

(Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn.)

Untersuchungen zur Anatomie und zum Erbverhalten der Samenschalen von *Cucurbita maxima* DUCH. und *Cucurbita pepo* L.

Von LEONORE PRYM - von BECHERER.

Mit 11 Textabbildungen.

Ziel, Material, Methode.

Im Hinblick auf die Bedeutung des Ölkürbis als Kulturpflanze ist der Kürbis in letzter Zeit wiederholt anatomisch, genetisch und züchterisch bearbeitet worden, wobei wegen der leichteren Ölgewinnung die sogenannten „schalenlosen“ Kürbisse besonders berücksichtigt wurden (GREBENŠČIKOV (1950), HEINISCH und RUTHENBERG (1950), SCHOENIGER (1950 und 1952), MUDRA und NEUMANN (1952)).

Aus dem gleichen Gesichtspunkt heraus begann ich auf Anregung des Herrn Dozenten Dr. WEILING 1949, ohne von den ähnlich ausgerichteten Arbeiten in anderen Instituten zu wissen, die verschiedenen Samenschalentypen von *Cucurbita maxima* und *Cucurbita pepo* in anatomischer und genetischer Hinsicht zu untersuchen. Das Versuchsmaterial stammte zum Teil aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung in Gatersleben, zum Teil wurde es durch den Samenhandel vermittelt. Die Ausgangsformen für meine Untersuchungen wurden so gewählt, daß makroskopisch möglichst unterschiedliche Samentypen zum Anbau kamen, unabhängig davon, ob das Material als genetisch rein bekannt war oder nicht. Tatsächlich zeigte sich, daß ein Teil des Saatgutes in bezug auf die Samenschale bereits heterozygot hereingekommen war. Diese Bedingungen mußten in Kauf genommen werden. Sie konnten dem Ziel der Untersuchungen sogar dienlich sein, da es darauf ankam, möglichst alle der bei der Ausbildung der verschiedenen Samenschalentypen beteiligten Gene zu erfassen: Reine Linien zeigen nämlich als Folge der Auslese oft eine Verarmung an Erbfaktoren, so daß durch freies Abblühen weitere Faktoren erkennbar werden können.

Um für die statistische Auswertung eine möglichst große Zahl von Pflanzen zu erhalten, unterblieb die zusätzliche Düngung des Versuchsfeldes. Es hatte sich im ersten Anbaujahr gezeigt, daß dann auch bei engerer Pflanzung die Übersicht bei rankenden Formen nicht unbedingt verloren ging. So konnten 1950 und 1951 für *Cucurbita maxima* Abstände von 1×1 m und für *Cucurbita pepo* solche von $0,5 \times 0,5$ m gewählt werden. Daß dabei insbesondere bei der Ernte 1950 nur kleine Früchte mit verhältnismäßig wenig — zum Teil nur 50 bis 70 — Samen ausgebildet wurden, mußte ich hinnehmen, obwohl es die Faktorenanalyse beim Nachbau stark beeinträchtigte.

Für die einleitenden Versuche erhielt ich im Jahre 1949 etwa 400 m² Gartenland. Im Jahre 1950 standen mir etwa 1500 m², im folgenden etwa 2200 m² zur Verfügung. Jedoch waren im letzten Jahr 400 m² von Obstbäumen beschattet, so daß insbesondere an dieser Stelle viele Pflanzen nicht zur Fruchtbildung kamen.

Da genügend Saatgut vorhanden war, erfolgte die Aussaat 1949 und 1950 unmittelbar ins Freiland. An jeder Pflanzstelle wurden zwei bis drei Samen ausgelegt, nach dem Aufgang Lücken durch Umpflanzen geschlossen und überzählige Pflanzen entfernt, so daß dann an jeder Pflanzstelle eine Pflanze stand. 1951 wurde das Saatgut in Sägemehl vorgezogen. Die Versuche litten in diesem Jahre stark darunter, daß einzelne Aussaaten schlecht keimten oder ein großer Teil sich als taub erwies.

In den ersten beiden Jahren wurde bei Früchten, die aus künstlicher Bestäubung hervorgegangen waren, eine Samenprobe mikroskopisch untersucht, bei den übrigen Früchten wurde die Samenschale makroskopisch beurteilt. Im Jahre 1951 wurde aus allen Früchten mindestens ein Same mikroskopisch untersucht. Es hat sich dabei gezeigt, daß die makroskopische Beurteilung von *Cucurbita maxima* beim ausgereiften Samen sicher durchzuführen ist, während sie bei *Cucurbita pepo* dann leicht möglich ist, wenn die Samenschale Protochlorophyll enthält, was bei meinen Formen immer der Fall war. Unter dieser Bedingung sind die Samen von *Cucurbita pepo* zu einem der drei Samentypen, die im anatomischen Teil dieser Arbeit näher erläutert werden, makroskopisch nach einiger Übung sicher zuzuordnen, während die Unterschiede innerhalb des Typ 2 oft nur mikroskopisch faßbar sind.

Die Spaltungsergebnisse wurden — soweit nicht besonders vermerkt — nach der χ^2 -Methode (WEBER 1948) verrechnet, die Wahrscheinlichkeitswerte (P) nach den PAETAUSCHEN Tafeln (PAETAU 1942) angegeben. Homogenitätsnachweise wurden mit Hilfe der Formel von BRANDT-SNEDECOR (WEBER 1948 S. 180) geführt.

Da die genetische Arbeit die Kenntnis der Anatomie der Kürbissamenschale voraussetzt, wird diese im ersten Teil vorliegender Arbeit dargestellt. Im Hinblick auf die darüber vorhandene Literatur (zuletzt HEINISCH und RUTHENBERG und SCHOENIGER) kann ich mich dabei kurz fassen.

I. Anatomische Befunde.

Der Grundaufbau der Testa ist bei allen von mir untersuchten Samen von *Cucurbita maxima* und von *Cucurbita pepo* gleich. Unterschiede zeigen sich in der Stärke der Schichten und in der Verholzung. Auch der Gehalt an Protochlorophyll kann verschieden sein. Die wesentlichen Unterschiede, die auch die wirtschaftliche Bedeutung des Kürbis als Öllieferant beeinflussen, sind vor allem durch den Grad der Verholzung gegeben, der darum bei den weiteren Unter-

suchungen im Vordergrund steht. Zur Beurteilung des Typus wurde nur die Samenfläche herangezogen. Mikroskopische Schnitte wurden, soweit nicht besonders vermerkt, etwa aus der Mitte der Fläche entnommen.

Die Samenanlage des Kürbis ist anatrop und besitzt zwei Integumente. Diese sind jedoch nur in der Nähe der Mikropyle voneinander getrennt und verwachsen auch dort bald nach der Blüte miteinander. Das äußere Integument (= ä. I.) besteht aus vielen Schichten und ist dick, das innere (= i. I.) dagegen nur aus wenigen Schichten und ist daher dünn (Abb. 1).

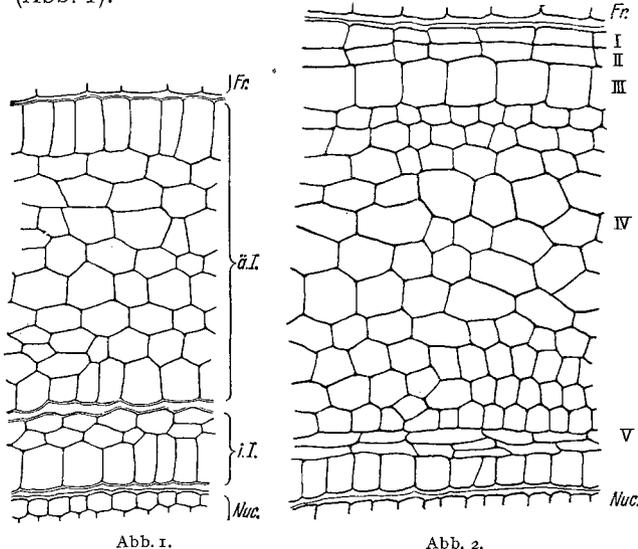


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1. Querschnitt durch die Integumente der Samenanlage von *Cucurbita pepo* zur Zeit der Blüte (Nähe der Mikropyle).
Erklärung der Abbildungen im Text.

Abb. 2. Querschnitt durch die Integumente der Samenanlage von *Cucurbita pepo* drei Tage nach der Blüte. Integumente verwachsen, die Epidermis des ä. I. in drei Schichten differenziert.

Die Epidermis des äußeren Integumentes spaltet etwa zur Zeit der Blüte — am Mikropylende beginnend — nach innen zwei Schichten ab (Abb. 2): Die erstentstandene innere Schicht bleibt großzellig, die mittlere, anschließend entstandene Schicht teilt sich vielfach (NETOLITZKY 1926). Die infolge der Teilungen sehr flach gewordenen Zellen der Epidermisschicht beginnen sich anschließend an die Abspaltung wieder radial zu strecken. Aus der ursprünglichen Epidermis des äußeren Integumentes leiten sich danach her: Die Testaepidermis (Schicht I — siehe Abb. 4), welche aus radial langgestreckten Zellen besteht; das Hypoderm (Schicht II), es stellt eine kleinzellige, mehrschichtige Lage dar; die Sklerenchymschicht (Schicht III). Diese wird in der Literatur als solche (NETOLITZKY, HEINISCH und RUTHENBERG) oder als Steinzellenschicht (ROSEN (1920), SCHOENIGER, GASSNER (1951)) bezeichnet. HEINISCH und RUTHENBERG sprechen von isodiametrischen, etwas länglich gestreckten Zellen, während meine Befunde mit den Bildern übereinstimmen, die VON HOEHNEL (1876) und FICKEL (1876) geben. Danach sind die Zellen etwa zwei- bis viermal länger als breit. Sie bilden eine Zellige und sind mit ihrer Längsachse parallel zur Längsachse des Samens gerichtet. Bei allen Formen mit harter Samenschale sind sie daher eher als Sklerenchymzellen anzusprechen (Abb. 3). HARZ (1895) beobachtete bei *Cucurbita maxima* einzelne Rassen, die in dieser III. Schicht zwei Zellagen

ausgebildet hatten. Formen dieser Art kamen in den vorliegenden Untersuchungen nicht vor.

Aus den mittleren, unter der ursprünglichen Epidermis liegenden Zellagen des äußeren Integumentes entsteht die IV. Schicht. Diese besteht aus parenchymatischem Gewebe und verholzt ebenso wie die II. Schicht bei *Cucurbita maxima* und den hartschaligen Formen von *Cucurbita pepo*. Beide Schichten fallen durch ihre netzartige Verstärkung auf, die von GASSNER als Tüpfelbildung gekennzeichnet wird. Die innersten Lagen des äußeren Integumentes bilden mit den durch die Wachstumsvorgänge gedehnten und gleichzeitig zusammengepreßten Lagen des inneren Integumentes die V. Schicht. Diese ist nicht verholzt und enthält zumeist Protochlorophyll (NOACK und KIESSLING 1929), das den weichschaligen Samen die grüne Farbe gibt und bei den harten Samenschalen nach Abpräparieren auch sichtbar wird.

Es entstehen danach Schicht I, II, III aus der ursprünglichen Epidermis des äußeren Integumentes, Schicht IV aus den mittleren Geweben des äußeren Integumentes und Schicht V aus dem Rest des äußeren und dem inneren Integument.

SCHOENIGER (1950 und 1952) bezeichnet die III. Schicht als innere Epidermis des äußeren Integumentes, so daß nach ihr alle darunterliegenden Schichten vom inneren Integument hergeleitet werden. Diese Auffassung ist irrig und steht im Widerspruch zu den Darstellungen auch älterer Anatomen (LONGO (1903), NETOLITZKY, siehe auch HEINISCH und RUTHENBERG).

Unter der Testa liegen die zusammengepreßten Zellschichten des Nucellus (= Nuc.). Seine Kutikula ist besonders bei *Cucurbita pepo* als heller gezackter Saum gut sichtbar (VAN DER MAREL 1919). Vom Endosperm (= End.) ist im reifen Samen nur eine Schicht erhalten geblieben, der Rest ist vom darunterliegenden Keim (= Kot.) zerdrückt, bzw. resorbiert.

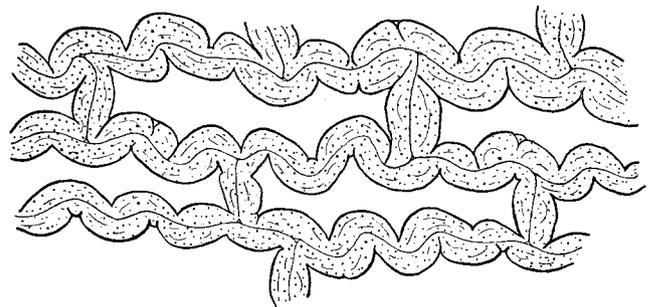


Abb. 3. Tangentialschnitt durch die Sklerenchymschicht (Schicht III) eines reifen Samens von *Cucurbita pepo* mit harter Samenschale (Typ 1). Verholzung der Schicht durch Punktierung dargestellt.

A. *Cucurbita maxima*

Bei *Cucurbita maxima* lassen sich schon makroskopisch zwei Samenschalentypen unterscheiden, welche im mikroskopischen Bild durch die Zahl der verholzten Schichten voneinander abweichen (ROSEN, HEINISCH und RUTHENBERG):

1. Formen mit braunschaligen Samen (= br.), die in der Farbe von gelb über rötlich bis schmutzig-dunkelbraun erscheinen (*Cuc. max. pachysperma* nach ROSEN). Sie besitzen im allgemeinen außergewöhnlich langgestreckte Epidermiszellen, deren stark verdickte und verholzte gelbliche Wände mit zahlreichen schräg

angeordneten Tüpfeln versehen sind (Abb. 4). Die Länge dieser Zellen kann von Pflanze zu Pflanze beträchtliche Unterschiede aufweisen.

2. Bei den Formen mit weißer Samenschale (= wß.) (*Cuc. max. leptosperma* nach ROSEN) sind die Epider-

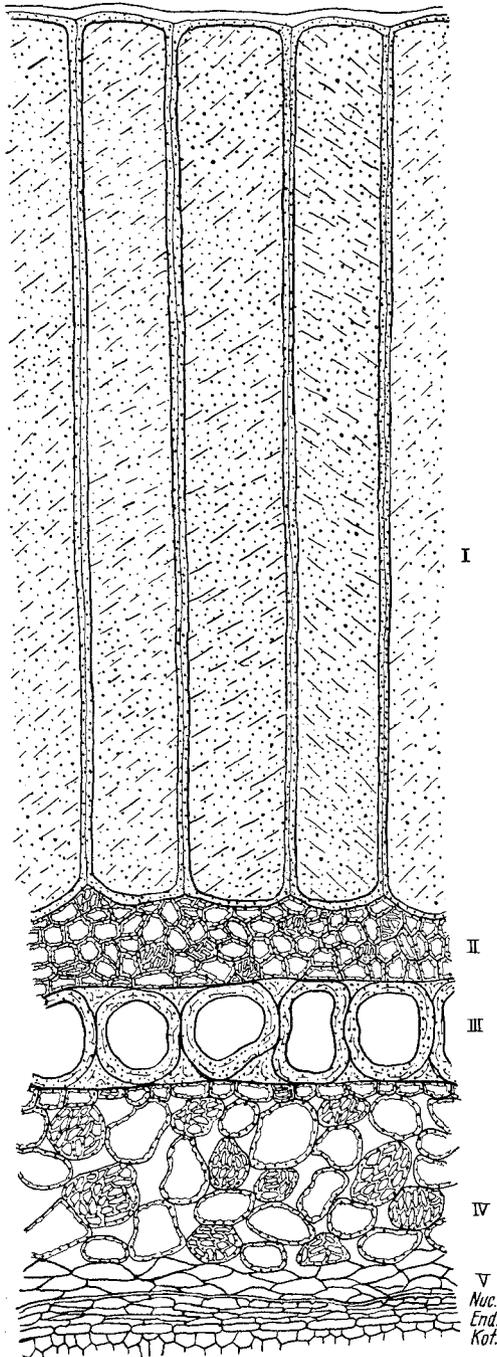


Abb. 4. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita maxima*, braunschalige Form.

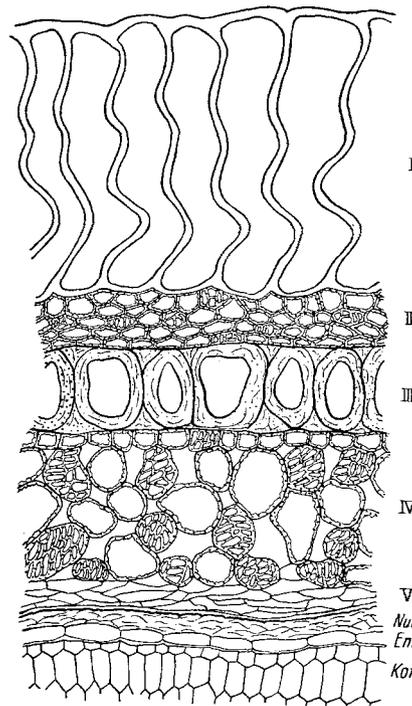


Abb. 5. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita maxima*, weißschalige Form, etwas gequollen. Verholzungen bei beiden Abbildungen punktiert.

miszellen unverholzt. Sie zeigen an den Radialwänden aus Zellulose bestehende Verdickungsleisten. Beim reifen Samen sind diese Zellen zusammengedrückt (Abb. 5), oder es sind nur noch die Leisten vorhanden. Diese sind alsdann umgelegt und liegen dem Hypoderm an.

Die Schichten II bis V sind bei beiden Typen gleich gestaltet, Schicht II, III und IV sind verholzt.

B. *Cucurbita pepo*

Die Ausbildung der Samenschale weist bei *Cucurbita pepo* größere Verschiedenheiten auf. Man findet zwei Grundtypen, die aber gewisse Übergänge oder Abwandlungen zeigen können: eine Form mit harter, gelblich-weißer Samenschale, eine andere mit weicher, grün gefärbter Samenschale.

Beim hartschaligen Samen ist die II., III. und IV. Schicht verholzt — Typ 1 — (Abb. 6), während der weichschalige Same auf der Fläche keine Verholzung aufweist — Typ 3. Hier sind die Zellschichten beim reifen Samen kollabiert (Abb. 7). Sie lassen sich in ihrem Bau nur an unreifen Samen oder in gequollenem Zustand (Wasser) studieren.

Zwischen diesen beiden Grundformen gibt es verschiedene Übergänge: Es finden sich Samen, die auf der Fläche neben Partien mit Verholzung der II. bis IV. Testaschicht grüne Flecken zeigen, die ohne jede Verholzung sind. Solche Formen können entstehen, wenn die Samen nicht reif geworden sind — es beginnen die Teilungs- und Verholzungsvorgänge vom Mikropylende her jeweils am Samenrand (vgl. VON HOEHNEL) — sie finden sich aber auch beim voll ausgereiften Samen (vgl. auch HEINISCH und RUTHENBERG). Auf Grund der genetischen Befunde müssen diese teilverholzten Samen dem Typ 1 (hartschalig) zugeordnet werden.

Bei anderen Formen ist nicht die II. bis IV., sondern lediglich die III. Schicht ganz (Abb. 8) oder teilweise (Abb. 9) verholzt. Im letzten Falle sind entweder kleine Zellgruppen der III. Schicht kollabiert — der Same erscheint dann einheitlich und ist nur im mikroskopischen Bild von andern Formen zu unterscheiden — oder größere Teile sind unverholzt und makroskopisch als grüne Flecken sichtbar. Alle diese Formen werden zunächst als Typ 2 bezeichnet.

Bei den Samen dieser Formen kann auch die Ausbildung der I. Testaschicht unterschiedlich sein: Während Schicht I bei den hartschaligen Formen stets Zelluloseleisten aufweist, die als Rest dem Hypoderm anliegen (siehe Abb. 6),

fehlen diese bei Typ 2 und Typ 3. Schicht I ist entweder ganz kollabiert, oder die Zellen sind mehr oder weniger zusammengedrückt, so daß ihre Struktur noch sichtbar ist (siehe Abb. 8). Gelegentlich findet sich diese Ausbildung auch bei rein weichschaligen Samen.

In der Literatur wurden die beiden Hauptformen „hartschalig“ und „weichschalig“ zuerst als „beschalt“

und „unbeschalt“ bezeichnet, (vgl. VON TSCHERMAK 1934, BERKNER 1940, BUCHINGER 1944). Da jedoch in jedem Fall eine Samenschale vorhanden ist, ist diese Bezeichnung nicht haltbar. HEINISCH und

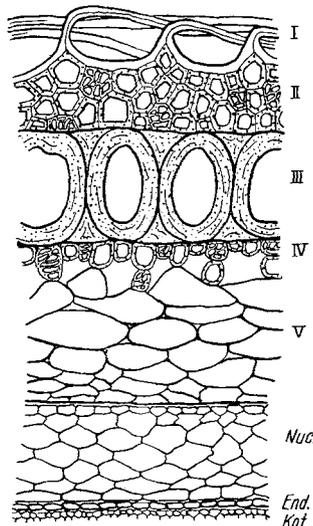


Abb. 6. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita pepo*, hartschalige Form (Typ 1). Verholzte Schichten punktiert.

ist (BUCHINGER). Übergänge zwischen beiden Formen werden von HEINISCH und RUTHENBERG als „Zwischenformen“ bezeichnet, wenn der Same harte und weiche Partien zeigt, während sie von „echten Zwischenformen“ bei Samen sprechen, bei denen nur die

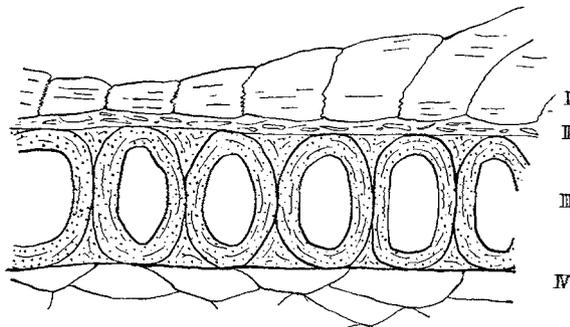


Abb. 8. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita pepo* Typ 2 (nur Schicht III verholzt). Schicht I nur teilweise kollabiert. Verholzte Schicht punktiert.

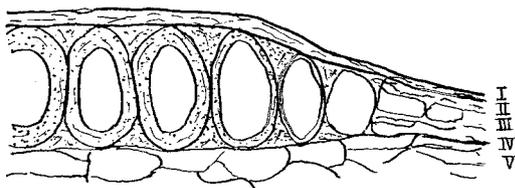


Abb. 9. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita pepo* Typ 2 (Schicht III unvollständig verholzt). Verholzte Schicht punktiert.

III. Testaschicht Verholzung aufweist. SCHOENIGER unterschied anfangs (1950) vier Typen: Typ 1 „dickschalig“ hat volle Verholzung; Typ 2 hat nur die III. Testaschicht verholzt; Typ 3 zeigt unvollständige Verholzung dieser Schicht; Typ 4 „dünnchalig“ ist auf der Fläche ohne Verholzung. Da aber ihre weiteren Untersuchungen (1952) ergaben, daß Typ 2 und Typ 3 bei gewissen Kreuzungsnachkommenschaften genetisch nicht zu trennen sind, zog sie beide Typen

zusammen, so daß von ihr jetzt nur noch drei Klassen unterschieden werden: Klasse I — „dickschalig“; Klasse II — nur die III. Testaschicht ist ganz oder teilweise verholzt; Klasse III — „dünnchalig“. GREBENŠČIKOV (1954) unterzieht in seiner jüngsten Veröffentlichung, die mir kurz vor Drucklegung dieser Arbeit zugänglich gemacht wurde, die Ergebnisse von SCHOENIGER einer kritischen Untersuchung. Er hält die Unterscheidung von Typ 2 und 3 sowie 3 und 4 für „ziemlich willkürlich“, da Samen zweier aufeinanderfolgender Typen in der gleichen Frucht oder in verschiedenen Früchten derselben Pflanze „oft zu finden sind“. Er stellt daher alle diese Formen als „dünnbeschalt“ dem Typ 1 „vollbeschalt“ gegenüber.



Abb. 7. Querschnitt durch die Testa des reifen Samens von *Cucurbita pepo*, weichschalige Form (Typ 3). Nicht gequollen.

daß Weichschaligkeit eine Mutationserscheinung ist, die erst in jüngster Zeit aufgetreten

ist (BUCHINGER). Übergänge zwischen beiden Formen werden von HEINISCH und RUTHENBERG als „Zwischenformen“ bezeichnet, wenn der Same harte und weiche Partien zeigt, während sie von „echten Zwischenformen“ bei Samen sprechen, bei denen nur die

daß Weichschaligkeit eine Mutationserscheinung ist, die erst in jüngster Zeit aufgetreten ist (BUCHINGER). Übergänge zwischen beiden Formen werden von HEINISCH und RUTHENBERG als „Zwischenformen“ bezeichnet, wenn der Same harte und weiche Partien zeigt, während sie von „echten Zwischenformen“ bei Samen sprechen, bei denen nur die

Die Bezeichnungen „hart-“ und „weichschalig“ beziehen sich zunächst nur auf die Typen 1 und 3, und es ergibt sich die Frage nach einer entsprechenden Benennung des Typ 2. Terminologisch ließe sich auch dieser Typ noch als „weichschalig“ bezeichnen, da die Verholzung einer einzigen Zelllage wohl nur in extrem gelagerten Fällen eine Hartschicht bedingt. Das Ergebnis unserer Untersuchung wird zeigen, inwieweit eine solche Einteilung berechtigt ist.

II. Ergebnisse der genetischen Untersuchungen.

Im Interesse einer knappen Darstellung muß sich die Mitteilung der einzelnen Untersuchungen auf eine kurze Schilderung der Fragepunkte und der Kreuzungsergebnisse beschränken. Nähere Angaben, z. B. die genetischen Beziehungen zwischen den analysierten Nachkommenschaften sind der Originalarbeit zu entnehmen.

A. *Cucurbita maxima*

Über die Art der Vererbung der weißen bzw. braunfarbigen Samenschalen konnte ich in der Literatur keine Anhaltspunkte finden. Die für die Analysen benutzten Nachkommenschaften stammen von Pflanzen aus einem Hausgarten in Kattenvenne/Westf., ausgenommen 3417/51 — Tab. 1 Nr. 5 — (Saatgut vom Botanischen Garten in Frankfurt/M.).

Da nur zwei Samenschalentypen auftreten, kann von vornherein mit dominanter Vererbung gerechnet werden.

Die Selbstungsanalysen bei Pflanzen der beiden Samentypen zeigen bei den Nachkommenschaften von Pflanzen mit weißen Samen wieder nur weiße Samen (Tab. 1), während die Nachkommenschaften von

Tabelle 1. Erbverhalten der Nachkommenschaft geselbsteter Pflanzen mit weißen Samen.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanze	Anzahl der Nachkommen	Aufspaltung	
			braun	weiß
1	1466/48	22	—	22
2	131/49	12	—	12
3	6/49	72	—	72
4	2048/51	29	—	29
5	3417/51	52	—	52

Tabelle 2. Erbverhalten der Nachkommenschaft geselbsteter Pflanzen mit braunen Samen.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanze	Anzahl der Nachkommen	Aufspaltung				P-Wert
			beobachtet		erwartet (3:1)		
			braun	weiß	braun	weiß	
1	84/49	81	67	14	60,75	20,25	0,11
2	175/49	84	67	17	63	21	0,32
3	557/50	51	41	10	38,25	12,75	0,37
4	637/50	48	39	9	36	12	0,32
5	419/50	68	45	23	51	17	0,09
6	400/50	87	76	11	65,25	21,75	0,0075
Gesamt:		419	385	84			

Homogenität: $P = 0,045$

Gesamt (ohne Nr. 6):

| 332 | 259 | 73 | 249 | 83 | 0,2

Homogenität: $P = 0,13$

Pflanzen mit braunen Samen alle aufspalten (siehe Tab. 2) und eine Kreuzung „braunschalgig“ × „weißschalgig“ ausschließlich 144 Nachkommen mit brauner Samenschale ergab. Daraus kann geschlossen werden, daß die Ausgangspflanzen mit weißen Samen homozygot und die mit braunfarbigen Samen heterozygot hinsichtlich der die Samenfarbe bedingenden Faktoren waren. Es dominiert hiernach „braune Samenschale“ über „weiße Samenschale“.

Zur Ermittlung der für die Ausbildung der unterschiedlichen Samenschale verantwortlichen Faktoren-

Tabelle 3. Erbverhalten von Kreuzungen, deren Nachkommenschaft aufspaltet.

Lfd. Nr.	Kreuzungspartner	Anzahl der Nachkommen	Aufspaltung				P-Wert
			beobachtet		erwartet (1:1)		
			braun	weiß	braun	weiß	
1	173br × 257wß/49	132	71	61	66	66	0,38
2	270wß × 76br/49	126	66	60	63	63	0,60
3	796br × 797wß/50	34	13	21	17	17	0,17
4	797wß × 796br/50	101	55	46	50,5	50,5	0,37
Gesamt:		393	205	188	196,5	196,5	0,39

Homogenität: $P = 0,21$

zahl wurden die Analysen der aufspaltenden Selbstungsnachkommenschaften braunschaliger Formen, außerdem die aufspaltenden Nachkommenschaften von Kreuzungen brauner mit weißen Formen herangezogen.

Die Selbstungsnachkommenschaften Nr. 1 bis Nr. 5 (Tab. 2) zeigen ein 3:1-Verhältnis (P-Werte zwischen 0,09 und 0,37). Bei Nr. 6 ist die Annahme eines solchen Verhältnisses nicht möglich ($P = 0,0075$). Diese Aufspaltung läßt sich mit keinem Mendel-Fall in Einklang bringen. Entweder liegt ein Versuchsfehler vor, wozu jedoch die Anhaltspunkte fehlen, oder aber es sind noch andere genetische Faktoren wirksam. Da eine F_2 nicht vorliegt, konnte diese abweichende Spaltung nicht geklärt werden.

Die aufspaltenden Kreuzungsnachkommenschaften (Tab. 3) stellen Rückkreuzungen dar.

Alle vier Nachkommenschaften spalten im Verhältnis 1:1 (P-Werte zwischen 0,17 und 0,60). Da alle Spaltungen unter sich homogen sind ($P = 0,21$), können die Spaltungszahlen zusammengefaßt werden. Es ergibt sich: 205 braunschalgig:188 weißschalgig mit dem P-Wert 0,39 für das Verhältnis 1:1.

Die Analysen zeigen, daß die unterschiedliche Samenschalenbildung bei den der Untersuchung zugrundeliegenden Pflanzen von *Cucurbita maxima* auf der Wirkung nur eines Genpaares beruhen.

B. *Cucurbita pepo*

Bereits früher wurde vermutet, daß sich Weichschaligkeit gegenüber Hartschaligkeit rezessiv verhält (siehe HEINISCH und RUTHENBERG). Diese Ansicht ist durch unsere Ergebnisse (WEILING und PRYM-VON BECHERER) sowie die Untersuchungen von SCHOENIGER bestätigt worden. Über Zahl und Art der Faktoren berichten folgende Autoren: GREBENŠČIKOV (1950) äußert die Vermutung, daß mindestens zwei Hauptfaktoren die unterschiedliche Ausbildung der Samenschale bedingen, zu denen wahrscheinlich noch Modifikatoren hinzutreten. Auf Grund der Versuchsergebnisse des ersten Anbaujahres konnten wir (WEILING und PRYM-VON BECHERER) mindestens zwei, möglicherweise jedoch drei Faktoren annehmen. SCHOENIGER (1950), die die Faktorenzahl an Hand einer Kreuzung zwischen einem italienischen Zucchini und dem Ölkürbis von Tschermak untersuchte, fand, daß Hart- und Weichschaligkeit durch zwei Faktoren unterschieden sind, einen Hauptfaktor *H*, der Hartschaligkeit hervorruft, und einen Nebenfaktor *N*, der homozygot Verholzung nur der III. Testaschicht,

heterozygot teilweise Verholzung dieser Schicht bedingt. Weichschaligkeit tritt danach nur dann auf, wenn Haupt- und Nebengen im rezessiven Allel vorliegen. In einer weiteren Veröffentlichung (1952) teilt SCHOENIGER mit, daß bei Kreuzungen „Zucchini“ × „Mischitzer-Ölkürbis“ und „Zucchini“ × „Steirischer Ölkürbis“ die gleichen Faktoren gefunden wurden. Diese Kreuzungen sowie spätere Generationen der Kreuzung „Zucchini“ × „Tschermak Ölkürbis“ zeigen

außerdem, daß an der Ausbildung der Testa Modifikatoren beteiligt sein können, die den Grad der Verholzung beeinflussen. In seiner letzten Veröffentlichung kommt GREBENŠČICOV (1954) jedoch auf Grund zahlreicher Kreuzungen bei verschiedenen Herkünften zu dem Schluß, daß das Merkmal Hartschaligkeit nur durch ein Gen bedingt ist, und daß das von SCHOENIGER angenommene Nebengen wohl nur einer von mehreren Modifikatoren sein kann, die bei der Samenschalenbildung beteiligt sind.

Die Anbauversuche für die vorliegende Arbeit wurden mit dem Jahre 1951 abgeschlossen, während die mikroskopischen Auswertungen bis in das Jahr 1952 hinein reichten. Ich verwendete für meine Untersuchungen fünf weichschalige Herkünfte: Schreiber's Ölkürbis (= Schr), Tschermak's Ölkürbis (= Tsch), Dahlemer Ölkürbis — Klemm — (= Dahl); diese wurden aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung in Gatersleben bezogen. Heidelberger Ölkürbis, der von der Firma Wagner, Heidelberg geliefert wurde (= Heid) und Hamburger Ölkürbis „unbeschalt“, bei uns Hamburg „weichschalig“ genannt, der aus dem Institut für angewandte Botanik, Hamburg, stammt (= Hbg.w).

Dazu kamen fünf hartschalige Herkünfte: Vier aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung in Gatersleben, nämlich — mit ursprünglicher Benennung —

Tabelle 4 Nichtspaltende Nachkommenschaften von Kreuzungen zwischen hartschaligen und nichthartschaligen Formen.

Lfd. Nr.	Kreuzungspartner	Beschaltung	Herkünfte	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
					Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	184 × 17/49	T ₃ × T ₁	Hbg.w × Mog	43	43	—	—
2	2389 × 2311/50	T ₂ × T ₁	Hbg.w × Mog	99	99	—	—

var. *melopepo*, Custard, Englisch Weiß (Züchter Benary, Erfurt) (= Engl); var. *citrullina longicaulis* Chirades (Stammland Griechenland) (= Chir); var. *citrullina longicaulis*, Mogongo (Züchter Benary, Erfurt) (= Mog); var. *pomiformis*, Apfelkürbis gestreift — Zierform — (Züchter Benary, Erfurt) (= Apf); außerdem aus dem Institut für angewandte Botanik, Hamburg, der Hamburger Ölkürbis „beschalt“, bei uns Hamburg „hartschalig“ genannt (= Hbg.h).

a) Dominanzverhalten.

Auf die Dominanz der Hartschaligkeit wurde im Zusammenhang mit unseren ersten Untersuchungen

Tabelle 5. Erbverhalten der Nachkommenschaften nach Kreuzung weichschaliger Pflanzen verschiedener Herkunft.

Lfd. Nr.	Kreuzungspartner	Herkunft	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
				Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	2404 × 2477/50	Schr × Hbg.w	10	—	—	10
1a	2477 × 2402/50	Hbg.w × Schr.	28	—	—	28
2	2396 × 2472/50	Heid × Hbg.w	40	—	—	40
3	2450 × 2396/50	Tsch × Heid	36	—	—	36
4	2437 × 2412/50	Dahl × Schr	17	—	—	17
5	2403 × 2369/50	Schr × Tsch	32	—	—	32
6	2400 × 2402/50	Heid × Schr	35	—	—	35

bereits hingewiesen. Es folgen kurz die Beweise. Die diesen zugrundeliegenden Analysen sind z. T. in weiter unten folgenden Tabellen aufgeführt, da sie

bei der Faktorenanalyse eingehender zu besprechen sind.

aa) Kreuzungen zwischen hartschaligen (Typ 1 = T₁) und nicht hartschaligen (Typ 2 bzw. Typ 3 = T₂ bzw. T₃) Formen ergaben neben Aufspaltungen in hart- und nichthartschalige Typen in zwei Fällen ausschließlich hartschalige F₁-Pflanzen (Tab. 4). Eine Aufspaltung ist nur möglich, wenn die hartschaligen Eltern heterozygot waren, wobei Zahlenverhältnisse auftreten, die Rückkreuzungen entsprechen (siehe Tab. 7).

bb) Geselbstete hartschalige Formen bleiben in ihrer Nachkommenschaft einheitlich, soweit Homozygotie vorliegt (Tab. 6, Nr. 1—4).

cc) Die rezessive (weichschalige) Form muß im Gegensatz zur dominanten Form homozygot sein. Nach Selbstung dürfen weichschalige Formen demnach nicht aufspalten. Tab. 9 enthält die diesbezüglichen Analysen. Bei den Herkünften „Dahlem“, „Schreiber“, „Tschermak“ und „Heidelberger“ ist die Nachkommenschaft in der Tat rein weichschalig. Bei der Herkunft „Hamburg weichschalig“ sowie in der Nachkommenschaft einer Kreuzung von „Englisch Weiß“ mit „Schreiber“ treten neben weichschaligen Formen auch Pflanzen vom

Typ 2 und zwei Pflanzen mit harter Samenschale auf. Jedoch überwiegen die weichschaligen Pflanzen stark. Die beobachtete Abweichung spricht nicht grundsätzlich gegen die Dominanz der Hartschaligkeit, da, wie

weiter unten gezeigt werden wird, bei Ausbildung von Typ 2 und 3 Modifikatoren im Spiele sein können und offensichtlich auch vereinzelt mit Rückmutationen gerechnet werden muß.

Nach allem hat als Regelfall zu gelten, daß Hartschaligkeit dominant, Weichschaligkeit rezessiv ist.

b) Faktorenanalyse.

Da mir eine genaue Ermittlung der Herkunftsentstehungen nicht möglich war, mußte zunächst geprüft werden, ob die weichschaligen Herkünfte genetisch übereinstimmen. In diesem Falle dürfte die Entstehung aus der gleichen Mutation wahrscheinlich sein. Ist dagegen Weichschaligkeit durch Mutation verschiedener Gene entstanden, so muß die F₁ von Kreuzungen weichschaliger Formen dieser Herkünfte hartschalig sein — so wie die F₁ von Kreuzungen bestimmter Süßlupinenstämme bitter ist (HACKBARTH und VON SENGBUSCH 1934). Es könnte dann geschlossen werden, daß mehrere unselbständige Gene die Hartschaligkeit bewirken. Ist jedoch die Hartschaligkeit durch mehrere selbständige Gene bestimmt, so wird dies aus den Spaltungszahlen der F₂ von Kreuzungen zwischen hart- und weichschaligen Pflanzen hervorgehen.

aa) Vergleich der weichschaligen Herkünfte untereinander, (Tab. 5). Alle Kreuzungspartner stammten aus Selbstungen, ausgenommen der Heidelberger Kürbis, der 1950 erstmalig in unserem Institut angebaut wurde. Leider konnte nicht die F₁ aller zehn möglichen Kreuzungskombinationen der für die Untersuchung benutzten fünf weichschaligen Herkünfte nachgebaut werden, da einige Früchte nicht ausgereift waren. Es wurden nur Früchte mit weicher Samenschale geerntet. Für die nicht geprüften Kombinationen ist das gleiche Ergebnis zu erwarten, denn wenn sich z. B. die Kreuzungen „Dahl“ × „Schr“ und „Hbg.w“ × „Schr“ gleich verhalten, so ist dies auch für die Kreuzung „Dahl“ × „Hbg.w“ anzunehmen. Entsprechende Beziehungen sind für alle fehlenden Kombinationen vorhanden. Es zeigt sich somit, daß die Weichschaligkeit nicht auf verschiedenen Genen beruht und alle verwendeten weichschaligen Herkünfte aus einer Mutation stammen müssen.

bb) Analyse der Nachkommenschaften hartschaliger Pflanzen. Zur Klärung der Faktorenzahl dienen die Spaltungsanalysen der Nachkommenschaften hartschaliger Pflanzen, die geselbstet oder mit gleichfalls hartschaligen Pflanzen gekreuzt, aufspalten (siehe Tab. 6).

α) Die Selbstungsnachkommenschaften Nr. 5 bis Nr. 9 spalten deutlich im Verhältnis 3 (hartschalig) : 1 (weichschalig), das durch recht gute P-Werte (zwischen 0,31 und 0,85) gesichert ist. Es liegt diesen Spaltungen somit nur ein Faktorenpaar zugrunde. Im Gegensatz dazu finden sich bei Nr. 10 und Nr. 11 auch Pflanzen vom Typ 2.

Bei Nr. 10 handelt es sich um die Selbstungsnachkommenschaft einer Pflanze, deren Mutter weichschalig war und frei abblühte. Auf diese Weise muß eine hartschalige Herkunft eingekreuzt worden sein. Die Nachkommenschaft zeigt 119 Pflanzen vom Typ 1, 24 Pflanzen vom Typ 2 und 5 Pflanzen vom Typ 3. Diese Spaltung entspricht dem Zahlenverhältnis 12 (Typ 1) : 3 (Typ 2) : 1 (Typ 3) mit D/m-Werten von 1,52 bzw. 0,63 bzw. 1,44. Wegen der zu geringen Anzahl weichschaliger Pflanzen läßt sich die Übereinstimmung nicht mit Hilfe der χ^2 -Methode prüfen. (Entsprechendes gilt für Nr. 15 und Nr. 16 dieser Tabelle.) Von den 24 Pflanzen vom Typ 2 ist bei 6 Pflanzen die III. Testaschicht durchgehend verholzt; 10 Pflanzen weisen mikroskopisch kleine Lücken in dieser Schicht auf, während bei

8 Pflanzen die Verholzung sich auf die Randzone der Samenfläche beschränkt (Abb. 10b). Man kann aus dieser Analyse die Spaltung 119 H..., 6 hhNN, 18 hhNn, 5 hhnn (= 12:1:2:1) herauslesen, die SCHOENIGER bei der Nachkommenschaft der Kreuzung „Zucchini“ × „Tschermak“ fand. Die D/m-Werte betragen für die NN-, Nn- und nn-Pflanzen 0,5 bzw. 1,4 bzw. 0,9.

Bei Nr. 11, einer F₂-Nachkommenschaft „Englisch Weiß“ × „Schreiber“, treten neben rein hart- und weichschaligen Formen 2 Pflanzen vom Typ 2 (Verholzungslücken in der III. Schicht nur mikroskopisch sichtbar), ferner 2 Pflanzen auf, bei denen Verholzungslücken in der II. bis IV. Testaschicht vorliegen. Diese letzteren werden dem Typ 1 (in Klammern) beigefügt. Die Verteilung der F₂-Pflanzen entspricht nicht dem 12:3:1-Verhältnis, das SCHOENIGER fand. Wohl kann zwischen Typ 1 und Typ 2 + 3 ein 3:1-Verhältnis (P = 0,085) angenommen werden. Es läßt sich jedoch kein Spaltungsverhältnis finden, das die zwei Pflanzen vom Typ 2 genetisch zu deuten vermag.

Bei Nr. 12, der Selbstungsnachkommenschaft einer Geschwisterpflanze von Nr. 11, besaß die Mutter Samen, die zum größten Teil Lücken in der die Testaschichten II bis IV umfassenden Verholzung auf-

Tabelle 6. Erbverhalten der Nachkommenschaften hartschaliger Pflanzen nach Selbstung bzw. Kreuzung mit anderen hartschaligen Formen.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanzen	Herkunft	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
				Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	S19/49	Mog	107	107	—	—
2	S382/49	Apf	121	121	—	—
3	S1561/50	aus Apf × Engl	96	96	—	—
4	S1562/50	aus Apf × Engl	110	110	—	—
5	S1912/50	aus Tsch(T ₃ × T ₁)	37	26	—	11
6	S2253/50	aus Tsch(T ₁ × T ₃)	73	51	—	22
7	S2152/50	aus Hbg.w(T ₁ × T ₂)	102	74	—	28
8	S1711/50	aus Dahl × Chir	77	60	—	17
9	S1981/50	aus Chir × Hbg.w	38	28	—	10
10	S2835/50	aus Tsch(freiabgebl)	148	119	24	5
11	S2839/50	aus Engl × Schr	130	104(+2)	2	22
12	(S2837/50)	aus Engl × Schr	185	141(+3)	—	41
13	GS354 × 351/49	Hbg.h	150	150	—	—
14	GS272 × 274/49	Chir	98	87	—	11
15	GS249 × 248/49	Engl	101	98	—	3
16	HK385 × 248/49	Apf × Engl	12	11	—	1

Tabelle 6a. Statistische Auswertung der Tabelle 6.

Lfd. Nr.	beobachtet			Verhältnis	erwartet			P-Wert	D/m
	T ₁	T ₂	T ₃		Typ 1	Typ 2	Typ 3		
5	26	—	11	3:1	27,75	—	9,25	0,50	1,52; 0,63; 1,44
6	51	—	22	3:1	54,75	—	18,25	0,31	
7	74	—	28	3:1	76,5	—	25,5	0,55	
8	60	—	17	3:1	57,75	—	19,25	0,55	
9	28	—	10	3:1	28,5	—	9,5	0,85	
10	119	24	5	12:3:1	111	27,75	9,25	0,085	
11	106	2	22	12:(3+1)	97,5	(32,5)	—	0,085	
12	144	—	41	3:1	138,75	—	46,25	0,37	
14	87	—	11	15:1	91,88	—	6,12	0,045	
				14:2	85,75	—	12,25	0,72	
15	98	—	3	15:1	94,68	—	6,32	1,36	
				63:1	99,42	—	1,58	1,14	
				62:2	97,85	—	3,15	0,085	
16	11	—	1	3:1	9	—	3	1,33	
				15:1	11,25	—	0,75	0,30	

wiesen. In der Nachkommenschaft treten neben 141 normal-hart- und 41 weichschaligen Formen 3 Pflanzen auf, die das Verhalten der Mutter zeigen. Da ähnliche Verholzungslücken bei unseren übrigen Pflanzen nur noch einmal (Tab. 7 Nr. 5) auftreten, dürfte dieser Erscheinung hier eine erbliche Dis-

β) Nachkommenschaften von Kreuzungen zweier Pflanzen mit harter Samenschale spalten nicht, wenn mindestens einer der Partner den Verholzungsfaktor homozygot aufweist. Dies ist bei der Nachkommenschaft Nr. 13 der Fall. Sind jedoch in beiden Partnern diese Faktoren heterozygot,

Tabelle 7. Spaltung von Kreuzungsnachkommen verschiedener Samenschalentypen.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanzen	Beschaltung	Herkünfte	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
					Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	168 × 159/49	T3 × T1	Tsch	16	10	—	6
2	165 × 166/49	T1 × T3	Tsch	88	40	—	48
3	372 × 279/49	T3 × T1	Dahl × Chir	14	6	—	8
4	279 × 302/49	T1 × T3	Chir × Hbg.w	94	43	—	51
5	87 × 88/49	T3 × (T1)	aus Tsch × Hbg.w	19	10	—	9
6	2833 × 2834/50	T2 × T3	Hbg.w	107	—	5	102
7	2470 × 2429/50	T2 × T3	Hbg.w × Dahl	98	—	—	98
8	53 × 55/49	T1 × T2	Hbg.w	98	47	1	50
9	2298 × 2300/50	T1 × T2	aus Hbg.h × Hbg.w	7	2	2	3
10	2299 × 2300/50	T1 × T2	aus Hbg.h × Hbg.w	5	4	—	1
11	2301 × 2298/50	T2 × T1	aus Hbg.h × Hbg.w	5	3	2	—

Tabelle 7a. Statistische Auswertung der Tabelle 7.

Lfd. Nr.	beobachtet			Verhältnis	erwartet		P-Wert
	Typ 1	Typ 2	Typ 3		Typ 1	Typ 3	
1	10	—	6	1:1	8	8	0,045
2	40	—	48	1:1	44	44	0,39
3	6	—	8	1:1	7	7	0,60
4	43	—	51	1:1	47	47	0,42
5	10	—	9	1:1	9,5	9,5	0,82
8	47	1	50	1:1	49	Typ 2+3 49	0,20

so wird die Nachkommenschaft aufspalten (Tab. 6 Nr. 14 bis Nr. 16).

Nr. 14 bringt die Nachkommenschaft einer Geschwisterkreuzung aus der Herkunft „Chirades“. Die Mutter der Geschwisterpflanzen war frei abgeblüht. Die Nachkommenschaft spaltet in 87 Pflanzen vom Typ 1 und 11 Pflanzen

position zugrunde liegen, wobei es sich nur um eine Abwandlung des normalen hartschaligen Samentyps handeln kann. Das Spaltungsverhältnis 3 (Typ 1): 1 (Typ 3) (P = 0,37) läßt wiederum die Wirksamkeit nur eines Verholzungsfaktors erkennen.

vom Typ 3. Dieses Spaltungsverhältnis läßt sich nicht als 3:1-Verhältnis deuten (P = 0,0017). Weit eher sind zur Erklärung dieser Spaltungszahlen zwei Faktoren anzunehmen. Die statistische Auswertung zeigt, daß eine gewöhnliche Dihybridspaltung mit P = 0,045 nur geringe Wahrscheinlichkeit besitzt, während das Verhältnis 14:2 mit P = 0,72 gut gesichert ist. Dieses Verhältnis tritt auf, wenn in den Kreuzungspartnern zwei Hauptverholzungsgene vorliegen, von denen das eine in beiden heterozygot ist, das andere nur in einem von ihnen (AaBb × Aabb).

Nr. 15 zeigt die Aufspaltung einer Geschwisterkreuzung aus der Herkunft „Englisch Weiß“. Auch hier war die Mutter der Geschwisterpflanzen frei abgeblüht. Auf 98 Pflanzen vom Typ 1 kommen nur 3 vom Typ 3. Die statistische Auswertung zwingt dazu, hier zwei oder sogar drei Hauptverholzungsgene für die unterschiedliche Ausbildung der Samenschale anzunehmen. Die D/m-Werte sind sowohl unter Zugrundelegung eines 15:1- als auch eines 63:1-Verhältnisses zufriedenstellend (1,36 bzw. 1,14). Eine besonders gute Übereinstimmung besteht mit dem Verhältnis 62:2 mit einem D/m-Wert von 0,085. Danach könnten zwei Faktoren vorhanden sein, die in beiden Partnern heterozygot wären, während ein dritter Faktor nur in einem der Partner heterozygot vorläge (AaBbCc × AaBbcc). Leider konnte aus beiden Geschwisterkreuzungen keine F₂ gezogen werden, da aus mehreren Selbstungen keine reife Frucht erzielt wurde. Auch eine Wiederholung war nicht

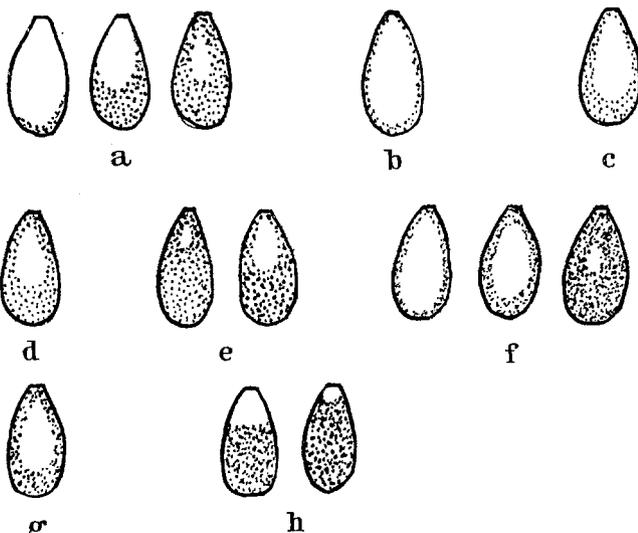


Abb. 10. Ausbildung der Verholzungzone bei Samen vom Typ 2. Die verholzten Partien punktiert (in Übereinstimmung mit den anatomischen Abbildungen dieser Arbeit, während SCHOENIGER (1952) die unverholzten Partien punktiert anlegte).

a) 55/49 (Tab. 6 Nr. 7 und Tab. 7 Nr. 8). b) 1462/48 (Tab. 6 Nr. 7 und Tab. 7 Nr. 8); 2835/50 (Tab. 6 Nr. 10); 2836/50 (Tab. 8 Nr. 3). c) 2833/50 (Tab. 7 Nr. 6). d) 2470/50 (Tab. 7 Nr. 7). e) 2150/50 (Tab. 7 Nr. 8 und Tab. 8 Nr. 2). f) 2836/50 (Tab. 8 Nr. 3 extreme F₁-Pflanzen). g) 2082/50 (Tab. 9 Nr. 10) h) 2298/50 (Tab. 7 Nr. 9).

möglich, da entsprechende Früchte nicht mehr vorhanden waren.

Die Nachkommenschaft Nr. 16 („Apfel“ × „Englisch Weiß“) umfaßt nur 12 Pflanzen, so daß der statistischen Auswertung keine entscheidende Bedeutung beizumessen ist. Es zeigt sich, daß ein 3:1-Verhältnis mit $D/m = 1,33$ möglich ist, daß zu dem Verhältnis 15:1 jedoch mit $D/m = 0,30$ eine bessere Übereinstimmung besteht. Von zwei geselbsteten Pflanzen dieser Nachkommenschaft wurde je eine weitere Generation (F_2) geprüft (Nr. 3 und Nr. 4 der Tab. 6), die beide nicht aufspalteten, so daß kein Rückschluß auf die in der Elterngeneration sich auswirkenden Faktoren möglich war.

Aus den Spaltungen der Nachkommenschaften hartschaliger Eltern ergibt es sich somit, daß in vielen Fällen Hartschaligkeit durch ein Hauptverholzungs-gen bedingt wird. In zwei Fällen (Herkünfte „Chirades“ und „Englisch Weiß“) kann die Aufspaltung nur durch Annahme von zwei „mit großer Wahrscheinlichkeit“ (diese einschränkende Bemerkung unserer ersten Veröffentlichung übersieht leider SCHOENIGER bei ihrem Zitat von 1952) sogar drei Hauptfaktoren gedeutet werden.

Die Ausbildung des Samentyp 2 trat bei elf aufspaltenden Nachkommenschaften nur zwei Mal auf. In einem Fall läßt sich das Spaltungsverhältnis mit den Befunden SCHOENIGERS in Einklang bringen, im andern Fall ist eine solche Übereinstimmung nicht feststellbar. Jedoch besteht zwischen den Pflanzen mit harter und nicht harter Samenschale ein — wenn auch nicht gut gesichertes — 3:1-Verhältnis.

cc) Analyse der Nachkommenschaften von Kreuzungen zwischen Pflanzen mit verschiedenem Samenschalentyp. Die Tab. 7 umfaßt die aufspaltenden Nachkommenschaften von Kreuzungen zwischen Pflanzen vom Samentyp 1 und 3 (Nr. 1 bis Nr. 5), vom Typ 2 und 3 (Nr. 6 und Nr. 7) und vom Typ 1 und 2 (Nr. 8 bis Nr. 11).

Wenn man mit SCHOENIGER die Verholzung der Samenschale auf ein Hauptgen H und ein Nebengen N zurückführt, müssen sich bei diesen Kreuzungen folgende Spaltungen ergeben, vorausgesetzt, daß das Hauptgen heterozygot vorliegt:

	Aufspaltung		
	Typ 1	Typ 2	Typ 3
Typ 1 × Typ 3			
1) HhNN × hhnn	1	1	0
2) HhNn × hhnn	2	1	1
3) Hhnn × hhnn	1	0	1
Typ 2 × Typ 3			
1) hhNN × hhnn	0	1	0
2) hhNn × hhnn	0	1	1
Typ 1 × Typ 2			
1) HhNN × hhNN	1	1	0
2) HhNn × hhNN	1	1	0
3) Hhnn × hhNN	1	1	0
4) HhNN × hhNn	1	1	0
5) HhNn × hhNn	4	3	1
6) Hhnn × hhNn	2	1	1

Es erhebt sich die Frage, ob die aufgefundenen Spaltungszahlen mit diesen Zahlenverhältnissen übereinstimmen.

Die bei den Kreuzungen zwischen Typ 1 und Typ 3 gefundenen Spaltungen entsprechen dem Zahlenverhältnis 1 (hartschalig): 1 (weichschalig) (P-Werte zwischen 0,045 und 0,82). Von den zu erwartenden Möglichkeiten ist nur die dritte eingetreten, ein Nebengen tritt also nicht in Erscheinung.

Von den Kreuzungen zwischen Typ 2 und Typ 3 spaltet Nr. 6 in 5 Pflanzen vom Typ 2 und 102 Pflanzen vom Typ 3. Die Mutterpflanze sowie die fünf F_1 -Pflanzen des Typ 2 zeigten Samen, bei denen die III. Testaschicht nur in der randnahen Zone, etwa die Hälfte der Samenfläche bedeckend, verholzt war (Abb. 10 c). Diese Spaltung kann nicht auf Grund des von SCHOENIGER beschriebenen Nebengens erklärt werden: Wäre in der Mutter-Pflanze das Nebenverholzungs-gen heterozygot wirksam (Nn), so müßten 50% der Nachkommen dem Typ 2 angehören. Es sind jedoch nur knapp 5%.

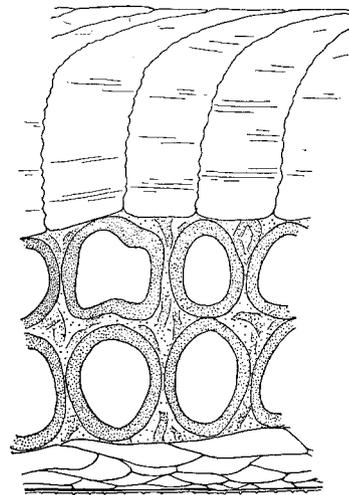


Abb. 11. Querschnitt durch die Testa eines reifen Samens von *Cucurbita pepo* in der Randzone bei der Pflanze 2150/50. Verholzungen punktiert.

Nr. 7 weist ausschließlich Nachkommen vom Typ 3 auf, obwohl die Mutterpflanze dem Typ 2 angehört hat und der Grad der Verholzung der Samenschale (Abb. 10 d) ein stärkerer war als bei dem mütterlichen Elter der Nr. 6. Auch hier müssen andere Verhältnisse als die von SCHOENIGER gefundenen angenommen werden.

Kreuzungen zwischen Typ 1 und Typ 2 erfolgten nur in der Herkunft „Hamburg weichschalig“. Nr. 8 zeigt die Nachkommenschaft einer Geschwisterkreuzung. Die Mutter der Kreuzungspartner (1462/48) war frei abgeblüht und wies Samen vom Typ 2 auf (Abb. 10 b). Der Pollenspender bildete Samen mit unterschiedlicher Verholzung aus (Abb. 10 a). Die Nachkommenschaft spaltete in 47 Pflanzen (Typ 1): 1 Pflanze (Typ 2): 50 Pflanzen (Typ 3). Bei dieser Pflanze vom Typ 2 (Abb. 10 e) erstreckte sich die Verholzung abweichend von allen bisherigen Beobachtungen nicht nur auf die III., sondern auch auf die II. Testaschicht. Diese bestand an den verholzten Stellen nicht aus mehreren kleinlumigen Zellagen, sondern bildete eine einzige großlumige Zelle, die in ihrem Bau der III. Testaschicht glich (Abb. 11). Die Spaltungszahlen können mit Hilfe des SCHOENIGERSchen Nebengens nicht erklärt werden. Faßt man die unter Typ 2 aufgeführte Pflanze mit den Pflanzen des Typ 3 zusammen, so ergibt sich ein

Spaltungsverhältnis 47 hartschalig:51 nichthartschalig, das als 1:1-Verhältnis gewertet werden kann ($P = 0,20$).

Leider weisen die Nachkommenschaften Nr. 9 bis Nr. 11 (Typ 2 durchgehend verholzt) nur wenige Individuen auf, so daß eine Spaltungsanalyse nicht möglich ist. Von den Nachkommen des Typ 2 wies je einer Samen mit durchgehender Verholzung der III. Testaschicht auf, einer (Nr. 9) zeigte kollabierte Stellen in verschiedener Ausdehnung nahe der Mikropyle (Abb. 10 h), der letzte (Nr. 11) besaß mikroskopisch sichtbare Lücken in der Verholzung.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die in Tab. 7 aufgeführten Nachkommenschaften nur ein Hauptgen einwandfrei erkennen lassen. Pflanzen vom Typ 2 treten nur in Nachkommenschaften aus den Hamburger Herkünften auf. Sie können nicht durch das von SCHOENIGER beschriebene Nebengen bestimmt sein, da die dafür erforderlichen Spaltungsverhältnisse nicht vorliegen.

dd) Analyse der Nachkommenschaften geselbsteter Pflanzen vom Typ 2 (Tab. 8).

In allen drei untersuchten Fällen weisen die Nachkommenschaften Pflanzen vom Typ 2 und vom Typ 3 auf. Die Pflanzen der Nr. 1 stammen aus Samen mit durchgehender Verholzung, etwa die Hälfte der Nachkommen gehört dem Typ 2 an, wobei drei Pflanzen

Tabelle 8. Spaltung bei Selbstungsnachkommen von Pflanzen des Typ 2.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanze	Herkunft	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
				Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	HbC/50	Hbg.w	35	—	16	19
2	2150/50	aus Hbg.w (T ₁ × T ₂)	9	—	1	8
3	2836/50	aus Hbg.w × Hbg.w	127	—	27	100

durchgehende Verholzung und dreizehn Pflanzen nur mikroskopisch sichtbare Lücken in der Verholzung der Schicht III aufweisen. Nr. 2 und Nr. 3 stammen aus Samen mit lückig verholzter III. Testaschicht. Nr. 2 stellt die auf S. 9 erwähnte Pflanze dar, bei der auch in der II. Testaschicht großlumige, verholzte Zellen auftraten. Der einzige Nachkomme vom Typ 2 war normal und in der III. Schicht durchgehend verholzt. Die Ausgangspflanze der Nr. 3 besaß Samen, die nur in schmalen Streifen längs des Samenrandes Verholzung aufwiesen (Abb. 10 b). Die Nachkommenschaft zeigte sehr unterschiedliche Verholzung der III. Testaschicht (Abb. 10 f). Bei Nr. 2 und Nr. 3 ist der Anteil der Nachkommen vom Typ 2 wesentlich geringer als bei Nr. 1. Die stärkere Verholzung der Samen bei der Mutter von Nr. 1 beeinflusst demnach möglicherweise das Spaltungsverhältnis. Wäre in diesen Spaltungen das Nebengen von SCHOENIGER wirksam, so müßten 75% aller Nachkommen, bei Nr. 1 alle, dem Typ 2 angehören.

ee) Analysen der Selbstungsnachkommenschaften weichschaliger Pflanzen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß Selbstungsnachkommenschaften weichschaliger Pflanzen nicht in allen Fällen rein weichschalig waren, obwohl es sich um Pflanzen handelt, die das rezessive Merkmal tragen. Die Besprechung dieser Aufspaltungen wurde daher bis jetzt zurückgestellt (Tab. 9).

Tabelle 9. Erbverhalten der Nachkommenschaften geselbsteter Pflanzen mit weicher Samenschale.

Lfd. Nr.	Nr. der Pflanze	Herkunft	Zahl der Nachkommen	Aufspaltung		
				Typ 1	Typ 2	Typ 3
1	1446/48	Dahl	37	—	—	37
2	238/49	Schr	93	—	—	93
3	7091/49	Schr	14	—	—	14
4	65/49	Tsch	108	—	—	108
5	Heid.org	Heid	9	—	—	9
6	302/49	Hbg.w	86	1?	9	76
7	2611/50	Hbg.w	108	—	2	106
8	2612/50	Hbg.w	34	—	8	26
9	2613/50	Hbg.w	31	—	—	31
10	2082/50	aus Hbg.w (T ₁ × T ₂)	12	1	3	8
11	2838/50	aus Engl × Schr	62	—	16	46

Während die Nachkommenschaften der Herkünfte „Dahlem“, „Schreiber“, „Tschermak“ und „Heidelberg“ erwartungsgemäß einheitlich blieben, spalten die Nachkommenschaften der Herkunft „Hamburg weichschalig“ in fast allen Fällen in Pflanzen vom Typ 2 und Typ 3 auf. Bei zwei Nachkommenschaften (Nr. 6 und Nr. 10) findet sich außerdem ein Nachkomme vom Typ 1. Dazu ist zu bemerken: Die Pflanzen der Nr. 6 standen am Rande eines Feldes, welches mit verschiedenen *Pepo*-Formen besetzt war. Infolge der starken Ausläuferbildung ist bei der Ernte eine Verwechslung der Früchte möglich gewesen,

weshalb ich zu der Pflanze vom Typ 1 ein Fragezeichen setzte. Bei Nr. 10 dagegen erscheint ein Versuchsfehler ausgeschlossen. Die Pflanzen vom Typ 2 in dieser Tabelle zeigen die üblichen Unterschiede im Grad der Verholzung der III. Testaschicht, die drei Pflanzen der Nr. 10 wiesen gleichmäßige Ver-

holzung in der Randzone auf (Abb. 10 g). Auch für diese Spaltungen ist eine Erklärung nicht möglich, wenn man mit SCHOENIGER annimmt, daß die Ausbildung der Samenschale von *Cucurbita pepo* durch ein Hauptgen und ein Nebengen gesteuert wird, die Weichschaligkeit bedingen, wenn beide Gene rezessiv vorliegen. Es läßt sich überhaupt keine Übereinstimmung mit irgendwelchen Mendel-Spaltungszahlen finden.

III. Vergleichende Betrachtung.

A. *Cucurbita maxima*

Der Unterschied der beiden Samentypen „braunschalig“ und „weißschalig“ wird lediglich durch die verholzte bzw. nichtverholzte Testaeperidermis (Schicht I) hervorgerufen, indem Verholzung dieser Schicht zur Braunschaligkeit führt. Braunschaligkeit erwies sich als dominant und durch ein Faktorenpaar bedingt. Leider erstrecken sich die Versuche nur auf wenige Nachkommenschaften, so daß sich über die Allgemeingültigkeit des Befundes kein sicheres Urteil bilden läßt.

Die braunschaligen Samen verschiedener Herkünfte von *Cucurbita maxima* weisen vielfach Unterschiede in der Farbintensität auf. Es finden sich alle Schattierungen von gelb über rötlich-braun bis schmutziggelblichbraun. Ähnliche Farbunterschiede beobachteten wir bisweilen auch bei den Samen verschiedener Pflanzen der gleichen Herkunft. Weiterhin zeigen

braunschalige Samen verschiedener Früchte mitunter beträchtliche Unterschiede in der Länge der Epidermiszellen. Es konnten keine Beobachtungen darüber angestellt werden, wie diese Unterschiede genetisch bedingt sind und ob zwischen der Höhe der Testaepidermis und dem Farbton der braunen Samenschale irgendein Zusammenhang besteht. Auch sind Formen mit doppelter III. Testaschicht, wie sie von HARZ beschrieben wurden, in vorliegenden Untersuchungen nicht gefunden worden. Immerhin lassen wohl diese Sachverhalte darauf schließen, daß noch weitere Faktoren an der unterschiedlichen Ausbildung der Samenschale von *Cucurbita maxima* beteiligt sein können.

B. *Cucurbita pepo*

Hartschaligkeit ist dominant über Weichschaligkeit, wie bereits von anderen Forschern festgestellt wurde. Die verschiedenen als weichschalig bekannten Formen zeigen sich in diesem Merkmal untereinander genetisch gleich, da nach Kreuzung solcher Formen nur Pflanzen mit weicher Samenschale auftraten. Damit scheint die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die Weichschaligkeit als Folge verschiedener unselbständiger Gene auftritt, wie das z. B. bei der Bitterstofffreiheit der Süßlupine der Fall ist.

Die bei hartschaligen Formen verschiedener Herkünfte durchgeführten Nachkommenschaftsanalysen lassen in vielen Fällen nur ein Hauptverholzungs-gen erkennen. In allen diesen Fällen stammen die Ausgangspflanzen von einer freiabgeblühten Pflanze aus einer weichschaligen Herkunft oder aus einer Kreuzung zwischen einer weichschaligen und einer hartschaligen Pflanze. Dagegen traten bei Geschwisterkreuzungen zwischen (heterozygoten) hartschaligen Formen aus zwei Herkünften („Chirades“ und „Englisch Weiß“) Zahlenverhältnisse auf, die die Annahme von mindestens zwei, unter Umständen sogar drei Hauptverholzungs-genen nahelegen (Tab. 6 Nr. 14 und Nr. 15). Leider führten die Selbstbestäubungen bei diesen Nachkommenschaften nicht zur Fruchtbildung, so daß eine bessere Aufklärung der Befunde nicht möglich war.

SCHOENIGER fand nur ein Hauptverholzungs-gen. Sie verwendete als hartschalige Herkunft den Zucchini-Kürbis. Auch GREBENŠČIKOV konnte bei Verwendung zweier Herkünfte nur ein Hauptgen auffinden. Jedoch mögen bei diesen Versuchen rein zufällig hartschalige Formen vorgelegen haben, bei denen nur ein Hauptverholzungs-gen im dominanten Allel vorlag. Nehmen wir beispielsweise zwei Hauptverholzungs-gene (A und B) an, die unabhängig voneinander die gleiche Wirkung haben, so können Pflanzen mit harter Samenschale die Genkonstitutionen AABB, AABb, AAbb, AaBB oder aaBB aufweisen, ohne daß in Selbstungsnachkommenschaften Pflanzen mit weicher Samenschale auftreten. Nach Kreuzung mit einer weichschaligen Form werden nur hartschalige Nachkommen auftreten, während die F_2 -Generation in vier Fällen im Verhältnis 15:1, in sechs Fällen im Verhältnis 3:1 spaltet. Es ist anzunehmen, daß Herkünfte, die aus Zuchten stammen, in den meisten Fällen entweder eines der beiden Gene oder beide homozygot aufweisen werden, während in natürlichen Herkünften eher Heterozygotie auftritt.

Als weitere Frage taucht das Problem auf, ob beide — oder falls noch mehr vorliegen, alle — Hauptverholzungs-gene völlig gleichsinnig sind und alle zusammen die gleiche quantitative Wirkung besitzen. Diese Frage muß offen bleiben, da von keiner der beiden Selbstungsnachkommenschaften eine Folgegeneration vorliegt, die eine Beantwortung ermöglichte.

Schließlich ist zu der Frage Stellung zu nehmen, ob die Annahme einer polymeren Bedingtheit der beiden Spaltungen die einzige Deutungsmöglichkeit darstellt. Diese Frage läßt sich nicht ohne weiteres bejahen. Nehmen wir an, das Hauptverholzungs-gen sei unter gewissen inneren und äußeren Bedingungen in seiner Durchschlagskraft geschwächt, so könnten Formen auftreten, die genotypisch hartschalig, phänotypisch dagegen weichschalig wären. Es wäre jedoch unwahrscheinlich, daß dann neben hartschaligen nur weichschalige Formen auftreten, wie das in beiden Spaltungen beobachtet wurde. Weit wahrscheinlicher wäre es gewesen, daß neben hartschaligen und einzelnen weichschaligen Formen alle möglichen Übergangsformen aufgetreten wären. Weiterhin wäre u. U. zu erwarten, daß nach Selbstung heterozygoter Formen dieser Herkünfte das Spaltungsverhältnis der Nachkommenschaft zugunsten der weichschaligen Pflanzen verschoben wäre, was ebenfalls nicht beobachtet wurde. Schließlich wurde die Herkunft „Chirades“ mit der Angabe geliefert, daß die Form aus Griechenland stamme. Weichschalige *Pepo*-Typen sind aber bislang von dort nicht bekannt geworden. Die Annahme, daß das Hauptverholzungs-gen in gewissen Herkünften keine volle Durchschlagskraft besitze, ist damit sehr unwahrscheinlich. — Auch der Annahme, das Zahlenverhältnis sei in diesen Fällen durch erhöhte Letalität der weichschaligen Nachkommen bedingt, kommt sehr geringe Wahrscheinlichkeit zu. Somit bleibt eigentlich nur die an sich viel näher liegende Deutung, daß in diesen Herkünften tatsächlich mehr als ein Hauptverholzungs-gen vorliegt. Dann wäre aber das Merkmal „Weichschaligkeit“ nicht durch einen einzelnen Mutationsschritt, sondern als Folge von zwei oder gar mehr Mutationsschritten entstanden zu denken, wobei jedoch erst die letzte Mutation phänotypisch zur Weichschaligkeit führte.

Der Samentyp 2 ist nach SCHOENIGER durch das Nebengen (N) bedingt, das nur in Abwesenheit von H in Erscheinung tritt und Verholzung lediglich der III. Testaschicht bedingt. Nach Kreuzung des Zucchini-Kürbis mit dem Ölkürbis von Tschermak bewirkt das Nebengen N in homozygotem Zustand gleichmäßige Verholzung der III. Testaschicht auf der ganzen Samenfläche, während die Verholzung lückig ist, wenn die Pflanze im Nebengen heterozygot ist. Nach Kreuzung des Zucchini mit dem Mischitzer bzw. dem Steirischen Ölkürbis lassen sich NN- und Nn-Pflanzen nicht mehr trennen, da die Durchschlagskraft von NN unter dem Einfluß von Modifikatoren abgeschwächt ist. Der Umstand, daß sie diese gleiche Beobachtung auch in der F_4 der Kreuzung „Zucchini“ \times „Tschermak“ machte, läßt die Frage auftauchen, ob das exakte 1:2:1-Verhältnis in der F_2 und F_3 dieser Kreuzung nicht doch zufällig ist, zumal wir über etwaige phänotypische Einflüsse auf die Vollständigkeit der Verholzung noch zu wenig wissen. Immerhin beobachtete SCHOENIGER in allen Fällen eine klare 3:1-Spaltung [$3(NN + Nn):1nn$].

In unseren Analysen tritt der Samentyp 2 einmal in der F_2 einer freiabgeblühten Pflanze aus der Herkunft „Tschermak“ (die F_1 war hartschalig), weiterhin in der Nachkommenschaft einer Kreuzung des hartschaligen „Englisch Weiß“ mit dem weichschaligen „Schreiber“, sowie mehrfach in der Herkunft „Hamburg weichschalig“ auf. Das Zahlenverhältnis

I	:	2	:	I
(Typ 2, Schicht III durchgehend ver- holzt)		(Typ 2 Schicht III lückig verholzt)		(weichschalig)

findet sich nur im ersten Fall (Tab. 6 Nr. 10). Da aber die F_3 dieser Form nicht geprüft werden konnte, fehlt leider der Beweis, daß dieses Verhältnis durch das von SCHOENIGER beschriebene Nebengen bedingt war.

In allen übrigen Fällen, in denen Pflanzen vom Typ 2 in einer Nachkommenschaft auftraten, war der Anteil dieser Pflanzen für eine Mendel-Spaltung zu gering und der Anteil der Pflanzen mit weicher Samenschale zu groß, so daß offensichtlich andere Gegebenheiten vorliegen als bei den Kreuzungen von SCHOENIGER. Die Selbstung einer Pflanze vom Typ 2 müßte nach SCHOENIGER entweder ausschließlich Pflanzen vom Typ 2 — wenn nämlich die III. Testaschicht bei der Mutterpflanze durchgehend verholzt ist — oder Pflanzen vom Typ 2 und Typ 3 im Verhältnis 3:1 ergeben — wenn die Testaschicht lückig verholzt ist. Stattdessen ergaben unsere Analysen im ersten Falle nur etwa 50% Nachkommen vom Typ 2, während im zweiten nur einzelne Pflanzen, bis zu 25%, Nachkommen vom Typ 2 auftraten (Tab. 8).

Für die weitere Beurteilung dieser Ergebnisse sind noch folgende Beobachtungen von Wichtigkeit:

Nach Kreuzung einer Pflanze vom Typ 2 („Hbg.w“) mit einer weichschaligen Pflanze der Herkunft „Dahlem“ traten überhaupt keine Nachkommen vom Typ 2 auf, obwohl die Nachkommenschaft aus 98 Pflanzen bestand (Tab. 7 Nr. 7). Dagegen treten Pflanzen vom Typ 2 auch bei kleineren Nachkommenschaften auf, wenn beide Partner aus der Hamburger Herkunft stammen (Tab. 7 Nr. 9 und 11). Somit besteht der Eindruck, daß die Anlage zur Verholzung der III. Schicht durch das Erbgut der Herkunft „Dahlem“ gänzlich unterdrückt wird.

Umgekehrt fanden wir in Selbstungsnachkommenschaften rein weichschaliger Formen vornehmlich der Herkunft „Hamburg weichschalig“ einzelne oder mehrere Nachkommen vom Typ 2. Diese Beobachtung ist am besten so zu erklären, daß die Mutterpflanze die Anlage zur Verholzung der III. Testaschicht besaß, diese Anlage aber durch irgendwelche Umstände, z. B. Modifikatoren, unterdrückt war.

Unsere Beobachtungen lassen sich mit der Wirkungsweise des von SCHOENIGER beschriebenen Nebengens formell nicht in Übereinstimmung bringen. Jedoch wird eine Übereinstimmung möglich, wenn wir im Zusammenhang mit den zuletzt geschilderten Beobachtungen annehmen, daß die Anlage für die Verholzung der III. Testaschicht, mithin das von SCHOENIGER angenommene Nebengen, in den verschiedenen Herkünften sehr unterschiedliche Durchschlagskraft besitzt.

In der F_2 und F_3 der Kreuzung „Zucchini“ \times „Tschermak“ bilden NN-Pflanzen eine durchgehend verholzte III. Testaschicht aus. Schon in der F_4 dieser Kombination und in den Kreuzungen „Zucchini“ \times „Mischitzer“ bzw. „Steirischer“-Ölkürbis vermögen die NN-Pflanzen nicht mehr in allen Fällen — sofern nämlich abschwächende Modifikatoren wirksam sind — eine durchgehende Verholzung zu erzielen. Erhalten bleibt in diesen Fällen aber noch eine 3:1-Spaltung der im Hauptgen homozygot-rezessiven Pflanzen. Bei den von uns verwendeten Herkünften wird das Gen N in seiner Wirkung unter Umständen völlig unterdrückt. Das Spaltungsverhältnis ist durch die Wirkung von Modifikatoren entweder zugunsten der Weichschaligkeit verschoben, oder aber der Typ 2 tritt gar nicht mehr auf. Der erste Fall ist insbesondere bei der Herkunft „Hamburg weichschalig“ verwirklicht, in der Pflanzen vom Typ 2 immer wieder, wenn auch in geringer Zahl, auftraten, während bei den anderen Herkünften die Wirkung der abschwächenden Modifikatoren unter Umständen so stark ist, daß die Verholzung der III. Testaschicht völlig unterbleibt. Andererseits können in Selbstungsnachkommenschaften vom Typ 3 (weichschalig) sogar Pflanzen vom Typ 2 auftreten.

Werden unsere Versuchsergebnisse ohne Beziehung zu den SCHOENIGERSchen Ergebnissen betrachtet, so wäre in vielen Fällen eine umgekehrte Deutung möglich. Da die Zahl der Nachkommen vom Typ 2 in den meisten Fällen sehr gering ist, könnte man für das Auftreten des Samentyps 2 Verholzung ermöglichende Modifikatoren annehmen, wobei vielleicht das rezessive Allel des Hauptverholzungsgens selbst in dieser Weise modifikatorisch beeinflussbar wäre. In der Herkunft „Hamburg weichschalig“ müßten solche Modifikatoren in besonders starkem Maße wirksam sein. Das Auftreten von Pflanzen des Typ 2 in Nachkommenschaften geselbsteter weichschaliger Pflanzen fände so die leichteste Erklärung. Jedoch wird die erste Erklärung allen bisherigen Beobachtungen über Pflanzen vom Samentyp 2 mehr gerecht, so daß wir diese für die wahrscheinlichere halten möchten.

Die Befunde von MUDRA und NEUMANN, die ebenfalls vom Auftreten einzelner Pflanzen mit schwach verholzter Samenschale (Typ 2 mit lückig verholzter III. Schicht) berichten (siehe Tab. 6 ihrer Arbeit), könnten in derselben Weise durch unsere Deutung erklärt werden. (Es geht aus der Arbeit von MUDRA und NEUMANN nicht hervor, welche Herkunft sie für ihre Untersuchungen verwendeten.)

Zum gleichen Ergebnis kommt praktisch GREBENŠČIKOV, dessen Spaltungszahlen den unsrigen weitgehend entsprechen. Er hält die difaktorielle Erklärung der Vererbung der Samenschalentypen von *Cucurbita pepo* nach SCHOENIGER für nicht ausreichend und neigt zu der Annahme, daß neben einem Hauptgen eine unbestimmte Zahl von Modifikatoren wirksam ist.

SCHOENIGER glaubt in Trieblänge, Fruchtform und -farbe Anhaltspunkte gewonnen zu haben für die Klärung der Frage, welche Faktoren eine modifizierende Wirkung auf das Nebengen ausüben. Bei der Vielgestaltigkeit unseres Materials konnten wir Beobachtungen in dieser Richtung nicht anstellen.

Gar nicht erklärt werden konnte bei unsereren Versuchen das Auftreten von je einer hartscha-

ligen Pflanze in zwei Selbstungsnachkommenschaften weichschaliger Pflanzen (Tab. 9 Nr. 6 und Nr. 10), da bei beiden Pflanzen keine Selbstungsnachkommenschaften zur Verfügung standen. Vielleicht liegt aber hier wenigstens in einem Falle eine Rückmutation des rezessiven Hauptverholzungsgens vor.

Obwohl es nach unseren weiter oben gegebenen Darlegungen sehr unwahrscheinlich ist, daß das Hauptverholzungs-gen unter dem Einfluß von Modifikatoren sich gelegentlich phänotypisch wie das rezessive Allel auswirkt, lassen sowohl die Befunde von SCHÖNIGER als auch unsere eigenen erkennen, daß es Fälle gibt, bei denen auch die Wirkung des Hauptverholzungs-gens abgewandelt ist. So berichtet SCHÖNIGER von einer Nachkommenschaft, bei der drei Früchte hartschalige Samen mit strichförmigen Partien zeigten, in denen die Verholzung der II. und IV. Schicht fehlt, während die Nachkommenschaft, die aus einer dieser Früchte gezogen werden konnte, normal hartschalig war. Sie vermutet, daß in der Elternpflanze eine somatische Mutation stattgefunden hat. Auch wir beobachteten Pflanzen mit harter Samenschale, bei denen Lücken in der normal verholzten Testaschicht auftraten. Diese Lücken unterscheiden sich jedoch dadurch von denen, die SCHÖNIGER beschreibt, daß sie mehr fleckenweise erscheinen und gar keine Verholzung aufweisen. Solche Lücken können als Folge unzureichender Ernährung auftreten (HEINISCH und RUTHENBERG). In unserem Falle liegt jedoch möglicherweise eine genetische Ursache vor, da derartige partielle Verholzung innerhalb der Nachkommenschaft einer Kreuzung („Engl“ \times „Schr“) dreimal auftritt.

Abschließend läßt sich zur Terminologie der verschiedenen Samenschalentypen feststellen, daß eine Unterscheidung von Typ 2 und Typ 3 genetisch nicht in jedem Falle möglich ist. Danach wäre es auch nach unserer Auffassung sinnvoll, nur noch die Grundtypen „hart- und weichschalig“ zu unterscheiden, die durch Modifikatoren abgewandelt sein können, so daß in diesen Fällen von „unvollständig hart-“ bzw. „unvollständig weichschalig“ zu sprechen wäre.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei den untersuchten Formen von *Cucurbita maxima* ist Braunschaligkeit der Samen dominant über Weißschaligkeit. Für die unterschiedliche Ausbildung der Samenschale konnte aus den Analysen der Herkunft „Kattenvenne“ nur ein Erbfaktor nachgewiesen werden.

2. Die für die Hartschicht der Samen von *Cucurbita pepo* (desgl. für die anderen *Cucurbita*-Arten) besonders charakteristische großlumige Schicht III stellt nicht, wie SCHÖNIGER angibt, die innere Epidermis des äußeren Integumentes dar. Vielmehr ist diese Schicht durch Teilung aus der äußeren Epidermis des äußeren Integumentes entstanden.

3. Die fünf für die Untersuchung verwendeten weichschaligen Herkünfte von *Cucurbita pepo* sind hinsichtlich des Merkmals „weichschalig“ genetisch gleich.

4. Die harte Samenschale von *Cucurbita pepo* zeigt sich in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von SCHÖNIGER und GREBENŠČIKOV in vielen Fällen durch ein einziges dominantes Hauptverholzungs-

gen bedingt. In der Nachkommenschaft einer Geschwisterkreuzung zweier hartschaliger Pflanzen aus der Herkunft „Chirades“ scheinen zur Erklärung der Spaltungsverhältnisse zwei, in der Nachkommenschaft einer Geschwisterkreuzung zweier hartschaliger Formen aus der Herkunft „Englisch Weiß“ möglicherweise sogar drei Hauptverholzungs-gene angenommen werden zu müssen.

5. Bei den Herkünften „Tschermak“, „Schreiber“ und „Hamburg weichschalig“ wurden Samen festgestellt, die in der III. Testaschicht ganz oder teilweise verholzt waren (Typ 2). Der Anteil dieser Pflanzen an der Gesamtnachkommenschaft stimmt mit einer Ausnahme nicht mit Spaltungszahlen nach MENDEL überein. Sie treten in wesentlich geringerem Maße auf, als bei Vorliegen des von SCHÖNIGER beschriebenen Nebenverholzungs-gens zu erwarten wäre. Die Durchschlagskraft dieses Gens ist demnach in meinen Kreuzungsnachkommenschaften noch geringer als in den von SCHÖNIGER untersuchten Nachkommenschaften der Kreuzungen „Zucchini“ \times „Mischitzer“ und „Zucchini“ \times „Steirischer“ Ölkürbis.

6. Es ergibt sich auch für uns die Frage, ob es überhaupt sinnvoll ist, an diesem Nebengen weiterhin festzuhalten, anstatt es mit einem von verschiedenen Modifikatoren zu identifizieren. In unseren Versuchen lassen sich nur Pflanzen mit harter Samenschale („hartschalig“, II. bis IV. Testaschicht verholzt) und Pflanzen mit weicher Samenschale („weichschalig“, II. bis IV. Testaschicht nicht verholzt) genetisch klar unterscheiden. Beide Formen können durch Modifikatoren abgewandelt („unvollständig hart“- bzw. „unvollständig weichschalig“) sein, wobei in letzterem Falle die III. Testaschicht ganz oder teilweise Verholzung aufweist.

Literatur.

1. BERKNER, F.: Der schalenlose Kürbis, ein Fett- und Eiweißlieferant. Züchter 12, S. 123—126 (1940).
2. BUCHINGER, A.: Kürbiszüchtung. Züchter 16, S. 75 bis 85 (1944).
3. FICKEL, J. F.: Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Diss. Leipzig 1876.
4. GASSNER, G.: Mikroskopische Untersuchung pflanzlicher Nahrungs- und Genußmittel. Jena 1951.
5. GREBENŠČIKOV, I.: Zur Kenntnis der Kürbisart *Cucurbita pepo* L. nebst einigen Angaben über Ölkürbis. Züchter 20, S. 194—207 (1950).
6. GREBENŠČIKOV, I.: Zur Vererbung der Dünnschaligkeit bei *Cucurbita pepo* L. Züchter 24, S. 162—166 (1954).
7. HACKBARTH, J. und R. VON SENGBUSCH: Die Vererbung der Alkaloidfreiheit bei *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius*. Züchter 6, S. 249—255 (1934).
8. HARZ, C. O.: Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.
9. HEINISCH, O. und M. RUTHENBERG: Die Bedeutung der Samenschale für die Züchtung des Ölkürbis. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung 29, S. 159—174 (1950).
10. HOEHNEL, F. von: Morphologische Untersuchungen über die Samenschale einiger Cucurbitaceen. Sitzber. d. Akad. Wien 73, 1. Abt. (1876).
11. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt 1943.
12. LONGO, B.: Ricerche sulle Cucurbitacee e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollicino. R. Accad. Lincei, Ser. 5a Vol. IV, Roma 1903.
13. MAREL, VAN DER: La perméabilité sélective du tégument séminale. Rec. travaux bot. néerland. 16, S. 243 (1919).
14. MUDRA, A. und D. NEUMANN: Probleme und Ergebnisse der Müncheberger Ölkürbiszüchtung. Züchter 22, S. 99—105 (1952).
15. NETOLITZKY, F.: Anatomie der Angiospermensamen. Handbuch der Pflanzenanatomie X, S. 300—304 (1926).

16. NOACK, K. und W. KIESSLING: Zur Entstehung des Chlorophylls und seine Beziehung zum Blutfarbstoff. Hoppe-Seyler's Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 182, S. 13-49 (1929). — 17. PAETAU, K.: Eine neue χ^2 -Tafel. Ztschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererb.lehre Bd. 80, S. 558-564 (1942). — 18. ROSEN, F.: Über die Samen einiger Speisekürbisse. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 14, S. 1-8 (1920). — 19. SCHOENIGER, G.: Genetische Untersuchungen an *Cucurbita pepo*. Züchter 20, S. 321 bis 336 (1950). — 20. SCHOENIGER, G.: Vorläufige Mit-

teilung über das Verhalten der Testa- und Farbgene bei verschiedenen Kreuzungen innerhalb der Kürbisart *Cucurbita pepo* L. Züchter 22, S. 316-337 (1952). — 21. TSCHERMAK-SEYSENEGG, E. VON: Der Kürbis mit schalenlosen Samen, eine beachtenswerte Ölfrucht. Landw. Ztg. Wien S. 41/42, H. 7/8 (1934). — 22. WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik Jena 1948. — 23. WEILING, F. und L. PRYM-VON BECHERER: Zur Faktorenanalyse der Testaausbildung beim Kürbis. Ber. d. dtsh. bot. Gesellsch. 63, S. 147/148 (1950).

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Kleinwanzleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin.)

Temperatur und Licht als blühinduzierende Faktoren bei der Zuckerrübe.

(I. Mitteilung)

Von P. CURTH.

Mit 6 Textabbildungen.

Die schnelle Generationsfolge kann eines der wichtigsten Hilfsmittel für jede beschleunigt durchzuführende neuzüchterische Bearbeitung der Beta-Rübe bedeuten. MUNERATI (8) gelang es bereits unter ganz bestimmten Temperatur- und Lichtbedingungen fünf vollständige Generationen der Zuckerrübe in einem Jahr zu erhalten. Leider sind in seinen Arbeiten keine näheren Angaben über das angewandte Verfahren enthalten, so daß sich als experimentelles Ziel der in Angriff genommenen eigenen Arbeit die Verkürzung des normalerweise zweijährigen Vegetationszyklus zunächst auf ein Jahr und dann weiter, wenn ohne Verminderung der Schoßresistenz möglich, auf ein halbes Jahr ergab. In erster Linie sollten hierzu nach der Stadienlehre LYSENKOS und der Theorie der photothermischen Blühinduktion OWENS (10) die Faktoren Temperatur und Licht benutzt werden. Nach den ersten Vorversuchen des Jahres 1953 im hiesigen Institut zeigte es sich jedoch sehr bald, daß diese beiden Hauptfaktoren in eine ganze Reihe von Einzelkomponenten aufgegliedert werden müssen, von denen nur die wenigsten zum Teil unberücksichtigt gelassen werden können.

Beginnend mit der Analyse der Temperaturbehandlung, bei der es sich in diesem Falle meist um die Einwirkung niedriger Temperaturen handelt, sollen zunächst die wichtigsten blühauslösenden Einzelfaktoren genannt werden: Die Kältebehandlungstemperatur, die Kältebehandlungsdauer, die Temperatur nach der Kältebehandlung und das Rübenalter zu Beginn der Kältebehandlung. Gleich an dieser Stelle möge darauf hingewiesen werden, daß jeder dieser Einzelfaktoren optimal dargeboten werden muß, um frühestes und prozentual höchstes Blühen auszulösen. Die Vernachlässigung eines einzigen kann ein vollständiges Verbleiben im vegetativen Stadium zur Folge haben. Weitere im Zusammenhang mit der Temperaturphase zu erwähnende Kriterien sind der jahreszeitliche Temperaturrhythmus und die Temperatur vor der Kältebehandlung, denen jedoch nur eine untergeordnete Bedeutung zukommen dürfte.

Der photoperiodisch wirksame Lichtfaktor läßt sich in folgende Einzelelemente zerlegen: Die tägliche Lichtperiode, die Beleuchtungsstärke, den Spektralbereich und das Rübenalter zu Beginn der Lichtbehandlung.

Weitere Einzelfaktoren sind der Beginn und die Dauer der periodischen Lichteinwirkung, ferner der jahreszeitliche Lichtrhythmus.

Bei entsprechenden Serienversuchen ergeben sich also eine Vielzahl von Variationsmöglichkeiten, die nur nach und nach sämtlich untersucht werden können. Demzufolge wurden bei den weiter unten geschilderten photothermischen Blühinduktionsversuchen zunächst nur die Faktoren Kältebehandlungsdauer, Rübenalter zu Beginn der Kältebehandlung und tägliche Lichtperiode variiert, alle übrigen Bedingungen blieben für jedes Versuchsglied gleich.

Am 30. April 1953 wurde Zuckerrübensaatgut der Sorte Kleinwanzlebener N im Freiland ausgesät, das sich nach 3 bis 4 Monaten bereits zu brauchbaren Stecklingen entwickelt hatte. Jeweils eine bestimmte Anzahl dieser Pflanzen wurde dann in Zeitabständen von 4, 5, 6, 7, 8 und 9 Monaten nach dem Aussaatzeitpunkt gerodet bzw. der Miete entnommen. Da die Einmietung am 17. Oktober erfolgte, ergab es sich also, daß die 4- und 5-Monats-Gruppe direkt dem Feldbestand entnommen wurde, während die 6-, 7-, 8- und 9-Monats-Gruppe bereits eine verschieden lange Zeit in der Miete gelagert hatte. Die Mietentemperatur ging von $+10^{\circ}\text{C}$ im Oktober bis auf $+1^{\circ}\text{C}$ im Februar zurück. Die im Anschluß an die Rodung bzw. Mietenentnahme jeder dieser 6 Serien durchgeführte Kältebehandlung wurde bei der 4-Monats-Versuchsreihe variiert von 0 bis 8, bei der 5- und 6-Monats-Serie von 0 bis 10 und bei der 7-, 8- und 9-Monats-Serie von 0 bis 12 Wochen mit einem Thermographendurchschnitt von $\pm 0^{\circ}$ bis $+2^{\circ}\text{C}$. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug ungefähr 90%. Außerdem war stets für gute Durchlüftung und Durchfeuchtung der in flachen Kästen auf Erde eingelagerten und mit feuchten Säcken bedeckten Stecklinge gesorgt.

Nach dieser verschieden lange gewählten Kälteinduktion geschah die Überführung der einzelnen Versuchsglieder ins Gewächshaus und das Eintopfen. Jede Variante wurde dann nochmals unterteilt, deren eines Parallelglied von diesem Zeitpunkt an eine Dauerbelichtung genoß, während das andere nur den natürlichen Kurztagsverhältnissen ausgesetzt war (Abb. 1 und 2). Die Gesamtbestrahlung der Dauerlichtver-