher, wenn man den Blühverlauf der einzelnen Arten in Form einer Kurve darstellt, die die Zahl der neu aufgegangenen Blüten für jeden einzelnen Tag wiedergibt. Man sieht dann deutlich, daß überall dort, wo die Diploiden in der Produktion von Blüten den Tetraploiden sehr überlegen sind, z. B. bei Senf und Fingerhut (Abb. 7 u. 8), die Blühdauer zeitlich recht beschränkt ist, und daß in diesem Falle die Diploiden

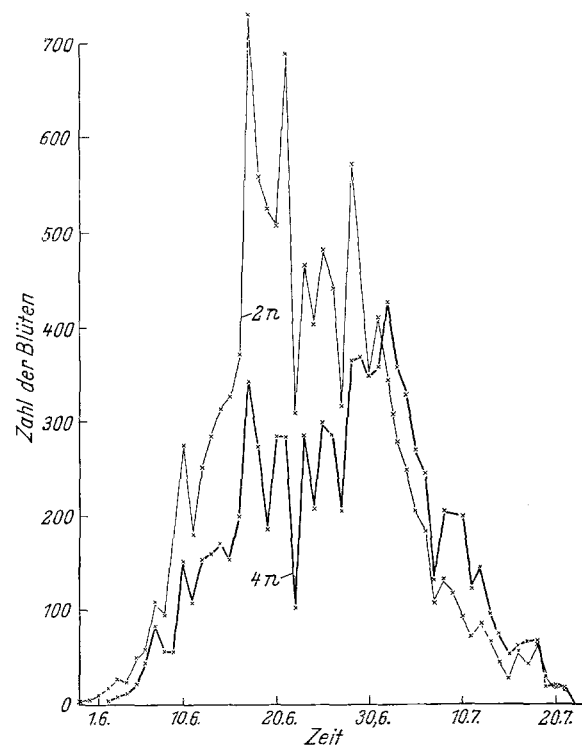
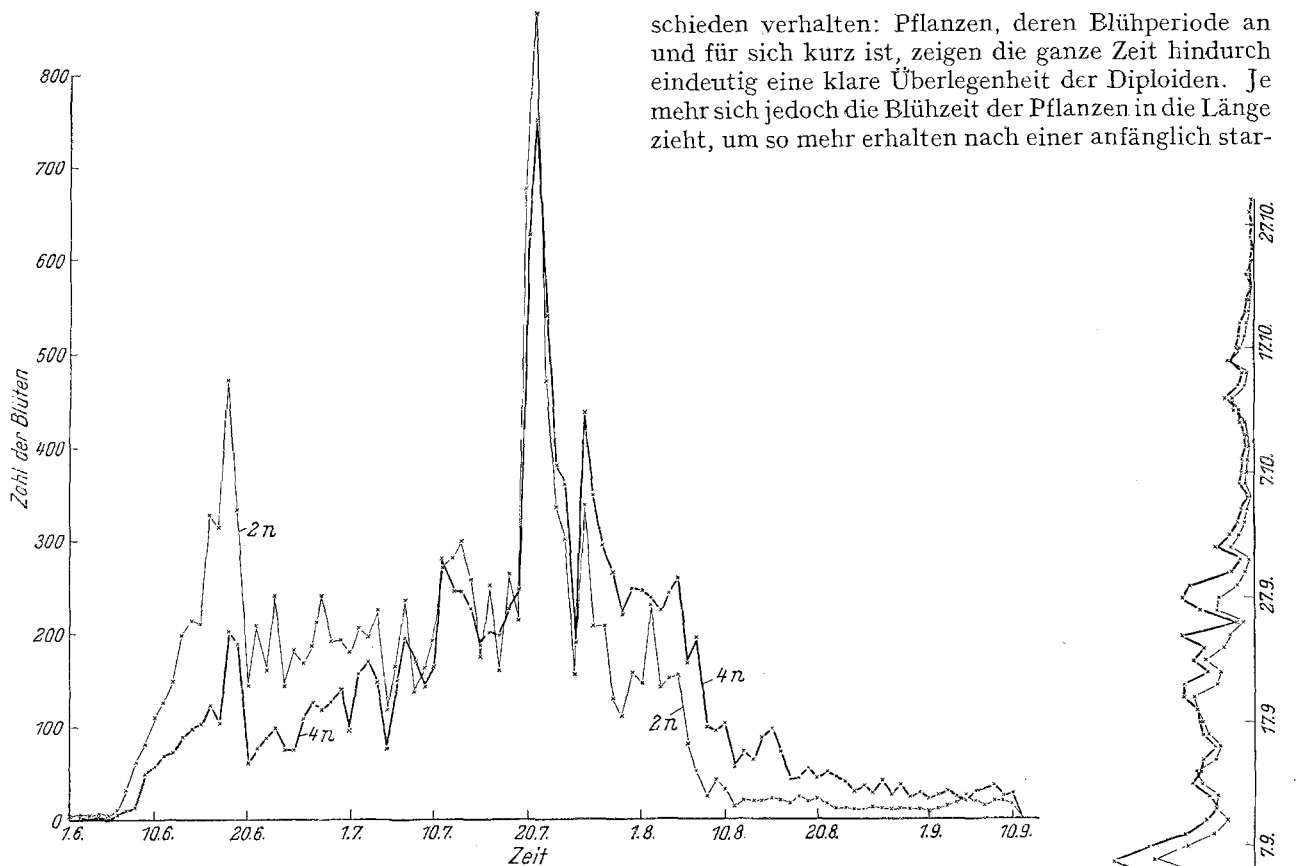


Abb. 9. Kurvenmäßige Darstellung des Blühverlaufs bei Ölrettich (*Raphanus sativus* L. var. *oleiferus* METZGER.)

Vergleicht man nun die Blühdauer der einzelnen Arten mit der durch die Genomverdoppelung herbeigeführten Reduktion der Blütenzahl, so ergibt sich eine sehr interessante Beziehung. Je kürzer nämlich die Dauer der Blühperiode ist, um so mehr wird im allgemeinen die Zahl der Blüten bei den Tetraploiden

während des ganzen Ablaufes der Blühzeit stets bedeutend mehr Blüten erzeugen als die Tetraploiden.

Ein wenig anders liegen die Dinge bereits beim Ölrettich (Abb. 9). Hier zeigt sich zu Beginn der Blühperiode ebenfalls eine ganz eindeutige Überlegenheit der Diploiden. Diese gleicht sich jedoch im zweiten

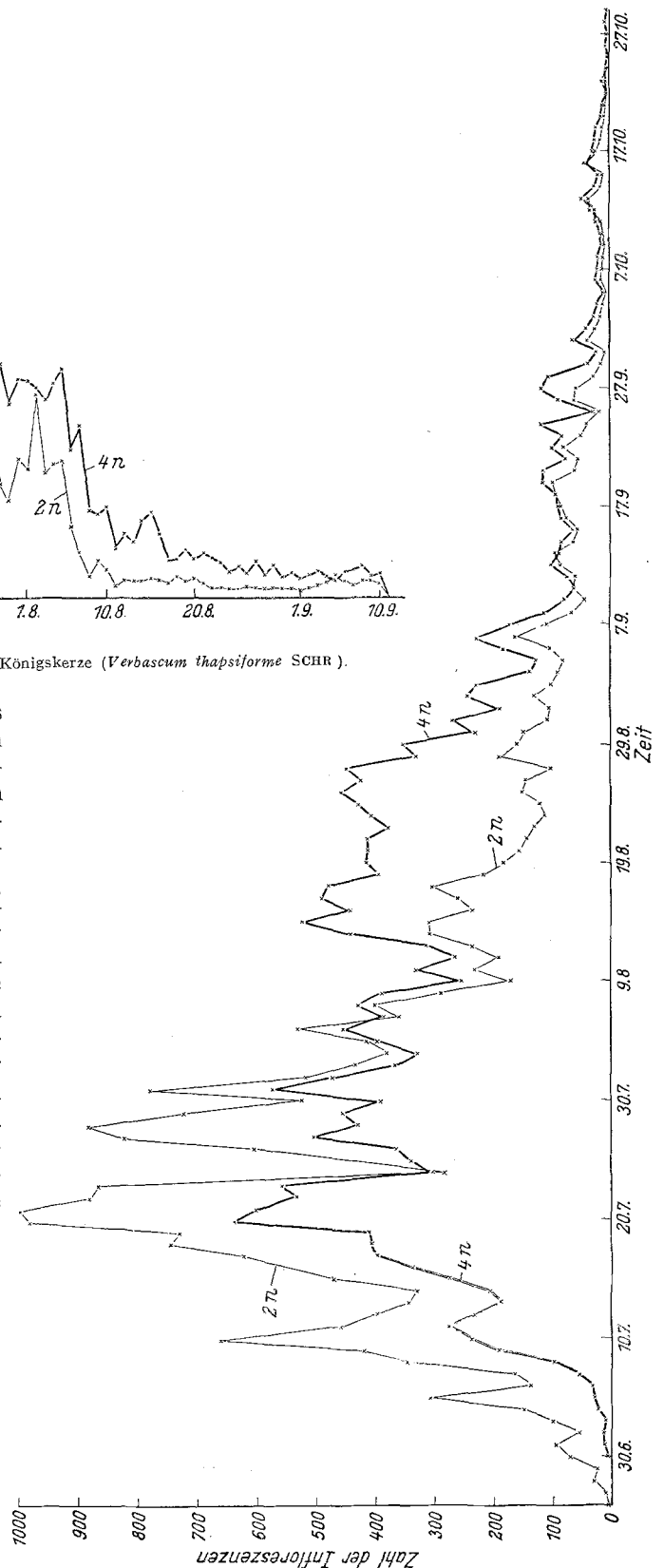
Abb. 10. Kurvenmäßige Darstellung des Blühverlaufs bei Königskerze (*Verbascum thapsiforme* SCHR.).

Drittel der Blühzeit wieder aus, und von da an bis zum Ende der Blühperiode haben die Tetraploiden stets etwas mehr Blüten als die Diploiden. Es ist vielleicht bezeichnend, daß von den drei Arten, bei denen die Polyploiden eine erheblich herabgesetzte Blütenzahl haben, der Ölrettich die längste Blühdauer aufweisen kann.

Die hier bereits angedeutete Tendenz kommt bei der Königskerze noch erheblich verstärkt zum Ausdruck (Abb. 10). Hier besitzen die diploiden Pflanzen gegenüber den tetraploiden zunächst eine eindeutige Überlegenheit in der Blütenzahl. Noch früher als beim Ölrettich tritt jedoch zunächst eine gleich starke Blütenproduktion in beiden Valenzstufen und nach einiger Zeit eine Verschiebung zugunsten der Tetraploiden ein, und diese höhere Blütenzahl bei den Tetraploiden hält sich bis gegen Ende der Blütezeit. Es ist bezeichnend, daß dieser charakteristische Verlauf der Blühkurven der Diploiden und der Tetraploiden, der die Ursache für die fast gleiche Gesamtproduktion an Blüten in beiden Valenzstufen darstellt, mit einer recht langen Dauer der Blühperiode gekoppelt ist.

Am stärksten kommt die Tendenz zur Förderung der Diploiden zu Beginn des Blühens und der Tetraploiden während der zweiten Phase der Blühperiode beim Chicorée zum Ausdruck (Abb. 11). Hier sind in der zweiten Hälfte der Blühzeit die Tetraploiden den Diploiden sehr stark überlegen. Die Folge dieses Verhaltens ist die völlige Gleichheit der Zahl der insgesamt in beiden Valenzstufen produzierten Blüten.

Aus dem Verlauf der Blühkurven wird es ohne weiteres verständlich, daß sich die einzelnen Arten bei Verdoppelung des Genoms hinsichtlich der Gesamtzahl der produzierten Blüten so außerordentlich ver-

Abb. 11. Kurvenmäßige Darstellung des Blühverlaufs bei Chicorée (*Cichorium intybus* L. var. *foliosum*).

ken Überlegenheit der Diploiden die Tetraploiden das Übergewicht.

#### Zahl der Blüten je Köpfchen.

Bei *Cichorium intybus* wurde als Ergänzung zur Zählung der täglich neu aufgegangenen Blütenköpfchen auch die Zahl der Blüten je Köpfchen ermittelt. Es wurde die Zahl der Einzelblüten in 1148 diploiden und 1090 tetraploiden Köpfchen zu Beginn der Blühperiode bestimmt. Für die Diploiden wurde ein Mittelwert ( $M \pm m$ ) von  $20,17 \pm 0,55$ , für die Tetraploiden ein solcher von  $19,23 \pm 0,58$  gefunden. Es besteht demnach zwischen den beiden Valenzstufen hinsichtlich der Blütenzahl je Köpfchen kein Unterschied.

#### Verkümmerung der Antheren.

Im Zusammenhang mit den bisher beschriebenen Veränderungen der reproduktiven Phase schien es wesentlich, zu untersuchen, ob neben den Fruchtknoten auch andere Teile der Blüten durch die Poly-



Abb. 12. Zunahme der Blütengröße und der Größe der einzelnen Blütenorgane als Folge der Polyploidie bei *Digitalis purpurea*. Blüte durch Wegschneiden eines Teils der Korolle geöffnet.

ploidie ungünstig beeinflusst werden. Es schien hier bei zweckmäßig, von solchen Objekten auszugehen, bei denen entweder die Zahl der betreffenden Blütenorgane nicht festgelegt ist oder bei denen sie bereits eine Neigung zur Rückbildung zeigt. Dies letztere schien bei den Antheren von *Salvia officinalis* der Fall zu sein. Hier sind einmal die Antherenhälften sehr verschieden stark entwickelt, die eine Hälfte ist groß, die andere weitgehend reduziert; zum anderen aber ist besonders von den kleineren, in geringerem Ausmaße aber auch von den größeren Antherenhälften stets ein gewisser Hundertsatz verkümmert. Es wurde daher an 315 diploiden und 367 tetraploiden Salbeiblüten die Zahl der verkümmerten Antherenhälften bestimmt. Tab. 4 gibt die Ergebnisse wieder.

Tabelle 4. Verkümmerte Antherenhälften bei *Salvia officinalis*.

Valenz	(In Prozent sämtlicher Antherenhälften.)		
	verkümmerte Antherenhälften insgesamt	verkümmerte große Antherenhälften	verkümmerte kleine Antherenhälften
2 n	2,94	0,71	2,23
4 n	12,34	4,70	7,64

Es zeigt sich hierbei, daß durch die Verdoppelung des Genoms der Prozentsatz der verkümmerten Antheren insgesamt von etwa 3% auf über 12% ansteigt. Die Tendenz zur Reduktion der kleineren Antheren-

hälfte zeigt sich deutlich darin, daß bei den diploiden Pflanzen ein weit höherer Prozentsatz von den kleineren Antherenhälften verkümmert als von den größeren. Auch bei den Tetraploiden ist die Zahl der Mißbildungen bei den kleinen Antherenhälften größer als bei den großen, doch ist der Unterschied zwischen den beiden Gruppen nicht so stark wie bei den Diploiden. Alles in allem zeigen diese Befunde, daß sich die durch die Polyploidie herbeigeführte Schwächung der repro-

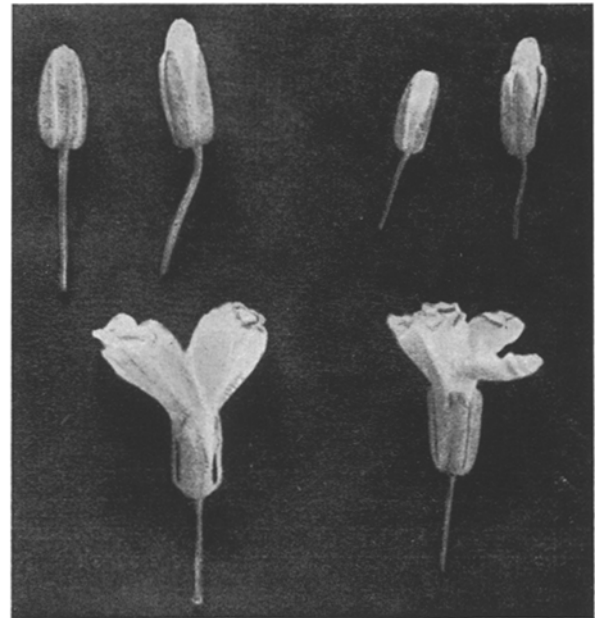


Abb. 13. Zunahme der Größe der Blütenknospen und Blüten bei tetraploidem Kohl (links).



Abb. 14. Zunahme der Blütengröße und Abnahme der Zahl der gleichzeitig sich öffnenden Blüten als Folge der Polyploidie bei *Sinapis alba*.

duktiven Phase auch in einer Reduktion der Antheren ausdrückt.

#### Größe der Blüten.

Es ist bereits in zahlreichen Arbeiten erwähnt worden, daß die Polyploiden in der Regel wesentlich größere Blüten haben als die Diploiden, und es liegen vereinzelt auch Messungen über die Zunahme der Fläche der Einzelblüten vor (Abb. 12–14). Im Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen schien es uns wertvoll, noch einige zusätzliche Zahlen über den



Einfluß der Polyploidie auf die Blütengröße zu erhalten. Es wurde daher von einigen großblumigen Arten das Gewicht von diploiden und tetraploiden Blüten ermittelt. Die Ergebnisse zeigt Tab. 5.

sich dieses merkwürdige Verhalten des Fruchtfleisches zwanglos in die Reihe der durch die Polyploidie hervorgerufenen Veränderungen der reproduktiven Phase einfügen läßt.

Tabelle 5. Gewicht diploider und tetraploider Blüten (in g).

Objekt	Valenz	n	M	± m
Roter Fingerhut . . . . .	2 n	30	0,585 <sup>xxx</sup>	0,035
( <i>Digitalis purpurea</i> L.) ohne Kelch . . . . .	4 n	30	1,347	0,084
Muskateller-Salbei . . . . .	2 n	30	0,500 <sup>xxx</sup>	0,017
( <i>Salvia sclarea</i> L.) mit Kelch . . . . .	4 n	30	1,503	0,022

Man sieht daraus eindeutig, daß das Gewicht der tetraploiden Blüten ganz erheblich — bis zu 200% — größer ist als dasjenige der diploiden. Eine so starke Gewichtszunahme bedeutet auf der anderen Seite aber, daß für den Aufbau einer tetraploiden Blüte etwa doppelt soviel Baustoffe benötigt werden wie für eine diploide. Es ist dies ein Faktor, der, wie wir später sehen werden, einen gewissen Einfluß auf die Fertilität der Pflanzen ausüben kann.

#### Trockensubstanzgehalt des Fruchtfleisches.

Bevor wir zur Besprechung der Ergebnisse gelangen, müssen wir noch eine Beobachtung erwähnen, die uns in diesem Zusammenhange wichtig erscheint. Bei diploiden und tetraploiden Pflanzen von *Cucurbita maxima* und von *C. pepo* wurde an je 300 g Frischsubstanz der Trockensubstanzgehalt des Fruchtfleisches bestimmt (Tab. 6).

Tabelle 6. Trockensubstanzgehalt des Fruchtfleisches diploider und tetraploider Kürbisarten und des Rübenfleisches von diploidem und tetraploidem Rettich. (Bestimmt an je 2 mal 300 g Frischsubstanz.)

Objekt	Valenz	Trockensubstanz in % des Frischgewichtes
<i>Cucurbita maxima</i> DUCH. . . . .	2 n	4,91
	4 n	9,36
<i>Cucurbita pepo</i> L. . . . .	2 n	4,30
	4 n	8,63
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> A. Voss . . . . .	2 n	9,65
	4 n	7,42

Wir sehen, daß hier offenbar Verhältnisse vorliegen, die vollständig im Gegensatz zu dem stehen, was wir sonst in der Regel bei den Polyploiden beobachten konnten: die Tetraploiden besitzen in ihrem Fruchtfleisch bei beiden Arten übereinstimmend einen doppelt so hohen Trockensubstanzgehalt wie die Diploiden. Man könnte annehmen, daß diese Umkehr der sonst üblichen Verhältnisse darauf beruht, daß sich Speichergewebe hinsichtlich des Trockensubstanzgehaltes bei Polyploiden anders verhalten als andere Gewebe. Daß dies nicht der Fall ist, zeigt die Bestimmung des Trockensubstanzgehaltes an der Rettichwurzel, die die gleichen Unterschiede im Wassergehalt der Diploiden und der Tetraploiden zeigt, wie wir sie auch sonst zu finden gewohnt sind. Wir werden also nach einer anderen Deutungsmöglichkeit für dieses abweichende Verhalten suchen müssen, und wir werden bei der Diskussion der Ergebnisse zeigen können, daß

#### Besprechung der Ergebnisse.

Wir sahen oben, daß bei den Polyploiden mit Ausnahme des Rübens eine Tendenz zur Verminderung der Zahl der Samenanlagen besteht, daß ferner die Zahl der Samen stets mehr oder minder stark verringert ist, und daß der Ölgehalt in den Samen — wieder mit Ausnahme des Rübens — abgesunken ist. Wir konnten weiter feststellen, daß die Tendenz zur Verkümmern wichtiger Blütenorgane ganz erheblich vergrößert ist und daß bei Arten mit kurzer Blühdauer in einer Vegetationsperiode sehr viel weniger Blüten zur Entfaltung kommen. Alle diese Beobachtungen zeigen, daß durch die Polyploidie tatsächlich eine Verminderung der Sexualität der Pflanze erfolgt; sie führen auf der anderen Seite aber auch zu dem Schluß, daß diese Herabsetzung der Sexualität vornehmlich auf eine Verschlechterung der Ernährung der reproduktiven Teile der Pflanze zurückgeht.

Weiterhin aber fanden wir, daß Arten mit langer Blühdauer zwar zunächst auch einen beträchtlichen Überschuß an diploiden Blüten aufweisen, daß dieser jedoch nach einer gewissen Zeit zurückgeht und daß dann die Tetraploiden die Diploiden in der Blütenproduktion mehr oder minder weit überflügeln. Dieser letztere Befund läßt darauf schließen, daß die schlechtere Nährstoffversorgung der Blütenregion bei den tetraploiden Pflanzen nicht so sehr darauf beruht, daß den Tetraploiden an und für sich weniger Nährstoffe zur Verfügung stehen, sondern darauf, daß der Transport der Assimilate von den Stätten der Erzeugung oder der Speicherung zu den Orten des Verbrauches bei den Tetraploiden sehr viel langsamer vor sich geht als bei den Diploiden.

Für eine derartige Verlangsamung des Assimilatetransportes bei tetraploiden Pflanzen sprechen u. a. auch Untersuchungen an diploider und tetraploider Zuckerhirse, bei denen festgestellt wurde, daß Stengel reifer Hirsepflanzen bei den Tetraploiden sehr viel mehr Zucker enthielten als bei den Diploiden (KOSTOFF 1947), ferner die Beobachtung, daß die Blätter tetraploider Gerstenpflanzen trotz geringerer Assimilation (—5—10%) einen erheblich höheren Gesamtzuckergehalt (35%) aufzuweisen haben als die Blätter diploider Pflanzen (EKDAHL 1944). Man gewinnt aus diesen Tatsachen den Eindruck, daß in den tetraploiden Gersten die Assimilate infolge der trägeren Stoffleitung in den Blättern angestaut worden sind und daß bei der tetraploiden Hirse die bereits aus den Blättern abgeleiteten Stoffe ihr Ziel, die Blütenregion, nicht erreicht haben.

Ist aber die Stoffleitung bei den Tetraploiden tat-



sächlich stark gehemmt, dann wird das unterschiedliche Verhalten der verschiedenen Arten während der Blüte ohne weiteres verständlich. Bei Pflanzen mit kurzer Blühzeit ist die Nährstoffversorgung der Blütenregion die ganze Zeit hindurch bei den Diploiden erheblich besser als bei den Tetraploiden, die Blütenzahl ist daher bei den  $2n$ -Pflanzen stets höher. Wird die Blühperiode länger, dann tritt bei den Diploiden früher oder später ein Stadium ein, in dem die Nährstoffversorgung der Blütenregion sich verschlechtert, weil die Pflanze durch den fortgesetzten Entzug an Nährstoffen zugunsten der reproduktiven Teile der Pflanze die vorhandenen Reservestoffe aufgebraucht hat, so daß für die Versorgung der Blütenregion nur noch das an Nährstoffen zur Verfügung steht, was die Pflanze durch die Assimilation gerade neu produziert hat. Bei den Tetraploiden dagegen ist infolge der langsameren Zuleitung der Nährstoffe zur Blütenregion die Zahl der zur Ausbildung und Entfaltung kommenden Blüten zunächst sehr viel geringer. Diese träge

des Blühens und das Ende der Blühperiode später erreicht werden (KUHK 1943). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei tetraploider Gerste (GREIS 1940), bei der die diploiden Sprosse frühzeitig und gleichmäßig schossen und blühen, während das Schossen und Blühen der Tetraploiden verzögert ist und sich über einen längeren Zeitraum hinzieht. Die durch die Polyploidie hervorgerufene Verlangsamung im Entwicklungsrhythmus kann so weit gehen, daß dadurch ein ausgesprochener Saisondimorphismus hervorgerufen wird (FAGERLIND 1934). Bei *Galium verum* ist die als forma *praecox* bezeichnete Sommerform diploid, die Herbstform f. *elongatum* aber tetraploid. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *G. palustre*. Auch hier kommt eine diploide Sommer- und eine oktaploide Herbstform vor. Eine Reduktion der Blütenzahl je Ähre wurde von KARPETCHENKO (1938) ebenfalls bei Gerste nachgewiesen. Im gleichen Sinne dürfen auch Beobachtungen von LEVAN und OLSSON (1943) an *Beta*-Rüben gedeutet werden: diploide Futterrüben vom Barres-



Abb. 15. Früheres Blühen der diploiden Pflanze: *Borrago officinalis* L., links  $4n$  noch nicht schossend, rechts  $2n$  schossend.



Abb. 16. Früheres Blühen bei diploidem Senf (*Sinapis alba* L.): links diploide Parzelle, blühend, rechts tetraploide Parzelle, noch nicht blühend.

Ableitung der Bildungssubstanzen führt jedoch dazu, daß in einer Zeit, in der die Reservestoffe der Diploiden bereits weitgehend erschöpft sind, bei den Tetraploiden den reproduktiven Teilen der Pflanze noch längere Zeit hindurch reichliche Mengen an Nährstoffen zuströmen können, weil die Pflanze ihre Reserven nicht so schnell verbraucht hat. So kommt es, daß die Tetraploiden zu einer Zeit, in der die Blütenzahl der Diploiden bereits stark abgesunken ist, noch reichlich Blüten hervorzubringen vermögen. Die Kurve des Blühverlaufes solcher Formen gibt dieses unterschiedliche Verhalten der beiden Valenzstufen sehr schön wieder; die Blühkurve der Diploiden zeigt ein starkes Maximum zu Beginn und danach ein starkes Nachlassen der Blütenproduktion, während die Blütenbildung der Tetraploiden zu Beginn wesentlich schwächer ist, sich aber erheblich länger auf der ursprünglichen Höhe hält, so daß die Kurven der Tetraploiden einen viel gleichmäßigeren, ausgeglicheneren Charakter zeigen.

Diese Vorstellungen werden unterstützt durch zahlreiche Beobachtungen anderer Autoren. So wird häufig als Charakteristikum für die Polyploidie der spätere Eintritt des Blühens (s. Abb. 15 u. 16) angeführt (KOSTOFF 1938, SIMONET 1938, FRANDSEN 1939, HAGERUP 1940 u. a. m.). Bei Lein konnte in Übereinstimmung mit unseren Befunden festgestellt werden, daß die Blüte zwar in beiden Valenzstufen gleichzeitig beginnt, daß aber bei den Tetraploiden das Maximum

Typ, die sehr früh ausgesät waren, erbrachten 64 bis 82% Schosser, während gleichzeitig ausgesäte tetraploide Pflanzen nur 8,8–12,7% Schosser erbrachten. Ein ganz ähnliches Verhalten wurde auch bei einer Zuckerrübensorte der Firma VILMORIN gefunden, während die Sorte Hilleshög kaum merkliche Unterschiede zwischen den beiden Valenzstufen zeigte. Auch Beobachtungen von ERNST (1941) an Pflanzen von *Antirrhinum majus*, die im Winter im Gewächshaus kultiviert waren, gehören hierher. Während sich die diploiden Pflanzen normal entwickelten und zum Blühen kamen, zeigten die tetraploiden Hemmungserscheinungen, der Hauptsproß blieb in der Entwicklung stark zurück, dafür erfuhren die Seitensprosse eine abnorm kräftige Ausbildung, und im Gegensatz zu den  $2n$ -Pflanzen unterblieb die Bildung der Infloreszenzen vollständig. ERNST glaubt diese Erscheinungen auf eine Veränderung der photoperiodischen Reaktion bei den Tetraploiden zurückführen zu können. Entsprechende Beobachtungen konnten von O'MARA (1942) an einer Sommerroggensorte gemacht werden. Während diploider Roggen, der im Herbst im Gewächshaus ausgesät worden war, im Dezember bis Januar zur Blüte kam und Samen brachte, waren tetraploide Stämme der gleichen Sorte steril, und auch durch Zusatzbeleuchtung konnte diese Sterilität nur zum Teil behoben werden. Auch hier glaubt der Verfasser, daß durch die Polyploidie die photoperiodische Reaktion der Pflanze abgeändert worden sei. Uns

scheint es richtiger, das abweichende Verhalten der Tetraploiden auf rein ernährungsphysiologische Grundlagen zurückzuführen: die Assimilation ist bei Diploiden wie bei Tetraploiden infolge der verringerten Lichtmenge stark herabgesetzt. Bei den Diploiden reicht infolge der raschen Leitung der Assimilate zu den Stellen des Verbrauches auch diese verringerte Nährstoffmenge aus, um der Pflanze ein normales Wachstum und die Bildung von Infloreszenzen zu ermöglichen. Bei den Tetraploiden dagegen gelangt infolge der schlechteren Zuleitung von den an sich bereits stark verminderten Nährstoffen ein zu geringer Prozentsatz zu den Vegetationsspitzen. Diese sind infolgedessen ungenügend ernährt und vermögen weder ein normales Wachstum noch auch den Aufbau von Infloreszenzen durchzuführen. Das stärkere Auswachsen der Seitenachsen bei *Antirrhinum* ist einmal als korrelative Reaktion auf das gehemmte Wachstum des Hauptsprosses aufzufassen, zum anderen dürfte es zusätzlich auch noch durch den Assimilatestau in den unteren Teilen der Pflanze gefördert werden. — Schließlich müssen hier auch noch die Untersuchungen von HAGERUP (1939) an Arten der Gramineengattung *Aira* erwähnt werden. Hier sind die beiden diploiden Arten *A. praecox* und *A. caryophyllaea* einjährig. Die tetraploide Art *A. multiculmis* kommt zwar ebenfalls bereits im ersten Jahr zum Blühen, die Blüte setzt jedoch später ein als bei den diploiden Arten, und vor allem stirbt die Pflanze im Gegensatz zu diesen nach der ersten Blüte nicht sogleich ab, sondern treibt den ganzen Sommer und Herbst hindurch neue Blüten sprosse.

Die schlechtere Versorgung der Blütenregion mit Nährstoffen, in erster Linie mit Kohlenhydraten, macht noch einige andere Erscheinungen verständlich die für polyploide Pflanzen charakteristisch sind.

In einer früheren Veröffentlichung (SCHWANITZ 1942) konnten wir feststellen, daß polyploider Pollen ganz erheblich schlechter und langsamer keimte als Pollen von diploiden Pflanzen. Es wurde damals bereits darauf hingewiesen, daß die beobachtete gleichmäßige Verschlechterung der Keimfähigkeit des gesamten Pollens nicht auf das Auftreten von Haplonten mit unbalanzierten Chromosomen allein zurückgeführt werden können, sondern „daß die verschlechterte Pollenkeimung bei den  $4n$ -Pflanzen . . . auf die Vergrößerung des Zellvolumens und die dadurch bedingten physiologischen Störungen zurückzuführen ist“. Die schlechtere Versorgung der Blütenregion mit Nährstoffen und der stärkere Verbrauch an diesen innerhalb der Blüten infolge der Vergrößerung aller Blüten Teile einschließlich der Pollenkörner selbst läßt vermuten, daß die Nährstoffversorgung der Pollenkörner, ähnlich wie es ja offenbar auch bei den Samen der Fall ist, bei den Tetraploiden erheblich ungünstiger ist als bei den Diploiden. Diese unzureichende Ernährung und die damit verknüpfte mangelhafte Versorgung des Pollens der tetraploiden Pflanzen mit Reservestoffen macht die schlechtere Keimung des tetraploiden Pollens ohne weiteres verständlich.

Neben der allgemeinen Schwächung der Sexualität sind es die für autopolyploide Pflanzen so charakteristischen Störungen der Meiosis, die noch wesentlich mit zur Verminderung der Fertilität bei den Polyploiden beitragen. Sie beruhen in erster Linie darauf, daß bei der Chromosomenpaarung die homologen Chro-

mosomen nicht, wie an sich zu erwarten wäre, nur Quadrivalente in haploider Zahl bilden, sondern daneben auch Trivalente und Univalente sowie Bivalente. Das Auftreten der Trivalenten und Univalenten führt zur Bildung von Gonen mit heteroploidem Chromosomenbestand, die infolge dieser chromosomalen Unausgeglichenheit avital sind. Die Bildung von Trivalenten und Univalenten anstelle der zu erwartenden Quadrivalenten ist nur so zu deuten, daß bei den Polyploiden die Bindung der homologen Chromosomen in der Meiosis geschwächt ist. Aus den Untersuchungen von WIEBALCK (1940) wissen wir, daß durch Kohlenhydratmangel bei erhöhtem Wassergehalt und die dadurch verursachten niedrigen osmotischen Werte Entwicklungsstörungen und Bindungsausfall (Desynapsis) eintreten. Mangel an Kohlenhydraten, hoher Wassergehalt und demzufolge auch niedrige osmotische Werte sind ja aber gerade für die experimentell hergestellten Polyploiden charakteristisch. Es ist somit wahrscheinlich, daß auch die für Autopolyploide charakteristische Erscheinung des gestörten Ablaufes der Meiosis und die dadurch bewirkte Verminderung der Fertilität auf die gleichen Veränderungen des Stoffwechsels zurückgehen, die auch die allgemeine Herabsetzung der Sexualität bewirken. Die gestörte Meiosis der Autopolyploiden wäre demnach nur als Teilerscheinung der allgemeinen Schwächung der Sexualität anzusehen.

Dürfen wir so die Verringerung der Sexualität bei den Polyploiden großenteils als Folge der schlechteren Versorgung der Blütenregion mit Nährstoffen ansehen, so wird andererseits diese Schwächung der reproduktiven Phase durch verschiedene andere ernährungsphysiologische Faktoren noch erheblich verstärkt. Ein wichtiger Faktor hierbei ist zweifellos die Vergrößerung der Blüte und der einzelnen Blütenorgane. Wenn, wie oben gezeigt wurde, für den Aufbau der tetraploiden Blüte das Doppelte und mehr an organischem Material gebraucht wird wie für eine diploide Blüte, so ist es selbstverständlich, daß bei den Tetraploiden hierdurch nicht so viel Assimilate zur Bildung neuer Blüten zur Verfügung stehen können wie bei den Diploiden.



Abb. 17. Gartenampfer (*Rumex Patensia* L.): Früchte von diploiden (links) und tetraploiden Pflanzen.

Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß, wie die Bestimmung des 1000-Korngewichtes ergibt (SCHWANITZ 1941, 1942, MÜNDLER u. SCHWANITZ 1942, SCHWANITZ 1948, 1949 a), die Samen tetraploider Pflanzen in der Regel etwa doppelt so groß bzw. so schwer sind wie diejenigen der entsprechenden diploiden Formen. Man

könnte nun annehmen, daß diese Vergrößerung der Samen darauf beruht, daß die Samen in den Schötchen tetraploider Pflanzen sich üppiger entwickeln können, weil infolge des Absterbens zahlreicher Zygoten und Embryonen den übrig bleibenden Samen mehr Nährstoffe zur Verfügung stehen. Dies ist jedoch, wie Untersuchungen an Mohnkapseln von Chimären aus 2 n- und 4 n-Gewebe zeigten (VOLOTOV 1941), nicht der Fall: die tetraploiden Samen unterscheiden sich von den aus der gleichen Kapsel stammenden diploiden Samen durch ihre Größe sehr deutlich. Die Steigerung der Samengröße durch die Polyploidie beruht also höchstwahrscheinlich darauf, daß die Zahl der Zellen, die die Samen zusammensetzen, in beiden Valenzstufen ungefähr gleich ist, daß aber die Zellen der tetraploiden Samen in der üblichen Weise ein etwa doppelt so großes Volumen besitzen, wie die Zellen diploider Samen. Der Aufbau der tetraploiden Samen erfordert dementsprechend eine erheblich größere Menge an Nährstoffen als derjenige der diploiden Formen der gleichen Art. Der größere Nährstoffbedarf bedingt eine erheblich verstärkte Konkurrenz zwischen den einzelnen Samen. Dies muß, zusammen mit der verringerten Nährstoffzufuhr, dazu führen, daß bei den Tetraploiden



Abb. 18. Körner von Roggen (links), Weizen (rechts) und von *Triticale* Rimpau (Mitte).

den eine größere Anzahl von Zygoten bzw. Embryonen vorzeitig zum Absterben kommt als bei Diploiden.

Daß die verringerte Nährstoffzufuhr in die reproduktiven Teile der Pflanze auch noch während der Samenreife unvermindert anhält, zeigen die Ergebnisse der Öluntersuchungen an den diploiden und tetraploiden Samen verschiedener Cruciferen: die Arten, bei denen auch die sonstigen Untersuchungen eine stärkere Reduktion der Sexualität, d. h. mit anderen Worten eine größere Hemmung des Nährstofftransportes in der Pflanze zeigen, haben in den tetraploiden Samen einen entsprechend verminderten Ölgehalt. Die schlechtere Nährstoffzufuhr in die tetraploiden Samen ist aber häufig bereits bei oberflächlicher Betrachtung daran zu erkennen, daß diese Samen gegenüber denen diploider Pflanzen ein unregelmäßiges, oft etwas runzeliges Äußere haben (vgl. Abb. 18).

Die als Folge der Tetraploidie erheblich verlangsamte, dafür aber auch länger anhaltende Stoffzufuhr in die Blütenregion macht es schließlich auch verständlich, daß der Trockensubstanzgehalt des Fruchtfleisches bei den tetraploiden Formen von *Cucurbita maxima* und von *C. pepo* doppelt so hoch ist wie bei den diploiden. Der gehemmte Stofftransport in die Blüten führt dazu, daß infolge der schlechteren Er-

nährung der Samenansatz bei den Tetraploiden ganz erheblich schlechter ist als bei den Diploiden. Die Zahl der gebildeten Früchte bei Kürbisarten ist stets sehr beschränkt, daher verteilen sich die von der Pflanze gebildeten Nährstoffe nur auf diese wenigen Früchte. In den diploiden Früchten dienen die Nährstoffe zum Aufbau des Fruchtfleisches sowie der sehr zahlreichen Samen. Bei den Tetraploiden stirbt, wie gesagt, infolge der schlechten Nährstoffzufuhr ein großer Teil der Embryonen frühzeitig ab. Die restlichen Samen vermögen die Reservestoffe, die bei den Tetraploiden mit der durch die schlechtere Stoffleitung bedingten Verspätung den Früchten zugeführt werden, nur zu einem kleinen Teil aufzunehmen. Ein beträchtlicher Rest bleibt im Fruchtfleisch zurück und trägt dazu bei, dessen Trockensubstanzgehalt zu erhöhen.

Ähnliche Verhältnisse konnten wir bei Digitalisarten, insbesondere bei *D. lanata* feststellen. Hier wird die Fruchtwand bei den Tetraploiden unverhältnismäßig viel dicker und härter als bei den Diploiden, so daß die Früchte nur mit großer Mühe geöffnet werden können.

Vielleicht darf man die höhere Qualität vieler triploider Kernobstsorten sowie auch die bessere Qualität des Fruchtfleisches der Zwetsche im Vergleich zu deren Elternarten auf den gleichen Vorgang zurückführen. Wir dürfen ja z. B. bei der Zwetsche nicht übersehen, daß hier die Menge der gebildeten Früchte zum mindesten im Verhältnis zur Größe der Gesamtpflanze ganz erheblich geringer ist als bei den Eltern. So fand SCHMIDT (1940) für *Prunus cerasifera* 1938 einen Durchschnittsertrag von 44,7 kg, 1939 einen solchen von 154,2 kg je Baum, während für Pflaumen und Zwetschen in Hauptertragsjahren von KEMMER und REINHOLD (1935) Ernten von 25–30 kg je Baum angegeben werden. Der Frucht- und damit selbstverständlich auch der Samenertrag nimmt also auch hier als Folge der Allopolyploidie ab, die Sexualität ist offenbar ganz beträchtlich vermindert. Dafür ist andererseits aber die Größe und die Qualität der Früchte stark gesteigert, wohl als Folge der Tatsache, daß durch die verringerte Zahl der Früchte der einzelnen Frucht eine beträchtlich größere Blattfläche und damit auch eine wesentlich höhere Menge an Assimilaten zur Verfügung steht als bei den niedrigchromosomigen Ausgangsarten.

Man wird ein solches Verhalten nun freilich nicht bei allen Arten erwarten dürfen. Wir kennen Arten, bei denen als Folge der Polyploidie die Früchte vergrößert werden (*Fragaria*), während sie bei anderen Arten unverändert bleiben oder gar an Größe erheblich verlieren (*Datura*). Bei allen Pflanzen, bei denen die Größe der Frucht von der Zahl der gebildeten Samen abhängt, wird durch die Genomvermehrung kein günstiger Einfluß auf die Fruchtgröße ausgeübt werden. Dort dagegen, wo die Zahl der befruchteten Samenanlagen keinen Einfluß auf die Größe der Frucht hat, also bei allen Pflanzen mit einer, wenn auch nur geringen Neigung zur Apokarpie, werden wir infolge der oben geschilderten Verhältnisse eine Vergrößerung der Früchte bzw. eine Verbesserung der Fruchtqualität erwarten dürfen.

Eine verlangsamte Stoffableitung aus den Blättern muß aber nicht nur die Sexualität der Pflanze erheblich beeinflussen, sie kann darüber hinaus auch noch die Erklärung abgeben für einige weitere für die Poly-

ploidie charakteristische Phänomene. Wir wissen, daß unter den Polyploiden in der Natur mehr perennierende als annuelle Pflanzen vorkommen (MÜNTZING 1936, STEBBINS 1938, FAGERLIND 1944). Diese Erscheinung beruht vermutlich zu einem großen Teil darauf, daß sich bei ausdauernden Arten neu auftretende polyploide Formen leichter erhalten und fortpflanzen als bei einjährigen Pflanzen. Andererseits ist aber auch die Ansicht geäußert worden, daß das Perennieren die unmittelbare Folge der Polyploidie sei (LINDSTRÖM 1936, MÜNTZING 1936). Daß diese letzte Annahme für einen gewissen Teil der Fälle zutrifft, zeigen u. a. die bereits oben erwähnten Untersuchungen von HAGERUP (1939) an Arten der Gattung *Aira*. Hier kommen die beiden diploiden Arten *A. praecox* und *A. caryophyllaea* früh zum Blühen und sterben nach der Blüte ab, während die tetraploide *A. multiculmis* später zum Blühen kommt, nach der Blüte jedoch nicht abstirbt, sondern den ganzen Sommer und Herbst hindurch neue Blütenprosse entwickelt. HAGERUP konnte leider nicht klarlegen, ob die Tetraploiden wirklich mehrjährig geworden waren, doch lassen die vorliegenden Angaben schließen, daß bei der polyploiden Art zum mindesten eine Tendenz zur Mehrjährigkeit entstanden ist. Ähnlich scheinen die Dinge bei der Wasserkresse (MANTON 1935) zu liegen. Hier neigen die diploiden Formen zur Einjährigkeit, während es sich bei den Polyploiden um ausgesprochen ausdauernde Pflanzen handelt. Auch bei *Oenothera Lamarckiana gigas* konnte von DE VRIES (1906) und von GATES (1913, 1915) übereinstimmend festgestellt werden, daß diese tetraploide Form stärker zur Zweijährigkeit neigt als die diploide. In diesem Zusammenhang muß ferner nochmals auf die bereits oben erwähnten Beobachtungen von LEVAN und OLSSON (1943) hingewiesen werden, daß bei Frühaussaat die diploiden Stämme verschiedener Rüben-Sorten einen sehr viel höheren Prozentsatz von Schossern aufwiesen als die tetraploiden. Nach RANDOLPH (1931) konnten aus röntgenbestrahltem diploiden Material von einjähriger Teosinte tetraploide perennierende Pflanzen erhalten werden. Über einen analogen Fall konnten wir in einer früheren Arbeit (SCHWANITZ 1948) berichten: während diploider Ölrettich keine verdickten Wurzeln bildet und nach dem Blühen abstirbt, beginnen bei den Tetraploiden von Beginn der Blühperiode an die Wurzeln sich zu verdicken. Die damit verbundene Anhäufung größerer Mengen von Reservestoffen in den Wurzeln macht es den Tetraploiden möglich, nach der Samenreife am Leben zu bleiben und neu auszutreiben, was den Diploiden infolge vollständiger Erschöpfung der Wurzel und der Sproßbasis an Reservestoffen nicht möglich ist. Eine ähnliche Beobachtung konnte von uns 1948 an einem kleinen Feld von *Digitalis purpurea* gemacht werden, das eine große Anzahl von Tetraploiden und eine beschränkte Zahl von diploiden Kontrollpflanzen enthielt. Die Pflanzen kamen im Sommer 1948 zum Blühen und Fruchten. Während der Samenernte im September zeigte sich, daß in dem tetraploiden Bestand jede Pflanze an der Basis der abgestorbenen Blütenprosse wieder neue Rosetten entwickelte, während dies bei den Diploiden nur in beschränktem Maße der Fall war. Eine Zählung (328 2 n-Pflanzen, 500 4 n-Pflanzen) ergab, daß die Diploiden zu 24,3% neue Rosetten bildeten, während die Tetraploiden zu 100% Rosetten entwickelten.

Alle diese Beobachtungen lassen den Schluß zu, daß die Verdoppelung des Genoms u. U. tatsächlich dazu führen kann, daß einjährige Pflanzen in perennierende umgewandelt werden, und ferner, daß dieser Wechsel im Verhalten der Pflanzen sich ebenfalls von der Verlangsamung des Stofftransportes ableiten läßt. Bei diploiden Formen einjähriger Pflanzen wird alles, was in der Pflanze an Reservestoffen vorhanden ist, mobilisiert und den Blüten und Früchten zugeleitet. Dies führt zu einer Erschöpfung der ganzen übrigen Pflanze an Nährstoffen und damit letzten Endes zum Absterben der Pflanze selbst. Durch die größere Trägheit der Stoffbewegungen in den tetraploiden Pflanzen kommt es dazu, daß sich hier die vegetativen Teile der Pflanze nicht so restlos erschöpfen, daß sie zum Absterben kämen. Es bleiben vielmehr genügend Reservestoffe in den Wurzeln, in der Sproßbasis und in den Blättern zurück, mit deren Hilfe ein Weiterleben der Pflanze möglich gemacht wird. Es ist wohl selbstverständlich, daß diese Änderung in der Lebensdauer nicht sozusagen automatisch überall auftritt, sondern nur dort, wo die genetische und entwicklungsphysiologische Struktur der Pflanze dies zuläßt, d. h. wahrscheinlich überall dort, wo die Ableitung der Assimilate in die reproduktive Region der Pflanze sich nicht allzu schnell und intensiv vollzieht.

Als weiteres Charakteristikum der Polyploiden können wir die verstärkte Neigung zu asexueller Fortpflanzung ansehen (ROSENBERG 1930, GUSTAFSSON 1935, FAGERLIND 1943). So vermehren sich die tetraploiden Sippen von *Biscutella laevigata* durch Wurzelschößlinge, während die diploiden Formen dieser Arten dazu nicht fähig sind (MANTON 1934). Ein gleicher Unterschied findet sich ja bekanntlich auch zwischen dem diploiden *Helianthus annuus* und dem polyploiden *H. tuberosus*.

Ähnlich liegen die Dinge hinsichtlich der Ausbildung von Brutknospen: Bei *Ranunculus ficaria* ist der sterile, nur durch Brutknospen sich fortpflanzende Biotyp polyploid, der sexuelle, brutknospenlose dagegen diploid (MARSDEN-JONES 1935). Weitere ähnliche Fälle kennen wir bei *Festuca ovina* (TURESSON 1930, 1931), bei *Dentaria* (SCHWARZENBACH 1922) und bei *Polygonum* (JARETZKY 1928). Besondere Beachtung verdient in diesem Zusammenhange die Tatsache, daß an bivalenten Pflänzchen von *Phascom cuspidatum* sich die Rippenenden oder auch die jungen Blattanlagen ohne Bildung von Sexualorganen und ohne Befruchtung direkt in Sporogone umbilden können (SPRINGER 1935, F. v. WETTSTEIN 1942).

TINCKER (1925) und THOENES (1929) haben zeigen können, daß Viviparie auch experimentell durch Änderung der Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse hervorgerufen werden kann. Durch die Polyploidie wird nun aber das innere Milieu der Pflanze erheblich gewandelt: der Wasserhaushalt ist verändert in Richtung auf eine Erhöhung und auf eine höhere Stabilität des Wassergehaltes (SCHWANITZ 1949), und andererseits erfährt durch die gehemmte Stoffleitung auch der Nährstoffhaushalt beachtliche Veränderungen. Der veränderte Wasserhaushalt sowie die durch den schlechteren Abtransport der Assimilate bedingte Häufung derselben in den vegetativen Organen lassen es verständlich erscheinen, daß dort, wo die genetische Konstitution der Pflanze es zuläßt, als Folge der Genomverdoppelung vegetative Vermehrungsformen auf-

treten. Die Entstehung asexueller Fortpflanzung bei Polyploiden wäre demgemäß mit der Verminderung der Sexualität bei diesen Formen eng verknüpft, allerdings nicht in dem Sinne, daß die Herabsetzung der Sexualität eine Erhöhung der Neigung zu asexueller Fortpflanzung mit sich brächte, sondern so, daß die gleiche physiologische Veränderung — der verlangsamte Stofftransport — auf der einen Seite zu einer Reduktion der Sexualität, auf der anderen zu einer Erhöhung der Neigung zur Ausbildung asexueller Fortpflanzungsorgane führt. Auch hier nehmen wir keineswegs an, daß sämtliche Fälle, in denen Polyploide mit gesteigerter Tendenz zu vegetativer Vermehrung gekoppelt sind, auf diese Weise zu deuten sind. Vielmehr möchten wir uns weitgehend den Vorstellungen von FAGERLIND (1943) anschließen, daß in zahlreichen Fällen die Apomixis der primäre Faktor ist, der die Erhaltung und Ausbreitung polyploider Formen begünstigt. Bei einem anderen Teil der Polyploiden mit asexueller Fortpflanzung dürfte jedoch die von uns gebrachte Deutung der Berechtigung nicht entbehren.

Ein weiteres, immer wieder beobachtetes Kennzeichen polyploider Pflanzen ist das verlangsamte Wachstum. Auch dieses läßt sich leicht auf die Hemmungen in der Nährstoffversorgung zurückführen. Die Sproßspitze ist ein Teil der Pflanze, der genau so wie die Blütenregion auf die Zufuhr von Assimilaten aus den Blättern und Speicherorganen angewiesen ist. Eine verlangsamte Zuleitung der Assimilate zu der Vegetationsspitze als Folge der Polyploidie bedeutet aber, daß dieser bei den Tetraploiden in der Zeiteinheit weniger Assimilate zum Aufbau neuer Blätter und Sprosse zur Verfügung stehen, als das bei den Diploiden der Fall ist. Die Folge hiervon muß sein, daß die Entstehung und Ausbildung neuer Blätter bei den Polyploiden langsamer verläuft. Tatsächlich konnte dieses in zahlreichen Fällen festgestellt werden. Wir wollen hier nur einen besonders charakteristischen Fall herausgreifen. SCHLÖSSER fand (1940 a) bei Rüben, daß die Zunahme der Chromosomenzahl eine Verzögerung der Gesamtentwicklung mit sich bringt: von gleich alten Rübenpflanzen hatten die Diploiden 7, die Triploiden 6 und die Tetraploiden 5 Folgeblätter voll entwickelt. Ähnliche Feststellungen konnte er bei Tomaten machen (SCHLÖSSER 1940 b). Wenn hier die 2 n-Pflanzen das siebente Fiederblatt voll ausgebildet hatten, waren die 4 n-Pflanzen gerade dabei, das sechste Fiederblatt zu entfalten. Auch bei *Petunia nyctiniiflora* besitzt die diploide Rasse erheblich mehr Blätter als gleichalte Tetraploide (PIRSCHLE 1942). Eine geringere Blattzahl bei den Tetraploiden konnte auch von SCHWANITZ (1942, 1948) für gelben Senf, Rübsen, Rettich, Grünkohl und Wirsing festgestellt werden. Auch tetraploide Muskateller-Salbei und tetraploide Fingerhutarten (*Digitalis purpurea*, *D. lanata*, *D. ferruginea*) besitzen weniger Blätter als die dazu gehörigen diploiden Pflanzen. Für gleich alte diploide, tetraploide und oktaploide Pflanzen von *Bryophyllum Daigremontianum* wurde von uns gefunden, daß in einem Stadium, in dem die diploiden Pflanzen 11 Blattpaare besitzen, die tetraploiden 8, und die oktaploiden 6 Blattpaare aufzuweisen hatten. Eine Ausnahme von dieser Regel scheint der Weißkohl zu bilden, bei dem wir für die Tetraploiden eine etwas höhere Blattzahl ermitteln konnten als für die Diploiden. Im ganzen ist aber für

die Tetraploiden eine trägere Entwicklung so häufig beobachtet und beschrieben worden, daß wir mit Recht annehmen dürfen, daß dies bei Polyploiden der Normalfall ist.

Für eine langsamere Ableitung der Assimilate von den Blättern zu den Orten des Verbrauches bzw. der Lagerung sprechen auch Beobachtungen an polyploiden Kartoffeln (MÜNTZING 1941, STELZNER 1941). Hier ist die Länge der Stolonen bei den oktaploiden Pflanzen gegenüber den normalen diploiden Ausgangsformen ganz merklich verkürzt. Ferner ist die Knollenzahl beträchtlich herabgesetzt, und auch das Gewicht der Einzelknolle sowie der Stärkegehalt der Knollen sind verringert.

Alles in allem zeigen die vorstehenden Darstellungen, daß eine Verschlechterung der Stoffbewegungen in der Pflanze nicht nur dazu führen kann, daß infolge schlechterer Nährstoffzufuhr zur Blütenregion die Sexualität der Pflanze absinkt, sondern daß auch die asexuelle Fortpflanzung gefördert wird, daß ferner die Pflanzen von der Einjährigkeit zum Perennieren übergehen können, und daß endlich Wachstum und Entwicklung der ganzen Pflanze gehemmt werden.

Abschließend erhebt sich endlich noch die Frage, welche Faktoren den aus einer Reihe von Beobachtungen erschlossenen Veränderungen im Stofftransport innerhalb der Pflanze zugrunde liegen mögen. Die Untersuchungen von EHRENSBERGER (1948) bei *Rhoeo discolor* haben uns gezeigt, daß die Permeabilität tetraploider Zellen für Glycerin und für Methylharnstoff erheblich geringer ist als diejenige diploider Zellen (Verhältnis für Glycerin wie 0,69 : 1). Eine ganz entsprechend starke Reduktion der Harnstoffpermeabilität konnten wir selbst für eine Reihe von Objekten (Ölrettich, Rübsen, Senf, Chicorée, *Digitalis*) feststellen. Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine so starke Senkung der Permeabilität sich erheblich hemmend auf den Abtransport der Assimilate aus den Blättern wie auch auf ihre Abgabe an die Zellen des Verbrauchsortes auswirken muß.

Zu der verminderten Permeabilität der Zellen kommt wahrscheinlich noch ein weiterer beachtlicher Faktor hinzu, der gleichfalls die Stoffbewegungen in der polyploiden Pflanze herabsetzt. Wir wissen, daß polyploide Pflanzen u. a. infolge ihres durch die geringe Transpiration bedingten höheren Wassergehaltes geringere osmotische Werte besitzen als diploide (SCHWANITZ 1949). Nach MÜNCH (1930) beruhen die Bewegungen der Assimilate in der Pflanze auf Druckströmungen, die durch die Konzentrationsdifferenz zwischen zwei verschiedenen Stellen der Pflanze hervorgerufen werden. Der höhere Wassergehalt der polyploiden Pflanzen und die damit verbundene allgemeine Absenkung der osmotischen Werte läßt erwarten, daß die Konzentrationsdifferenz zwischen zwei räumlich gleich weit entfernten Punkten in der tetraploiden Pflanze geringer ist als in der diploiden. Dies müßte dann notwendig zur Folge haben, daß die Druckströmungen in polyploiden Pflanzen träger verlaufen als in diploiden. Damit wäre dann ein zweiter Faktor gegeben, der die Verlangsamung des Transportes organischer Stoffe von den Stätten der Synthese oder der Speicherung zu den Stellen des Verbrauches verständlich macht.

Wenn nun aber der Stofftransport wenigstens teilweise von den osmotischen Werten in der Pflanze ab-



hängig ist, wird er, wie wir schon in früheren Veröffentlichungen zeigen konnten, letzten Endes durch die Verdoppelung des Zellvolumens bestimmt. Damit aber hängt im Grunde die Verminderung der Sexualität und der Wachstumsgeschwindigkeit ebenso wie die Verstärkung der Neigung zu asexueller Vermehrung und zum Perennieren ebenfalls wenigstens zu einem Teil von der Zunahme der Zellgröße ab. Ein solcher Zusammenhang zwischen Zellgröße und Sexualität aber macht es andererseits verständlich, daß bei den polyploiden Reihen, die F. v. WETTSTEIN (1925, 1928) bei Laubmoosen durch Regeneration erhielt, in den autopolyploiden Reihen, in denen der Zellvergrößerungsindex relativ hoch ist, Sterilität bereits auf wesentlich niedrigeren Valenzstufen auftritt als in den allopyploiden Reihen, in denen die durch die Verdoppelung des Genoms herbeigeführte Vergrößerung des Zellvolumens erheblich geringer ist. Noch schärfer wird dieser Zusammenhang zwischen Zellgröße und Sexualität jedoch bei der Entstehung des *Bryum Corrensi* deutlich (F. v. WETTSTEIN 1937, F. v. WETTSTEIN und J. STRAUB 1942), bei der sich deutlich zeigte, daß mit der Verkleinerung des Zellvolumens in gleichem Ausmaße die Fertilität der Pflanze wieder anstieg. Einen weiteren Beleg für den engen Zusammenhang zwischen Zellgröße und Sexualität konnten wir schließlich in unserem eigenen Material finden. Wie oben erwähnt wurde, gelang es, bei gelbem Senf durch Auslese aus der normalen tetraploiden Population fertile Linien zu isolieren. Die Untersuchung der Pollengröße an diesem Material ergab nun, wenn das Volumen des normalen haploiden Pollens gleich 100 gesetzt wurde, für den normalen diploiden Pollen einen Wert von 189,3, für den diploiden Pollen von den fertilen Stämmen dagegen nur einen Wert von 157,2. Auch hier zeigt sich also wieder der enge Zusammenhang zwischen der Vergrößerung bzw. Verkleinerung des Volumens und der Schwächung bzw. Steigerung der Sexualität.

Daß die Verlangsamung der Entwicklung wie auch die Verminderung der Sexualität tatsächlich durch die Vergrößerung des Zellvolumens und nicht durch irgendwelche anderen Folgeerscheinungen der Polyploidie verursacht werden, zeigen mehrere Genmutationen von *Marchantia*, die von BURGEFF (1943) analysiert wurden. *M. polymorpha* mut. *bavarica* hat erheblich größere Zellen als die f. *typica*, im Speichergewebe sind diese Zellen zwei- bis viermal so groß wie die der Normalform. Das Wachstum der Mutante ist im Vergleich zu der normalen Pflanze verlangsamt, die Zahl der ♂- und ♀-Stände ist vermindert, die Stände selbst sind kleiner. „Die Mutation bedingt eine Vergrößerung des vegetativen Körpers auf Kosten der Geschlechtsorgane.“ Auch bei *M. polymorpha* mut. *lucens* bewirkt die Vergrößerung der Zellen eine Wachstumshemmung, die ♂- und ♀-Stände sind zierlicher, die Lappen der ♀-Stände kürzer. Unter den aus tropischen *Marchantia*-Arten hervorgegangenen Mutationen zeigt die mut. *decora* ein ähnliches Verhalten wie die beiden erwähnten Mutationen von *M. polymorpha*. Die mut. *decora* hat, wie aus einer Abbildung (BURGEFF 1943, Fig. 119) zu ersehen ist, ebenfalls vergrößerte Zellen mit stark verdickten Zellwänden. Ihr Wachstum ist verlangsamt. Die Zahl der Stände ist stark vermindert. Die ♀ Stände sind im Wachstum gehemmt und nur beschränkt fertil, die ♂ Stände sind normal gebaut

und voll fertil. Charakteristisch ist ferner, daß die Thalluszellen überreichlich Stärke speichern, und auch die erwähnte Verdickung der Zellwände wird von BURGEFF „als Ausdruck dieser Überfülle von Assimilaten“ angesehen. Die Mutation *decora* kann vegetativ in die mut. *decora atypica* umschlagen. Diese mut. *decora atypica* besitzt nach der oben angeführten Abbildung erheblich kleinere Zellen als die normale mut. *decora*. Nach den oben erwähnten Beispielen vor allem aus den Arbeiten von F. v. WETTSTEIN kann es nicht mehr überraschend wirken, daß die Pflanze „mit diesem Umschlag die Fähigkeit reichlicher Fruktifikation und voller Fertilität“ erwirbt. Die hier behandelten Fälle von *Marchantia* sind, wie schon betont wurde, für das Verständnis der entwicklungsphysiologischen Analyse der Beziehung zwischen der Zellgröße, dem Assimilationsstau in den Zellen, der Verlangsamung des Wachstums und der Verringerung der Sexualität besonders wertvoll, weil sie zeigen, daß jede anormale Vergrößerung des Zellvolumens, wie sie auch genetisch bedingt sein möge, dieselben Folgen für die Pflanze hat.

Es muß schließlich noch darauf hingewiesen werden, daß der Blühverlauf der beiden Valenzstufen bei den verschiedenen Arten uns die Möglichkeit gibt, einen der nicht seltenen Fälle klarzulegen, in denen die Genomverdoppelung bei verschiedenen Arten unterschiedlich beantwortet wird. Die Gesamtzahl der produzierten Blüten zeigt ganz scharf eine solche unterschiedliche Reaktion der einzelnen Arten auf die Polyploidie, von sehr starker Reduktion der Blütenzahl bei den Tetraploiden bis zu völlig gleichen Zahlen in den beiden Valenzstufen. Wie wir oben gesehen haben, lassen sich diese starken Unterschiede im Verhalten sehr leicht durch die verschiedene Blühdauer der einzelnen Arten erklären. Die gleichen genetischen und physiologischen Veränderungen führen so infolge des verschiedenartigen Entwicklungsverlaufes bei den verschiedenen Pflanzen zu recht unterschiedlichen Resultaten.

Es liegt auf der Hand, daß die vorstehenden Ausführungen noch eine wesentliche Lücke enthalten: es fehlt noch der experimentelle Nachweis der Verlangsamung der Stoffleitung und die Ableitung dieser Hemmung von den Veränderungen im Wasserhaushalt der Polyploiden. Wir sehen es als unsere wichtigste Aufgabe an, diese Lücke so bald und so vollständig als möglich zu schließen. Immerhin erlauben es die vorliegenden Tatsachen, wenigstens in Form einer Hypothese eine größere Anzahl von wichtigen und charakteristischen Merkmalen der Polyploiden unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zu betrachten und auf die Veränderung eines einzigen Faktors, des Wasserhaushaltes, letzten Endes aber noch weiter auf die Vergrößerung des Zellvolumens zurückzuführen.

Für die stete großzügige Unterstützung meiner Arbeiten möchte ich auch an dieser Stelle Herrn Professor RUDORF herzlich danken.

#### Zusammenfassung.

Bereits in früheren Arbeiten hatte sich gezeigt, daß die verminderte Fertilität polyploider Pflanzen wenigstens zum Teil auf einer Schwächung der Sexualität infolge der Genomvermehrung beruhen muß. Durch die vorliegenden Untersuchungen werden diese Befunde ergänzt und bestätigt.

Es konnte gezeigt werden, daß durch die Polyploidie die Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten beeinflußt wird, in einigen Fällen (Senf, Ölrettich) wird sie vermindert, in einem anderen (Rübsen) etwas vermehrt. Die Zahl der Samen ist bei den Tetraploiden in allen Fällen niedriger als bei den Diploiden, und zwar sind die Unterschiede zwischen den Valenzstufen hier wesentlich stärker als bei den Samenanlagen. Der Prozentsatz der Samenanlagen, die nicht zur Bildung reifer Samen kommen, entspricht bei den einzelnen Arten durchaus den Veränderungen in der Zahl der Samenanlagen: Je stärker die Zahl der Samenanlagen vermindert ist, um so höher ist auch die Absterbequote der Embryonen. Bei 4 n-Rübsen, bei dem die Zahl der Samenanlagen erhöht war, sind die Unterschiede in der Samenzahl zwischen den beiden Valenzstufen am geringsten. Diesen Veränderungen geht auch der Ölgehalt der Samen parallel: bei Senf zeigen die Tetraploiden den stärksten Abfall, bei Ölrettich ist der Unterschied zwischen den Valenzstufen nicht ganz so stark, und bei Rübsen haben die 4 n-Samen einen höheren Ölgehalt als die 2 n-Samen.

Die Zahl der Mißbildungen in der Blütenregion nimmt bei den Polyploiden zu: bei *Salvia officinalis* ist der Prozentsatz der verkümmerten Antherenhälften bei den 4 n-Pflanzen etwa viermal so groß wie bei den 2 n-Formen.

Die Zahl der in einer Blühperiode zur Entfaltung kommenden Blüten ist bei den Tetraploiden einiger Arten stark vermindert (Senf, Fingerhut, Ölrettich), bei anderen fast (Königskerze) oder völlig (Chicorée) den bei den Diploiden gefundenen Zahlen gleich. Der Verlauf der Blühkurven zeigt, daß dieses unterschiedliche Verhalten der Arten eng mit der Blühdauer zusammenhängt: Je kürzer die Blütezeit ist, um so mehr ist die Blütenzahl bei den Tetraploiden verringert, je länger sie ist, um so mehr nähert sich die Blütenproduktion der Tetraploiden derjenigen der Diploiden. Aus den eigenen Befunden und den Untersuchungen anderer Autoren wurde der Schluß gezogen, daß die verminderte Sexualität bei den Polyploiden auf eine Verlangsamung der Leitung der Assimilate zurückzuführen ist.

Eine Hemmung der Stoffleitung von den Orten der Erzeugung oder Speicherung an die verbrauchenden Stellen muß zur Folge haben, daß das Wachstum der Polyploiden verlangsamt wird. Ein trägeres Wachstum ist nun für polyploide Pflanzen in der Tat häufig beschrieben. Auch die Blütenregion muß bei den Tetraploiden infolge der langsameren Zuleitung der Assimilate an einem Nährstoffmangel leiden. Die Folge sind die Ausbildung einer geringeren Menge von Samenanlagen sowie das Absterben einer größeren Menge von Zygoten und Embryonen. Der Nährstoffmangel in der Blütenregion wird noch verschärft durch den größeren Nährstoffbedarf der vergrößerten Einzelblüten sowie der ebenfalls größeren Samen.

Die verzögerte Nährstoffzufuhr macht auch die Unterschiede verständlich, die hinsichtlich der Blütenzahl bei den einzelnen Arten gefunden wurden: Infolge des trägeren Stofftransportes werden pro Zeiteinheit bei den Tetraploiden größere Mengen von Nährstoffen an die Blütenregion abgegeben als bei den Diploiden. Nach einer bestimmten Zeit tritt bei den Diploiden infolge der intensiveren Stoffableitung und des damit verbundenen stärkeren Stoffverbrauches eine Er-

schöpfung der Pflanze an Nährstoffen ein. Die Blütenregion erhält daher von dieser Zeit an stark verminderte Nährstoffmengen. Bei den Tetraploiden dagegen werden infolge der trägeren Stoffleitung die in der Pflanze vorhandenen Assimilate nicht so rasch verbraucht, die Versorgung der Blütenregion kann daher über eine weit längere Zeit als bei den Diploiden ohne wesentliche Einschränkung erfolgen. Bei Arten, die eine kurze Blütezeit haben, ist daher die ganze Zeit hindurch eine bessere Nährstoffversorgung der reproduktiven Phase und daher auch eine höhere Blütenzahl bei den Diploiden zu erwarten. Je länger jedoch die Blühperiode dauert, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß das Stadium erreicht wird, in dem bei den Diploiden die Nährstoffe erschöpft sind, während die Nährstoffzufuhr bei den Tetraploiden normal weitergeht. Je länger die Blühperiode also andauert, um so größer ist die Aussicht, daß die Blütenproduktion der Tetraploiden die der Diploiden erreicht.

Die schlechtere Versorgung der Blütenregion mit Assimilaten muß dazu führen, daß auch die gebildeten Pollenkörner bei den Tetraploiden schlechter ernährt und mit weniger Reservestoffen versehen sind als bei den Diploiden. Dies erklärt die bereits früher festgestellte schlechtere Keimfähigkeit des polyploiden Pollens.

Die für die Meiosis autopolyploider Pflanzen charakteristischen Störungen (Bildung von Tri- und Univalenten) und die damit verknüpften Folgen für die Fertilität lassen sich gleichfalls von den geschilderten Veränderungen im Stoffwechsel ableiten. Störungen der Meiosis und Schwächung der Bindung der homologen Chromosomen werden durch erhöhten Wasser- und verminderten Kohlenhydratgehalt und die dadurch bewirkte Herabsetzung der osmotischen Werte verursacht. Alle diese Voraussetzungen sind in der polyploiden Pflanze weitgehend verwirklicht. Die gleichen stoffwechselphysiologischen Veränderungen, die zur allgemeinen Schwächung der Sexualität führen, dürfen demnach auch als entscheidende Ursachen der Störungen im Ablaufe der Meiosis angesehen werden.

Die Verlangsamung der Nährstoffableitung kann aber zusammen mit der Änderung des Wasserhaushaltes weiterhin zur Folge haben, daß bei den Polyploiden die Neigung zu asexueller Fortpflanzung erhöht wird.

Der langsamere Abtransport der Assimilate aus den vegetativen Teilen der tetraploiden Pflanze kann ferner dazu führen, daß im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Diploiden größere Nährstoffmengen in diesen Teilen erhalten bleiben und den Fortbestand der Pflanze auch nach der Blüte und Samenreife ermöglichen. Auf diese Weise kann durch die Polyploidie der Übergang von der Einjährigkeit zum Perennieren herbeigeführt werden.

Schließlich konnte gezeigt werden, daß durch die Verlangsamung der Stoffbewegungen in der Pflanze und durch die Verminderung der Sexualität u. U. auch die Qualität der Früchte bei Polyploiden gesteigert werden kann.

Die Verlangsamung des Stofftransportes wird einmal auf die Herabsetzung der Permeabilität der Zellen, zum anderen auf eine Verminderung der Konzentrationsdifferenz in den Polyploiden infolge der Erniedrigung der osmotischen Werte in der Pflanze zurückgeführt.



## Literatur.

- I. BURGEFF, H.: Genetische Studien an Marchantia Jena 1943. — 2. EHRENSBERGER, R.: Osmotische Werte und Permeabilität der Zellen polyploider Reihen bei Blütenpflanzen. Z. f. Naturforschg. 3 b, 120 (1948). — 3. EKDAHL, J.: Comparative studies in physiology of diploid and tetraploid barley. Arkiv Bot. 31 A (5) 1—45 (1944). — 4. ERNST, H.: Die photoperiodische Reaktion bei autotetraploidem *Antirrhinum majus* L. Ber. d. D. Bot. Ges. 59, 351 (1941). — 5. FAGERLIND, F.: Beiträge zur Kenntnis der Zytologie der Rubiaceen. Hereditas 19, 223 (1934). — 6. FAGERLIND, F.: Der Zusammenhang zwischen Perennität, Apomixis und Polyploidie. Hereditas 30, 179 (1944). — 7. FRANDSEN, K. J.: Colchicininduzierte Polyploidie bei *Beta vulgaris* L. Züchter 11, 17 (1939). — 8. GATES, R. R.: A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. Trans. Linn. Soc. London, 2 ser. Bot. 8, 1 (1913). — 9. GATES, R. R.: The mutation factor in evolution. London 1915. — 10. GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Züchter 12, 62 (1940). — 11. HAGERUP, O.: Studies on the significance of polyploidy. III. *Deschampsia* and *Aira*. Hereditas 25, 185 (1939). — 12. HAGERUP, O.: Studies on the significance of polyploidy. IV. *Oxyccoccus*. Hereditas 26, 399 (1940). — 13. HARTMAIR, V.: Colchicininduzierte Polyploidie bei Gurken. Züchter 15, 13 (1943). — 14. JARETZKY, R.: Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. 69 (1928). — 15. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1926. — 16. JUST, G.: Praktische Übungen zur Vererbungslehre. Berlin 1935. — 17. KARPECHENKO, G. D.: New tetraploid barleys. The hulled and the naked. C. R. Acad. Sci. URSS. N. s. 21, 59 (1938). — 18. KEMMER, E. u. REINHOLD, J.: Die Wertabschätzung der Obstbäume. Stuttgart 1935. — 19. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden u. Leipzig. 1940. — 20. KOSTOFF, D.: Polyploid plants produced by colchicine and acenaphthene. Current Sci. 7, 108 (1938). — 21. KOSTOFF, D.: Polyploidie und Pflanzenbau. Ztschr. Landw. Versuchsstat. Bulgarien 13, 71 (1943). — 22. KUHK, R.: Vergleichende Untersuchungen an di- und tetraploidem Lein (*Linum usitatissimum* L.). Z. f. Pflanzenzüchtg. 25, 92 (1943). — 23. LEVAN, A.: The response of some flax strains to tetraploidy. Hereditas 28, 246 (1942). — 24. LEVAN, A. and OLSSON, P. A.: On the decreased tendency to bolting in tetraploids of mangels and sugar beets. Hereditas 30, 253 (1944). — 25. LINDSTROM, E. W.: Genetics of polyploids. Bot. Rev. 2 (1936). — 26. MANTON, J.: The problem of *Biscutella laevigata*. Ztschr. f. Vererbgs. 67, 41 (1934). — 27. MANTON, J.: The cytological history of water cress. Ztschr. f. Vererbgs. 69, 132 (1935). — 28. MARSDEN-JONES, E. M.: *Ranunculus ficaria*: life-history and pollination. Journ. Linn. Soc. London 50 (1935). — 29. MÜNCH, E.: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930. — 30. MÜNDLER, M. u. SCHWANITZ, F.: Über einen Ertrags- und Düngungsversuch mit diploidem und tetraploidem Münchener Bierrettich. Züchter 14, 137 (1942). — 31. MÜNTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas 21, 263 (1936). — 32. MÜNTZING, A.: Polyploidi och vaxtföradling. Sverig. Utsädesförenings Tidskr. 51, 305 (1941). — 33. NILSSON and ANDERSSON: Polyploidy in the genus *Medicago*. Hereditas 29, 197 (1943). — 34. O'MARA, J. G.: A photoperiodism accompanying autotetraploidy. Amer. Naturalist 76, 386 (1942). — 35. PATAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). Biol. Zbl. 63, 152 (1943). — 36. PETO, F. H. and BOYES, J. W.: Comparison of diploid and triploid sugar beets. Canad. J. Res. 18, 273 (1940). — 37. PIRSCHLE, K.: Quantitative Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ autopolyploider Pflanzen. Z. f. Vererbgs. 80, 126 (1942). — 38. PIRSCHLE, K.: Weitere Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ von Autopolyploiden (2n, 3n, 4n) und ihren Bastarden. Z. f. Vererbgs. 80, 247 (1942). — 39. RANDOLPH, L. F.: X-rayed seed of annual plant produces perennial. (Nach FAGERLIND 1944). — 40. RUDOLF, W.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution und die Pflanzenzüchtung. Angew. Bot. 25, 92 (1943). — 41. SCHLÖSSER, L. A.: Physiologische Untersuchungen an polyploiden Pflanzen-Reihen. Forsch.-Dienst 10, 28 (1940). — 42. SCHLÖSSER, L. A.: Untersuchungen an autopolyploiden Zuckerrüben. Ztschr. d. Wirtschaftsgr. Zuckerindustrie 90, 88 (1940). — 43. SCHMIDT, M.: Untersuchungen über den züchterischen Wert von Sämlingen der Kirschkpflaume, *Prunus cerasifera* EHRH. Die Gartenbauwiss. 15, 247 (1940). — 44. SCHWANITZ, F.: Polyploidie und Pflanzenzüchtung. Naturw. 28, 353 (1940). — 45. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen über den Ertrag getriebener diploider und tetraploider Gartenkresse. Züchter 13, 155 (1941). — 46. SCHWANITZ, F.: Über den Einfluß des Entfernens der Keimblätter auf die Entwicklung und den Ertrag von diploidem und autotetraploidem Senf *Sinapis alba*. Züchter 14, 86 (1942). — 47. SCHWANITZ, F.: Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden in künstlichen Medien. Züchter 14, 273 (1942). — 48. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I. Feldversuche mit diploiden und autotetraploiden Nutzpflanzen (Senf, Rüben, Ökrettich, Rettich, Grünkohl, Weißkohl, Wirsing und Chicorée). Züchter 19, 70 (1948). — 49. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. II. Zur Keimungsphysiologie diploider und autotetraploider Nutzpflanzen. Planta 36, 389 (1949). — 50. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Zum Wasserhaushalt diploider und polyploider Pflanzen. Züchter 19, 221 (1949). — 51. SCHWARZENBACH, F.: Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* unter Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art. Flora 115 (1922). — 52. SIMONET, M.: Sur l'hérédité des mutations tetraploides des *Petunia* obtenues apres application de colchicine. C. r. Acad. Sci. Paris 207, 1126 (1938). — 53. SPRINGER, E.: Über apogame (vegetativ entstandene) Sporogone an der bivalenten Rasse des Laubmooses *Phascum cuspidatum*. Z. f. Vererbgs. 59, 249 (1935). — 54. STEBBINS, G. L.: Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. Amer. J. Bot. 25, 189 (1938). — 55. STELZNER, G.: Colchicin-induzierte Polyploidie bei *Solanum tuberosum* L. Züchter 13, 121 (1941). — 56. THOENES, H.: Morphologie und Anatomie von *Cynosurus cristatus* und die Erscheinung der Viviparie bei ihm. Bot. Arch. 25 (1929). — 57. TINCKER, M. A. H.: The effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. Ann. of Bot. 39 (1925). — 58. TURESSON, G.: Studien über *Festuca ovina* I. Normalgeschlechtliche, halb und ganz vivipare Typen nordischer Herkunft. Hereditas 8 (1926). — 59. TURESSON, G.: Studien über *Festuca ovina* II. Chromosomenzahl und Viviparie. Hereditas 13 (1930). — 60. TURESSON, G.: Studien über *Festuca ovina* III. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Chromosomenzahlen viviparer Formen. Hereditas 15 (1931). — 61. VALUTOV, E. N.: Polyploids in *Papaver somniferum* L. induced by treatment with colchicine. C. R. Acad. Sci. URSS, N. s. 31, 261 (1941). — 62. DE VRIES, H.: Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906. — 63. v. WETTSTEIN, F.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Z. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 33, 1 (1924). — 64. v. WETTSTEIN, F.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. II. Bibl. Genet. 10 (1928). — 65. v. WETTSTEIN, F.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. I. Zellgrößenregulation und Fertilverden einer polyploiden *Bryum*- Sippe. Z. f. Vererbgs. 74, 35 (1937). — 66. v. WETTSTEIN, F.: Über einige Beobachtungen und experimentelle Befunde bei Laubmoosen. Ber. d. d. Bot. Ges. 60, 394 (1942). — 67. v. WETTSTEIN, F. und STRAUB, J.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem III. Weitere Beobachtungen an polyploiden *Bryum*- Sippen. Z. f. Vererbgs. 80, 271 (1942). — 68. WIEBALCK, U.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis XI. Reifeteilung und Kohlehydratspiegel der Pflanze. Z. f. Bot. 36, 161 (1940).