

(Aus dem MAX-PLANCK-Institut für Züchtungsforschung (ERWIN-BAUR-Institut), Institut für Bastfaserforschung Niedermarsberg i. Westf.)

Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese.

Von F. SCHWANTZ.

Mit 29 Textabbildungen.

Die Zelle ist das Grundelement, aus dem sich der Körper aller höheren Pflanzen und Tiere zusammensetzt. Größe und Form dieser Zellen muß daher die Größe, die Form und damit letzten Endes auch die Leistung des Gesamtorganismus wesentlich beeinflussen. Jede Veränderung einer dieser Größen wird somit zwangsläufig eine Abänderung der Größe, der Form und der physiologischen Leistungen des betreffenden Individuums nach sich ziehen.

Veränderungen dieser Art können einmal auf genetischer Basis erfolgen, also auf Genmutationen, Chromosomenmutationen, Genom- und Plasmonmutationen beruhen. Es können die gleichen Erscheinungen aber auch modifikativ hervorgerufen werden durch die Einwirkung von günstigen oder hemmenden Umwelteinflüssen.

Polyploidie.

Veränderungen der Zellgröße.

Daß es eine erhebliche Veränderung der Zellgröße gibt, wurde erstmals von GERASSIMOFF (1902) an *Spirogyra* gezeigt. GERASSIMOFF hatte die Zellteilung dieser Alge durch Einwirkung von tiefen Temperaturen und von Chloralhydrat gestört und dadurch Zellen erhalten, die Kerne mit verdoppelter Chromosomenzahl enthielten. Diese Zellkerne waren etwa doppelt so groß wie die Kerne der normalen haploiden Zellen des gleichen Algenfadens. Mit der Größe der Zellkerne hatte aber auch die Größe der Zellen, die diese Kerne mit verdoppelter Chromosomenzahl enthielten, entsprechend zugenommen.

Diese Beobachtung sowie ähnliche Beobachtungen, die an zoologischen Objekten gemacht wurden, führten zur Aufstellung des Begriffes der Kern:Plasma-Relation. Man verstand darunter die Tatsache, daß das Volumen der Zelle in einer ganz bestimmten Beziehung zur Größe ihres Zellkerns steht und daß jede Veränderung der Größe des Zellkerns auch von einer entsprechenden Abänderung des Zellvolumens begleitet ist.

Die Polyploidieforschung der folgenden Jahrzehnte erbrachte ein sehr reiches Material, das im Wesentlichen die Richtigkeit dieser Vorstellungen erwies. Es zeigte sich, daß die Verdoppelung oder Vervielfachung des ursprünglichen Chromosomensatzes in der Regel einmal zu einer entsprechenden Vergrößerung des Zellkerns führte, und daß andererseits auch das Volumen der betreffenden Zellen eine bedeutende Vergrößerung erfuhr, die in vielen Fällen bei Verdoppelung der Chromosomenmenge das Doppelte des ursprünglichen Zellvolumens betrug.

Diese Regel, daß mit der Vermehrung der Zahl der Chromosomensätze und damit der Chromatinmasse die Zellgröße zunimmt, gilt sowohl für künstlich hergestellte Autopolyploide (Abb. 1), also für Polyploide, die sich aus der Verdoppelung oder Vervielfachung des Chromosomensatzes einer reinen Art herleiten, wie auch für experimentell gewonnene Allopo-

lyploide, die durch die Verdoppelung des Chromosomensatzes eines mehr oder minder sterilen Artbastardes entstanden sind. Sie findet ihre Bestätigung aber auch, und das muß hier ganz besonders

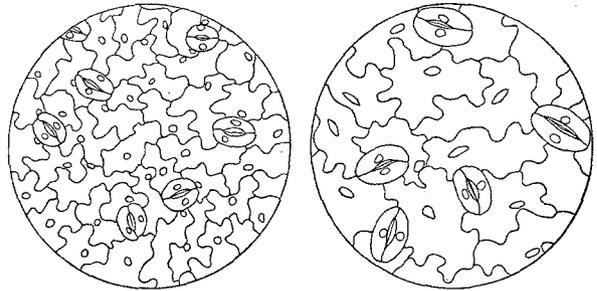


Abb. 1. Zellnetz aus der Epidermis von der Blattunterseite diploider (links) und tetraploider Pflanzen von *Digitalis purpurea*. Vergr. 136 ×.

hervorgehoben werden, bei vielen der sogenannten „alten Polyploiden“, das heißt einmal bei den alten polyploiden Kulturpflanzen wie Weizen, Tabak, Erd-

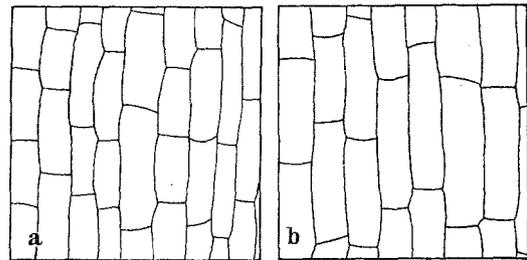


Abb. 2. Zellnetz aus der Epidermis der Koleoptile von *Triticum monococcum* ($2n = 14$) und *T. dicoccum* ($2n = 28$). Vergleiche auch Abb. 6. Vergr. 123 ×. (nach SCHWANTZ 1951).

beere, Kartoffel, Zwetsche und anderen mehr (Abb. 2). Sie hat ihre Gültigkeit aber auch bei vielen der polyploiden Rassen und Arten in der freien Natur erwiesen,

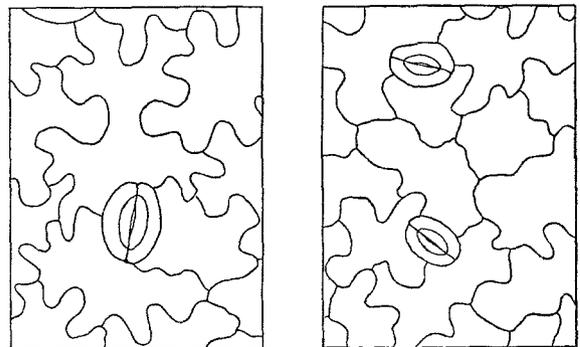


Abb. 3. Zellnetz aus der Epidermis der Blattunterseite von diploidem (links) und haploidem *Antirrhinum majus*, Sippe 50. Nach KNAPP 1939. Vergr. etwa 330 ×.

so bei autopolyploiden Sippen von *Betula verrucosa* (LÖVE 1944), *Sedum pulchellum* (SMITH 1946), *Steinbergia lutea* (BATTAGLIA 1949), aber auch bei polyploiden Artenreihen innerhalb einer Gattung, etwa bei *Rumex* subgen. *acetosella* (LÖVE 1942), bei einer

Polyploidiereihe innerhalb der Gattung *Agave* mit Chromosomenzahlen von 60 bis 180 (VIGNOLI 1937), bei Arten der Gattung *Panicum* (KISHIMOTO 1938) sowie bei *Digitalisarten* (YAKAR 1945).

Die Regel von der Relation zwischen Kerngröße bzw. Chromosomenzahl und Zellgröße findet eine weitere Bestätigung bei den haploiden Pflanzen, den meist spontan auftretenden, gelegentlich aber auch experimentell hervorgerufenen Formen, die nicht wie die normalen diploiden Pflanzen in ihren Körperzellen zwei sondern nur einen Chromosomensatz enthalten. Entsprechend der verminderten Chromosomenmenge besitzen diese Haploiden verkleinerte Zellkerne sowie kleinere Zellen (Abb. 3).

Nun ist es aber keineswegs so, daß die Pflanzen auf die Verdoppelung oder Vervielfachung ihres Chromosomenbestandes stets mit einer entsprechenden starken Vergrößerung des Zellvolumens reagieren. Wie F. VON WETTSTEIN (1924) zuerst feststellte, hängt das Ausmaß, in dem die einzelnen Pflanzen die Vermehrung der Chromosomenzahl mit einer Steigerung der Zellgröße beantworten, weitgehend von der genetischen Konstitution der betreffenden Formen ab. F. VON WETTSTEIN fand, daß bei den von ihm untersuchten Laubmoosarten das Ausmaß der Zellvergrößerung im Einzelnen recht verschieden war. Dieser genetisch bedingte Zellvergrößerungsindex, der das Maß der Zellvergrößerung bei Verdoppelung der Chromosomenzahl wiedergibt, beträgt z. B. bei *Physcomitrella patens* 3,94, bei *Physcomitrium piriforme* 1,98, bei *Funaria hygrometrica* 1,76, bei *Bryum caespititium* 1,45 und bei der Lebermoosart *Anthoceros laevis* sogar nur 0,5. Bei dieser letzten Art geht das Zellvolumen bei Verdoppelung der Chromosomenzahl also auf die Hälfte des ursprünglichen Volumens zurück.

Wesentlich ist ferner die Beobachtung, daß nicht nur die verschiedenen Arten sondern auch die einzelnen Linien innerhalb einer Art einen verschiedenartigen Zellvergrößerungsindex besitzen können. Diese Feststellungen sind für das Verständnis der Erscheinungen der Polyploidie von größter Bedeutung, wird doch damit verständlich, warum einmal die Polyploidie bei verschiedenen Linien der gleichen Art außerordentlich unterschiedliche Wirkung auf die Form und auf die physiologische Leistung der Pflanzen haben kann, und warum andererseits bei manchen Pflanzen, so bei bestimmten polyploiden Wildformen, die Vermehrung der Chromosomenzahl keine Steigerung der Zellgröße nach sich zieht (v. WOESS 1941), oder warum alte polyploide Arten wie etwa die allopolyploiden *Nicotianaarten* kleinere Zellen besitzen als sie auf Grund ihrer Polyploidiestufe haben dürften.

Während F. VON WETTSTEIN feststellen konnte, daß bei den von ihm untersuchten Moosarten die Autopolyploiden einen höheren Zellvergrößerungsindex besaßen als die Allopolyploiden, ist dies bei anderen Pflanzengruppen offenbar nicht der Fall. So zeigen in der Gattung *Nicotiana* (ZHURBIN 1938, KOSTOFF, GORBATSCHewa und DIMITROFF 1943) Auto- und Allopolyploide hinsichtlich der Vergrößerung des Zellvolumens nach Verdoppelung der Chromosomenzahl keine eindeutigen Unterschiede.

Ein sehr eigenartiges Verhalten konnte bei einigen polyploiden Rassen von *Sedum pulchellum* festgestellt werden. Hier beträgt der Zellvergrößerungsindex für die tetraploiden Formen 1,16, für die hexaploiden 1,67 (SMITH 1946). Da es sich um polyploide Rassen aus der freien Natur handelt, läßt sich leider nicht feststellen, ob hier für die verschiedenen Valenzstufen der Zellvergrößerungsindex verschieden groß ist, oder ob die tetraploide und die hexaploide Rasse von diploiden Formen mit einem verschieden großen Zellvergrößerungsindex abstammen.

Diese Unterschiede im Zellvergrößerungsindex der tetraploiden und der hexaploiden Formen von *Sedum pulchellum* können endlich noch auf eine ganz andere Ursache zurückgehen. Wie F. VON WETTSTEIN (1938) bei *Bryum caespititium* feststellen konnte, besteht die Möglichkeit, daß eine polyploide Form die Zellgröße langsam herabregulieren kann, ohne daß dabei die Chromosomenzahl verändert wird. F. VON WETTSTEIN fand in der Nachkommenschaft einer bivalenten Pflanze der Laubmoosart *Bryum caespititium* eine Einzelpflanze, die sowohl bei vegetativer wie bei sexueller Vermehrung eine langsame Abnahme der Zellgröße bis etwa auf die Größe der univalenten Ausgangsform zeigte. Auch von SCHWANITZ (1948, 1950) wird das Auftreten von einzelnen Linien mit verringerter Zellgröße in polyploidem Zuchtmaterial von *Brassica rapa* und *Sinapis alba* beschrieben.

Das Auftreten kleinzelliger Polyploider kann demnach einmal darauf beruhen, daß die betreffenden Formen von Pflanzen abstammen, deren genetische Konstitution so beschaffen ist, daß sie die Verdoppelung der Chromosomenzahl gar nicht oder nur in sehr geringem Ausmaße mit Vergrößerung des Zellvolumens beantworten, es kann aber auch auf eine sekundäre Herabregulierung der Zellgröße zurückgehen, über deren Ursachen und deren Mechanismus wir heute noch nichts wissen.

Es muß schließlich noch erwähnt werden, daß verschiedene Autoren über ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Organe polyploider Pflanzen hinsichtlich der Zellvergrößerung berichten, das so weit gehen kann, daß bestimmte Zellgruppen, etwa die Spaltöffnungen, bei den Polyploiden keine Größenveränderung aufweisen, während andere, z. B. die Pollenkörner, die charakteristische Größenzunahme zeigen. Ein solches Verhalten läßt sich damit erklären, daß die einzelnen Organe und Zellgruppen des Organismus auf Vermehrung der Chromosomenzahl sehr unterschiedlich reagieren. Daß etwas Derartiges möglich ist, zeigen Untersuchungen von GREBINSKAYA (1938) an *Raphanobrassica*. Andererseits muß aber auch damit gerechnet werden, daß die außerordentlich starken Unterschiede, die wir stets in der Zellgröße des gleichen Gewebes einer Pflanze finden, leicht zu Irrtümern führen können.

Zellform.

Durch die Verdoppelung oder Vervielfachung der Chromosomenzahl nimmt nun jedoch nicht nur die Zellgröße zu, vielmehr erfährt auch die Form der Zellen hierbei in der Regel eine ganz wesentliche Änderung. Im allgemeinen scheint die Erhöhung der Chromosomenzahl mit einer Verkleinerung des

Längen : Breitenindex der Zellen verbunden zu sein (TSCHERMAK 1943, CROTT u. JOHNSON 1941, RANDOLPH, ABBE u. EINSET 1944, RÜDIGER 1952). Das bedeutet also, daß die Zellen polyploider Pflanzen im Verhältnis kürzer und breiter sind als die entsprechenden Zellen diploider Pflanzen (Abb. 4). Dies ist jedoch keineswegs immer der Fall. BARTHELMESS (1941) zeigte an der Zellform der Protonemen verschiedener Mutanten der Laubmoosart *Physcomitrium pyriforme*, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl bei den einzelnen Mutanten zu sehr verschiedenen Veränderungen in der Zellform führte. So hatten Mutanten, die als univalente Pflanzen lange schmale Protonemazellen besaßen, in der bivalenten Form verhältnismäßig breite Zellen; die Vermehrung der Chromosomenzahl hatte in diesem Falle die Breite der Zelle stärker beeinflußt als deren Länge. Bei anderen Mutanten jedoch wurden die Zellen, die im univalenten Zustand kurz und dick waren, durch die Genom-

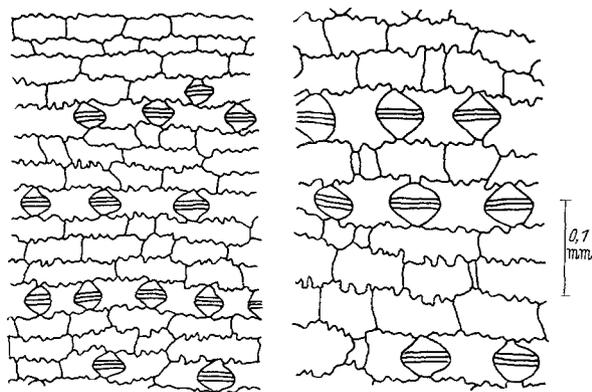


Abb. 4. Unterschiede im Längenbreitenindex der Zellen von Blättern diploider (links) und tetraploider Pflanzen von *Zea mays*. (Nach RANDOLPH, ABBE u. EINSET 1944.)

verdoppelung verhältnismäßig länger und schmaler. Eine entsprechende Abhängigkeit der Veränderung der Zellform der Polyploiden von der genetischen Konstitution des Ausgangsmaterials wird auch von TSCHERMAK (1943) beschrieben.

Auch für die Zellform können wir somit feststellen, daß ebenso wie bei der Zellgröße die Reaktion der Pflanzenzelle auf die Verdoppelung der Kernmasse individuell verschieden sein kann, und daß auch hier die genetische Konstitution der Pflanze darüber entscheidet, welche Veränderungen in der Zellform durch die Polyploidie herbeigeführt werden.

Veränderungen der Zellorganellen durch die Polyploidie.

Es muß hier noch kurz auf die Veränderungen eingegangen werden, die an den wichtigsten Organellen als Folge der Polyploidie wahrgenommen werden konnten.

Einmal sind verschiedentlich Messungen des Chromosomenvolumens diploider und polyploider Pflanzen vorgenommen worden. Keine Unterschiede in der Chromosomengröße konnte STRAUB (1939) bei 2n-, 4n- und 8n-Formen von *Torenia fournieri* und bei

2n- und 4n-Linien von *Tradescantia geniculata* feststellen. Bei *Antirrhinum majus* war wohl das Chromosomenvolumen in der Metaphase I der Meiosis bei den 2n etwas größer als bei den 4n, in der Chromonemalänge bestand jedoch kein Unterschied. In anderen Fällen konnte eine Abnahme der Chromosomenvolumen mit steigender Valenz beobachtet werden. So führte in der Gattung *Dianthus* die Zunahme der Chromosomenzahl zu einer Abnahme des Chromosomenvolumens. Dies geht so weit, daß hier die höchste Stufe der Polyploiden mit dem kleinsten Kernvolumen zusammenfällt (ROHWEDER 1943). Eine Abnahme der Chromosomengröße mit steigender Valenz findet ferner bei *Sorghum*-Arten statt (KARPER u. CHISHOLM 1936), das Gleiche war bei autopolyploiden Formen verschiedener *Carex*-Arten (OKUNO 1940) sowie bei einer polyploiden Artenreihe innerhalb der Gattung *Carex* (HEILBORN 1924) der Fall. Auch bei tetraploider *Nicotiana glauca* und bei tetraploidem *Pelargonium roseum* sind die Chromosomen kleiner als bei den entsprechenden diploiden Formen. Wir können heute keineswegs mit Sicherheit sagen, ob es sich in diesen Fällen wirklich um eine Beeinflussung der Kerngröße durch die Polyploidie handelt. Wir wissen einmal, daß die Chromosomengröße genetisch bestimmt sein kann (WEXELEN 1928, LESLEY u. FROST 1927). Es muß bei allen alten Polyploiden, vor allem bei polyploiden Arten einer Gattung damit gerechnet werden, daß die polyploiden Arten oder Sippen auf diploide Formen zurückgehen, die eine ganz andere genetisch bedingte Chromosomengröße besitzen als die Formen, die man zum Vergleich herangezogen hatte.

Vor allem aber muß darauf hingewiesen werden, daß die Chromosomengröße offenbar sehr stark von Außenbedingungen abhängig ist. So konnte PIERCE (1937) bei *Vicia conspersa* durch Düngung mit einer normalen Lösung von Phosphorsäure Pflanzen mit einem durchschnittlichen Gesamtvolumen des ganzen Chromosomensatzes von $4,74 \mu^3$ erhalten. Bei Überdüngung mit Phosphorsäure betrug das Volumen $7,39 \mu^3$, bei Phosphormangel $2,41 \mu^3$ und bei Gießen mit Leitungswasser gar nur $1,92 \mu^3$. Man wird demnach bei der Beurteilung der Veränderung der Chromosomengröße durch die Polyploidie äußerst vorsichtig verfahren müssen.

Nicht viel anders liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Chloroplastengröße und der Zahl der Chloroplasten je Zelle. Für die Chloroplastengröße wurde teils eine Zunahme bei Genomvermehrung festgestellt (GERASSIMOFF 1902, WINKLER 1916, SCHRATZ 1924, UFER 1927, SCHWANITZ 1932, NEWCOMER 1941, FREISLEBEN 1942, TSCHERMAK 1943), teils wurde keine Größenveränderung beobachtet (SCHWEIZER 1923, VON WETTSTEIN 1924, SCHWANITZ 1932, HESSE 1938, KOSTOFF 1938, KOSTOFF u. ORLOV 1938, BADENHUIZEN 1941, HEITZ 1945, OOMEN 1949), teils fand sogar eine Abnahme der Chloroplastengröße statt (GREBINSKAYA 1938). Für *Oenothera Lamarkiana gigas* fand STOMPS (1919) keine Veränderung der Chloroplastengröße, während VAN OVEREEM (1922) eine Zunahme wahrnehmen konnte.

Die Zahl der Chloroplasten in den Zellen erfährt im allgemeinen mit steigender Valenz eine Zunahme (DE VRIES 1913, WINKLER 1916, VON WETTSTEIN 1924, UFER 1927, SCHWANITZ 1932, KOSTOFF 1938,

BADENHUIZEN 1941). Bei *Physcomitrium piriforme* konnte SCHWANITZ (1932) in den untersuchten jungen Protonemazellen keinerlei Einfluß der Valenz auf die Zahl der Chloroplasten feststellen, doch ist in diesem Falle die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß hier durch ein Absinken der Teilungsrate der Chloroplasten mit steigender Valenz das Bild zu ungunsten der höheren Valenzstufen verschoben ist.

An den auto- und allopolyploiden *Funariaceen* F. VON WETTSTEINS bestimmte SCHWANITZ (1932) aus Chloroplastenzahl und Chloroplastengröße die Gesamtmasse an Chloroplasten je Zelle und bezog diesen Wert auf das Zellvolumen der entsprechenden Valenzstufe. Es ergab sich hierbei mit steigender Valenz ein Absinken der Chloroplastenmenge je Volumeneinheit.

Im Ganzen gilt für die Chloroplasten dasselbe, was wir oben für die Chromosomen betonten: die Größe und Zahl der Chloroplasten ist so stark den modifizierenden Einflüssen der Umwelt unterworfen (SCHWANITZ 1932) und ihre Größe und Zahl ist — wie aus unveröffentlichten Mitteilungen unseres Mitarbeiters H. PIRSON hervorgeht — selbst am gleichen Individuum je nach der Lage der die Chloroplasten führenden Zellen am Gesamtorganismus so verschieden, daß die Beurteilung der Beziehung zwischen Polyploidie und Chloroplastenzahl und Chloroplastengröße recht schwierig und fragwürdig ist.

Organgröße.

Die Vergrößerung des Zellvolumens führt bei den polyploiden Pflanzen zu einer Veränderung des Gesamthabitus, die man als Gigaswuchs zu bezeichnen pfllegt. Diese Gigasmerkmale betreffen zunächst die



Abb. 5. Blütenstand von diploider (rechts) und tetraploider *Salvia officinalis*.

Größe der einzelnen Organe der polyploiden Pflanzen. Bei den verschiedensten Autoren findet man die Angabe, daß die Größe sowohl der Blätter wie die der Blüten und Samen bei Polyploiden zunimmt. Nur in wenigen Fällen wird über ein abweichendes Verhalten berichtet (PIRSCHLE 1942, KUMMER 1945, SCHWANITZ 1948) (Abb. 5—7).

Eine Steigerung der absoluten Wurzelgröße wird von tetraploidem *Taraxacum kok-saghyz* berichtet (BANNAN 1947 u. 1948, WARMKE 1945). Eine Verschiebung des Verhältnisses Sproß:Wurzel zugunsten der Wurzel konnten RUDORF und SCHWARZE (1951) bei *Datura* feststellen. SCHWANITZ (1948) fand bei verschiedenen Arten ein recht verschiedenartiges Verhalten: teils wurde das Verhältnis des Wurzelgewichts zum Gewicht der oberirdischen Teile bei



Abb. 6. Ähren (von rechts nach links) *Triticum monococcum* ($2n = 14$), *T. dicoccum* ($2n = 28$), *T. aestivum* ($2n = 42$).

den Polyploiden größer (Ölrettich), teils war es gleich (Rettich, Rübsen, Wirsing), teils war es niedriger (Weißkohl, Chicorée, Grünkohl). Die erbliche Konstitution dürfte auch hier für die Reaktion der Pflanze auf die Polyploidie die entscheidende Rolle spielen. Dies wird besonders klar in dem erwähnten Falle des *Taraxacum kok-saghyz*. Hier ist der Ertrag an Wurzelmasse bei den Polyploiden ganz beträchtlich höher als bei den Diploiden. Die Analyse des Entwicklungs-



Abb. 7. Früchtchen von diploiden (links) und tetraploiden Pflanzen von *Rumex acetosella*.

ablaufes bei den beiden Valenzstufen zeigte die Ursache dieses unterschiedlichen Verhaltens auf: während die diploiden Formen bereits im ersten Jahre zu schossen und zu blühen beginnen und einen großen Teil ihrer angesammelten Assimilate für den Aufbau der Blüten und Früchte verbrauchen, kann die tetraploide Pflanze, die zum überwiegenden Teil im ersten

Jahr noch nicht blüht, die ganze organische Substanz für den Aufbau der vegetativen Masse, also vor allem der als Reservestoffspeicher dienenden Wurzel verwenden. Ähnlich scheinen die Dinge beim polyploiden Ölrettich zu liegen. Hier ist im Verhältnis zu der gebildeten Blattmasse die Samenproduktion relativ gering, so daß die Pflanze auch hier Gelegenheit findet, einen Teil der vorhandenen Assimilate in die Wurzel einzulagern, deren Anteil am Gesamtgewicht dadurch etwa $2\frac{1}{2}$ mal so groß ist wie bei den Diploiden.

Ganz besonders starke Unterschiede finden sich im Verhalten der Diploiden und der dazugehörigen Polyploiden jedoch vor allem hinsichtlich der Fruchtgröße. Kleinere Früchte sind uns von polyploiden Formen von *Datura Tatula* (RUDORF u. SCHWARZE 1951) und von *D. stramonium*, *D. inermis* und *D. metel* (eigene Beobachtungen) bekannt. Auch bei *Solanum melongena* (SINGH 1942) und *Ananas sativus* (KERNS u. COLLINS 1947) sind die Früchte der tetraploiden Formen beträchtlich kleiner als die der diploiden. Bei *Cucumis sativus* und *C. melo* hängt die Veränderung der Fruchtgröße offenbar weitgehend von der genetischen Konstitution der polyploid gewordenen Pflanze ab, hier wurde die Verdoppelung der Chromosomenzahl teils mit Vergrößerung, teils mit Verkleinerung der Fruchtgröße beantwortet (SHIFFRIS 1942). Eine Erklärung für das Zustandekommen eines solchen unterschiedlichen Verhaltens geben uns Untersuchungen an polyploiden Stämmen verschiedener Arten der Gattung *Lycopersicum*. Während hier die großzelligeren großfrüchtigen Kulturformen (*L. esculentum*) die Verdoppelung der Chromosomenzahl stets mit einer Herabsetzung der Fruchtgröße und einer Verminderung der Samenzahl je Frucht beantworteten (JØRGENSEN 1928, FABERGÉ 1936, SHIMAMURA 1938, BOHN 1948), werden die Früchte kleinzelliger und kleinfrüchtiger Wildformen, etwa von *Lycopersicum pimpinellifolium* oder *L. peruvianum* durch die Polyploidie vergrößert. Wie wir weiter unten eingehend darlegen werden, dürfte hier die Verschiedenheit in der Zellgröße die Ursache für das unterschiedliche Verhalten der Kultur- und der Wildformen sein. — Größere Früchte finden wir ferner bei den polyploiden Formen vieler Obstarten, so bei polyploiden *Rubus*-arten (SCHIEMANN 1933), bei polyploiden Äpfeln und Birnensorten (CRANE u. THOMAS 1939), bei *Vitis vinifera* (SCHIEMANN 1933, SCHERZ 1940). Größer werden durch die Polyploide auch die Karyopsen unserer Getreidearten und die Fruchtkapseln der Jute (*Corchorus olitorius*).

Eine der Ursachen der Vergrößerung der Früchte bei unseren *Pirus*-Arten wurde von CRANE und LAWRENCE (1930) klargestellt. Bei *P. malus* und *P. communis* genügt bereits die Entwicklung eines einzigen Samens, die dazu noch nicht einmal zu Ende geführt werden muß, um die normale Ausbildung der Frucht zu gewährleisten. Diese Fähigkeit, die sich bereits stark einer ausgesprochenen Parthenokarpie nähert, führt dazu, daß auch der schlechtere Samenansatz, der für die polyploiden Pflanzen typisch ist, zu keiner Verminderung der Fruchtgröße führt — im Gegensatz zu solchen Arten, wo die Entwicklung der Frucht von der Samenbildung abhängt oder wo doch wenigstens die Fruchtgröße von der Zahl der sich entwickelnden Samen bestimmt wird.

Zellgröße und Organgröße.

Die Zunahme des Zellvolumens infolge der Vermehrung der Chromosomenzahl ist, wie wir soeben sahen, von einer Vergrößerung der Organe der Pflanze begleitet, soweit nicht, wie bei der Fruchtgröße, andere Faktoren dieser Organvergrößerung entgegenwirken. Es erhebt sich nun aber die Frage, ob die Vergrößerung der Organe auch der Vergrößerung der Zellen entspricht, mit anderen Worten, ob die Organe der diploiden und der polyploiden Pflanzen aus der gleichen Anzahl von Zellen aufgebaut sind. Hierüber liegen Untersuchungen F. VON WETTSTEINS vor (1924). Er fand bei den verschiedenen von ihm polyploid gemachten Moosarten beim Übergang von der univalenten zur bivalenten Stufe teils ein Abfallen, teils ein Gleichbleiben und teils sogar ein Ansteigen der Zellenzahl je Blatt. Bei höheren Polyploidienstufen fällt jedoch auch bei Arten, die bei einfacher Verdoppelung der Chromosomenzahl keine Veränderung der Zellenzahl je Blatt gezeigt haben, diese sehr erheblich ab (*Funaria hygrometrica*: $n = 48$ Zellen, $2n = 49$ Zellen, $3n = 32$ Zellen, $4n = 13$ Zellen je Blatt). Auch sonst kann man bei Objekten, bei denen nicht nur die Tatsache der Vergrößerung der Organe bei den polyploiden Sippen festgestellt sondern auch der Grad dieser Größenzunahme bestimmt wurde, immer wieder feststellen, daß die einzelnen Organe der Pflanze nicht in dem Maße zunehmen, wie es der Steigerung der Zellgröße entsprechen würde. So fanden PÉTO und BOYES (1940), daß bei triploiden Zuckerrüben die Blattfläche gegenüber den diploiden um 34,3 % die Fläche der Schließzellen der Spaltöffnungen aber um 42,6 % vergrößert war. PIRSCHLE (1942 a u. b) fand bei einer großen Anzahl von Objekten als Folge der Vermehrung der Chromosomenzahl eine Zunahme der Blattfläche, des Frisch- und Trockengewichtes der Blätter, die in keiner Weise der Zunahme der Zellgröße entsprechen. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich bei den Untersuchungen von SCHWANITZ (1948). Schließlich sei auch noch auf die Verhältnisse hingewiesen, die HESSE (1938) bei diploider und tetraploider *Petunia nyctinaginiflora* fand. Hier stieg mit Verdoppelung der Chromosomenzahl die Fläche der Epidermiszellen von $3,63 \text{ cm}^2$ (cm^2 der Zeichnung!) auf $5,71 \text{ cm}^2$, die Fläche der dazugehörigen Blätter aber nur von $9,0$ auf $11,3 \text{ cm}^2$ (cm^2 der Zeichnung). Die Zunahme der Blattfläche bei Verdoppelung des Genoms entsprach also in keiner Weise der Zunahme der Fläche der Epidermiszellen.

Fassen wir diese Befunde zusammen, so ergibt sich, daß polyploide Organe offenbar in zahlreichen Fällen aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammengesetzt sind als die gleichen Organe der entsprechenden diploiden Pflanzen.

Diese Erscheinung kann dazu führen, daß trotz Ansteigens der Zellgröße entsprechend der Chromosomenzahl die Größe der Organe nach einer anfänglichen Zunahme bei Erreichung höherer Polyploidienstufen wieder abnehmen kann, wie es z. B. LEVAN (1939) für *Petunia* beschreibt, bei der die Größe der Blüten von der Stufe der Diploidie zu der der Tetraploidie zunimmt, bei den Oktoploiden aber bereits wieder absinkt. Ähnlich liegen die Verhältnisse vielleicht auch bei autopolyploiden Pflanzen von *Nicotiana tabacum*

und *N. glutinosa*, bei denen PIRSCHLE (1942) eine eindeutige Verkleinerung der Blattflächen gegenüber den Diploiden feststellen konnte.

Organzahl.

Im Gegensatz zu der Organgröße, die, wenn wir von den Früchten absehen, in der Regel mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Steigerung erfährt, steht die Organzahl je Pflanze. Diese erfährt bei den polyploiden Pflanzen im allgemeinen eine deutliche Herabsetzung. Das gilt sowohl für die Zahl der Blätter wie auch für die Zahl der Blüten und Früchte, für den Grad der Bestockung und für die Zahl der Blüten sprosse und der Ährchen.

Organform.

Sehr wesentlich ist auch die Abwandlung, die die Form der einzelnen Pflanzenorgane infolge der Polyploidie erfährt. Bei den Blättern wird im allgemeinen der Längen:Breitenindex verkleinert, so daß die Blätter breiter erscheinen (Abb. 8).

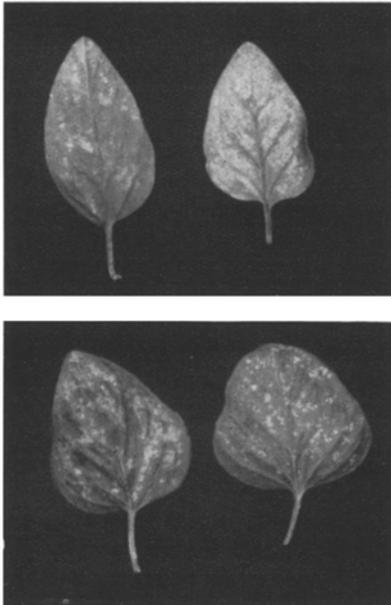


Abb. 8. Veränderung des Längenbreitenindex der Blätter bei diploiden (obere Reihe) und tetraploiden Pflanzen von *Origanum vulgare*.

Auch die Blütenblätter werden im allgemeinen verbreitert, ohne wesentlich in der Länge zuzunehmen (Abb. 9), so daß besonders bei den Sympetalen die Blütenform wesentlich flacher wird. Auch die Dicke der Blätter und Blüten nimmt infolge der Vermehrung der Kernmasse in der Regel recht beachtlich zu. Sie ist bei den einzelnen Objekten in sehr verschiedenem Ausmaße gesteigert und beträgt im Durchschnitt etwa 10%, kann aber bis zu 28% hinaufgehen (SCHWANITZ 1949). Ähnlich verhalten sich auch die Früchte, die bei tetraploiden Apfel- und Birnensorten wesentlich breiter sind als bei den diploiden Formen, aus denen die betreffenden Tetraploiden hervorgegangen sind (CRANE u. THOMAS 1939). Entsprechend liegen die Dinge bei *Carica papaya* (HOFMEYR u. ELDEN 1942), bei Gurkenfrüchten (HARTMAIR 1943), bei den Hülsen von *Pisum sativum* (ONO 1940). Auch bei den Stengeln und Sprossen der polyploiden Pflanzen fin-

den wir entsprechende Abänderungen der ursprünglichen Form: in der Regel werden sie durch die Polyploidie bedeutend dicker und kräftiger.



Abb. 9. Veränderung des Längenbreitenindex bei Blüten und Blütenorganen von diploider (rechts) und tetraploider *Digitalis purpurea*.

Es ist nun keineswegs so, daß der Längenbreitenindex der Blätter oder der anderen Organe sich nach Vermehrung der Chromosomenzahl stets in der gleichen Weise änderte. PIRSCHLE (1942) fand bei polyploiden Formen von *Epilobium collinum*, *Stellaria media* und *Antirrhinum majus* eine teils recht beachtliche Verkleinerung des Längenbreitenindex der Zellen (*Antirrhinum* $2n=1,97$, $4n=1,45$), die zugleich von einer entsprechenden Reduktion der Länge des gesamten Sprosses begleitet war. Bei *Torenia Fournieri* betrug der Längenbreitenindex der Blätter für die Diploiden 1,75, für die Tetraploiden 1,50 und für die Oktoploiden 1,18. Die Sproßlänge der drei Valenzstufen beträgt hier 22,1 cm, 29,0 cm und 12,6 cm. Es ist bezeichnend, daß hier mit dem starken Abfall des Indexes bei den Oktoploiden auch eine starke Reduktion der Sproßlänge verbunden ist. Besonders klar wird die Beziehung zwischen Längenbreitenindex und dem Längenwachstum des Sprosses bei *Tradescantia geniculata*. Der Längenbreitenindex ist hier bei den Tetraploiden größer als bei den Diploiden ($2n=1,94$, $4n=2,20$). Diese Vergrößerung des Blattindex kommt dadurch zustande, daß die Blätter bei Verdoppelung der Chromosomenzahl bedeutend in der Länge aber nur wenig in der Breite zunehmen. Hand in Hand mit dieser Zunahme des Längenbreitenindex der Blätter geht hier eine Steigerung der Sproßlänge.

Dieses unterschiedliche Verhalten verschiedener Arten, wahrscheinlich aber auch verschiedener Sippen innerhalb einer Art (PIRSCHLE 1942, SCHWANITZ 1950) hinsichtlich der Abänderung des Längenbreitenindex bei Vermehrung der Chromosomenmasse kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Bei *Sedum pulchellum* sind die Blätter der tetraploiden Formen schmaler, die der hexaploiden dagegen breiter als die der diploiden. Wie oben gezeigt wurde, bringt hier die Verdoppelung der Chromosomenzahl keine wesentliche Vergrößerung der Zellgröße mit sich, während die dreifache Genommenge zu einer erheblichen Veränderung des Zellvolumens führt. Es ist aus der Arbeit nicht ersichtlich, ob es die Unterschiede in der Zellgröße der verschiedenen Valenzstufen unmittelbar sind oder ob diese mittelbar dadurch wirksam werden, daß bei schwächerer Zunahme des Zellvolumens keine oder nur eine kleinere Verringerung des Längenbreitenindex der Zellen erfolgt, daß diese Abnahme des

Längenbreitenindex der Zellen aber größer ist, wenn das Zellvolumen stärker vergrößert wird, wie dies bei dem Übergang von der Valenzstufe der Tetraploidie zu der der Hexaploidie der Fall ist.

Zellform und Organform.

Sicher scheint jedenfalls, daß zwischen der Zellform und der Organform der Polyploiden ein enger Zusammenhang besteht. CROSS und JOHNSON (1941) zeigten am apikalen Meristem von diploiden und tetraploiden Formen von *Vinca rosea*, daß das Meristem der 2n-Pflanzen in seinem Aufbau im Ganzen übereinstimmt mit dem der 4n-Pflanzen, daß das letztere jedoch beträchtlich breiter ist als das der diploiden Pflanzen. Die Zellschichten der Meristeme der beiden Valenzstufen stimmen in der vertikalen Ausdehnung fast überein, die Zellen zeigen in dieser Richtung keine signifikante Größenzunahme. Dagegen zeigen die gleichen Zellen im ersten Zellager der Tunika eine Vergrößerung der seitlichen Ausdehnung um 68%, in der zweiten Tunikaschicht um etwa 43% und in den Schichten des Corpus um 59%. Die Veränderung des Längenbreitenindex der Zellen dürfte in diesem Falle also wohl als die entscheidende Ursache der veränderten Form des apikalen Meristems und damit letzten Endes der veränderten Form der fertigen Organe der polyploiden Pflanzen anzusprechen sein. Ähnlich liegen die Dinge — wie bereits oben betont — bei *Zea Mays* (RANDOLPH, ABBE u. EINSET 1944), siehe Abb. 4, und wie die Untersuchungen von RÜDIGER (1952) zeigen, auch bei zahlreichen anderen polyploiden Pflanzen. Die wenigen Abweichungen von dieser Regel, die bisher bekannt geworden sind, werden verständlich, wenn man berücksichtigt, daß wohl ganz offenbar bei Polyploidie und der damit verbundenen Zellvergrößerung der Längenbreitenindex der Zellen in der Regel abnimmt, daß aber, wie BARTHELMESS zeigen konnte, sich gelegentlich auch Pflanzen finden können, deren erbliche Konstitution so beschaffen ist, daß sie die Vermehrung der Chromosomenzahl mit einer Vergrößerung des Längenbreitenindex der Zellen beantworten.

Pflanzengröße.

Auch hinsichtlich der Größe der Gesamtpflanze reagieren die einzelnen Arten und Linien sehr verschieden auf die Vermehrung ihres Chromosomenbestandes. Bei einer Reihe von Arten sind die polyploiden Formen wüchsiger und größer als die diploiden Ausgangspflanzen, so die tetraploide *Campanula persicifolia* (GAIRDNER 1926), die tetraploiden Sippen von *Campanula rotundifolia* (BÖCHER 1936), die polyploiden Formen von *Sedum pulchellum* (SMITH 1946), triploide Formen von *Populus tremula* (MELANDER 1938), die Amphidiploiden zwischen den altweltlichen und den amerikanischen *Gossypium*-Arten (AMIN 1940), natürliche Tetraploide von *Brassica campestris* (RAMANUJAM 1940), tetraploide Pflanzen von *Carica papaya* (HOFMEYER u. ELDEN 1942), bei 4n *Petunia* (RIEDE 1930), bei *Digitalis mertonensis*, der amphidiploiden Form aus der Kreuzung *D. purpurea* × *D. ambigua* (BUXTON u. NEWTON 1928, BUXTON u. DARLINGTON 1932). Auch in der Gattung *Fumaria* finden sich zwei Untergattungen, deren Spezies sich einmal durch Großwüchsigkeit und große Kerne, zum anderen durch Kleinwüchsig-

keit und kleine Kerne auszeichnen. Die Chromosomenzahl der Arten der ersten Gruppe beträgt $2n = 56$, die der zweiten Gruppe $2n = 28$ Chromosomen (NEGODI 1937). — In anderen Fällen kann kein Unterschied in der Pflanzengröße zwischen Diploiden und Polyploiden gefunden werden, so bei *Lein* (KUHK 1943), bei *Mais* (RANDOLPH 1935), bei *Cajanus indicus* (KUMAR, ABRAHAM u. SRINIVASAN 1945), bei *Scirpus palustris* (HÅKANSSON 1930), bei *Tradescantia geniculata* und *Torenia fournieri* (PIRSCHLE 1942), bei *Hibiscus trionum* (SCOVSTED 1941) und zahlreichen anderen Arten. — In wieder anderen Fällen, so bei tetraploider *Datura tatula* (RUDOLF u. SCHWARZE 1951), bei 3n- und 4n-Formen von *Oryza sativa* (BEACHELL u. JONES 1945), bei 4n-Gurken (SHIFRIS 1942, HARTMAIR 1943), bei *Epilobium collinum*, *Antirrhinum majus* und *Stellaria media* (PIRSCHLE 1942), bei verschiedenen Formen von *Brassica oleracea* (SCHWANITZ 1948) wird die Größe der Pflanzen durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl herabgesetzt.

Besonders beachtlich ist hier eine Beobachtung von PIRSCHLE (1942), wonach nicht nur die einzelnen Arten sondern auch die verschiedenen Linien innerhalb der gleichen Art ein sehr verschiedenes Verhalten gegenüber der Verdoppelung ihrer Erbmasse an den Tag legen können. Bei *Impatiens balsamina* hat die Sippe „eosin“ als Tetraploide kürzere, die Sippe „weiß“ gleichgroße und die Sippe „weinrot“ längere Hauptspresse als die entsprechenden diploiden Formen. Die Tatsache, daß Sippen einer Art, die äußerlich und wohl auch genetisch nicht allzu stark voneinander verschieden sind, derartig verschiedene Reaktion auf die Verdoppelung der Chromosomenzahl aufzuweisen haben, macht es wahrscheinlich, daß diese Unterschiede in der Reaktionsnorm eine verhältnismäßig einfache genetische Grundlage haben.

Im Übrigen ist aber die Beziehung zwischen Pflanzengröße und Chromosomenmenge auch noch von der Valenzstufe abhängig. Während die triploide *Populus tremula* Riesenwuchs zeigt (MELANDER 1938), sind die tetraploiden Formen der gleichen Art kleiner als die diploiden (JOHNSON 1942). Bei *Nicotiana langsdorffii* und *N. sanderae* nimmt die Größe bis zur Tetraploidie zu, während sie sich bei weiterer Steigerung der Chromosomenzahl wieder verringert (SMITH 1943). Ähnliche Verhältnisse finden wir auch in der Gattung *Galeopsis* (MÜNTZING 1941). Hier zeigen die diploiden Arten *G. pubescens* und *G. speciosa* bei Verdoppelung der Chromosomenzahl Zunahme der Sproßgröße, während die polyploiden Arten *G. tetrahit* und *bifida* im gleichen Falle kürzere Sprosse haben. Die Art, mit der die Vermehrung der Chromosomenzahl durch die Pflanze beantwortet wird, hängt also auch bei der Größe der Pflanze weitgehend von dem Valenzgrad, besser gesagt von der Zellgröße der Ausgangsform ab. Polyploide, das heißt ja im allgemeinen auch großzellige Formen, zeigen offenbar als Ausgangsformen ein ungünstigeres Verhalten als die kleinzelligen Diploiden.

Ferner kann hier u. U. auch die Veränderung der Organ- bzw. der Zellform beim Polyploidwerden der Pflanze eine Rolle spielen (SCHWANITZ 1950). Dort, wo der Längenbreitenindex der Blätter bei den Polyploiden absinkt wie bei *Epilobium collinum*, bei *Stellaria media* und *Antirrhinum majus*, ist auch der

Wuchs der Polyploiden verringert. Wo wir ein Ansteigen des Längenbreitenverhältnisses der Blätter finden, wie bei *Tradescantia geniculata*, nimmt auch bei den Tetraploiden die Größe der Pflanzen zu. Bei *Torenia Fournieri*, bei der der Längenbreitenindex bei den Tetraploiden nur wenig abgesenkt ist, während er bei weiterer Vermehrung der Chromosomenzahl stark absinkt, steigt die Sproßlänge bei den 4n-Pflanzen zunächst an, um dann bei den 8n-Formen sehr stark abzufallen. Wenn in diesem Falle auch keine Messungen über die Veränderung der Zellform durch die Polyploidie vorliegen, so erlauben uns die oben angeführten positiven Ergebnisse der bisher durchgeführten Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen der Veränderung der Zellform und der Organform durch die Polyploidie doch wohl, die Vermutung auszusprechen, daß auch hier art- und sippenspezifische Veränderungen der Zellform die Ursache des unterschiedlichen Verhaltens der einzelnen Formen sein dürften. Die Widersprüche, die sich bei verschiedenen Forschern hinsichtlich der Veränderung der Pflanzengröße durch die Polyploidie bei Pflanzen der gleichen Art finden, lassen sich u. U. auf eine ungleiche Reaktionsnorm der verschiedenen Linien und Sorten der gleichen Art gegenüber der Vermehrung der Chromosomenzahl zurückführen.

Anatomische Struktur.

Die Vergrößerung der Zellen bei den polyploiden Pflanzen bringt einige Veränderungen in der anatomischen Struktur der Organe mit sich, die ihrerseits wieder einen starken Einfluß auf physiologische Leistungsfähigkeit und Vitalität der Pflanze besitzen. Es muß hier zunächst das Augenmerk auf die Tatsache gelenkt werden, daß eine jede Vergrößerung des Zellvolumens zwangsläufig eine Veränderung des Verhältnisses zwischen Zelloberfläche und Zellvolumen mit sich bringt, und zwar wird das Verhältnis $\frac{\text{Oberfläche}}{\text{Volumen}}$ um etwa 15—30% herabgesetzt. Die Zellen polyploider Pflanzen besitzen also eine relativ sehr viel kleinere Oberfläche als die Zellen der entsprechenden diploiden Formen (SCHWANITZ 1950). Da die Zelloberfläche für die verschiedensten Stoffwechselforgänge von entscheidender Bedeutung ist, muß eine Herabsetzung der Oberfläche der Zelle im Verhältnis zum Zellvolumen zu einer Verlangsamung des Stoffwechsels und der Lebenstätigkeit der Zelle und somit auch der ganzen Pflanze führen, wie sie uns ja zur Genüge von zahlreichen polyploiden Formen bekannt ist.

Das Verhältnis von Zelloberfläche zu Zellvolumen erfährt jedoch nicht nur durch die Vergrößerung des Zellvolumens eine beachtliche Verschlechterung, auch die oben erwähnte Veränderung der Zellform, die Verkleinerung des Längenbreitenindex der Zellen muß dazu beitragen, dieses Mißverhältnis zwischen Oberfläche und Volumen noch zu verstärken. Wird nämlich das Volumen der Zelle verdoppelt, die Form der Zelle aber relativ kürzer und dicker, so wird durch die Polyploidie die relative Oberfläche der Zelle erheblich stärker verkleinert, als wenn die Form der Zelle gleichbleibt oder wenn sie gar relativ länger und schmaler wird (SCHWANITZ 1950).

Eine weitere Folge der Zellvergrößerung ist die Veränderung der Interzellularräume. Wie bei Zunahme

der Korngröße in Lehm oder Sand zwar die einzelnen Poren zwischen den Körnern größer werden, das Porenvolumen je Raumeinheit jedoch abnimmt, so ist auch die Verdoppelung des Zellvolumens der höheren Pflanze mit einer Herabsetzung des Interzellularraumes um 15 bis 20% verbunden. Da der Interzellularraum eine große Bedeutung für den Gasaustausch und die Transpiration der Pflanze besitzt, muß eine Verkleinerung dieser inneren Oberfläche der Blätter und der anderen Organe der Pflanze ebenfalls zu einer Verschlechterung des Stoffwechsels führen.

Eine wichtige Rolle spielen für den Gasaustausch und die Transpiration ferner die Spaltöffnungen, als die Stellen, an denen ein Austausch zwischen dem Interzellularsystem des Blattinnern und der Außenluft stattfindet. Polyploide Pflanzen besitzen nun zwar entsprechend der Zunahme der Zellgröße vergrößerte Spaltöffnungen, die Zahl dieser Organe aber ist entsprechend der Vergrößerung der Oberfläche aller Zellen der Blattepidermis, die zu einer erheblichen Verminderung der Zahl der Zellen je Flächeneinheit führt, ebenfalls bedeutend — nach SCHWANITZ (1949) und anderen Autoren bei Autotetraploiden auf etwa die Hälfte der für die Diploiden charakteristischen Zahl — herabgesetzt. Obwohl damit die Gesamtlänge der verdunstenden Spalten bei beiden Valenzstufen praktisch gleich ist, sind dennoch bei Diploiden und Tetraploiden nicht die gleichen Bedingungen für die Transpiration gegeben, denn da kleinere Flächen relativ stärker verdunsten als größere (STEPHAN 1873, BROWN u. ESCOMBE 1900, RENNER 1910, 1911, SEYBOLD 1931), sind die Diploiden mit ihren kleineren Spaltöffnungen bei der Transpiration mehr begünstigt als die Tetraploiden. Auch die Veränderung von Spaltöffnungsgröße und -zahl wirkt sich also in Richtung auf eine Herabsetzung des Stoffwechsels bei den Polyploiden aus.

Eine Veränderung erfahren auch die Gefäßbündel durch die Polyploidie. Die Gesamtlänge der Gefäßbündel je Flächeneinheit ist um etwa 25% vermindert, der Durchmesser der Einzelgefäße ist dagegen um 20% erhöht (SCHWANITZ 1949). Während SCHWANITZ (1949) bei tetraploiden Formen von *Thymus vulgaris* und bei *Digitalis purpurea* eine Verminderung der Zahl der Haare je Flächeneinheit auf weniger als die Hälfte feststellen konnte, berichten verschiedene andere Forscher über eine beträchtliche Steigerung der Behaarung bei polyploiden Pflanzen. Dort, wo diese Haare so dünnwandig sind, daß sie selbst bei der Wasserabgabe durch die Pflanze eine Rolle spielen, wird eine Verminderung der Zahl der Haare die Transpiration der Pflanze herabsetzen, eine Zunahme sie dagegen steigern. Das Umgekehrte wird zwangsläufig dort der Fall sein, wo die Haare so dickwandig sind, daß sie kein Wasser nach außen abgeben, sondern nur als Verdunstungsschutz wirken, bzw. dort, wo die ausgewachsenen Haare bereits tot sind. — Wir haben dieses Beispiel so ausführlich behandelt, weil man hier einmal an einem Modellbeispiel erkennen kann, wie gleiche morphologische Veränderungen je nach der morphologischen oder auch physiologischen Konstitution der Ausgangsform zu sehr verschiedenartigen, selbst gegensätzlichen Abänderungen des physiologischen Verhaltens führen können. Wenn die einzelnen Pflanzenarten und -rassen die Verdoppelung der Chromosomen-

zahl in sehr unterschiedlicher Weise beantworten, so müssen hierfür keineswegs immer grundsätzliche Unterschiede in der Reaktionsweise der einzelnen Teileigenschaften vorliegen, etwa Unterschiede im Zellvergrößerungsindex oder in der Veränderung der Zellform u. s. f., sondern die gleichen Veränderungen können je nach dem spezifischen Bau und je nach der typischen physiologischen Konstitution der Ausgangsform eine völlig verschiedenartige Wirkung haben.

Die Zunahme der Dicke der Zellwand, die SCHWANITZ (1949) bei verschiedenen Objekten fand und die besonders bei der Wandung der Pollenkörner deutlich zutage tritt (NEWCOMER 1941), kann sich gleichfalls hemmend auf den Stoffaustausch zwischen den einzelnen Zellen untereinander, auf den Austausch zwischen Zellen und Interzellularraum sowie auf die Aufnahme von Wasser und mineralischen Nährstoffen aus dem Boden auswirken.

Auch die bereits erwähnte Tatsache, daß die Blätter polyploider Pflanzen im Durchschnitt um etwa 10% dicker sind als die der entsprechenden diploiden Formen (SCHWANITZ 1949), führt dazu, daß auch bei den polyploiden Organen selbst das Verhältnis von Oberfläche
Volumen verringert und damit für den Stoffaustausch verschlechtert wird.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß sich besonders bei Polyploiden höherer Valenzstufen offenbar nicht selten Störungen in der Struktur der Gewebe zeigen: die Zellen und das Gewebe selbst sind besonders in der Pallisadenschicht uneinheitlich in der Gestalt, die bei den Diploiden zu beobachtende Differenzierung in klare, eindeutige Schichten ist bei diesen hochpolyploiden Formen oft weniger deutlich. Die Organe selbst setzen sich aus Bezirken mit stark gestörtem unregelmäßig gebautem Gewebe und aus Gewebestücken mit völlig normal strukturiertem Gewebe zusammen (SMITH 1943). Es ist verständlich, daß auf diese Weise Gewebespannungen und Zerreißen auftreten können (LEVAN 1939), die neben den ungünstigen Wirkungen der starken Zellvergrößerung an und für sich noch zusätzlich dazu beitragen, daß bei den Formen mit stark vermehrter Chromosomenzahl Leistungsfähigkeit und Vitalität in der Regel sehr stark absinken.

Die Veränderungen im anatomischen Aufbau, die bei den polyploiden Pflanzen infolge der Vergrößerung des Zellvolumens eintreten, machen es wahrscheinlich, daß die Polyploiden einen trägeren Stoffwechsel besitzen als die Diploiden.

Physiologie des Stoffwechsels.

Zahlreiche Versuche haben diese Erwartungen bestätigen können. Die Keimung der Samen erfolgt bei Polyploiden nicht selten langsamer als bei Diploiden. Auch dort, wo äußerlich auf Grund der Bestimmung der Keimprozentage zwischen den verschiedenen Valenzstufen keine oder doch wenigstens keine wesentlichen Unterschiede zu bestehen scheinen, zeigt die Untersuchung der Wasseraufnahme der keimenden Samen die starke Überlegenheit der diploiden Formen (SCHWANITZ 1949). Diese bessere Keimung ist, wie wir in neueren Untersuchungen nachweisen konnten, voraussichtlich auf dem schnelleren Abbau der

Reservestoffe zu osmotisch wirksameren Substanzen begründet, die eine schnellere Wasseraufnahme ermöglichen. Auf der anderen Seite dürfte dieser schnellere Abbau der Reservestoffe bei den Diploiden mit der erhöhten Atmung in Zusammenhang stehen, die diese Formen auszeichnet (STÄLFELT 1943, LARSEN 1943, EKDAHL 1944, SCHWANITZ 1950).

Die Herabsetzung der Atmungsintensität bei den Polyploiden entspricht nun, wie wir bereits früher zeigen konnten (SCHWANITZ 1950), weitgehend den Werten, die wir für die Reduktion der relativen Oberfläche (= Verhältnis von Oberfläche:Volumen) erhielten. Setzen wir die Werte der 2n-Pflanzen gleich 100, so erhalten wir nämlich für die relative Oberfläche der einzelnen polyploiden Formen die Werte 78%, 72%, 78%, 80%, 85% und 81%. Die entsprechenden Werte für die Atmung (2n=100 gesetzt) betragen aber 73%, 61%, 82%, 79%, 83% und 88%. Der Vergleich der beiden Zahlenreihen zeigt also deutlich, daß der Rückgang der Atmungsintensität bei den Polyploiden weitgehend dem Rückgang der relativen Zelloberfläche entspricht und legt damit weiter den Schluß nahe, daß der Rückgang der Atmung bei den Polyploiden weitgehend durch relative Verkleinerung der Zelloberfläche bedingt ist. Es ist damit möglich, die Herabsetzung der Atmung — aber auch anderer Stoffwechselforgänge — bei polyploiden Pflanzen zwanglos in den Rahmen des RUBNERSCHEN Gesetzes einzuordnen, wonach sich der Energieumsatz proportional der Oberfläche der betreffenden Formen verhält. So ist z. B. bekannt, daß kleinere Tiere, die eine relativ größere Oberfläche besitzen, erheblich intensiver atmen als größere.

Setzt man nun bei den für die Wasseraufnahme keimender Samen erhaltenen Zahlen die Werte der diploiden Pflanzen = 100, so erhält man für die Tetraploiden Werte, die weitgehend den Atmungswerten der Tetraploiden und noch weiter zurück den Werten für die relative Oberfläche entsprechen. Es liegt nahe, hier einen Kausalzusammenhang zu vermuten, etwa in der Art, daß die Verlangsamung der Keimung auf den langsameren Abbau der für die Keimung notwendigen Reservestoffe zurückgeht. Dieser wiederum ist in der Herabsetzung der Atmungsintensität der Polyploiden begründet, die ihrerseits wieder ihre Ursache in der Verkleinerung der relativen Oberfläche der Zellen hat, zu der noch die Verminderung des Interzellularraumes und der relativen Oberfläche der Blätter selbst hinzukommt. Es ist hier also möglich, wesentliche Veränderungen wichtigster Stoffwechselforgänge bei den polyploiden Pflanzen auf einfache Strukturänderungen der Gewebe und der Zellen zurückzuführen, die ihrerseits wieder auf der Vergrößerung des Zellvolumens durch die Polyploidie beruhen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse beim Wasserhaushalt der polyploiden Pflanzen. Eine Reihe der oben erwähnten anatomischen Veränderungen, wie die Verkleinerung der relativen Oberfläche der Zellen infolge der Vergrößerung des Zellvolumens und der Herabsetzung des Längenbreitenindex der polyploiden Zellen, wie die Verringerung des Interzellularraumes, die Herabsetzung der Zahl der Spaltöffnungen und die Zunahme der Blattdicke muß zu einer Ver-

minderung der Transpiration führen, wie sie von GYÖRFFY (1941) und von SCHWANITZ (1949) auch tatsächlich beobachtet werden konnte. Die Herabsetzung der Transpiration führt dazu, daß der Wassergehalt tetraploider Pflanzen und Organe höher bleibt als der entsprechende diploider Formen, weil der Wasserverlust der Pflanze durch die Transpiration bei den Tetraploiden relativ geringer ist als bei den Diploiden. Dies zeigte sich sowohl darin, daß die Differenz im Wassergehalt der Pflanzen, die wir bei der Bestimmung des Wassergehaltes einmal am Morgen und zum anderen am späten Nachmittag erhielten, bei den Diploiden stets größer ist als bei den Tetraploiden. Dies zeigt sich ferner darin, daß das Sättigungsdefizit, das heißt die Menge Wasser, die der Pflanze bis zur völligen Wassersättigung fehlt, bei Diploiden stets beträchtlich höher ist als bei Tetraploiden. Die Herabsetzung der Transpirationsintensität führt auch zu einer Erhöhung der Welkungsresistenz: eine gleich lang andauernde und gleich intensive Welkung schädigte die diploiden Pflanzen beträchtlich stärker als die entsprechenden tetraploiden.

Wir dürfen somit wohl die Verkleinerung der Transpirationsrate bei den Polyploiden als die entscheidende Ursache für den höheren Wassergehalt ansehen, durch den sich polyploide Pflanzen und Gewebe in der Regel auszeichnen. Dieser erhöhte Wassergehalt der polyploiden Zellen und Gewebe dürfte seinerseits wiederum zu der Herabsetzung der osmotischen Werte führen, die offenbar für die Mehrzahl der polyploiden Pflanzen typisch ist (BECKER 1931, FABERGÉ 1936, SCHLÖSSER 1936, HESSE 1938, GREIS 1940, GYÖRFFY 1941). Das Absinken der osmotischen Werte wiederum macht die verminderte Frostresistenz zahlreicher polyploider Formen verständlich (GATES 1915, SCHLÖSSER 1936, HEILBORN 1941, FRANSEN 1941, MÜNTZING u. PRAKKE 1940, SCHRÖCK 1944, LEVAN 1945, SCHWANITZ 1949). Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß in anderen Fällen eine erhöhte Winterhärte der Polyploiden festgestellt werden konnte (NISHIYAMA 1934, KOSTOFF 1938, GLOTOV 1940, KASPARYAN 1940, TAYLOR 1942, SCHRÖCK 1944).

Dieses unterschiedliche Verhalten der einzelnen Arten kann sehr verschiedene Ursachen haben. Einmal können, wie wir oben am Beispiel der Blattbehaarung gezeigt haben, die gleichen Veränderungen des morphologischen und physiologischen Systems der Pflanze sehr verschiedene, ja entgegengesetzte Folgen haben, wenn dieses System bei den verschiedenen Arten von vornherein irgendwelche Verschiedenheiten aufweist. Es hat sich ferner herausgestellt, daß auch bei ursprünglich weniger frostresistenten Formen durch natürliche Selektion allmählich Typen ausgelesen werden, deren Genotypus so ausbalanciert ist, daß sie ohne Verlust ihrer Gigasmerkmale eine erhöhte Frostresistenz besitzen (LEVAN 1945).

Weiterhin ist ja auch bei frisch hergestellten Polyploiden das Ausmaß, in dem die Absenkung der osmotischen Werte erfolgt, recht verschieden, bei *Vinca rosea* z. B. ist diese sehr stark, bei *Petunia violacea* sehr gering (TAYLOR 1942). Bei den verschiedenen polyploiden Arten von *Rumex* subgen. *Acetosella* steigen sowohl die Zellgröße wie auch die osmotischen Werte proportional mit der Chromosomenzahl an, und entsprechend nimmt auch die Anpassungsfähigkeit der Arten an die klimatischen Verhältnisse des

hohen Nordens zu (LÖVE 1942). Schließlich sei noch auf Untersuchungen von GYÖRFFY (1941) hingewiesen, der bei Untersuchung einer ganzen Reihe polyploider Pflanzen feststellen konnte, daß die osmotischen Werte der 4n-Pflanzen wohl an und für sich niedriger sind als die der entsprechenden 2n-Formen, daß die Polyploiden andererseits aber auch in ihren osmotischen Werten viel variabler sind als die Diploiden, so daß bei entsprechenden Kulturbedingungen die osmotischen Werte der Polyploiden die der Diploiden übertreffen können.

Alle diese angeführten Beispiele zeigen, daß es sehr wohl möglich ist, daß bei den Polyploiden Pflanzen auftreten, die einen typischen Gigaswuchs mit osmotischen Werten vereinigen, die denen der dazu gehörigen diploiden Formen gleichkommen oder diese sogar übertreffen. Der Gigaswuchs führt aber, wie wir oben gesehen haben, zu einer Verringerung der Transpiration. Frostschäden treten bei Pflanzen aber nicht nur durch Unterschreitung der kritischen Temperatur ein, sondern weit häufiger dadurch, daß die Pflanze bei niedrigeren Temperaturen durch stärkere Luftbewegung größere Mengen Wasser verliert, die sie infolge der tiefen Bodentemperatur nicht ersetzen kann, so daß das Gewebe infolge dieses starken Wasserverlustes abstirbt. In diesem Falle werden verständlicherweise die stärker transpirierenden Diploiden schneller und härter geschädigt als die langsamere ihr Wasser abgebenden Polyploiden. Es ist unter diesen Umständen zu erwarten, daß die Polyploiden den Diploiden in Hinblick auf die Kälteresistenz und Anpassungsfähigkeit an Standorte, die häufig tiefen Temperaturen ausgesetzt sind, bereits dann überlegen sind, wenn ihre osmotischen Werte ebenso hoch liegen wie die der entsprechenden Diploiden. Die angeführten Tatsachen und Erwägungen machen es verständlich, daß, obgleich bei vielen frisch hergestellten Polyploiden die osmotischen Werte und damit auch die Frostresistenz herabgesetzt sind, die Zahl der polyploiden Arten und Rassen nach Norden zunimmt (TISCHLER 1935, LÖVE und LÖVE 1949).

Die Zahl der Polyploiden ist aber auch in Gegenden mit einem ganz entgegengesetzt extremen Klima bedeutend gesteigert. Wir finden ein Vorherrschen polyploider Formen in extrem trockenen und heißen Gegenden (HAGERUP 1931, ROHWEDER 1936, 1937). Die verminderte Wasserabgabe der Polyploiden macht diese resistenter gegenüber ariden Klimaverhältnissen (GYÖRFFY 1941, SMITH 1946, LEVAN 1946, BRÜCKNER unveröffentlicht, nach persönlicher Mitteilung). Auch in diesem Falle dürfte also die gleiche physiologische Veränderung, die Herabsetzung der Transpirationsrate, entsprechend der Konstitution der betreffenden Pflanze bzw. entsprechend der Veränderung anderer physiologischer Komponenten, dazu geführt haben, daß die polyploiden Formen in zwei völlig verschiedenartigen, ja ökologisch ganz entgegengesetzten Florenbezirken den Diploiden überlegen sind.

Es kann hier nicht auf die einzelnen Ausnahmen von dieser Regel eingegangen werden, und es ist auch nicht möglich, alle die einzelnen Fälle, in denen polyploide Rassen einen ökologisch anderen Standort einnehmen als die Diploiden, eingehend zu behandeln. Wir können auch hier nur wieder darauf hinweisen, daß die gleiche Veränderung im Bau und im Stoffwechsel bei verschiedener Konstitution der Pflanze

sehr verschiedenartige Abänderungen des physiologischen Verhaltens und auch der ökologischen Anpassungsfähigkeit zur Folge haben. Wir müssen aber auch betonen, daß nach Feststellungen verschiedener Autoren (SCHIEMANN 1935, THOMPSON u. KOSAR 1939, GYÖRFFY 1941, SIMMONDS 1948 u. a.) die Variabilität und damit auch die Anpassungsfähigkeit der Polyploiden größer ist als die der Diploiden.

Die oben erwähnte Herabsetzung der Atmungsintensität bei den polyploiden Pflanzen muß auch zur Verlangsamung zahlreicher wichtiger Lebensvorgänge führen. In Versuchen, die wir gemeinsam mit unseren Mitarbeitern HAHN und PIRSON durchführten, konnten wir z. B. feststellen, daß die Plasmaströmung in den Rachenhaaren tetraploider *Digitalis*blüten deutlich langsamer verläuft als in den Haaren diploider Pflanzen. Auch die Wiederherstellung der gleichmäßigen Verteilung der Chloroplasten über die Zelle nach Zentrifugieren von diploiden und tetraploiden Blättern von *Kalanchoe verticillata* geht bei den Diploiden eindeutig schneller vor sich als bei den Tetraploiden. Ebenso sprechen die schnellere Bewurzelung von Stecklingen diploider Pflanzen (SMITH 1946, SCHWANITZ 1948) sowie das Nachlassen der seimonastischen und der photonastischen Sensibilität bei Tetraploiden von *Mimosa pudica* (NEGODI 1941) dafür, daß durch die Polyploidie die Reaktionsfähigkeit und die Reaktionsgeschwindigkeit der Pflanze vermindert wird. Die Zellteilung verläuft bei einigen Polyploiden gleichfalls langsamer (DÖRRIES-RÜGER 1929, KOSTOFF 1940). TSCHERMAK (1942) konnte allerdings bei polyploiden *Oedogonien* keine Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit im Vergleich zu den Ausgangsformen beobachten. Das Wachstum der Pollenschläuche ist bei polyploiden Formen stets langsamer (RANDOLPH 1935, CRANE and THOMAS 1939, RAPTOPOULOS 1940, SCHWANITZ 1942, GREEN 1946). Bei *Allomyces Kniepii* (SÖRGEL 1936) nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit der Hyphen proportional mit der Genomerhöhung ab. Interessant ist in diesem Falle, daß die mutative Genomerhöhung doppelt so stark auf die Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit einwirkt wie die normale Genomerhöhung beim Übergang vom Gametophyten zum Sporophyten (SÖRGEL 1936). Bei höheren Pflanzen ist eine Verlangsamung des Wachstums und eine Verlängerung der Entwicklungszeit von der Keimung bis zur Blüte bzw. bis zur Frucht- und Samenreife so häufig beobachtet worden, daß man sie eigentlich als Regel bezeichnen kann. Nicht selten finden wir allerdings die Erscheinung, daß polyploide Pflanzen in den ersten Wachstumsstadien eine bedeutend üppigere Entwicklung zeigen als die diploiden. Es ist dies eine Folge der größeren Samen der Polyploiden, durch die diesen zu Anfang der Entwicklung eine größere Menge an Reservestoffen zur Verfügung steht. Im Laufe der weiteren Entwicklung pflegt sich dieser Vorsprung der Polyploiden dann jedoch auszugleichen, und es tritt dann die Tendenz zu einem langsameren Wachstum häufig klar zutage.

Die längere Entwicklung vom Aufgang bis zur Blüte, durch die den Pflanzen die Zeit, die ihnen zur Assimilation zur Verfügung steht, u. U. recht beträchtlich verlängert wird, mag mit einer der Ursachen sein, die dazu führen, daß bei verschiedenen Polyploiden — vor allem bei den alten poly-

ploiden Nutzpflanzen — der Ertrag gegenüber den Diploiden beträchtlich erhöht ist.

Ein besonders stark verbreitetes Charakteristikum polyploider Pflanzen ist die Herabsetzung der Fertilität. Polyploide Pflanzen haben in der Regel eine sehr viel geringere Samenproduktion als die entsprechenden diploiden Ausgangspflanzen. Diese Fertilitätsminderung wird in der Regel auf Störungen der Meiosis zurückgeführt, die bei Polyploiden infolge der Bildung von Multivalenten sehr häufig auftreten. F. SCHWANITZ (1949) und F. und H. SCHWANITZ (1950) haben darauf hingewiesen, daß diese Fertilitätsstörungen primär auf eine Herabsetzung der Sexualität bei den polyploiden Pflanzen zurückgeht. Diese ist ihrerseits wieder durch die Verlangsamung des gesamten Stoffwechsels zu erklären, die, wie wir oben gesehen haben, eine Folge des vergrößerten Zellvolumens ist.

Es gibt eine Fülle von Einzeltatsachen, die eindeutig zeigen, daß die Herabsetzung der Fertilität bei polyploiden Pflanzen primär auf Veränderungen im Stoffwechsel der Polyploiden beruht, in erster Linie also ernährungsphysiologisch bedingt ist. Hierzu gehört einmal die Verzögerung des Blühbeginns bei den Polyploiden, die wir bei vielen Arten beobachten können und die nicht selten mit einer sehr viel längeren Blühdauer gekoppelt ist (TUPPER u. BARTLETT 1916, SIMONET 1938, FRANDSEN 1939, NOGATI, OKUMA u. OKA 1939, GREIS 1940, LEVAN 1942, KUHK 1943, BEACHELL u. JONES 1945, HUNTER 1945, SMITH 1946, BANNAN 1947, 1948, KERNS u. COLLINS 1947, PORTER u. WEISS 1948, FROESCHEL u. CLAEYS 1949, OOMEN 1949).

Ferner muß hier die Herabsetzung der Zahl der Schosser je Pflanze erwähnt werden, die z. B. bei tetraploider Gerste von 8,1 auf 4,25 (FREISLEBEN 1942), bei *Melissa officinalis* von 39 auf 21, bei *Erigeron mesograndis* von 22 auf 12, bei *Digitalis purpurea* von 4 auf 2, bei *Allium Schoenoprasum* von 5,9 auf 2,8 und bei *Salvia sclarea* von 4,4 auf 2,7 verringert ist (F. u. H. SCHWANITZ 1950). Die Zahl der Blüten je Blütenstand oder je Blütensproß ist häufig vermindert: so bei *Datura tatula* (RUDORF u. SCHWARZE 1951), bei Gerste (KARPECHENKO 1938, FREISLEBEN 1942) und bei Roggen (MÜNTZING 1951), bei *Taraxacum kok-saghyz* (BANNAN 1947, 1948) und *Panicum miliaceum* (ARENKOVA 1940). Bei anderen Pflanzen findet man häufig ein starkes Abfallen der Blütenknospen vor dem Aufblühen, so bei tetraploidem *Solanum tuberosum* (STELZNER 1941), bei oktaploider *Coffea arabica* (KING 1947) und bei tetraploider *Lathyrus tuberosus* (SCHWANITZ u. SCHWANITZ 1950). Die Blüten polyploider Pflanzen sind gelegentlich klein (HARTMAIR 1943, KING 1947) und teils verkümmert und teils in vegetative Sprosse umgewandelt (SCHWANITZ u. SCHWANITZ 1950), die Zahl der Antheren und die Zahl der Pollenkörner in den Antheren ist verringert (SCHWANITZ u. SCHWANITZ 1950), bei einigen Formen werden normale Antheren kaum noch gebildet (BEASLEY 1940, GREIS 1940). Alle diese Veränderungen, die bei polyploiden Pflanzen beobachtet werden konnten, lassen sich in keiner Weise durch die Störungen im Ablauf der Meiosis und die damit verbundene Steigerung der Zahl von abortierten bzw. weniger vitalen Gonen erklären. Uns scheint, wie wir bereits in früheren Veröffentlichungen (SCHWANITZ 1949, SCHWANITZ u. SCHWANITZ 1950) ausgeführt haben, daß alle diese Erscheinungen darauf hindeuten, daß

die für die Polyploidie charakteristische Verlangsamung der gesamten Lebensvorgänge dazu führt, daß infolge des trägeren Stofftransportes die Blütenregion bei den Polyploiden nicht genügend mit organischen Nährstoffen versorgt ist. Dadurch werden teils weniger Blütenstände und Blüten angelegt, oder aber die Blüten degenerieren oder werden mißbildet, die Zahl der Antheren und der Fruchtblätter wird vermindert oder endlich die Blütenknospen fallen in unentwickeltem Zustand ab. Es ist ferner zu bedenken, daß bei polyploiden Pflanzen die Blüten und Samen in der Regel beträchtlich größer sind als bei diploiden. Zu ihrem Aufbau wird demgemäß auch eine größere Menge organischer Substanz verbraucht, und damit wird die Nährstoffversorgung der einzelnen Blüten noch ungünstiger und die Konkurrenz um die wenigen Nährstoffe noch schärfer. Dies muß dazu führen, daß auch die gebildeten Gonen weniger gut ernährt sind — haploider Pollen hat in der Tat einen höheren osmotischen Wert als diploider Pollen (GREEN 1946) — und daß die gebildeten Zygoten infolge des Mangels an organischen Nährstoffen größtenteils absterben. Wenn bei tetraploider Gerste die Karyopsen, die überhaupt zur Entwicklung kommen, vorwiegend am Basalende der Ähre sitzen (GREIS 1940), so kann dies u. E. nur so erklärt werden, daß durch das Trägerwerden der Stoffleitung nur ungenügende Mengen organischer Substanz in die Ähre gelangen. Die Mengen reichen gerade aus, um die an der Basis der Ähre sitzenden Ährchen noch leidlich mit den nötigen Nähr- und Baustoffen zu versorgen. Von der in die Ähre gelangenden unzureichenden Menge an Nährstoffen wird nun ein so hoher Prozentsatz in die unteren Ährchen abgeleitet, daß die weiter apikalwärts liegenden Ährchen unzureichend ernährt werden und die Karyopsen in ihnen bereits auf frühen Entwicklungsstadien absterben. Für die Richtigkeit dieser Vorstellungen sprechen auch verschiedene Beobachtungen über den Zuckergehalt in verschiedenen Organen der Pflanze. KOSTOFF (1947) fand, daß die Stengel reifer Hirsepflanzen bei den Tetraploiden sehr viel mehr Zucker enthalten als bei den Diploiden. Tetraploide Gerste hat trotz geringerer Assimilationsleistung (—5—10%) in ihren Blättern einen wesentlich höheren Gesamtzuckergehalt (+35%) als diploide Pflanzen (EKDAHL 1944). Auch bei *Lobium perenne* haben die Tetraploiden in den Blättern einen höheren Zuckergehalt als die Diploiden (SULLIVAN u. MYERS 1939). Es hat sich herausgestellt, daß auch andere Organe, die ihre Nährstoffe von den Blättern erhalten, wie Rhizome und Wurzeln, bei den Polyploiden kleiner sind und einen geringeren Stärke- oder Zuckergehalt haben (STELZNER 1941, ABEGG 1942, LEVAN 1943). Auch hier führt die verlangsamte Leitung der Nährstoffe zu einer schlechteren Entwicklung und zu einem verminderten Nährstoffgehalt dieser der Speicherung der Reservestoffe dienenden Organe. Die Entwicklung und die chemische Zusammensetzung der Samen und der Früchte polyploider Pflanzen muß in diesem Zusammenhang ebenfalls erwähnt werden. Polyploide Samen besitzen nicht selten eine gerunzelte Oberfläche, ein Zeichen dafür, daß sie während der Reifung nicht genügend Reservestoffe aufnehmen konnten. Ferner ist im Vergleich zu den diploiden Samen ihr Kohlenhydrat- oder Ölgehalt in der Regel gesenkt, der Eiweißgehalt da-

gegen erhöht. Dagegen ist der Kohlenhydratgehalt der Früchte selbst bei den Polyploiden häufig erhöht — bei *Cucurbita maxima* und *C. pepo* ist der Trockensubstanzgehalt des Fruchtfleisches bei den 4n-Formen etwa doppelt so hoch wie bei den 2n-Pflanzen —. Infolge der schlechteren Ernährung ist der Samenansatz der polyploiden Blüten sehr viel schlechter als der der diploiden. Die wenigen Samen nun vermögen die organischen Nährstoffe, die den tetraploiden Früchten mit der durch die trägere Stoffleitung bedingten Verspätung zugeführt werden, nur zu einem kleinen Teil aufzunehmen. Ein beträchtlicher Teil dieser Stoffe bleibt im Fruchtfleisch zurück und trägt dazu bei, dessen Nährstoffgehalt zu erhöhen.

Daß die verminderte Blütenproduktion vieler Polyploider tatsächlich nur eine Folge der langsameren Zuführung der für die Blütenbildung und den Fruchtansatz notwendigen organischen Substanzen ist, geht auch aus Untersuchungen von SCHWANITZ (1949) hervor. Die Analyse des Blühverlaufs bei diploiden und tetraploiden Stämmen verschiedener Arten ergab nämlich, daß bei Arten mit kurzer Blühperiode, wie beim gelben Senf und roten Fingerhut, die Tetraploiden stets weniger Blüten hervorbrachten als die Diploiden. Je länger jedoch die Blütezeit der betreffenden Art war, umso mehr glich sich die Blütenproduktion der beiden Valenzstufen an. In diesen Fällen produzierten die Diploiden wohl anfänglich beträchtlich mehr Blüten als die Tetraploiden. Sie erschöpften ihren Vorrat an organischen Nährstoffen aber auch sehr viel schneller. Bei den Tetraploiden war die Zahl der gebildeten und zur Entfaltung kommenden Blüten infolge der langsameren Zuführung der Nährstoffe zunächst niedriger. In einer Zeit, in der die Diploiden bereits erschöpft sind, haben die Tetraploiden jedoch noch so viel Reservestoffe zur Verfügung, daß sie noch eine recht große Zahl von Blüten entwickeln können. Bei derartigen Formen (*Cichorium intybus*) ist dann letzten Endes die Blütenproduktion in beiden Valenzstufen die gleiche, verschieden ist nur die Form der Blühkurve.

Neuere Untersuchungen (SCHWANITZ 1952) ergaben, daß es sogar Pflanzen gibt, bei denen die Zahl der in einer Blühperiode von der Pflanze hervorgebrachten Blüten bei den Tetraploiden doppelt so groß ist wie bei den Diploiden. Die Ursache liegt hier offenbar in dem morphologischen Aufbau der Pflanze begründet: in beiden untersuchten Fällen, bei *Malva silvestris* wie bei *Eschscholtzia californica*, haben wir Blütenstände, die nicht weit über der vegetativen Masse der Pflanze liegen, die Blüten entspringen vielmehr einzeln den Achseln der beträchtlich vergrößerten Blätter. Der Weg der Assimilate von der Stelle der Erzeugung bis zur Stelle des Verbrauchs ist hier außerordentlich kurz, die Verlangsamung der Stoffleitung kann damit nicht sehr wirksam werden, und die Folge ist die starke Erhöhung der Blütenzahl. Auch hier haben wir also wieder ein typisches Beispiel dafür, wie sehr die Reaktion der Pflanze auf die Vermehrung der Chromosomenmasse durch die innere und äußere Konstitution der betreffenden Form bestimmt wird.

Ist nun tatsächlich, wie wir annehmen, die Zunahme des Zellvolumens die Ursache für die Sexualitätsverminderung, so muß jede Verminderung der Zellgröße bei den Polyploiden zu einer Steigerung der Sexualität

führen. Dies ist tatsächlich der Fall. Wie schon oben erwähnt, fand F. VON WETTSTEIN (1938) bei einem bivalenten *Bryum caespitium* eine Form, bei der die Zellgröße allmählich bis auf das Volumen der Ausgangsform zurückging. Diese Verkleinerung des Zellvolumens war begleitet von völliger Sterilität bis zu normaler Fruchtbarkeit. Auch bei Senf und Rüben (SCHWANITZ 1948) ergab die Untersuchung fertilerer tetraploider Stämme, daß die Zellgröße gegenüber den normalen Tetraploiden verringert war. Bei den auto- und allopolyploiden Moosreihen F. v. WETTSTEINS zeigte sich ebenfalls diese Beziehung zwischen Zellgröße und Sexualität. Wie wir oben erwähnt haben, ist hier der Zellvergrößerungsindex bei den Allopolyploiden kleiner als bei den Autopolyploiden. Entsprechend sind hier aber auch die allopolyploiden Formen noch in höheren Valenzstufen zur Bildung fruchtbarer Sexualorgane befähigt als die autopolyploiden. Es mag in diesem Zusammenhang ferner noch erwähnt werden, daß die diploiden *Galeopsis*-arten *G. pubescens* und *G. speciosa* durch künstlich induzierte Polyploidie in ihrer Fertilität nur wenig geschwächt werden, während die polyploiden Arten *G. tetrahit* und *G. bifida* durch die Verdoppelung ihrer Chromosomenzahl schwere Fertilitätsstörungen erleiden (MÜNTZING 1941). Auch die Tatsache, daß die alten amphidiploiden *Nicotiana*-arten kleinere Zellen besitzen, als man angesichts ihrer Polyploidiestufe erwarten dürfte (KOSTOFF, GORBATSCHJEVA u. DIMITROFF 1943), läßt vermuten, daß eine Herabregulierung der Zellgröße auch hier der Vorgang gewesen ist, der zur Wiedergewinnung einer hohen Vitalität geführt hat und damit zur Fähigkeit, sich im Daseinskampf in der freien Natur zu erhalten.

Die Verlangsamung der Stoffleitung bei den Polyploiden erklärt nicht nur deren verminderte Sexualität, sie vermag uns auch ein anderes, für die Polyploidie charakteristisches Phänomen verständlich zu machen. Wie von MÜNTZING (1936), STEBBINS (1938) und FAGERLIND (1944) dargelegt wurde, kommen unter den Polyploiden in der Natur mehr ausdauernde als einjährige Pflanzen vor. Diese Erscheinung mag zu einem Teil darauf beruhen, daß bei ausdauernden Arten neu entstehende polyploide Formen leichter erhalten bleiben als bei Anuellen. Andererseits aber scheint bei einer Reihe von Pflanzen die Verdoppelung der Chromosomenzahl unmittelbar den Übergang von der Einjährigkeit zum Perennieren hervorgerufen zu haben (DE VRIES 1906, GATES 1913, 1915, RANDOLPH 1931, MANTON 1935, LINDSTRÖM 1936, MÜNTZING 1936, HAGERUP 1939, LEVAN u. OLSSON 1943, SCHWANITZ 1949, 1950). Wir dürfen aus den uns heute bereits vorliegenden Versuchen und Beobachtungen den Schluß ziehen, daß die Verdoppelung der Chromosomen bei geeigneten Objekten in der Tat dazu führen kann, daß einjährige Pflanzen in perennierende umgewandelt werden. Diese grundlegende Veränderung im Lebensrhythmus der Pflanze läßt sich nun ohne weiteres ebenfalls auf die Verlangsamung des Stoffwechsels und der Stoffleitung zurückführen. Während bei diploiden Anuellen bei der Blüte alle verfügbaren Reserven von der Pflanze mobilisiert, dem reproduktiven Teil der Pflanze zugeführt und dort für die Blüten- und Samenbildung verwendet werden, so daß die vegetativen Teile der Pflanze sich stark erschöpfen und schließlich ab-

sterben, kann die Verlangsamung des Stoffwechsels und der Stoffleitung bei den Polyploiden sehr leicht dazu führen, daß beim Blühen in den Wurzeln, im Sproß und in den Stengeln genügend Reservestoffe zurückbleiben, die es der Pflanze ermöglichen, nach Abschluß der Blüten am Leben zu bleiben. Wie wir bereits früher betonten, ist es selbstverständlich, daß dieser Übergang von der Einjährigkeit zum Perennieren nicht bei jeder annualen Form bei Verdoppelung des Chromosomensatzes eintritt, sondern daß er nur dort sich manifestieren kann, wo die entsprechenden genetisch-physiologischen Voraussetzungen gegeben sind, also etwa bei solchen Pflanzen, bei denen die Ableitung der organischen Nährstoffe aus den Blättern, Wurzeln und Stengeln in die Blüten sich nicht allzu rasch vollzieht.

Es sei schließlich noch erwähnt, daß auch das oben angeführte langsamere Wachstum der Polyploiden wenigstens zum Teil auf die Verlangsamung der ganzen Lebensvorgänge, insbesondere der Stoffleitung zurückgeführt werden kann.

Phylogenie.

Durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl wird in verschiedenen Fällen eine Sterilitätsbarriere zwischen den diploiden Ausgangsformen und den von ihnen abgeleiteten Polyploiden errichtet. Teils ist eine Kreuzung zwischen den verschiedenen Valenzstufen überhaupt nicht möglich, teils ist sie schwierig und erbringt nur einen geringen Samenansatz. Häufig ist die Kreuzung nur in einer Richtung möglich, in der Regel gelingt sie besser, wenn die polyploide Form als Mutter verwendet wird. Nur selten, so bei Rüben, erhalten wir bei Kreuzung zwischen Diploiden und Tetraploiden und reziprok einen guten Samenansatz. SCHLÖSSER (1940) führt diese Kreuzungsschwierigkeiten auf die Unterschiede zurück, die Pflanzen verschiedener Valenz im osmotischen Wert zeigen, und es gelang ihm tatsächlich, durch Abänderung der osmotischen Werte mit Hilfe von Trocken- und Feuchtkultur diese Kreuzungsschwierigkeiten zu beheben. Andererseits wird angenommen, daß Störungen des normalen Chromosomenverhältnisses 2:3:2 von Embryo:Endosperm:mütterlichem Gewebe sowie Abweichungen von dem Verhältnis 2:1 zwischen Griffelgewebe und Gametophyt zu Entwicklungsstörungen führen können, die zu schlechter Entwicklung oder gar zum Absterben des Embryos führen müssen (LEHMANN 1936, HOWARD 1939).

Auch dort, wo bei Kreuzung von Diploiden und Polyploiden ein weitgehend normaler Samenansatz erfolgt, sind die entstehenden Bastardpflanzen in der Regel steril — nur Hochpolyploide verhalten sich anders —, so daß auch in diesem Falle eine starke Sterilitätsbarriere zwischen den Diploiden und den von ihnen abgeleiteten Formen gebildet wird. Eine solche Sterilitätsbarriere aber führt zu einer genetischen Isolierung dieser Formen voneinander, die zur Folge haben kann, daß in den verschiedenen Valenzstufen ganz verschiedenartige Mutanten sich anhäufen, und daß damit die Verdoppelung oder Vervielfachung des Chromosomensatzes der Anfangspunkt einer getrennten phylogenetischen Entwicklung werden kann.

Auch die Änderung der ökologischen Anpassungsfähigkeit infolge der Polyploidie, die von uns oben erwähnt wurde, ist vom Gesichtspunkt der Evolution

aus von großer Bedeutung, erlaubt sie doch den betreffenden Formen das Eindringen in Klimagebiete und Standorte, die den diploiden Formen der gleichen Art verschlossen sind. Sie ist wohl auch die Ursache der bekannten Erscheinung, daß in der Natur polyploide Sippen einer Art ein wesentlich weiteres Verbreitungsgebiet innehaben als die Diploiden, daß sie also im Daseinskampf erfolgreicher sind als diese.

Daß durch die Allopolyploidie neue Arten mit ganz neuen morphologischen und physiologischen Eigenschaften entstehen, ist zu bekannt, als daß hier noch weiter darauf eingegangen werden müßte. Es sei hier aber doch noch kurz erwähnt, daß auch durch die Autopolyploidie nicht nur Änderungen quantitativer sondern auch solche qualitativer Art ausgelöst werden können (PRATASSENJA 1938, RESENDE 1948).

Es muß hier schließlich noch auf das Problem der sogenannten „alten Polyploiden“ eingegangen werden. Die Tatsache, daß die Mehrzahl der experimentell neu hergestellten Polyploiden zahlreiche Gigasmerkmale aufweist, die in der Regel mit einem Abfall der Leistungsfähigkeit und der Vitalität verbunden sind, und daß andererseits die Polyploiden in der Natur sich im Daseinskampf zu behaupten vermögen, ja daß sie zum Teil sogar eine erhöhte Lebenskraft zeigen, hat offenbar bei einer Reihe von Forschern den Eindruck hervorgerufen, als bestände ein grundsätzlicher Unterschied zwischen den frisch entstandenen polyploiden Formen und den „alten“ polyploiden Nutzpflanzen und den polyploiden Wildformen.

Es verhält sich nun zweifellos so, daß polyploide Wildformen nicht selten keinen oder doch einen geringeren Gigascharakter aufweisen als neu hergestellte Polyploide (F. v. WETTSTEIN 1937, v. WOESS 1941, KOSTOFF, GORBATSCHJEVA u. DIMITROFF 1943). Dies ist jedoch keineswegs immer der Fall, ja vielleicht nicht einmal die Regel. So zeigt sich bei *Sedum pulchellum*, daß die natürlichen autopolyploiden Rassen mit steigender Valenz auch entsprechend vergrößerte Zellvolumina haben, und trotz dieses Gigasmerkmals sind die Hexaploiden im Konkurrenzkampf erfolgreicher als die Tetraploiden, die ihrerseits wieder die Diploiden in der Vitalität übertreffen (SMITH 1943). Bei *Sedum ternatum* (BALDWIN 1936) und bei *Agropyrum spicatum* haben die in der Natur vorkommenden Tetraploiden einen typischen Gigaswuchs, und auch bei *Lephrolepis exaltata* steigt mit der Chromosomenzahl der Gigascharakter der betreffenden Rassen. Bei *Rumex subg. Lappathum* zeigen die Arten mit Ausnahme von *R. domesticus* und *R. cordifolius* mit steigender Valenz auch zunehmende Zellgröße (TAKENAKA 1941). Die polyploiden Formen von *Capsella* sind gleichzeitig üppiger und anpassungsfähiger. Für *Oedogonium* konnte TSCHERMAK (1943) nachweisen, daß die natürlichen und die künstlichen Polyploiden die gleichen Eigenarten zeigen. Polyploide *Tulipa*-Arten zeigen geringere Fertilität als die diploiden Arten dieser Gattung (HALL 1937), und endlich zeigte sich, daß bei *Polygonatum biflorum* ($2n = 20$) das Einsetzen der Mitose im Pollenschlauch schneller erfolgt als bei *P. canaliculatum* ($2n = 40$), und daß bei der diploiden Art auch Blüte und Samenreife früher eintritt (ERGSTI 1942).

Auch bei unseren polyploiden Kulturpflanzen finden wir eine enge Beziehung zwischen Chromosomenzahl und Gigascharakter. So steigt die Zellgröße beim

Weizen analog der Valenzstufe (SPASOJEVIC 1942), und entsprechend nimmt auch die Größe der Pflanzenorgane zu (Abb. 6). Die diploiden Kirschen zeigen eine bessere Keimfähigkeit der Pollen als die tetraploiden (RAPTOPOULOS 1940), die oktoploiden Erdbeerarten zeigen gegenüber den diploiden ganz typische Gigaseigenschaften (SCHIEMANN 1935), und schließlich ist der Fruchtertrag der diploiden *Prunus cerasifera* höher als derjenige der von ihr abgeleiteten allopolyploiden *P. domestica* (SCHMIDT 1940). Gigascharakter läßt sich somit bei „alten“ Polyploiden in der Natur und bei alten polyploiden Kulturpflanzen ebenso finden wie bei den neu hergestellten polyploiden Formen. Das heißt also, daß polyploide Pflanzen mit Gigascharakter sowohl eine hohe Leistungsfähigkeit als Kulturformen besitzen wie auch den Erfordernissen des Daseinskampfes in der Natur völlig gewachsen sein können.

Wir sind der Meinung, daß verschiedene dieser „alten Polyploiden“ von vornherein die hohe Leistungsfähigkeit besessen haben, die sie heute auszeichnet. Das schönste Beispiel hierfür ist die um 1870 herum aus der Kreuzung zweier anderer Arten in England spontan entstandene allopolyploide Art *Spartina Townsendii*, die sofort nach ihrer Entstehung eine so überlegene Vitalität zeigte, daß sie sich vom Ort ihrer Entstehung mit unerhörter Geschwindigkeit über die ganzen englischen Küsten ausbreitete, ja nach dem Kontinent hinübersprang und dort heute noch in starker Ausbreitung begriffen ist. Bezeichnend ist es, daß die Elternarten der neuentstandenen Art im Konkurrenzkampf weit unterlagen. Eine solche Überlegenheit neu entstandener polyploider Formen wird überall dort zutage treten, wo — wie wir oben immer wieder betont haben — die anatomisch-morphologische Struktur der Pflanze, bzw. deren physiologische Leistungsfähigkeit so beschaffen ist, daß die Verdoppelung des Chromosomensatzes und der damit verbundene Gigaswuchs keine nachteilige u. U. sogar eine fördernde Wirkung auf die Leistungsfähigkeit der Pflanze ausübt.

Es ist selbstverständlich, daß eine Verbesserung der Leistungsfähigkeit bei Pflanzen, bei denen der Genotypus so beschaffen ist, daß die Polyploidie zunächst eine Herabsetzung der Vitalität hervorruft, auch noch sekundär eintreten kann. Derartige Steigerungen der Lebenskraft und der Leistungsfähigkeit sind wiederholt nachgewiesen worden (F. v. WETTSTEIN 1937, SCHLÖSSER 1944, SCHWANITZ 1948, KUCKUCK u. LEVAN 1951), und MELCHERS (1946) hat in einem schönen Modellbeispiel gezeigt, wie eine solche Leistungssteigerung auf Grund von Umkombinationen im Genbestand erfolgen kann.

Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein müssen, klarzuliegen, welcher Art die genetischen und die entwicklungsphysiologischen Veränderungen sind, die zur Verbesserung der Leistungsfähigkeit von Polyploiden mit ursprünglich herabgesetzter Vitalität führen. Es wird sich dann herausstellen, ob die Reduktion des Zellvolumens der einzige Weg zur Steigerung der Leistungsfähigkeit ist oder ob auch durch erbliche Veränderung der Zellform, des anatomischen und morphologischen Aufbaus der Pflanze sowie bestimmter physiologischer Vorgänge, ganz gleich, ob sie nun auf der Basis von Genmutationen oder von Umkombinationen des vorhandenen Genbestandes

oder aber endlich durch erbliche Veränderung des Plasmons erfolgen, polyploide Formen mit erhöhter Vitalität erhalten werden können.

Diploide Gigasformen.

Die Erscheinung des Gigaswuchses ist nun keineswegs ausschließlich an die Polyploidie gebunden, vielmehr gibt es Formen, die gegenüber verwandten Arten und Rassen der gleichen Valenzstufe deutliche Gigasmerkmale zeigen. Vor allem zeigen Kulturpflanzen im Vergleich zu den Wildformen, von denen sie sich ableiten, Veränderungen in der Zellgröße, in der Organ- und Pflanzengröße, wie sie uns sonst nur beim Übergang von einer Valenzstufe in die nächst höhere geläufig sind. Als diploide Gigasformen sind seit längerer Zeit innerhalb der Species *Trifolium repens* die f. *hollandicum* und die f. *giganteum* bekannt, die sich gegenüber der Wildform var. *silvestris* durch beträchtliche Vergrößerung in allen Organen auszeichnen. FRIMMEL (1943) stellte an den Arten der Gattung *Lycopersicum* fest, daß hier hinsichtlich Zellgröße, Blatt-, Blüten- und Fruchtgröße und in der Größe und dem Bau der ganzen Pflanze eine diploide Gigasreihe vorliegt, die von der kleinzelligen Wildart *Lycopersicum pimpinellifolium* über die primitive Kulturform *S. racemigerum* mit bereits wesentlich vergrößerten Zellen und Früchten zu den großzelligen und großfrüchtigen Gigasformen von *L. esculentum*, unserer heutigen Kulturtomate, führt. SCHWANITZ (1951) zeigte bei vergleichenden Untersuchungen an einer Reihe von Wild- und Kulturformen, die der gleichen Art zugehörten und auch die gleiche Chromosomenzahl besaßen, daß hier die Wildformen stets kleinere — zum Teil sogar sehr viel kleinere — Zellen besaßen als die von ihnen abstammenden Nutzpflanzen.

Wenn es nun, wie von uns angenommen wird, in erster Linie die Vergrößerung des Zellvolumens ist, die bei den Polyploiden die typischen Veränderungen im Habitus wie im physiologischen Verhalten hervorruft, so müssen die diploiden Gigaspflanzen im morphologischen und physiologischen Verhalten eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Verhalten polyploider Gigasformen zeigen. Wenn unsere entwicklungsphysiologischen Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Zellgröße, Form und Leistung bei diploiden Gigaspflanzen auch noch im Anfangsstadium stehen, so sind wir doch bereits in der Lage, einige erste Aussagen über das Verhalten dieser Formen zu machen. Zunächst konnten wir feststellen, daß die Zellvergrößerung bei den diploiden Gigasformen die gleichen Veränderungen im Längenbreitenindex hervorruft wie die Zellvergrößerung bei den Polyploiden (Abb. 10). Untersuchungen von RÜDIGER bei *Lycopersicum*-Arten zeigten, daß auch hier eine enge Beziehung zwischen der Verkleinerung des Längenbreitenindex der Zellen und derjenigen der Organe vorliegt. Während die Spaltöffnungsgröße im allgemeinen bei den Gigasformen zunimmt, fällt die Zahl der Stomata je Flächeneinheit in ähnlicher Weise

ab wie bei den Polyploiden. Gemeinsam mit SCHENK durchgeführte Atmungsversuche zeigten bisher, daß die Atmungsintensität auch bei den diploiden Gigaspflanzen entgegengesetzt proportional zum Ansteigen des Zellvolumens absinkt. Die Wasseraufnahme bei der Keimung verläuft bei den großzelligen Diploiden träger als bei den entsprechenden kleinzelligen Formen, und umgekehrt ist der Ölabbau in den keimenden Samen bei den großzelligeren diploiden Gigasformen ebenso sehr gegenüber den kleinzelligeren Formen ver-

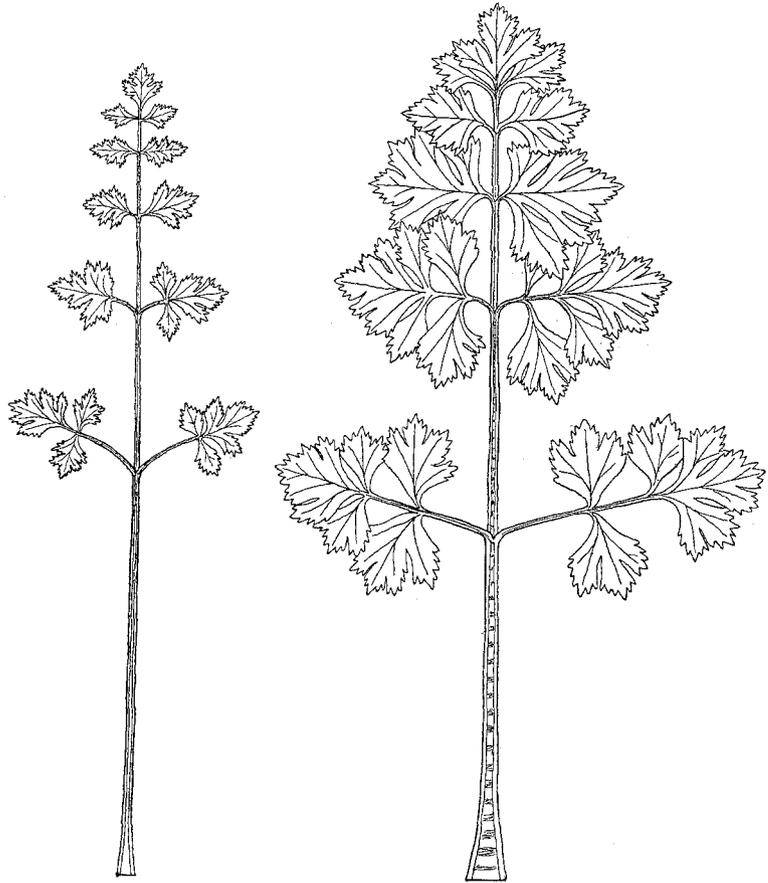


Abb. 10. Unterschiede in der Blattgröße und in der Blattform bei der Wildform (links) (*Apium graveolens* var. *silvestre*) und Kulturform (*A. graveolens* var. *rapaceum*) von Sellerie. $\frac{2}{5}$ verkleinert.

langsam, wie dies auch bei den polyploiden Pflanzen im Vergleich zu den diploiden der Fall ist (Abb. 11, 12). Soweit wir es bis jetzt überschauen können, ist auch ferner die Transpirationsrate bei den großzelligen diploiden Typen in einer ganz ähnlichen Weise herabgesetzt wie dies bei den Polyploiden der Fall ist. Die Vergrößerung der Organe (s. Abb. 13, 14 u. 15) ist ähnlich wie bei den Polyploiden begleitet von einer sehr beträchtlichen Verringerung der Organzahl. So ist die Blattzahl bei der Wildform *Apium graveolens* var. *silvestra* um das Mehrfache höher als bei der großblättrigen (Abb. 10) und großzelligen (Abb. 16) Kulturform. Aber auch hinsichtlich der Bestockung finden wir gerade beim Sellerie ähnliche Verhältnisse zwischen der kleinzelligen Wild- und der großzelligen Kulturform. Auch hier ist die Bestockung der kleinzelligen Form sehr viel stärker als die der Gigaspflanze.

Hinsichtlich der Sexualität konnten wir ebenfalls bereits einige Übereinstimmungen zwischen diploiden und polyploiden Gigaspflanzen beobachten. Wie wir bereits an anderer Stelle (SCHWANITZ 1951) berich-

teten, konnten wir bei einigen Pflanzen mit steigender Zellgröße auch eine Zunahme der Zahl der mißbildeten Pollenkörner feststellen. So betrug der Anteil mißbildeter Pollenkörner bei *Raphanus raphanistrum*

sind verhältnismäßig kleinzellig (Abb. 17), die Sorten, die zu der Gruppe der „macrospermae“ gehören — hierher zählen viele Ölleine des Mittelmeergebietes —

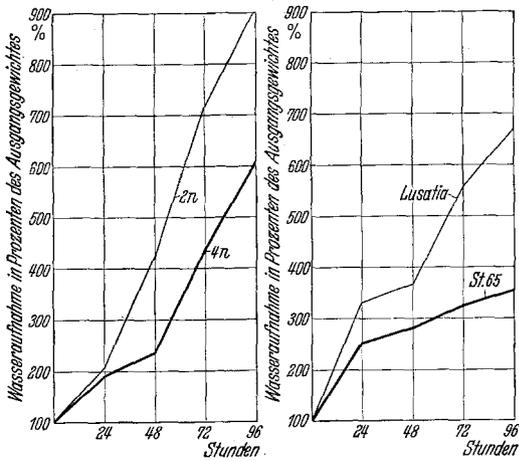


Abb. 11. Verlauf der Wasseraufnahme (in Prozenten der Ausgangsgewichte) bei diploiden und tetraploiden Samen von *Brassica rapa* var. *oleifera* (links) und von klein- (Lusatia) und großzelligigen (Stamm 65) Zuchtsorten von *Linum usitatissimum* (rechts).



Abb. 13. Ähre der kleinzelligen Wildform *Triticum dicoccoides* (2n=28, links) und der großzelligigen Kulturform *T. dicoccum* (2n=28, rechts).

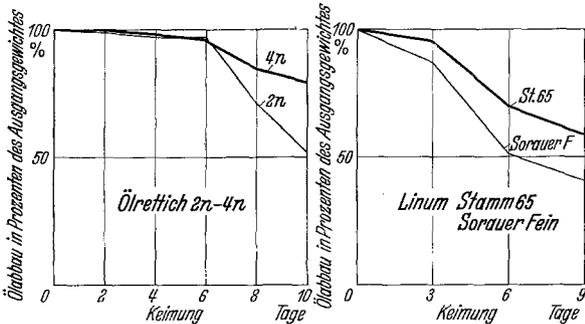


Abb. 12. Verlauf des Ölabbau in diploiden und tetraploiden Samen von *Raphanus sativus* var. *oleiferus* (links) und in den Samen klein- (Lusatia) und großzelliger (Stamm 65) Zuchtsorten von *Linum usitatissimum*. (Ölgehalt der ungekeimten Samen = 100 gesetzt).



Abb. 14. Fruchtgröße verschiedener *Lycopersicum*-Arten. Links oben die kleinzellige Wildart *L. pimpinellifolium*, links unten die primitive Kulturform *L. esculentum*, rechts die Kulturform *L. esculentum*. Vgl. dazu Abb. 15!

trum 3%, bei dem von ihm abgeleiteten *Raphanus sativus* var. *major* 26%, bei der Wildform von *Cichorium intybus* 5%, bei der Kulturform dagegen 19%. Sehr aufschlußreich sind hier auch die Verhältnisse beim Lein. Hier spielt, wie übrigens auch bei vielen

sind dagegen großzellig. Es hat sich nun gezeigt, daß mit steigender Zellgröße die Zahl der Samen je Kapsel abnimmt. So enthält der kleinsamige Sorauer Feinflachs im Durchschnitt 7—8 Samen je Kapsel, während die großzellige Ölleinsorte 65 durchschnittlich 5—6 Samen in der Kapsel enthält.

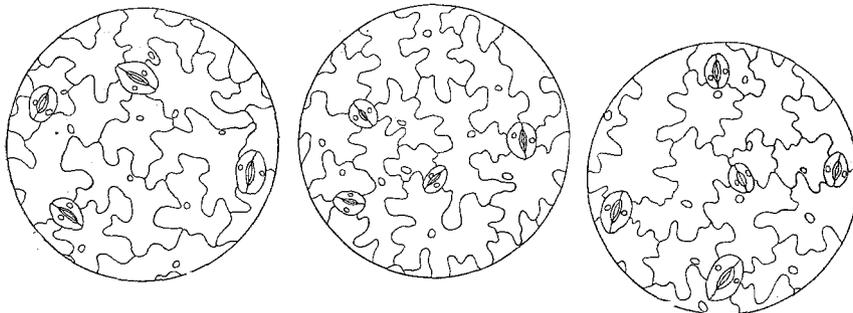


Abb. 15. Zellgröße von der Epidermis der Blattunterseite von *Lycopersicum pimpinellifolium* (links), *L. racemigerum* (Mitte) und *L. esculentum* (rechts). Man beachte neben der Zellgröße auch die von der Wildform zur Kulturform zunehmende Größe des Zellkerns. Vergr. 100 x.

anderen Kulturpflanzen, die Zellgröße auch eine bedeutende Rolle für die Bildung von Leistungstypen, Sorten und Sortengruppen innerhalb der Kulturart, *Linum usitatissimum* (SCHWANITZ 1951). Die Formen, die der Gruppe der „microspermae“, der kleinsamigen Leine angehören — hierher gehören alle Faserleine —

und übertreffen diese außerdem in der Pflanzhöhe. Dagegen sind — wieder in Übereinstimmung mit den oben erwähnten Befunden an den Polyploiden — die Gigastypen dürreresistenter als die kleinzelligen Fasersorten. Alles in allem bietet der Lein ein sehr schönes Beispiel dafür, wie die Zellvergrößerung bei

diploiden Gigasformen ganz ähnliche Wirkungen auf Pflanzenform und pflanzliche Leistung hervorruft wie bei polyploiden.

Einige sehr schöne Beispiele für die Herabsetzung der Sexualität durch mutative Vergrößerung des Zellvolumens bringt BURGEFF (1943) an Hand verschiedener Mutanten von *Marchantia*. Bei *Marchantia polymorpha* ist das Zellvolumen gegenüber der Normalform auf das Zwei- bis Vierfache vergrößert. Die Folge sind Verlangsamung des Wachstums, Verminderung der Zahl der Antheridien- und Archegonienstände sowie Verkleinerung dieser selbst. „Die Mutation bedingt eine Vergrößerung des vegetativen Körpers auf Kosten der Geschlechtsorgane“. Auch bei *M. polymorpha* mut. *lucens* finden wir eine Vergrößerung der Zellen von einer Hemmung des Wachstums und einer Verkleinerung der Antheridien- und Archegonienstände begleitet. Die mut. *decora* hat ebenfalls vergrößerte Zellen, auch sie zeichnet sich demgemäß durch verlangsamtes Wachstum, durch Verminderung der Antheridien- und Archegonienstände, durch Verkleinerung und herabgesetzte Fertilität der Archegonienstände aus. Die mut. *decora* kann nun mutativ in die mut. *decora atypica* umschlagen, die sich durch kleineres Zellvolumen gegenüber der normalen mut. *decora* auszeichnet. Es ist bezeichnend, daß die Pflanze „mit diesem Umschlag die Fähigkeit reichlicher Fruktifikation und voller Fertilität erwirbt“.

Endlich sei hier auf die var. *maragogipe* von *Coffea arabica* hingewiesen, die in Brasilien um 1870 durch Mutation eines einzigen Gens entstanden ist und bei der es sich offenbar gleichfalls um eine diploide Gigasform handelt. Die Blätter, Blüten und Früchte dieser Mutante sind größer als die der Normalform, der Samenertrag dagegen ist geringer (KRUG 1942).

Die gleichartige Wirkung der Zellvergrößerung, ganz gleich ob diese nun durch Polyploidie oder — voraussichtlich auf genischer Grundlage — bei Diploiden erfolgt, wird auch in einer neuen Arbeit aufgezeigt (SCHWANITZ: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen XIII 1952). Tetraploide, vor allem aber oktoploide Pflanzen von *Kalanchoe daigremontiana* neigen zu einer mehr oder minder starken Vermehrung der Petalenzahl. Das Gleiche konnte bei polyploiden Formen von *K. blossfeldiana* und bei *Salvia splendens* beobachtet werden. SHCHAVINSKAJA (1937) fand bei oktoploidem Kohl eine Verdoppelung des Petalenkreises, bei Lorraine-Begonien konnte durch Polyploidie Blütenfüllung erzielt werden (LIPPOT 1950) und bei einem Bastard zwischen *Rosa rugosa* und *R. Wichuriana*, der nur 5 Blütenblätter besaß, trat nach Verdoppelung des Chromosomensatzes Blütenfüllung auf (WULFF 1951). Die vergleichende Untersuchung der Zellgröße an einer Reihe diploider Zierpflanzen, bei denen sowohl „gefüllt“ wie „ungefüllt“ blühende Rassen vorkommen, ergab in allen Fällen, daß die gefüllten Formen großzelliger waren als die ungefüllten. Besonders interessant war hierbei eine Form von *Callistephus sinensis*, bei der — offenbar infolge somatischer Mutation — eine größere Zahl von Blütenköpfchen der ursprünglich gefüllt blühenden Pflanze „ungefüllte“ Sektoren aufwies. Die Untersuchung dieser Blütenköpfe zeigte, daß die Zellen der Blütenhüllblätter, die die ungefüllten Sektoren umgaben, kleinzelliger waren als die Zellen der Hüllblätter um gefüllte Teile der Blütenköpfe.

Wir wie bereits in einer früheren Veröffentlichung (SCHWANITZ 1951) ausgeführt haben, kann gerade die Zellvergrößerung, die, soweit wir heute die Zusammenhänge übersehen, bei diploiden und polyploiden Gigasformen genau die gleichen Veränderungen hervorruft, ein sehr entscheidender Faktor bei der Umwandlung einer Pflanze von einer Wildpflanze in eine Kulturform sein. Die Zellvergrößerung und die mit dieser eng verbundene Vergrößerung der einzelnen Organe: Wurzel, Sproß, Blätter und Früchte, macht diese für den menschlichen Genuß und für den Anbau geeigneter, der erhöhte Wassergehalt macht die Gewebe zarter, die langsamere Entwicklung und die damit verknüpfte Verlängerung der Vegetationszeit ermöglicht höhere Erträge, die herabgesetzte Sexualität führt zu einer Steigerung der Qualität der Früchte wie auch der vegetativen Organe. Alles in allem genommen steigern die Gigaseigenschaften so den Ertrag und die Qualität der Pflanze.

Wir dürfen annehmen, daß auch unsere diploiden Kulturpflanzen so im Laufe ihrer Evolution auf dem Wege der Genmutation und der Genkombination (SCHWANITZ 1950) eine Zellgröße erlangt haben, die für die Leistungen, die der Mensch von ihnen verlangt, optimal ist. Jede Veränderung dieses Zellvolumens muß daher, je nach der Größe dieser Abänderung, mit einem mehr oder minder großen Leistungsabfall verbunden sein. Diese Vorstellungen werden unterstützt durch Beobachtungen von KUHK (1943), wonach bei Lein die polyploiden Formen der großzelligen Ölleine in der Fertilität und in der gesamten Vitalität stärkere Störungen zeigten als die Polyploiden, die sich von den kleinerzelligen Faserleinen ableiten. Es ist demnach verständlich, daß die Polyploidieauslösung bei vielen unserer diploiden Kulturformen versagt hat. Durch die Vergrößerung des Zellvolumens infolge der Polyploidie wird das Optimum der Zellgröße überschritten, und damit kann nicht nur keine weitere Leistungssteigerung mehr eintreten, sondern in vielen Fällen wird sogar ein Leistungsabfall einsetzen müssen. Eine Aufhebung dieser Störungen kann erfolgen, wenn sekundär durch Genmutation oder Umkombination des Genoms die Pflanze wieder ein kleineres Zellvolumen erlangt, oder wenn ihre Konstitution so abgeändert wird, daß sich das vergrößerte Zellvolumen nicht mehr störend auswirkt (siehe das oben angeführte Beispiel der Erhöhung der Blütenproduktion durch die Polyploidie bei *Malva silvestris* und *Eschscholtzia californica*).

Wie oben bereits gesagt wurde, kann die Großzelligkeit bei kleinzelligen Formen durch einfache Genmutation entstehen. Wir selbst fanden, daß bei großzelligem Krauskohl durch somatische Mutation Kleinzelligkeit auftreten kann, und auch das oben angeführte Beispiel von *Callistephus sinensis* macht es wahrscheinlich, daß hier ebenfalls ein Fall von Mutation von Großzelligkeit zu Kleinzelligkeit vorliegt. Kann aber der Übergang von Kleinzelligkeit zu Großzelligkeit und umgekehrt durch Mutation eines einzigen Gens erfolgen, so bedeutet das, daß auch der Übergang von der Wildpflanze zu einer Form mit einer größeren Anzahl wichtiger Kulturpflanzenmerkmale mit Hilfe der Genmutation ebenso leicht und schnell erfolgen kann wie mit Hilfe der Polyploidie.

Umgekehrt zeigen diese Beispiele aber auch, wie verhältnismäßig einfach mit Hilfe einer Genmutation

aus einer polyploiden Pflanze mit übergroßen Zellen und dementsprechend reduzierter Vitalität eine Form mit verringerter Zellgröße und demgemäß normali-

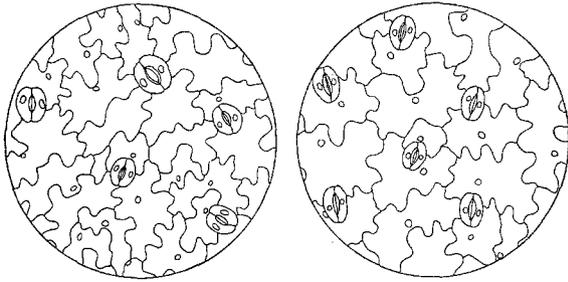


Abb. 16. Zellgröße und Zellkerngröße (Epidermis von der Unterseite der Keimblätter) bei Wildform (*Apium graveolens* var. *silvestre*, links) und Kulturform (*A. graveolens* var. *rapaceum*, rechts) von Sellerie. Vergr. 100×. Vergleiche hierzu Abb. 10.

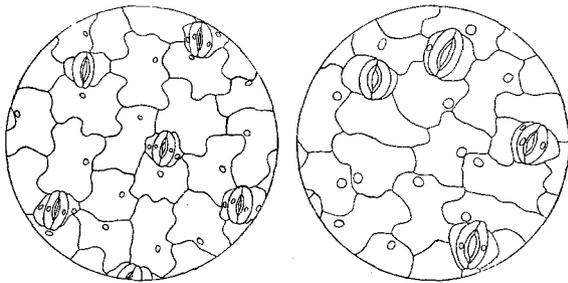


Abb. 17. Größe der Zellen und der Zellkerne aus der Epidermis von der Unterseite der Keimblätter der Wildform *Linum angustifolium* (links) und der großzelligen Ölleinsorte St. 65. Vergr. 100×.

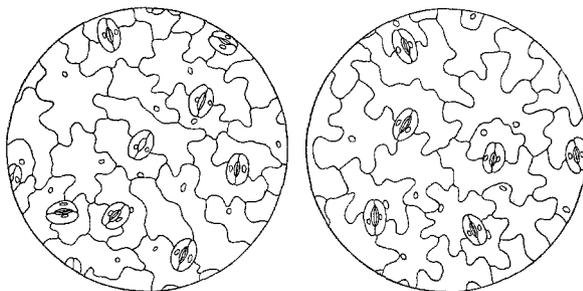


Abb. 18. Sortenbildung innerhalb einer Kulturpflanzenart durch Unterschiede in der Zellgröße. Kern- und Zellgröße einer Karottensorte (Amsterdamer Treib, links) und einer Futterrübensorte (Rheinische Riesen, rechts). Epidermis der Blattunterseite. Vergr. 100×.

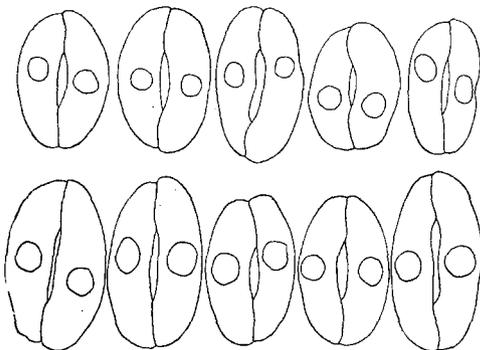


Abb. 19. Sortenbildung innerhalb einer Kulturpflanzenart durch Unterschiede in der Zellgröße. Kern- und Zellgröße an Schließzellen der Koleoptile bei *Allium cepa* „weiße Königin“ (obere Reihe) und „Madeira“ (untere Reihe). Vergr. 260×.

sierter Lebens- und Leistungsfähigkeit hervorgehen kann.

Da bei den Polyploiden die Vergrößerung des Zellvolumens eindeutig auf die Vergrößerung des Zellkerns bzw. die Zunahme der Chromatinmenge zu-

rückgeht, die durch die Verdoppelung bzw. Vervielfachung der Chromosomenzahl bedingt ist, so erhebt sich bei den diploiden Gigasformen die Frage, ob und wie weit die Zellvergrößerung auch hier durch eine Steigerung der Kerngröße hervorgerufen wird. Es hat sich nun bei den von uns bisher untersuchten diploiden Gigaspflanzen deutlich gezeigt, daß diese Formen stets größere Kernvolumina haben als die entsprechenden verwandten Formen, die keine Gigasmerkmale zeigen (Abb. 15, 16, 17, 18, 19). Die eigenen Untersuchungen über die Chromosomenvolumina bei groß- und kleinzelligen Kultur- und Wildpflanzen, sowie an groß- und kleinzelligen Sorten der gleichen Kulturpflanzenart ergaben in allen bisher analysierten Fällen, daß die Chromosomen der großzelligen Formen größer, zum Teil beträchtlich größer sind als die der kleinzelligen Typen (PIRSON u. SCHWANITZ, unveröffentlicht). Die Beobachtungen an *Trifolium repens* f. *giganteum* zeigen jedenfalls, daß bei diploiden Gigasformen ein Zusammenhang zwischen Zellgröße und Chromosomengröße vorhanden sein kann. Dies geht schließlich auch aus Untersuchungen von YAKAR (1945) hervor, der bei *Digitalis purpurea* ($2n = 56$) und bei *D. ferruginea* ($2n = 70$) einen Unterschied von 1:2 im Zellvolumen erhielt, der in keiner Weise den Unterschieden in der Chromosomenzahl entsprach. Die Messung der Chromosomengröße ergab für die 28 Chromosomenpaare von *D. purpurea* ein Gesamtvolumen von $4,3 \mu^3$, während die 35 Chromosomenpaare von *D. ferruginea* ein Volumen von $12,2 \mu^3$ hatten. Hier dürfte also die Steigerung der Zellgröße mehr auf die Vergrößerung des Chromosomenvolumens als auf die Erhöhung der Chromosomenzahl zurückzuführen sein.

Daß die Unterschiede in der Zellgröße genetisch bedingt sein können und daß sie offenbar von einem einzigen Genpaar abhängen können, wurde bereits oben angeführt. Das Gleiche ist bei der Chromosomengröße der Fall. Die monohybride Spaltung der Chromosomengröße bei *Matthiola* (LESLEY u. FROST 1927) und die offenbar ganz ähnlich liegenden Verhältnisse bei *Trifolium repens* var. *giganteum* (WEXELSEN 1928) zeigen, daß auch die Chromosomengröße von einem einzigen Genpaar bestimmt sein kann. Da diese Veränderung der Chromosomengröße auf dem Umwege über die Vergrößerung des Zellvolumens den ganzen Habitus, die physiologischen Leistungen und die Anpassungsfähigkeit an die verschiedenen ökologischen Verhältnisse sehr stark beeinflusst und verändert, haben wir hier eine pleiotrope Genwirkung vor uns, wie wir sie in dieser Stärke sonst kaum wieder beobachten können.

Eine Vergrößerung der Chromatinmenge des Kerns durch Zunahme des Volumens der Chromosomen ist mit unseren heutigen Kenntnissen vom Feinbau der Chromosomen leicht in Einklang zu bringen (HUSKINS 1947, 1948a u. b). Wir wissen heute, daß die Chromatiden aus einer bestimmten Anzahl identischer Lamellen aufgebaut sind. Eine Vermehrung der Zahl dieser Lamellen muß zu einer Vermehrung der Chromatinmasse und damit zu einer Volumvergrößerung der einzelnen Chromosomen führen, die hinsichtlich der Chromatinmenge je Zellkern den gleichen Effekt haben muß wie eine Vermehrung der Chromosomenzahl. Wir dürfen wohl annehmen, daß die Natur bei den diploiden und bei den polyploiden Gigasformen

auf etwas verschiedenem Wege den gleichen Effekt, die Vermehrung der genetisch wirksamen Substanz im Zellkern, erreicht hat. Es ist unter diesen Umständen wohl weiter nicht erstaunlich, wenn der Effekt dieser Zunahme an Kernsubstanz auf das Verhalten der davon betroffenen Pflanzen der gleiche ist, gleichgültig ob diese Zunahme nun durch Vermehrung der Chromosomenzahl oder bei gleicher Zahl durch Zunahme der Zahl der Lamellen innerhalb der einzelnen Chromosomen erfolgt.

Zellgröße und Ontogenese.

Auch in der Ontogenese der Pflanze spielt die Zellgröße eine Rolle. Die verschiedenen Zellen und Zellgruppen der pflanzlichen Gewebe unterscheiden sich zum Teil sehr erheblich in der Größe. Auch hier ist die Zellvergrößerung mit einer Zunahme des Volumens des Zellkerns verbunden; kleine Zellen haben kleine, Riesenzellen sehr große Kerne. Die Vergrößerung des Kernvolumens kann einmal auf Endopolyploidie beruhen, daß heißt auf einer Vermehrung der Chromosomenzahl durch Endomitose, durch Teilung bzw. durch wiederholte Teilung der Chromosomen im Ruhekern. Es können auf diese Weise Zellen und Gewebe mit der doppelten, vierfachen, achtfachen, sechszehnfachen, zweiunddreißigfachen Chromosomenzahl entstehen. Die Vergrößerung der Zellkerne kann aber auch auf Vergrößerung des Chromosomenvolumens beruhen, die ihrerseits, wie oben betont wurde, auf Vermehrung der Lamellen in den Chromatiden zurückgeht (GRAFL 1939/40, GEITLER 1940 a u. b, 1941, 1942, HUSKINS 1947, 1948). Die Steigerung des Kernvolumens führt zu einer Zunahme der Zellgröße. Diese Erscheinung der Kern- und Zellvergrößerung scheint für die Entwicklung des inneren Aufbaus der Pflanze und ihrer Organe eine sehr große Rolle zu spielen, was ja angesichts des starken Einflusses der Zellgröße auf Bau und Funktion der Pflanze, den wir bei Erörterung der Polyploidie und des Gigaswachses auf diploider Grundlage deutlich erkennen konnten, zu erwarten ist. Besonders hervorzuheben ist hier der Befund von HUSKINS, daß die innere Polyploidie weitgehend mit der Differenzierung und Spezialisierung der Gewebe gekoppelt ist, wobei mit dem Ausmaß der Differenzierung auch der Grad der inneren Polyploidie zunimmt. Wir dürfen mit Sicherheit erwarten, daß uns durch eine noch zu erwartende entwicklungsphysiologische Analyse dieser Beziehungen zwischen Zellkerngröße, Zellgröße und Leistung der Zellen bzw. der Zellsysteme innerhalb der Pflanze neue wertvolle Erkenntnisse erwachsen werden sowohl über die Entstehung der artspezifischen Struktur der Pflanze wie auch über das Zustandekommen des physiologischen Zusammenspiels der Zellen, Gewebe und Organe, das für den normalen Verlauf des Stoffwechsels charakteristisch ist.

Botanikern und Landwirten ist die Abhängigkeit der Pflanzen- und der Organgröße von der Nährstoff- und von der Wasserversorgung seit langem bekannt, und wir wissen auch (SIERP 1914, SCHWANITZ 1948 u. unveröffentlicht), daß parallel mit der Steigerung oder der Abnahme der Organgröße und der Größe der Gesamtpflanze auch eine entsprechende Vergrößerung oder Verkleinerung des Zellvolumens eng verbunden sein kann. Mit dieser Abänderung des Zellvolumens pflegt eine entsprechende Veränderung des Volumens

der Zellkerne Hand in Hand zu gehen (Abb. 20, 21). Wie bereits oben erwähnt wurde, konnte PIERCE (1937) nachweisen, daß auch die Größe der Chromosomen bei Phosphorsäuremangel sehr erheblich verkleinert, bei starker Düngung mit Phosphorsäure dagegen sehr beträchtlich erhöht wurde. Die Vorstellung vom Aufbau der Chromosomen aus einer mehr oder minder großen Zahl von Lamellen erleichtert uns das Verständnis dieser Erscheinung. Nehmen wir an, daß die Zahl der Lamellen durch Außenbedingungen modifikativ beeinflussbar ist und daß

gute Ernährung die Bildung einer größeren Zahl von Lamellen hervorruft, Nährstoffmangel jedoch die Lamellenzahl bis auf ein Minimum herabsetzt, so wird die starke Vergrößerung und Verkleinerung des Chromosomenvolumens, die PIERCE feststellen konnte, verständlich. Die Veränderung der

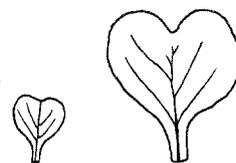


Abb. 20. Keimblätter einer diploiden Hungerpflanze (links) und einer gut gedüngten diploiden Pflanze von Ölrettich (*Raphanus sativus* var. *oleifera*) $\frac{1}{2}$ natürliche Größe.

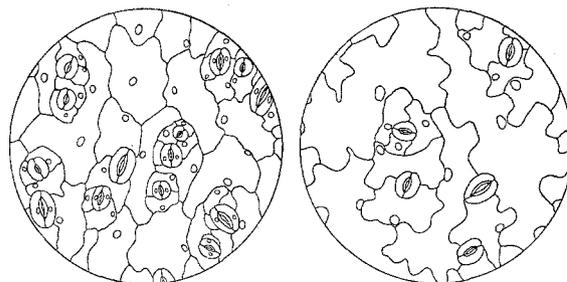


Abb. 21. Zellnetz von der Epidermis der Blattunterseite einer diploiden Hungerpflanze (links) und einer gut gedüngten diploiden Pflanze von Ölrettich (*Raphanus sativus* var. *oleifera*). Man beachte die unterschiedliche Größe der Zellkerne. Die Präparate stammen von den in Abb. 20 dargestellten Keimblättern. Vergr. 100 \times .

Chromatinmenge je Zelle führt dann zwangsläufig zu den üblichen Veränderungen in der Zellgröße, durch die wiederum die Größe der Organe und die der ganzen Pflanze in entsprechender Richtung abgewandelt wird. Von den damit gleichzeitig hervorgerufenen Veränderungen im physiologischen Verhalten der Pflanze sei hier nur die Beeinflussung der Blühreife erwähnt. Es ist seit langem bekannt, daß durch Nährstoffmangel erzeugte Zwergpflanzen sehr viel früher zum Blühen kommen als normal ernährte Pflanzen, und daß umgekehrt insbesondere mit Stickstoff überdüngte Pflanzen später zum Blühen kommen und dazu noch häufig eine Reduktion der Menge der reproduktiven im Verhältnis zu der Menge der vegetativen Organe aufzeigen. All diese Tatsachen weisen darauf hin, daß die Veränderungen in Zellgröße, Organgröße, Pflanzengröße und im physiologischen Verhalten primär durch die Vergrößerung des Kerns bzw. der Chromosomen zustande kommen, und daß bei den modifikativ durch Einwirkung der Umweltfaktoren entstandenen Riesen- und Zwergformen der Verlauf der Reaktionskette von der Zunahme oder Abnahme der Chromatinmenge bis zur Abänderung der Organ- und der Pflanzenform und bis zu der typischen Veränderung im physiologischen Verhalten weitgehend gleich ist. Der Unterschied besteht hier nur darin, daß die Grundlage dieses unterschiedlichen Verhaltens einmal auf Verschiedenheiten im Genotypus beruht, zum anderen Male aber durch einen einsinnig wir-

kenden modifizierenden Einfluß der Umweltverhältnisse zustande kommt.

Bedeutende Unterschiede in der Zellgröße finden wir bei gleichartigen Organen der gleichen Pflanze, wenn wir die Zellgröße von Organen vergleichen, die ver-

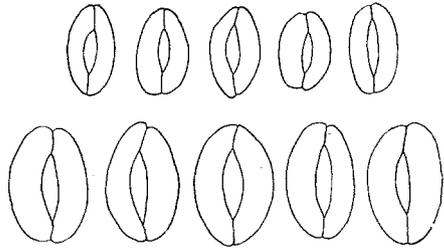


Abb. 22. Unterschiedliche Größe der Schließzellen in der Blütenregion (obere Reihe) und an der Sproßbasis von *Linum maritimum*. Vergr. 340 ×.

winzigen Blättern aus der Sproßspitze oder aus dem Blütenstand stammen, besitzen ebenso große Kerne wie die größten Zellen aus den größten Blättern der Sproßbasis (Abb. 23). Keine Abnahme, eher sogar eine schwache Zunahme des Kernvolumens konnten

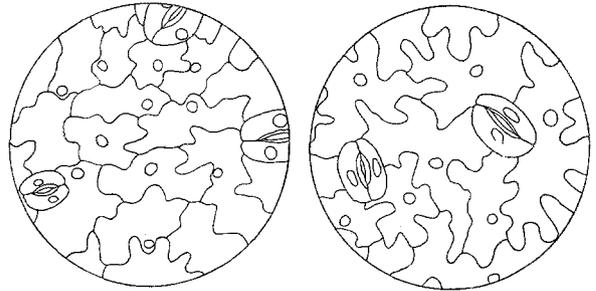


Abb. 23. Unterschiede in der Zellgröße (Epidermis der Blattunterseite) bei Blättern alter (links) und junger Pflanzen von schwarzem Holunder (*Sambucus nigra*). Die Präparate stammen von den in Abb. 24 dargestellten Blättern. Vergr. 100 ×.

schiedenen ontogenetischen Entwicklungsabschnitten der Pflanze entstammen. So sind bei sehr vielen krautigen Pflanzen die Zellen der Rosettenblätter bzw. der untersten Blätter des Sprosses sehr viel größer als Zellen, die von Blättern unmittelbar unter

wir beim Vergleich der Zellgröße und der Kerngröße von Blättern junger und alter Pflanzen von *Sambucus nigra* feststellen. Auch hier sind die Zellen der jugendlichen Pflanzen ebenso wie deren Organe sehr viel größer als die Zellen und die Blätter der alten Pflanze

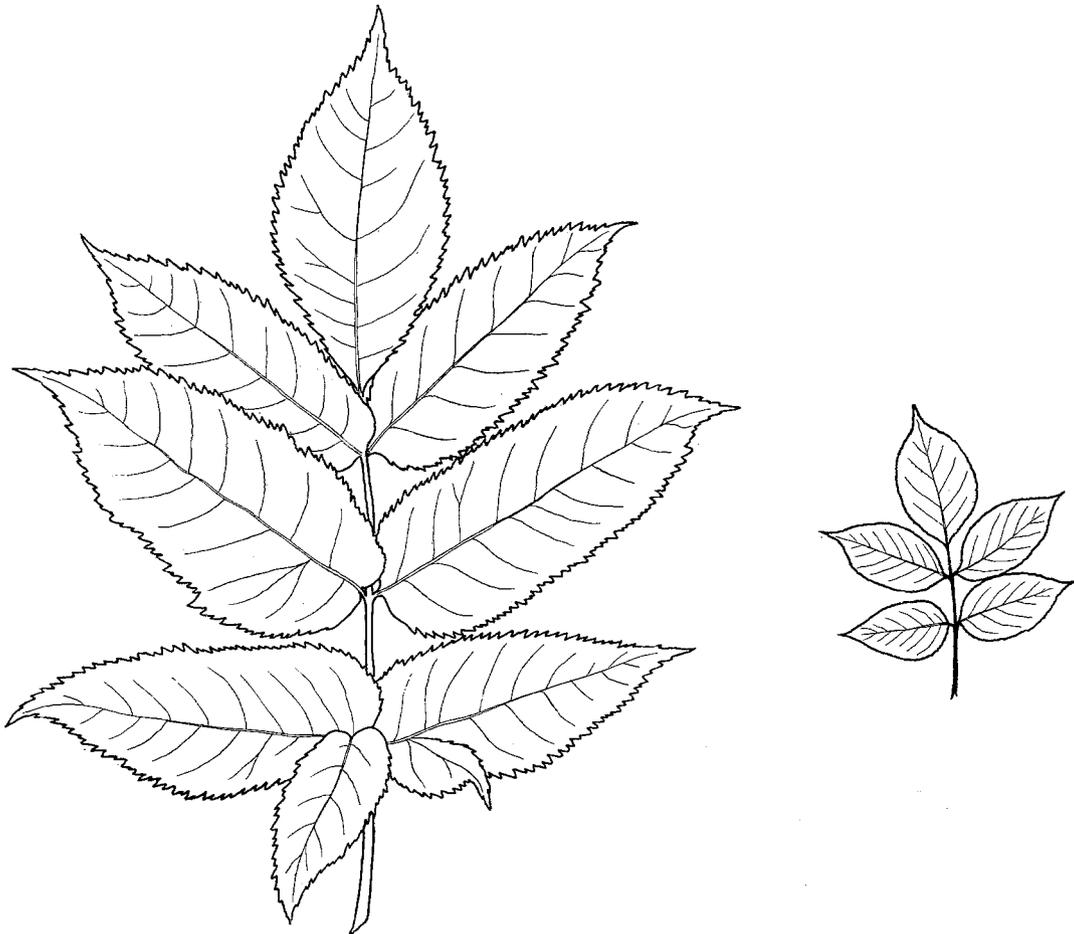


Abb. 24. Unterschiede in der Blattgröße zwischen alten (rechts) und jungen Pflanzen von *Sambucus nigra*. $\frac{1}{4}$ natürl. Größe.

dem Blütenstand oder gar von solchen entstammen, die in diesem selbst angelegt worden sind (Abb. 22). Auch in diesem Falle finden wir eine eindeutige Übereinstimmung zwischen der Zellgröße und der Größe der Blätter, die diesen Zellen entstammen. Im Gegensatz zu allen bisher beschriebenen Fällen konnten wir allerdings keinerlei Unterschiede in dem Volumen der Zellkerne entdecken: die kleinen Zellen, die von den

(Abb. 23 u. 24), die Kerne sind dagegen bei Durchmessung eines größeren Materials in den kleinen Zellen der Blätter der alten Pflanze größer als in den Zellen der jungen Pflanze. Ein ähnliches Bild gaben uns Blätter von jungen und alten Pflanzen von *Fagus silvestris* (Abb. 25 u. 26), von *Quercus rubra*, *Evonymus europaea* und vielen anderen Bäumen und Sträuchern. Die gleichen Unterschiede in der Zellgröße fanden

wir aber auch zwischen den kleinen Blättern der Blütenregion von *Tilia platyphyllos* und von *Syringa vulgaris* und den großen Blättern der gleichen Art, die von Sprossen stammen, die an der Basis der betreffenden Stämme bzw. aus den Wurzeln neu schossen. Wir finden diese Unterschiede zwischen den Blättern blühender alter Pflanzen und den Blättern der Stockausschläge von *Ulmus campestris*, *Populus tremula* und *Alnus glutinosa*. Diese Unterschiede in der Zellgröße ließen sich ferner zwischen den kleinen Blättern

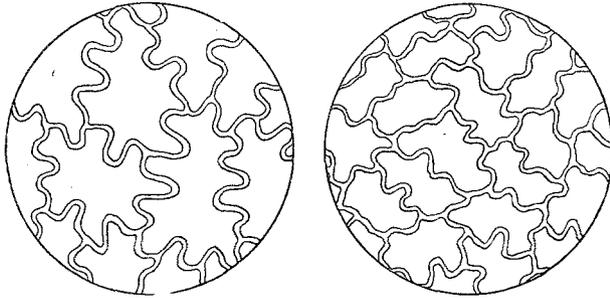


Abb. 25. Zellnetz von der Epidermis der Blattoberseite von alten (links) und jungen Pflanzen von *Fagus sylvestris*. Die Präparate entstammen den Blättern aus Abb. 26. Vergr. 350 ×.

frei stehender Exemplare von *Acer campestris* und den großen Blättern von Pflanzen der gleichen Art, die an einem schattigen Standort standen, nachweisen. Wir konnten sie auch zwischen den großen Blättern der sterilen einjährigen Triebe von *Symphoricarpos racemosus*, *Rubus idaeus* und den kleinen Blättern der blühreifen zweijährigen Triebe feststellen. Diese Unterschiede in der Zellgröße lassen sich endlich auch bei Obstbäumen beobachten: die großblättrigen Wasserreiser sind durch Größe der Zellvolumina ausgezeichnet, während die kleineren Blätter der Fruchttriebe auch kleinzellig sind.

Auch in diesen Fällen besteht also zwischen Zellgröße und Organgröße ein enger Zusammenhang, es besteht, soweit wir das Material heute bereits überschauen können, kein Zusammenhang zwischen Zellgröße und Größe des Zellkerns. Es besteht weiterhin dort, wo die Zellen der Epidermis mehr oder weniger stark gewellte Seitenwände haben, noch ein sehr beachtlicher Unterschied zwischen den Zellen der Blätter junger und denen alter Pflanzen oder Pflanzenteile: die großen Zellen der jungen Pflanzen oder der jüngeren Pflanzenteile haben sehr viel stärker gewellte Wände als die kleinen Zellen der alten Pflanzen. Hierdurch wird wenigstens zum Teil die ungünstige Wirkung der Großzelligkeit hinsichtlich des Verhältnisses $\frac{\text{Oberfläche}}{\text{Volumen}}$ wieder ausgeglichen.

Die hier kurz angedeuteten Beziehungen zwischen Zellgröße, Größe der Blätter und der Insertionshöhe der Blätter zeigen mancherlei Ähnlichkeit zu den Beziehungen zwischen Zellgröße und Leistung, wie wir sie bei den Polyploiden und den diploiden Gigaspflanzen feststellen konnten. Parallel zu der Abnahme der Zellgröße von der Basis zur Spitze der Sprosse hin finden wir ein Ansteigen der osmotischen Werte (WALTER 1947). Auch hier besteht also eine negative Korrelation zwischen Zellgröße und osmotischem Werte. Bezeichnend ist wohl auch die Abnahme der Zellgröße von der rein vegetativen Basalregion zur reproduktiven Region der Pflanze hin: fanden wir doch auch

bei den Polyploiden und bei den diploiden Gigaspflanzen eine negative Korrelation zwischen Sexualität und Zellgröße. Diese negative Beziehung zwischen Zellgröße und Sexualität tritt auch bei den ein- bzw. zweijährigen Sprossen von *Symphori-*

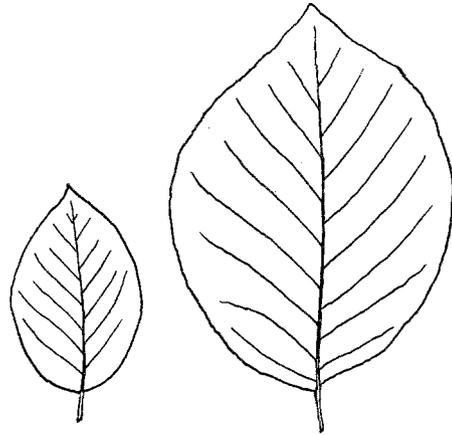


Abb. 26. Blattgröße von alten (links) und jungen Blättern von *Fagus sylvestris*. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.

carpus und *Rubus*, an den Fruchttrieben und Wasserreisern unserer Obstbäume und an den jungen sterilen und den alten fruchtenden Pflanzen von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosus* zutage. Bei dieser letzteren Art zeigt sich die negative Korrelation zwischen Zellgröße und Fruchtbarkeit auch bei den großzelligen, großblättrigen, wenig fertilen Schattenpflanzen und den überreich blühenden und fruchtenden aber kleinzelligen und kleinblättrigen Pflanzen sonniger Standorte. Wir finden diese negative Korrelation zwischen Zellgröße und Sexualität auch, wenn wir das Verhalten der Zellen und Blätter der Blütenregion mit demjenigen der Blätter und Zellen von Wurzel- und Stockausschlägen vergleichen.

Die Zellgröße besitzt in allen diesen Fällen jedoch nicht nur eine Beziehung zur Sexualität sondern auch zum Altern der Pflanzen. Die Organe junger Pflanzen und die ontogenetisch jungen Teile der Pflanzen sind großzellig und demgemäß sind auch die Organe groß, die Zellen und Organe alter Pflanzen und physiologisch alter Pflanzenteile sind jedoch klein. Ein schönes Beispiel für diese Zusammenhänge gibt die Untersuchung von BENEDICT (1915) an den Blättern verschieden alter Weinpflanzen. Bei diesen nimmt die Dichte des Adernetzes mit zunehmendem Alter der Pflanze ganz bedeutend zu. Da nach unseren Erfahrungen an Polyploiden, an diploiden Gigaspflanzen und an Pflanzen, bei denen die Zellgröße durch Feucht- oder Trockenkultur modifikativ geändert wurde, die Enge oder Weite des Adernetzes eine Folgefunktion der Zellgröße ist, dürfen wir aus den Bildern und Angaben von BENEDICT schließen, daß hier das Altern der Pflanze mit einer Reduktion des Zellvolumens eng verknüpft ist.

Es erhebt sich hier die Frage nach den mutmaßlichen Ursachen dieser modifikativ bedingten Veränderungen des Zellvolumens, die in der Ontogenese der Pflanze eine sehr große Rolle spielen. Wir wollen die Antwort hier vorwegnehmen: wir glauben, aus einer Reihe von Tatsachen schließen zu dürfen, daß dem Verhältnis von Kohlenhydraten zu mineralischen Nährstoffen eine entscheidende Rolle bei der Heraus-

bildung der Zellgröße zukommt. Und zwar sind wir der Ansicht, daß eine relativ gute Versorgung mit mineralischen Nährstoffen die Entstehung großer Zellen, ein Überwiegen von Kohlenhydraten die kleiner Zellen fördert. Für diese Annahme sprechen einmal bereits gemachte Beobachtungen, die man an der Epidermis mancher Blätter machen kann: in der Nähe der Blattnerven, in denen ja die Leitbündel liegen, durch die die Zellen mit den mineralischen Nährstoffen versorgt werden, ist das Zellvolumen sehr groß, je weiter die Zellen von den Gefäßbündeln entfernt liegen, umso kleiner wird ihr Volumen. Es muß in diesem Falle ferner an die Auslösung succulenter Zell- und Gewebeformen durch die Erhöhung der Nährsalzkonzentration der Nährlösung (Abb. 27) und durch die Steigerung des Salzgehaltes des Bodens am natür-

des Bodens und geringer Zellgröße macht auch die bekannte Zunahme der Spaltöffnungszahlen bei den Pflanzen trockener Standorte verständlich. Die Verringerung der Zellgröße führte, da, wie wir es bei den Polyploiden im umgekehrten Sinne immer wieder verfolgen können, die Zahl der Spaltöffnungen im Verhältnis zur Zahl der normalen Epidermiszellen offenbar von der absoluten Zellgröße völlig unberührt bleibt, zu einer Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen je Flächeneinheit. So läßt sich aus der Hypothese der Abhängigkeit der Zellgröße von der Relation zwischen anorganischen Nährstoffen und Kohlenhydraten die merkwürdige Erscheinung erklären, daß Pflanzen trockener Standorte mehr Spaltöffnungen besitzen als Pflanzen von Standorten mit guter Wasserversorgung.

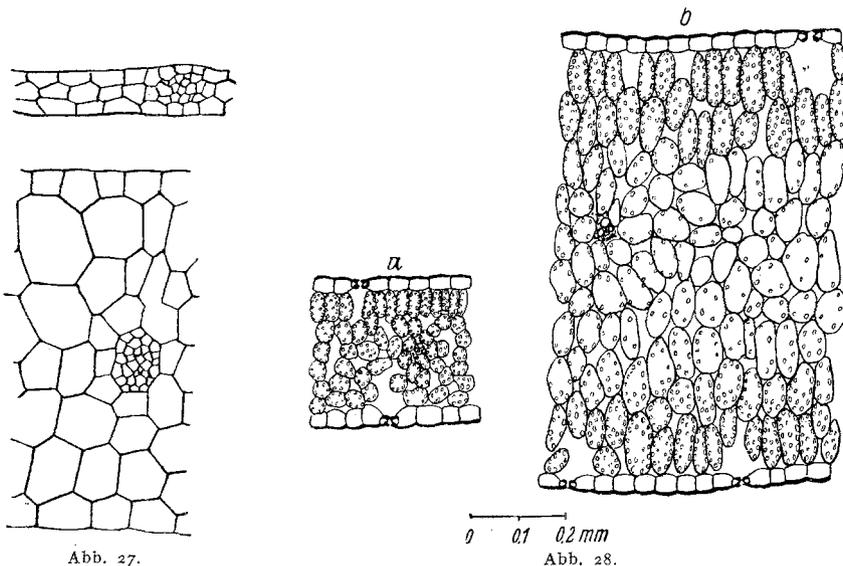


Abb. 27.

Abb. 28.

Abb. 27. Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf die Zellgröße von *Polamogelon crispus*. Oben in einfacher, unten in 5fach konzentrierter Nährlösung gezogen. Nach BÖTTICHER und BEHLING aus BÜNNING 1948.

Abb. 28. Einfluß der Salzkonzentration auf die Zellgröße. *Aster pannonicus*. Blattbasis einer Pflanze von salzarmem (a) und salzreichem Standort. (Nach RAPP aus BÜNNING 1948.)

lichen Standort der Pflanze (Abb. 28) erinnert werden. Die Erhöhung der Menge der den Pflanzen zur Verfügung stehenden anorganischen Nährstoffe bewirkt, da ja die äußeren Möglichkeiten zur Assimilation von Kohlenhydraten unverändert geblieben sind, eine Verschiebung des Verhältnisses der Kohlenhydrate zu den anorganischen Nährstoffen zugunsten der letzteren. Die Folge ist eine sehr erhebliche Steigerung des Zellvolumens. Umgekehrt liegen die Dinge bei Mangelkulturen. Der Lichtgenuß der Mangelpflanze ist der gleiche wie der einer normal ernährten Pflanze. Dies muß dazu führen, daß der Kohlenhydratspiegel in der Mangelpflanze sehr viel höher ist als in der gut ernährten Pflanze. Die Folge dieses Mißverhältnisses ist die Bildung kleiner Zellen mit allen damit verknüpften morphologischen und physiologischen Folgen.

Ganz ähnlich liegen die Dinge bei Trocken- und Feuchtkulturen. In Trockenkulturen ist die Transpiration der Pflanze eingeschränkt, damit werden den Zellen weniger anorganische Nährstoffe zugeführt, diese sind in der Pflanze gegenüber den Assimilaten in einem relativ ungünstigen Verhältnis vorhanden; die Folge ist die Ausbildung einer kleinzelligen Gewebestruktur, die wir als xeromorph bezeichnen (Abb. 29). Diese Beziehung zwischen Trockenheit

unteren, so läßt sich auch dies aus den Unterschieden in der Zellgröße ableiten, die wir bei Stauden und krautigen Pflanzen immer wieder von der Basis zum Apikalende beobachten konnten. Basalteil und Apikalende einer krautigen Pflanze stehen aber in der

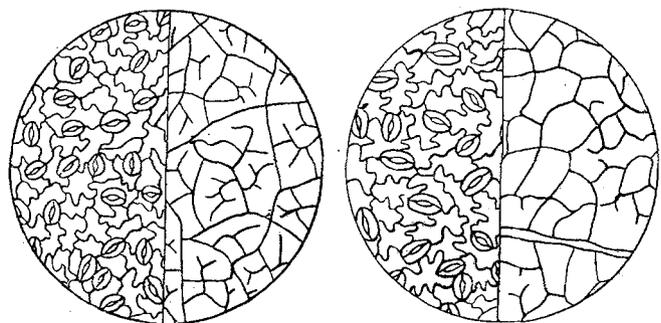


Abb. 29. Einfluß der Trockenkultur auf Zellgröße und Spaltöffnungszahl. Links 13mal zum Welken gebrachtes Blatt. Unter dem Einfluß des Welkens entstandene xeromorphe Merkmale und zwar: Kleinzelligkeit der Gewebe, Vergrößerung der Zahl der Spaltöffnungen und dichtere Nervatur. (Nach TUMANOV aus KOSTYTSCHEW-WENT 1.)

Regel hinsichtlich der Relation von mineralischen Nährstoffen zu Kohlenhydraten unter ganz verschiedenen Bedingungen. Wie SCHWANITZ und SCHWARZE (1937) zeigten, erfolgt die Aufnahme der mineralischen

Es wird auf der anderen Seite aber auch eine andere merkwürdige Erscheinung verständlich gemacht: der Xeromorphismus, der viele unserer Hochmoorpflanzen auszeichnet, obgleich diese ja an sich eine völlig ausreichende Wasserversorgung besitzen. Hochmoore sind bekanntlich durch eine besondere Armut an mineralischen Nährstoffen charakterisiert. Hochmoorpflanzen leiden also an einem starken Mangel dieser Stoffe, sie werden daher kleinzellig und erhalten so auf einem Boden, der überreich mit Wasser versorgt ist, eine xeromorphe Struktur.

Wenn, wie KOSTYTSCHEW (1931) nach Untersuchungen von ZELENSKI und anderen Forschern anführt, auch an der einzelnen Pflanze selbst die oberen Blätter stets einen stärker xeromorphen Charakter besitzen als die

Nährstoffe häufig nicht während der ganzen Vegetationszeit in gleichmäßigem Ausmaß, sondern ein großer, zuweilen der größte Teil gelangt bereits auf einem sehr frühen Jugendstadium in die Pflanze. Ferner ist auf den frühen Entwicklungsstadien die assimilierende Oberfläche relativ klein, sie nimmt im Laufe der Entwicklung immer mehr zu, und damit steigt auch die absolute Menge der produzierten Kohlenhydrate. So verschiebt sich im Laufe der Ontogenese das Verhältnis von Kohlenhydrat zu mineralischen Nährstoffen immer mehr zuungunsten der Letzteren. Die Folge muß eine ständige Abnahme des Zellvolumens sein.

Abschließend sei nur noch kurz auf das Verhältnis von Kohlenhydraten zu den mineralischen Nährstoffen im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der Bäume, vor allem unserer Obstbäume eingegangen (s. auch POENICKE 1944). Der junge Baum braucht bekanntlich eine Reihe von Jahren, bis er die Blühreife erlangt. Er hat in diesem Stadium im Vergleich zu den Kohlenhydraten einen relativ großen Überschuß an mineralischen Stoffen. Die Folge sind Großzelligkeit und Größe der Organe. Mit der Vergrößerung des Kohlenhydratspiegels in der wachsenden Pflanze infolge der ständig zunehmenden Blattfläche nimmt auch die Zellgröße ab. Die Pflanze wird von einem bestimmten Stadium an blühreif und bringt mit zunehmendem Alter immer mehr Früchte hervor, zugleich aber wird auch die Zellgröße immer mehr verkleinert, damit aber wird auch die Größe der Blätter und der Früchte entsprechend immer mehr vermindert. Alte Bäume bringen demgemäß eine sehr große Zahl von verhältnismäßig kleinen Früchten hervor. Will man diese Entwicklung unterbrechen und wieder zu großen hochwertigen Früchten kommen, so „verjüngt“ man den Baum, das heißt, man entfernt eine größere Zahl von Trieben, so daß die assimilierende Fläche vermindert wird. Dadurch wird das Verhältnis von Kohlenhydraten zu anorganischen Nährstoffen vorübergehend wieder zugunsten der letzteren verbessert, und die Zellgröße und damit die Größe von Blättern, Blüten und Früchten kann wieder zunehmen. Es ist bezeichnend, daß man eine entsprechende Wirkung auch durch eine starke Mineraldüngung erzielen kann.

Auf der anderen Seite kann man bekanntlich den Baum zu einer frühzeitigen Produktion von Blüten und Früchten dadurch zwingen, daß man ihn auf eine Unterlage pflöpft, die ein schwach entwickeltes Wurzelsystem besitzt. Hierdurch wird sehr rasch ein hoher Kohlenhydratspiegel erreicht, die Zellgröße bleibt klein, die Pflanze kommt frühzeitig zum Blühen und zur Fruchtproduktion, die weitere ontogenetische Verkleinerung des Zellvolumens geht bei diesen Formen sehr viel schneller vor sich als bei Bäumen mit einem größeren Wurzelsystem: diese Zwergformen altern daher sehr viel früher und sterben auch sehr viel schneller ab als Bäume, die ein gut entwickeltes Wurzelsystem besitzen.

Die Großzelligkeit und Großblättrigkeit und die Unfruchtbarkeit von einjährigen Trieben von *Symphoricarpos* und von *Rubus*arten läßt sich auf Grund der von uns entwickelten Vorstellungen ebenso deuten wie die Großzelligkeit und Großblättrigkeit von Stockausschlägen und von Sprossen, die an der Basis älterer Bäume entstehen.

Auch die Bildung der Jahresringe wird so verständlich. Bekanntlich entstehen die Jahresringe in unseren Bäumen dadurch, daß die im Frühjahr neuangelegten Gefäße sehr weitlumig sind, und daß fortschreitend bis zum Ende der Vegetationsperiode das Lumen der weiterhin gebildeten Gefäße immer kleiner wird. Im Frühjahr, wenn der Kohlenhydratspiegel in der Pflanze niedrig ist, entstehen somit große Gefäße. Mit steigendem Kohlenhydratüberschuß im Laufe des Sommers nimmt die Größe der neuentstehenden Gefäße immer mehr ab. Die Richtigkeit dieser Vorstellung beweisen Versuche von KLEBS (1914): Die Entfernung einer großen Zahl von Blättern führte dazu, daß die Pflanze, die bereits zur Bildung von kleinelumigen Gefäßen übergegangen war, plötzlich wieder Gefäße mit einem großen Durchmesser hervorbrachte.

Wir haben in den vorstehenden Ausführungen nachzuweisen versucht, daß auch in der Ontogenese der höheren Pflanze die Zellgröße eine bedeutsame Rolle spielt, derart, daß in der Ontogenese früh entstandene Organe großzellig sind, und daß mit dem Fortschreiten zur Geschlechtsreife und schließlich zur Alterung und zum Tode der Pflanze die Zellgröße immer mehr abnimmt. Es wurde ferner gezeigt, daß eine gewisse Wahrscheinlichkeit besteht, daß das Verhältnis der Kohlenhydrate zu den mineralischen Nährstoffen einen entscheidenden Einfluß auf die Zellgröße besitzt, in dem Sinne, daß ein relativ hoher Gehalt an Mineralstoffen die Großzelligkeit, ein relativ hoher Gehalt an Kohlenhydraten Kleinzelligkeit hervorruft. Die Abnahme des Zellvolumens von der Basis krautiger Pflanzen zur Blütenregion hin, sowie die relativ geringe Zellgröße der Blätter von blühenden und blühreifen Sprossen holziger Gewächse lassen vermuten, daß bei den bisher untersuchten Pflanzen — es handelt sich wohl ausschließlich um Langtags- oder tagneutrale Pflanzen — irgendeine Beziehung zwischen Zellgröße und Blühreife besteht. Welcher Art sie ist und welche Beziehungen zwischen dem Kohlenhydratspiegel der Pflanze, der Zellgröße, dem Photoperiodismus und der Bildung von Blühormonen besteht, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

Wir haben im Rahmen dieser Darstellung zu zeigen versucht, daß Veränderungen der Zellgröße, seien sie auf genetischem Wege zustande gekommen oder seien sie modifikativ als Folge bestimmter Umwelteinflüsse entstanden, auf die Form und die Funktion der Pflanze eine gleichartige Wirkung haben. Wir sind uns klar, daß hier noch vielerlei Lücken klaffen, daß noch zahlreiche Fragen ihrer experimentellen Beantwortung harren, und daß noch eine Reihe von Unklarheiten und Widersprüchen zu beseitigen sind. Wir glauben, daß die planmäßige Durchführung einer Reihe von Arbeiten, die wir mit unseren Mitarbeitern eingeleitet haben, dazu beitragen wird, wenigstens einen Teil dieser Probleme in absehbarer Zeit aufzuklären.

Literatur.

1. ABEGG, F. A.: Evaluation of polyploid strains derived from curly-topresistant sugar beet varieties. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 309—320 (1942). — 2. D'AMATO, F.: Differenziazione istologica per endopoliploidia nelle radici di alcune monocotildonie. Caryologia 3, 11—26 (1950). — 3. AMIN, K. C.: Preliminary note on interspecific hybridization and use of colchicine in cotton. Current Sci. 9, 74—75 (1940). — 4. ANDERSON, E., and K. SAX: A cytological monograph of the American species of *Trá-*

- descantia. Bot. Gaz. 97, 433-476 (1936). — 5. ARENKOVA, D. N.: Polyploid races in millet (*Panicum miliaceum* L.). C. R. Acad. Sci. URSS N. s. 29, 332-335 (1940). — 6. ARMSTRONG, J. M.: Production and value of polyploid field roots. Sci. Agr. 22, 797-798 (1942). — 7. ATWOOD, S. S.: Colchicine-induced polyploids in white clover. Jour. Amer. Soc. Agron. 36, 173-174 (1944). — 8. BADENHUIZEN, N. P.: Colchicine-induced tetraploids obtained from plants of economic value. Nature 1, 577 (1941). — 9. BAKER, R. E.: Induced polyploid, periclinal chimeras in *Solanum tuberosum*. Amer. Jour. Bot. 30, 187-195 (1943). — 10. BALDWIN JR., J. T.: Polyploidy in *Sedum ternatum*. J. Hered. 27, 241-248 (1936). — 11. BAMFORD, R.: Chromosome number and hybridization in *Gladiolus*. Jour. Heredity 32, 419-422 (1941). — 12. BANACH, E.: Studies in karyological differentiation of *Cardamine pratensis* L. in connection with ecology. Bull. Acad. Pol. Sci. et Lettres C, Sci. Math. et Nat. 197-211 (1950). — 14. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz*. II. Characters of F_1 plants grown in pots. Canad. Jour. Res., Sect. C Bot. Sci. 24, 81-97 (1946). — 15. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz* III. Achene weight, flowering and plant development. Canad. Jour. Res. Sect. C, Bot. Sci. 25, 59-72 (1947). — 16. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz*. IV. Comparison of second generation families. Canad. Jour. Res. Sect. C, Bot. Sci. 26, 115-127 (1948a). — 17. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz*. V. Cell size. Amer. Jour. Bot. 35, 532-539 (1948b). — 18. BARR, C. G., and E. H. NEWCOMER: Physiological aspects of tetraploidy in cabbage. Jour. Agric. Res. 67, 329-336 (1943). — 19. BARROS NEVES, J.: Über die Karyologie von *Ranunculus ficaria* L. Bol. Soc. Brotteriana, II. s. 16, 169-181 (1942). — 20. BARTHHELMSS, A.: Mutationsversuche mit einem Laubmoos, *Physcomitrium piriforme*. II. Morphologische und physiologische Analyse der univalenten und der bivalenten Protonemen einiger Mutanten. Z. f. Vererbgs. 79 (1941). — 21. BATTAGLIA, E.: Diploidia e triploidia in *Sternbergia lutea* (L.) Kerr.-Gawl. Caryologia 1, 269-279 (1949). — 22. BEACHELL, H. M., and J. W. JONES: Tetraploids induced in rice by temperature and colchicine treatment. Jour. Amer. Soc. Agr. 37, 165-175 (1945). — 23. BEASLEY, J. O.: The production of polyploids in *Gossypium*. Jour. Heredity 31, 39-48 (1940). — 24. BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. Z. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 60, 17 (1931). — 25. BENECKE, W. und L. JOST: Pflanzenphysiologie Bd. II, Jena 1923. — 26. BERNSTRÖM, P.: Chromosome numbers in *Anemone nemorosa* and *A. ranunculoides*. Hereditas 32, 514-520 (1946). — 27. BÖCHER, T. W.: Cytological studies on *Campanula rotundifolia*. Hereditas 22, 269-277 (1936). — 28. BÖCHER, T. W.: The leaf size of *Veronica officinalis* in relation to genetic and environmental factors. Dansk Bot. Arkiv. 11 (7) 1-20 (1944). — 29. BOHN, G. W.: Sesquidiploid F_1 hybrids of *Lycopersicum esculentum* and *L. peruvianum*. Jour. Agr. Res. 77, 33-53 (1948). — 30. BOLHUIS, G. G.: Enkele voorlopige resultaten van een behandeling van cassave-stekken mit colchicine. Mededel. Algem. Proefst. Landbouw 93, 1-9 (1949). — 31. BOLSUNOV, J.: An experimentally obtained haploid in *Nicotiana rustica* L. Z. Inst. bot. Akad. Nauk URSS Nr. 21/22, 197-199 (1939). — 32. BOWDEN, W. M.: Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationships in the flowering plants. Amer. Jour. Bot. 27, 357 (1940). — 33. BROWN, H. T., and F. ESCOMBE: Statistic diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B) 93, 223 (1900). — 34. BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin 1948. — 35. BUXTON, B. H., and C. D. DARLINGTON: Crosses between *Digitalis purpurea* and *D. ambigua*. New Phytologist 31, 225-240 (1932). — 36. BUXTON, B. H., and W. C. F. NEWTON: Hybrids of *Digitalis ambigua* and *D. purpurea*, their fertility and cytology. J. Genet. 19, 269-279 (1928). — 37. CHIN, T. C.: Cytology of the autotetraploid rye. Bot. Gaz. 104, 627-632 (1943). — 38. CONLEY, M. A.: An anatomical and cytological study of *Nephrrolepis exaltata* and some of its varieties. Ohio State Univ. Abstr. Doctoral Diss. 46, 39-46 (1945). — 39. CRANE, M. B., and LAWRENCE, W. J. C.: Fertility and vigour of apples in relation to chromosome number. J. Genet. 22, 153 (1930). — 40. CRANE, M. B., and P. T. THOMAS: Genetical studies in pears. I. The origin and behaviour of a new giant form. Jour. Genet. 37, 287-299 (1939). — 41. CROSS, G. L., and T. J. JOHNSON: Structural features of the shoot apices of diploid and colchicine-induced tetraploid strains of *Vinca rosea* L. Bull. Torrey Bot. Club 68, 618-635 (1941). — 42. De VRIES, H.: Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906. — DÖRRIES-RÜGER, K.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. I. Z. f. Vererbgs. 52 (1929). — 44. EKDAHL, J.: Comparative studies in physiology of diploid and tetraploid barley. Arkiv Bot. 31 A 1-45 (1944). — 45. EIGSTI, O.: A comparative study of mitosis in diploid and tetraploid species. Amer. Jour. Bot. 29 (10) (1942). — 46. ELLIS, G. H., L. F. RANDOLPH and G. MATRONE: A comparison of the chemical composition of diploid and tetraploid corn. Jour. Agric. Res. 72, 123-130 (1945). — 47. EMSWELLER, S. L.: The utilization of induced polyploidy in Easter lily breeding. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 49, 379-384 (1947). — 48. EVANS, M., and I. J. JOHNSON: The comparative rates of growth of tetraploid and diploid sweet clover, *Melilotus alba* Desr. Jour. Amer. Soc. Agr. 37, 867-875, (1945). — 49. FABERGÉ, A. C.: The physiological consequences of polyploidy. I. Growth and size in the Tomato. Jour. Genet. 33, 365-382 (1936). — 50. FAGERLIND, F.: Der Zusammenhang zwischen Perennität, Apomixis und Polyploidie. Hereditas 30, 179-200 (1944). — 51. FISCHER, A. und F. SCHWANITZ: Die Bedeutung der Polyploidie für die ökologische Anpassung und die Pflanzenzüchtung. Züchter 8, 225 (1936). — 52. FRANCO, C. M.: Relation between chromosome number and stomata in *Coffea*. Bot. Gaz. 100, 817-827 (1939). — 53. FRANDSEN, K. J.: Colchicininduzierte Polyploide bei *Beta vulgaris* L. Züchter 11, 17-19 (1939). — 54. FRANDSEN, K. J.: Beiträge zur Cyto-Genetik der *Brassica napus* L., der *Brassica campestris* L. und deren Bastarde sowie der amphidiploiden *Brassica napo campestris*. K. Vet.-of Landbohjskole Aarsskr. 1941, 59 (1941). — 55. FRANDSEN, K. J.: Jaktagelser over polyploide Former af Kulturplanter. Tidskr. Planteavl. 51, 640-665 (1948). — 56. FREISLEBEN, R.: Untersuchungen an tetraploiden Kulturgersten. Forschgsd. Sdh. 16, 361-364 (1942). — 57. FROESCHEL, P. und R. CLAEYS: Création des formes polyploides des plantes médicinales. Jour. Pharm. Belgique 4, 241-250 (1949). — 58. FULTS, J. L.: Somatic chromosome complements in *Bouteloua*. Amer. J. Bot. 29, 45-55 (1942). — 59. GAIRDNER, A. E.: *Campanula persicifolia* and its tetraploid form „Telham Beauty“. Jour. Genet. 16, 341-353 (1926). — 60. GATES, R. R.: A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. Trans. Linn. Soc. London 2 ser. Bot. 8, 1 (1913). — 61. GATES, R. R.: The mutation factor in evolution. London 1915. — 62. GEITLER, L.: Die Polyploidie der Dauerewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsh. Bot. Ges. 58, 131-142 (1940a). — 63. GEITLER, L.: Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. Chromosoma 1, 474 (1940b). — 64. GEITLER, L.: Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. Ergeb. d. Biol. 18, 1-54 (1941). — 65. GEITLER, L.: Die innere Polyploidie pflanzlicher und tierischer Gewebe. Forschg. u. Fortschr. 18, 255-256 (1942). — 66. GENTCHEFF, G. and A. GUSTAFSSON: The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I. Normal behaviour. Hereditas 25, 349-358 (1939). — 67. GERASSIMOFF, J. J.: Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Z. allg. Physiol. 1, 220 (1902). — 68. GLOTOV, V.: Amphidiploid fertile form of *Mentha piperita* L. produced by colchicine treatment. C. R. Acad. Sci. URSS, N. s. 28, 450-453 (1940). — 69. GRAFL, J.: Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung Chromosoma 1, 265 (1939/40). — 70. GRANER, E. A.: The effect of colchicine on cassava. II. The production of polyploid forms. Bragantia 2, 23-54 (1942). — 71. GRANICK, E. B.: A caryosystematic study of the genus *Agave*. Amer. Jour. Bot. 31, 283-298 (1944). — 72. GREBINSKAYA, M. J.: Die Anatomie der amphidiploiden *Raphanobrassica* und ihrer Eltern. J. Bot. URSS 23, 106-121 (1938). — 73. GREEN, J. M.: Comparative rates of pollen tube establishment in diploid and tetraploid maize. J. Hered. 37, 117-121 (1946). —

74. GREENLEAF, W. J.: Induction of polyploidy in Nicotiana by hetero-auxin treatment. *J. Hered.* **29**, 451—464 (1938). — 75. GREENLEAF, W. J.: A spontaneous tetraploid hybrid in pepper (*Capsicum frutescens*). *Proc. Amer. Soc. horticult. Sci.* **49**, 231—232 (1947). — 76. GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. *Züchter* **12**, 62—73 (1940). — 77. GUSTAFSON, F. G.: Growth hormone studies of some diploid and autotetraploid plants. *J. Hered.* **35**, 269—272 (1944). — 78. GYÖRFFY, B.: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. *Planta* **32**, 15—37 (1941a). — 79. GYÖRFFY, B.: The physiological and chemical conditions in polyploid plants. *Arb. ung. biol. Forsch.-Inst.* **13**, 362—446 (1941b). — 80. HAGERUP, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas* **16**, 19 (1932). — 81. HAGERUP, O.: Studies on the significance of polyploidy. III. Deschampsia and Aira. *Hereditas* **25**, 185—192 (1939). — 82. HÅKANSSON, A.: Über verschiedene Chromosomenzahlen in *Scirpus palustris* L. *Hereditas* **13**, 53—60 (1930). — 83. HÅKANSSON, A. und S. ELLERSTRÖM: Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. *Hereditas* **36**, 256—296 (1950). — 84. HALL, A. D.: Polyploidy in Tulipa. *J. Linnean Soc. Bot.* **50**, 481—489 (1937). — 85. HARTMAIR, V.: Cytologische Feststellungen an *Primula malacoides*. *Züchter* **12**, 32—34 (1940). — 86. HARTMAIR, V.: Colchicininduzierte Polyploidie bei Gurken. *Züchter* **15**, 13—16 (1943). — 87. HECHT, A.: Colchicine induced tetraploidy in *Oenothera*. *Proc. Indiana Acad. Sci.* **51**, 87—93 (1942). — 88. HECHT, A.: Induced tetraploids of a self-sterile *Oenothera*. *Genetics* **29**, 69—74 (1944). — 89. HEILBORN, O.: Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex*. *Hereditas* **5**, 129—216 (1924). — 90. HEILBORN, O.: Reduction division, pollen lethality and polyploidy in apples. *Acta horti Bergiani Bd. II* (1935). — 91. HEILBORN, O.: On some effects of primary and secondary polyploidy in apples and pears. *Ann. of the Agr. Coll. of Sweden* **9**, 116 (1941). — 92. HEILBRONN, A.: Über experimentell erzeugte Tetraploidie bei Farnen. *Verhdl. d. 5. intern. Kongr. f. Vererbgs. Berlin 1927. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. Suppl. Bd. 2* (1927). — 93. HEILBRONN, A.: Polyploidie und Generationswechsel. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **50**, 289—299 (1932). — 94. HEILBRONN, A.: Über die Mutabilität mono- und digenomatischer Farne. *Rev. Fuc. Sci. Univ. Istanbul* **1**, 56—60 (1935). — 95. HEITZ, E.: Moosmutationen. I. Spontane und durch Colchicin ausgelöste polyploide Mutanten bei *Aulacomium androgynum* (L.) Arch. Jul. Klaus-Stiftg. **20** (Ergänzungsb.) 119—125 (1945). — 96. HESSE, R.: Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Petunien. *Ztschr. f. Vererbgs.* **75**, 1—23 (1938). — 97. HOFMEYER, J. D. J., and H. van ELDEN: Tetraploidy in *Carica papaya* L. induced by colchicine. *South African J. Sci.* **38**, 181—185 (1942). — 98. HOFMEYER, J. D. J.: Further studies of tetraploidy in *Carica papaya* L. *S. African. Jour. Sci.* **41**, 225—230 (1945). — 99. HOWARD, H. W.: The fertility of amphidiploids from the cross *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. *J. of Genetics* **36**, 239—273 (1938). — 100. HOWARD, H. W.: The size of seeds in diploid and autotetraploid *Brassica oleracea*. *J. Genetics* **38**, 325—340 (1939). — 101. HOWARD, H. W.: The effect of polyploidy and hybridity on seed size in crosses between *Brassica chinensis*, *B. carinata*, amphidiploid *B. chinensis carinata* and autotetraploid *B. chinensis*. *J. Genetics* **43**, 105—119 (1942). — 102. HOWARD, H. W.: Seed size in crosses between diploid and autotetraploid *Nasturtium officinale* and allotetraploid *N. uniseriatum*. *J. Genetics* **48**, 111—118 (1947). — 103. HUNTER, A. W. S.: Tetraploid snap-dragons. *Florists exchange* **104**, 18 (1945). — 104. HUSKINS, C. L.: The subdivision of the chromosomes and their multiplication in non dividing tissues: possible interpretations — terms of gene structure and gene action. *Amer. Naturalist* **81**, 401 (1947). — 105. HUSKINS, C. L.: Chromosome multiplication and reduction in somatic tissues. Their possible relation to differentiation, „reversion“ and sex. *Nature* **161**, 80—83 (1948). — 106. JANAKI-AMMAL, E. K.: Intergeneric hybrids of *Saccharum*. *J. Genetics* **41**, 217—253 (1941). — 107. JØRGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *J. Genetics* **19**, 133—211 (1928). — 108. JOHNSON, H.: Cytological studies of diploid and triploid populus tremula and of crosses between them. *Hereditas* **26**, 321—352 (1940). — 109. JOHNSON, H.: Cytological studies of triploid progenies of *Populus tremula*. *Hereditas* **28**, 306—312 (1942). — 110. JONES, H. A., and A. E. CLARKE: A natural amphidiploid from an onion species hybrid *Allium cepa* L. × *Allium fistulosum* L. *J. Heredity* **33**, 25—32 (1942). — 111. JULÉN, G.: Investigations on diploid, triploid and tetraploid lucerne. *Hereditas* **30**, 567—582 (1944). — 112. KAPPERT, H.: Die Bedeutung der Polyploidie in der Cyclamenzüchtung. *Züchter* **13**, 106—114 (1941). — 113. KÄRPER, R. E. and A. T. CHISHOLM: Chromosome numbers in Sorghum. *Amer. J. Bot.* **23**, 369—374 (1936). — 114. KARPECHENKO, G. D.: New tetraploid barleys. The hulled and the naked. *C. r. Acad. Sci. URSS, N. s.* **21**, 59—62 (1938). — 115. KASPARYAN, A. S. A.: Colchicin-induced amphidiploid Upland × Egyptian cotton (*Gossypium hirsutum* L. × *G. Barbadeense* L.). *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **26**, 163—165 (1940a). — 116. KASPARYAN, A. S. A.: Tetraploidy in tea (*Thea sinensis* L.). *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **27**, 1017—1019 (1940b). — 117. KERNS, K. R. and J. L. COLLINS: Chimeras in pineapple. Colchicine-induced tetraploids and diploid-tetraploids in the Cayenne variety. *J. Heredity* **38**, 323—330 (1947). — 118. KHVOSTOVA, V. V. and S. J. GOLDAT: Colchicine induced tetraploids in *Chrysanthemum*. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **31**, 623—624 (1941). — 119. KISHIMOTO, E.: Chromosomenzahlen in den Gattungen *Panicum* und *Setaria*. *Cytologia* **9**, 23—27 (1938). — 120. KOSTOFF, D.: Studies on polyploid plants. XI. Amphidiploid *Triticum timopheevi* Zhuk. × *T. monococcum* L. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **1**, 37—41 (1936). — 121. KOSTOFF, O.: Directed heritable variations conditioned by euploid chromosome alterations. *J. Genetics* **36**, 447 (1938a). — 122. KOSTOFF, D.: Polyploid plants produced by colchicine and acenaphthene. *Current Sci.* **7**, 108—110 (1938b). — 123. KOSTOFF, D.: The size and number of the chloroplasts and the chlorophyll content in euploid forms experimentally produced. *Current Sci.* **7**, 270—273 (1938c). — 124. KOSTOFF, D.: The frequency of the cell division in polyploid plants. *Current Sci.* **9**, 277—278 (1940a). — 125. KOSTOFF, D.: Polyploide und ihre Bedeutung für die Evolution und Pflanzenzüchtung. *Z. Landw. Versuchsst. Bulgarien* **10**, 3—86 (1940b). — 126. KOSTOFF, D.: Fertility and chromosome length. Correlations between chromosome length and viability of gametes in autopolyploid plants. *J. Heredity* **31**, 33—34 (1940c). — 127. KOSTOFF, D.: Polyploidie und landwirtschaftliche Produktion. *Z. f. Pflanzenzüchtg.* **25**, 284—304 (1943). — 128. KOSTOFF, D., A. GORBATCHEVA und P. DIMITROFF: Die Vergrößerung der Zellen in auto- und allopolyploiden Tabakpflanzen. *Z. f. Pflanzenzüchtg.* **25**, 112—116 (1943). — 129. KOSTOFF, D. und HENDALL: Studies of polyploid plants. III. Cytogenetics of tetraploid tomatoes. *Gartenbauwiss.* **9**, 20—44 (1934). — 130. KOSTOFF, D. and A. ORLOV: The size of the chloroplasts in euploid forms of *Nicotiana* and *Solanum*. *Ann. of Bot. N. s.* **2**, 883—886 (1938). — 131. KOSTYTSCHEV, S.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Bd. Stoffaufnahme, Stoffwanderung, Wachstum und Bewegungen. Unter Mitwirkung von F. A. F. C. WENT. Springer, Berlin 1931. — 132. KRITIKOS, P. G. und E. STEINEGGER: Heteroploidie-Versuche an Arzneipflanzen. 8. Spaltöffnungsindex bei diploiden und tetraploiden *Lobelia siphilitica*. *Pharmac. Acta Helvetiae* **24**, 45—50 (1949). — 133. KRUG, C. A.: Cytological observations in *Coffea*. III. *J. Genetics* **34**, 399—441 (1937). — 134. KRUG, C. A. e A. CARVALHO: Genetica de *Coffea*. VII. Hereditariadade dos caracteres de *Coffea arabica* L. var. maragogipe Hort ex Froebner. *Bragantia* **2**, 199—247 (1942). — 135. KUHK, R.: Vergleichende Untersuchungen an di- und tetraploidem Lein (*Linum usitatissimum* L.). *Z. f. Pflanzenzüchtg.* **25**, 92—111 (1943). — 136. KUMAR, L. S. S.: A comparative study of autotetraploid and diploid types in mung (*Phaseolus radiatus* Linn.). *Proc. Indian Acad. Sci. (Sect. B)* **21**, 266—268 (1945). — 137. KUMAR, L. S. S., A. ABRAHAM und V. K. SRINIVASAN: Preliminary note on autotetraploidy in *Cajanus indicus* Spreng. *Proc. Indian Acad. Sci. (Sect. B)* **21**, 301—306 (1945). — 138. LAPIN, V. K. and V. G. TELOUCH: Size and number of stomata in diploid and polyploid forms in *Citrus*, *Poncirus* and *Fortunella*. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **27**, 365—368 (1940). — 139. LARSEN, P.: The aspects of polyploidy in the genus

- Solanum. 2. Production of dry matter, rate of photosynthesis and respiration, and development of leaf area in some diploid Solanums. *Biol. Medd danske Vidensk. Selsk.* 18, 1 (1943). — 140. LEHMANN, H.: Über interspezifische Kreuzungssterilität in der Gattung *Nicotiana*. *Z. ind. Abst.* 72, 207—257 (1936). — 141. LESLEY, M. M. and J. W. LESLEY: The mode of origin and chromosome behavior in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. *J. Genetics* 22, 419—421 (1930). — 142. LEVAN, A.: Tetraploidy and octoploidy induced by colchicine in diploid *Petunia*. *Hereditas* 25, 109—131 (1939). — 143. LEVAN, A.: Plant breeding by induction of polyploidy and some results in clover. *Hereditas* 28, 245—246 (1942a). — 144. LEVAN, A.: The response of some flax strains to tetraploidy. *Hereditas* 28, 246—248 (1942b). — 145. LEVAN, A.: Jämförande undersökning över utvecklingen av diploid och tetraploid sockerbeta och foderbeta. *Sver. Utsädesför. Tidskr.* 53, 215—238 (1943). — 146. LEVAN, A.: Aktuelle Probleme der Polyploidiezüchtung. *Arch. Jul. Klaus-Stiftg.* 20 (Ergänzungsbd.) 142—152 (1945a). — 147. LEVAN, A.: Polyploidförädlings nuvarande läge. *Sver. Utsädesför. Tidskr.* 55, 109—143 (1945b). — 148. LEVAN, A. und OLSSON P. A.: On the decreased tendency for bolting in tetraploids of mangels and sugar beets. *Hereditas* 30, 253 (1944). — 149. LÖVE, A.: Physiological differences within a natural polyploid series. *Hereditas* 28, 504—506 (1942). — 150. LÖVE, A.: Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. *Hereditas* 30, 1—136 (1943). — 151. LÖVE, A.: A new triploid *Betula verrucosa*. *Svensk. Bot. Tidskr.* 38, 381—393 (1944). — 152. LÖVE, A. und D. LÖVE: The geobotanical significance of polyploidy. I. *Portug. Acta Biol.* (A) R. B. Goldschmidt, Vol. 273—352 (1949). — 153. MANTON, J.: The cytological history of water cress (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Z. ind. Abst.* 69, 132—157 (1935). — 154. MELANDER, J.: A new giant *Populus tremula* in Norrbotton. *Hereditas* 24, 189—194 (1938). — 155. MELCHERS, G.: Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. *Z. f. Naturforschg.* 1, 160—165 (1946). — 156. MIRA, E. A. and A. J. JAMAYO: Obtención de plantas tetraploides de *Nicotiana rustica* × *N. tabacum* mediante la colchicina. *Bol. Inst. Nacion. Invest. Agron.* 11, 49—87 (1944). — 157. MOL, W. E. de: Die erste gezüchtete triploide *Scilla sibirica* Andrews. *Gartenbauwiss.* 17, 227—239 (1942). — 158. MORRIS, L. E.: Pollen germination in *Brassica chinensis* × *Raphanus sativus* F₁ hybrids. *J. Genetics* 33, 435—441 (1936). — 159. MÜNDLER, M. und SCHWANITZ F.: Über einen Ertrags- und Düngungsversuch mit diploidem und tetraploidem Münchener Bierrettich. *Züchter* 14, 137—140 (1942). — 160. MÜNTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21, 263 (1936). — 161. MÜNTZING, A.: New material and cross combination in *Galeopsis* after colchicine-induced chromosome doubling. *Hereditas* 27, 193—201 (1941a). — 163. MÜNTZING, A.: Poliploidi och vaxtförädling. *Sverig. Utsädesförenings Tidskr.* 51, 305—340 (1941b). — 163. MÜNTZING, A.: Experimentella kromosoma talsförändringar och deras betydelse för växtförädlings. *K. Landsb.-Akad. Handl. och Tidskr.* 81, 97—114 (1942). — 164. MÜNTZING, A.: Cyto-genetic properties and practical value of tetraploid rye. *Hereditas* 37, 17—84 (1951). — 165. NEBEL, B. R.: Characteristics of diploid and triploid apple varieties. I. Measuring of stomata. *Proc. Amer. Soc. horticult. Sci.* 132 (1934). — 166. NEGODI, G.: Ulteriore contributo alla carilogia del genere „*Fumaria*“. *Atti Accad. naz. Sincel.* VI. s. 24, 477—478 (1937). — 167. NEGODI, G.: Poliploidi da colchicina in *Bellis perennis*, *Bellis annua*, *Antirrhinum Orontium*, *Mimosa pudica*, *Nigella sativa*, *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Cucurbita Pepo*. *Atti Mem. Acad. Sci. Modena*, V. s. 5, 115—147 (1941). — 168. NEWCOMER, E. H.: A colchicine-induced tetraploid *Cosmos*. Some comparisons with its diploid progenitors. *J. Heredity* 32, 161—164 (1941). — 169. NILSSON and ANDERSSON: Polyploidy in the genus *Medicago*. *Hereditas* 29, 197—198 (1943). — 170. NILSSON-EHLE, H.: Über eine in der Natur aufgefundenene Gigasform von *Populus tremula*. *Hereditas* 21, 379—382 (1936). — 171. NILSSON-EHLE, H.: Fortsatta arbeten på framställande av tetraploida äpplen. *Sver. Pomol. Fören. Årsskr.* 43, 25—28 (1942). — 172. NISHIYAMA, J.: The genetics and cytology of certain cereals. *Mem. Coll. Arg. Kyoto Imp. Univ.* Nr. 32 (1934). — 173. NOGUTI, Y., K. OKUMA and H. OKA: Studies on the polyploidy in *Nicotiana* induced by the treatment with colchicine. I. General observations on the autotetraploid of *Nicotiana rustica* and *N. tabacum*. *Jap. J. Botany* 10 (3) 309—319 (1939). — 174. OKUNO, S.: On the chromosome numbers in the genus *Carex*. *J. Genetics* 16, 164—170 (1940). — 175. OLDEN, E. J.: Hagra nya hökromosomiga äpple typer. *Sver. Pomol. Fören. Årsskr.* 46, 105—115 (1945). — 176. OOMEN, H. C. J.: Polyploidy in *Canna*. *Genetica* 24, 333—386 (1949). — 177. ONO, T.: The effect of polyploidy upon morphological and physiological characters in *Pisum sativum*. *Bot. and Zool.* 8, 1265—1274 (1940). — 178. VAN OVEREEM, C.: Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. *Beih. z. Bot. Zbl.* 39, 1 (1922). — 179. PERRY, B. A.: Chromosome number and phylogenetic relationships in the *Euphorbiaceae*. *Amer. J. Bot.* 30, 527—543 (1943). — 180. PÉTO, F. H. and J. W. BOYES: Comparison of diploid and triploid sugar beets. *Canad. J. Res., Sect. C* 18, 273—282 (1940). — 181. PÉTO, F. H. and K. W. HILL: Colchicine treatments of sugar beets and the yielding capacity of the resulting polyploids. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.* 1942, 287—295 (1942). — 182. PIERCE, W. P.: The effect of phosphorus on chromosome and nuclear volume in violet species. *Bull. Torrey bot. Club* 64, 345—355 (1937). — 183. PIRSCHLE, K.: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen, besonders hinsichtlich des Mineralhaushalts an *Petunia* DD, dd, Dd und DDDD. *Planta* 31, 349—405 (1940). — 184. PIRSCHLE, X.: Resistenzversuche mit polyploiden Pflanzen. *Naturwiss.* 338—339 (1941). — 185. PIRSCHLE, K.: Quantitative Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ autopolyploider Pflanzen. *Z. Vererbungsl.* 80, 126—156 (1942a). — 186. PIRSCHLE, K.: Weitere Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ von Autopolyploiden (2n, 3n, 4n) und ihren Bastarden. *Z. Abstl.* 80, 247—270 (1942b). — 187. PIRSCHLE, K.: Stickstoff- und Eiweißanalysen an autopolyploiden Pflanzen. *Planta* 32, 517—534 (1942c). — 188. PIRSCHLE, K.: Stickstoff- und Aschenanalysen an Wasserkulturen mit polyploiden Pflanzen. *Naturwiss.* 30, 646—647 (1942d). — 189. PIRSCHLE, K.: Wasserkulturversuche mit polyploiden Pflanzen. 1. *Stellaria media*. *Biol. Zbl.* 62, 253—279 (1942e). — 190. PIRSCHLE, K.: Wasserkulturversuche mit polyploiden Pflanzen. 2. *Stellaria media*, Einfluß von Spurenelementen. *Biol. Zbl.* 62, 455—482 (1942f). — 191. PODDUBNAYA-ARNOLDI, V.: Comparative embryological investigation on the diploid and tetraploid forms of buckwheat. *Bot. Zhurnal SSSR.* 33, 181—194 (1948). — 192. PORTER, K. B. und M. G. WEISS: The effect of polyploidy on soybeans. *J. Amer. Soc. Agronom.* 40, 710—724 (1948). — 193. PRATASSENJA, G. D.: Studies on polyploid plants. Parallel variation. *C. R. Acad. Sci. URSS* 19, 525—530 (1938). — 194. RAGHAVAN, T. S. and K. R. VENKATASUBBAN: Studies in the Indian Scilleae. III. The cytology of diploid *Urginea indica* Kunth. IV. The cytology of triploid *Urginea indica* Kunth. *Cytologia* 11, 55—92 (1940). — 195. RAMANUJAM, S.: Autotripleidy in *Toria* (*Brassica campestris* L.). *Current Sci.* 9, 325—326 (1940). — 196. RANDOLPH, L. F.: Cytogenetics of tetraploid maize. *J. agric. Res.* 50, 591—605 (1935). — 197. RANDOLPH, L. F., E. C. ABBE and J. EINSSET: Comparison of shoot apex and leaf development and structure in diploid and tetraploid maize. *J. agric. Res.* 69 (2) 47—76 (1944). — 198. RAPTOPOULOS, T.: Pollen germination tests in cherries. *J. Pomol.* 18, 61—67 (1940). — 199. RAPTOPOULOS, T.: Pollen-tube growth studies in cherries. *J. Genetics* 42, 73—89 (1941). — 200. RATTLE, M. L. and B. R. NEBEL: Cytogenetic results with colchicine. *Biol. Zbl.* 59, 79—87 (1939). — 201. RAV, K. R., A. T. SANJAL and J. DATTA: Colchicine treatment of jute. *Sci. and Culture* 10, 86—89 (1944). — 202. RENNER, O.: Beiträge zur Physik der Transpiration. *Flora* 100, 451 (1910). — 203. RENNER, O.: Zur Physik der Transpiration I. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 29 (1911). — 204. RIEDE, W.: Cytologisch-genetische Studien an *Petunia*. *Gartenbauwiss.* 3, 185—200 (1930). — 205. RIZET, G.: Sexualité et polyploidie chez *Cannabis sativa*. *Compt. Rend. Soc. Biol.* 141, 284—285 (1946). — 206. ROBERTSON, J. H. and LLOYD WEAVER: A new tetraploid wheat grass from Nevada. *Bull. Torrey bot. Club* 69, 434—437 (1942). — 207. ROHWEDER, H.: Versuch zur Erfassung der mengenmäßigen Bedeckung des Darß und Zingst mit polyploiden Pflanzen. *Planta* 27, 501—549 (1937). — 208. ROHWEDER, H.: Über die Bedeutung der Karyologie

- der Caryophyllaceae. *Lilloa* 9, 203—210 (1943). — 209. ROSS, J. G., and J. W. BOVES: Tetraploidy in flax. *Canad. J. Res., Sect. C, bot. Sci.* 24 (1) 4—6 (1946). — 209a. RÜDIGER, W.: Über die Beziehungen des Längen-Breiten-Index der Zellen und Organe bei Gigaspflanzen und ihren kleinzelligen Ausgangsformen. *Ber. d. D. Bot. Ges.* 65, 239—245 (1952). — 210. RUDORF, W.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution und die Pflanzenzüchtung. *Z. Angew. Bot.* 25, 92—101 (1943). — RUDORF, W. und P. SCHWARZE: Polyploidie-Effekte bei *Datura Tatula*. *Planta* 39, 36—64 (1951). 212. RYBIN, V. A.: Tetraploid *Solanum rybinii* Inz. et Buk. produced by colchicine treatment. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* 27, 151—154 (1940). — 213. SANSOME, F. Wh. and S. S. ZILVA: Polyploidy and vitamin C. *Biochem. J.* 27, 1935—1941 (1933). — 214. SANSOME, F. W. and S. S. ZILVA: Polyploidy and vitamin C. *Biochem. J.* 30, 54 (1936). — 215. SCHERZ, W.: Über somatische Genommutanten der *Vitis vinifera*-Varietät „Moselriesling“. *Züchter* 12, 212—225 (1940). — 216. SCHIRMANN, E.: Der Chromosomenbestand der Kulturpflanzen. *Züchter* 7, 249—254 (1935). — 217. SCHLÖSSER, L. A.: Frosthärte und Polyploidie. *Züchter* 8, 75—80 (1936a). — 218. SCHLÖSSER, L. A.: Befruchtungsschwierigkeiten bei Autopolyploiden und ihre Überwindung. *Züchter* 8, 295—301 (1936b). — 219. SCHLÖSSER, L. A.: Grenzen und Möglichkeiten der Ausnutzung von Polyploidie in der Pflanzenzüchtung. *Forschg. Dienst* 3, 69 (1937). — 220. SCHLÖSSER, L. A.: Physiologische Untersuchungen an polyploiden Pflanzenreihen. *Forschgsd.* 10, 28—40 (1940a). — 221. SCHLÖSSER, L. A.: Untersuchungen an Autopolyploiden Zuckerrüben. *Ztschr. d. Wirtsch. Gr. Zuckerind.* 90, 88—106 (1940b). — 222. SCHLÖSSER, L. A.: Über das Fertilverden autopoloider Leinsippen. *Züchter* 16, 3—8 (1944). — 223. SCHRATZ: Vergleichende Untersuchungen an uni- und bivalenten Laubmoosen. *Biol. Zbl.* 44, 593 (1924). — 224. SCHRÖCK, O.: Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Klonen von Luzerne, Gelbklee und Steinklee. *Z. f. Pflanzenzüchtg.* 26, 214—222 (1944). — 225. SCHWANITZ, F.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. *V. Protonemaregeneration aus Blättchen, Chloroplastengröße, Chloroplastenzahl, assimilatorische Relation.* *Z. f. ind. Abst.* 62, 232 (1932). — 226. SCHWANITZ, F.: Polyploidie und Pflanzenzüchtung. *Naturw.* 28, 353—361 (1940). — 227. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen über den Ertrag getriebener diploider und tetraploider Gartenkresse. *Züchter* 13, 155—160 (1941). — 228. 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—93 (1942a). — 229. SCHWANITZ, F.: Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden im künstlichen Medium. *Züchter* 14, 273—282 (1942b). — 230. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I. Feldversuche mit diploiden und autotetraploiden Nutzpflanzen. *Züchter* 19, 70—85 (1948). — 231. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. II. Zur Keimungsphysiologie diploider und autotetraploider Nutzpflanzen. *Planta* 36, 389—401 (1949a). — 232. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Zum Wasserhaushalt diploider und polyploider Pflanzen. *Züchter* 19, 221—232 (1949b). 233. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen. *Züchter* 19, 344—359 (1949c). — 234. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VI. Pollengröße und Zellkerngröße bei diploiden und autotetraploiden Pflanzen. *Züchter* 20, 53—57 (1950a). — 235. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VII. Zur Atmung diploider und autotetraploider Pflanzen. *Züchter* 20, 76—81 (1950b). — 236. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VIII. Über das Wachstum von diploiden und autotetraploiden Keimpflanzen von gelbem Senf (*Sinapis alba* L.) und Sprengelrübren (*Brassica rapa* L. var. *oleifera* Metzger). *Züchter* 20, 131—135 (1950c). — 237. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IX. Über den Gehalt der Blätter diploider und tetraploider Gartenstiefmütterchen (*Viola tricolor maxima hort.*) an Calciumoxalatdrusen. *Züchter* 20, 208—209 (1950d). — 238. SCHWANITZ, F.: Der Gigascharakter der Kulturpflanzen als Ursache für die schlechten Leistungen künstlich polyploid gemachter Nutzpflanzen. *Naturw.* 37, 115—116 (1950e). — 239. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XI. Zum Chlorophyllgehalt diploider und polyploider Pflanzen. *Züchter* 21, 30—36 (1951a). — 240. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XII. Der Gigascharakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. *Züchter* 21, 65—75 (1951b). 241. SCHWANITZ, F.: Die Zellgröße als der entscheidende Faktor für die Entstehung der verschiedenen Sortengruppen beim Kulturlein, (*Linum usitatissimum* L.). *Naturw.* 38, 44—45 (1951c). — 242. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XIII. Zellgröße und Blütenfüllung. Untersuchungen an polyploiden Formen von *Bryophyllum daigremontianum* Hamet et Perrier sowie an gefüllten und ungefüllten Formen verschiedener Gartenpflanzen. *Züchter* 22, 244—254 (1952). — 243. SCHWANITZ, F.: Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen- und der Spaltöffnungsgröße. *Züchter* 22, 273—275 (1952). — 244. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XIV. Steigerung der Blütenproduktion durch Polyploidie bei *Malva silvestris* L. ssp. *mauritanica* Thell. und bei *Eschscholtzia californica* Cham. *Züchter* 22, 338—341 (1952). — 245. SCHWANITZ, F. und H. SCHWANITZ: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. X. Weitere Beiträge zur Sexualität polyploider Pflanzen. *Züchter* 21, 336—346 (1950). — 246. SCHWANITZ, F., und P. SCHWARZE: Die physiologischen Grundlagen der Züchtung auf erhöhten Eiweißgehalt bei unseren Getreidearten. *Forschgsd.* 4, 19—31 (1937a). — 247. SCHWANITZ, F., und P. SCHWARZE: Die genetischen Grundlagen der Züchtung auf erhöhten Eiweißgehalt bei unseren Getreidearten. *Forschgsd.* 4, 60—81 (1937b). — 248. SCHWEIZER: Polyploidie und Geschlechterverteilung bei *Spilachnum sphaericum*. *Flora, N. F.* 16, (1923). — 249. VON SENGBUSCH, R.: Polyploider Roggen. *Züchter* 12, 185—189 (1940). — 250. SEYBOLD, A.: Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. *Monogr. aus Gesamtgebiet der wiss. Bot. u. Zool.* 2. Berlin 1929. (1929a). — 251. SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. *Ergebn. d. Biol.* 5 (1929b). — 252. SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. *Ergebn. d. Biol.* 6 (1930). — 253. SEYBOLD, A.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse I. *Planta* 13, 18 (1931). — 254. SCHAVINSKAYA, S. A.: Tetraploider Kohl, auf dem Wege der Regeneration gewonnen. *Trudy prikl. Bot. i. pr. II. Contrib. from the Laborat. of Genet. of the Inst. of Plant Industry Nr. 7*, 13—36 (1937a). — 255. SCHAVINSKAYA, S. A.: Oktoploider Kohl, experimentell hergestellt. *Trudy prikl. Bot. i. pr. II. Contrib. from the Labor. of Genet. of the Inst. of Plant Ind.* 7, 69—76 (1937b). — 256. SHIFFRIS, O.: Polyploids in the genus *Cucumis*. *J. Hered.* 33, 144—152 (1942). — 257. SHIMAMURA, T.: Experiments of the treatment of tomatoes with colchicine solution. *Jap. J. Genetics* 14, 304—308 (1938). — 258. SHULL, S.: Species hybridization among old and new species of shepherds purse. *Proc. intern. congr. of plant sci.*, 837—888 (1929). — 259. STERP, H.: Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organ- und Zellengröße. *Jb. wiss. Bot.* 54, (1914). — 260. STERP, H. und A. SEYBOLD: Kann die Transpiration aus einem multiperforaten Septum die einer gleich großen Wasserfläche erreichen? *Planta* 5, 616 (1928). — 261. SIMMONDS, N. W.: The effects of polyploidy upon the leaf of *Musa*. *Ann. Bot.* 12, 441 (1948). — 262. SIMONET, M.: Sur l'hérédité des mutations tétraploides de *Petunia* obtenues après application de colchicine. *C. r. Acad. Sci. Paris* 207, 1126—1128 (1938). — 263. SINGH, H. B.: A naturally occurring tetraploid brinjal. *Indian J. Genetics and Pl. Breeding* 2, 71—72 (1942). — 264. SINGLETON, W. R.: Inheritance of „Corn grass“, a macromutation in maize, and its possible significance as an ancestral type. *Amer. Naturalist* 85, 81—96 (1951). — 265. SMITH, H. E.: Polyploidy in *Sedum pulchellum* M. II. Stomatal size and frequency. *Bull. Torrey bot. Club* 70, 261—264 (1943). — 266. SMITH, H. E.: *Sedum pulchellum*: A physiological and morphological comparison of diploid, tetraploid and hexaploid races. *Bull. Torrey bot. Club* 73, 495—542 (1946). — 267. SMITH, H. E.: Studies on induced heteroploids of *Nicotiana*. *Amer. J. Bot.* 30, 121—130 (1943). — 268. SMITH, L.: An inversion, a reciprocal translocation, trisomics and tetraploids in barley. *J. agric. Res.* 63, 741—750 (1941). — 269. SÖLLNER, R.: Polyploidie intra-

spécifique chez *Cerastium arvense* L. et nombres chromosomiques de quelques autres *Cerastium*. *Experientia* **6**, 335–337 (1950). — 270. SÖRGE, G.: Über heteroploide Mutanten bei *Allomyces Kniepii*. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl., N. F.* **22** 155–170 (1936). — 271. SPURR, G. C. JR.: Stomatal studies in normal and polyploid varieties of *Tagetes*. *Proc. Pennsylvania Acad. Sci.* **15**, 213–217 (1941). — 272. STÄLFELT, M. G.: Kohlenassimilation und Atmung von großwüchsigen Polyploiden. *Ark. Bot.* **A 30**, 1 (1943). — 273. STEBBINS, G. L.: Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* **25**, 189 (1938). — 274. STEPHAN, J.: Versuche über die Verdampfung. *S.-B. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. Abt. I*, **26**, 1873. — 275. STELZNER, G.: Colchicinin-duzierte Polyploidie bei *Solanum tuberosum* L. *Züchter* **13**, 121–128 (1941). — 276. STOMPS, T. J.: Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. *Z. ind. Abst. Vererb.* **21**, 65–90 (1919). — 277. STOUT, A. B.: Inactivation of incompatibilities in tetraploid progenies of *Petunia axillaris*. *Torreyia* **44**, 45–51, (1945). — 278. STRAUB, J.: Chromosomenuntersuchungen an polyploiden Blütenpflanzen. I. Die Chromatinmasse bei künstlich ausgelösten Polyploiden. *Ber. dtsch. Bot. Ges.* **57**, 531–544 (1939). — 279. STRAUB, J.: Quantitative und qualitative Verschiedenheiten innerhalb von polyploiden Pflanzenreihen. *Biol. Zbl.* **60**, 659–669 (1940). — 280. STRAUB, J.: Die Züchtung von Polyploiden mit positivem Selektionswert. *Z. Naturforschg. I*, 342–345 (1946). — 281. SULLIVAN, J. T., and W. M. MYERS: Chemical composition of diploid and tetraploid *Lolium perenne* L. *J. Amer. Soc. Agronom* **31**, 869–971 (1939). — 282. TAKENAKA, Y.: The relation between polyploidy and the size of stoma. I. On the plants of the subgenus *Lapathum*. *Bot. Mag.* **55**, 319–323 (1941). — 283. TAYLOR, H.: A physiological study of diploid and related tetraploid plants. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.* **22**, 137–138 (1942). — 284. TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. *Bot. Jhrb.* **47** (1935). — 285. TSCHERMAK, E.: Durch Colchicinwirkung ausgelöste Polyploidie bei der Grünalge *Oedogonium*. *Naturw.* **683** (1942). — 286. TSCHERMAK, E.: Über die Größenverhältnisse von uni- und bivalenten Rassen und das Auftreten natürlicher bivalenter Rassen bei *Oedogonium*. *Biol. Zbl.*

63, 457 (1943). — 287. — TUPPER, W. W., and BARTLETT, H. H.: A comparison of the wood structure of *Oenothera stenomerus* and its tetraploid mutation *gigas*. *Genetics* **1**, 177–184 (1916). — 288. UFER: Vergleichende Untersuchungen über *Cleome spinosa*, *Cleome gigantea* und ihre Gigasformen. *Diss. Hamburg 1927*. — 289. VIGNOLI, L.: Grandezza cellulare e poliploidia in *Agave*. *Lav. R. Inst. Bot. Palermo* **8**, 88–106 (1937). — 290. VOLOTOV, E. N.: Polyploids in *Papaver somniferum* L. induced by treatment with colchicine. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **31**, 261–263 (1941). — 291. WARMKE, H. E.: Experimental polyploidy and rubber content in *Taraxacum kok-saghyz*. *Bot. Gaz.* **106**, 316–324 (1945). — 292. VON WETTSTEIN, F.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. *Z. ind. Abst.* **33**, 1–236 (1924). — 293. VON WETTSTEIN, F.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. I. Zellgrößenregulation und Fertilverden einer polyploiden *Bryum*-Sippe. *Z. ind. Abst.* **74**, 34–53 (1937). — 294. VON WETTSTEIN, F.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungsfaktor. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **58**, 374–388 (1940). — 295. WEXELSEN, H.: Chromosome numbers and morphology in *Trifolium*. *Univ. of Calif. Publ. in Agr. Sci.* **2**, 335 (1928). — 296. WHELDEN, R. M.: „Mutations“ in *Aspergillus niger* bombarded by low voltage cathode rays. *Mycologia* **32**, 630–643 (1940). — 297. WILSON, G. B.: Nucleolar and cell volumes in a polyploid series of the *Musae*. *J. Genetics* **49**, 42–45 (1948). — 298. WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Z. Bot.* **8**, 417–531 (1916). — 299. WOESS, F. von: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem an *Arenaria serpyllifolia* und *Arenaria marschlinisi*. *Z. ind. Abst.* **79**, 444–472 (1941). — 300. WULFF, H. D.: Rosa Kordesii, eine neue amphidiploide Rose. *Züchter* **21**, 123–132 (1951). — 301. YAKAR, N.: Nombre de chromosomes et probleme de la relation nucléo-plasmique chez *Digitalis ferruginea* L. et *D. purpurea* L. *Istambol Univ. Fen Fak. Mecmuasi, Ser. B, Sci. Nat.* **10**, 299–308 (1945). — 302. ZHURBIN, A. J.: Comparative study of cell sizes of auto- and allopolyploids. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. s.* **18**, 467–470 (1938).

Untersuchungen über Kernzahl und Fruchtgewicht und deren gegenseitige Beziehungen bei einigen Apfelsorten.

Von C. F. RUDLOFF, Stuttgart-Hohenheim und MARTIN SCHMIDT, Marquardt bei Potsdam.

Mit 7 Textabbildungen.

Einleitung.

Untersuchungen verschiedener Autoren haben zu der Annahme geführt, daß beim Kernobst eine positive Korrelation zwischen Fruchtgröße und Anzahl der Samen besteht: mit zunehmendem Kerngehalt soll die durchschnittliche Größe der Früchte ansteigen. Besonders KOBEL hat sich mit Untersuchungen in dieser Richtung befaßt. In seinem „Lehrbuch des Obstbaus“ (KOBEL 1931) verzeichnet er die bis zu dessen Erscheinen vorliegende Literatur (EWERT 1910, AUCHTER 1917, SAX 1921, MORRIS 1921, KOBEL 1926). Alle diese Autoren sowie KEMMER und SCHULZ (1934) und EINSET (1939) haben eine solche positive Korrelation festgestellt.

Am Beispiel der Apfelsorte *Schöner von Boskoop* erläutert KOBEL (1931) Zielsetzung, Methodik und Ergebnis seiner Untersuchungen. So wurden von 641 Früchten ein und desselben Baumes das Fruchtgewicht und die Anzahl der Kerne je Frucht festgelegt und danach die ermittelten Daten aus den Fruchtgewichten nach Klassen mit jeweils 10 g Gewichts-differenz geordnet. Bei Ermittlung der Kern-

zahl hat KOBEL die tauben („schlechten“) Samen nicht berücksichtigt. Die Anzahl der Kerne variierte von 0–6; Früchte, die mehr als 6 Samen enthielten, wurden nicht angetroffen. Die Ergebnisse seiner Zählungen und Wägungen hat der Autor sodann in einer Korrelationstabelle üblichen Schemas zusammengestellt. Als Mittelwert für das Fruchtgewicht ($n = 641$) wurde $78,71 \pm 0,82$ g, als mittlere Kernzahl $1,803 \pm 0,045$ festgestellt. Weiterhin wurde, „in der Annahme, daß die Korrelation zwischen Kernzahl und Fruchtgewicht eine gradlinig sei, was nicht notwendig sein muß“, der Korrelationskoeffizient nach BRAVAIS ermittelt. Mit $r = +0,237 \pm 0,037$ weist dieser auf das Bestehen einer nicht unbedeutlichen positiven Korrelation hin. KOBEL hat diese dann noch auf eine andere rechnerische und auf graphische Weise verdeutlicht. Er berechnete das mittlere Fruchtgewicht für eine jede Kernzahlklasse und gab es in Prozentzahlen an, wobei das Fruchtgewicht der niedrigsten Klasse gleich 100 gesetzt wurde. Auf diese Weise ermittelte er für jede Klasse einen Gewichts-wert in Prozent der (im erwähnten Fall) 0-kernigen