

basicola ZOPF in culture and the stimulation of their production by extracts from other fungi. Connecticut agr. exp. sta. Bull. 269 (1925). — 26. McILVAINE, T. C. und R. J. GARBER: Inheritance of resistance to root-rot in tobacco caused by *Thielavia basicola*. Journ. amer. soc. agr. 28, 279—283 (1936). — 27. NELSON, N. T.: Tobacco research in Canada. Emp. Journ. exp. agr. 9, 265—276 (1941). — 28. OBERTHÜR, K.: Zur Bekämpfung der durch *Thielavia basicola* ZOPF hervorgerufenen Wurzelbräune des Tabaks. Nachrichtenbl. f. d. Deutschen Pflanzenschutzdienst 8, 50—56 (1954). — 29. ORTON, C. R.: Tobacco resistant to black root-rot in Pennsylvania. Pa. agr. exp. sta. Bull. 193 (1925). — 30. PETERS, L.: Zur Biologie von *Thielavia basicola* ZOPF. Mitt. d. Biol. Reichsanst. 13, 63—74 (1921). — 31. RACOVITZA, A.: Contribution à la connaissance de la résistance des variétés de tabac cultivées dans la R. P. ROUMAINE et de quelques variétés étrangères à l'attaque de champignon *Thielaviopsis basicola* (BERK) — FERRARIS. Rev. internat. Tabacs 28, Nr. 251, 238 (1953). — 32. ROEMER, TH., W. H. FUCHS und K. ISENBECK: Die Züchtung resistenter Rassen der Kulturpflanzen. Kühn-Archiv 45, 1—427 (1938). — 33. SCHMIDT, M.: Immunitätszüchtung bei Tabak. Naturwiss. 22, 557—559 (1934). — 34. SCHMIDT, M.: Untersuchungen über das Verhalten von Tabaksorten und *Nicotiana*-Arten gegen den Erreger des „Wildfeuers“ *Pseudomonas tabaci*, mit Berücksichtigung züchterischer

Fragen. Der Züchter 7, 208—216 (1935). — 35. STOVER, R. H.: The black root-rot disease of tobacco I. Studies on the causal organism *Thielaviopsis basicola*. Canad. Journ. res. C. 28, 445—470 (1950). — 36. STOVER, R. H.: Physiologic specialization of *Thielaviopsis basicola* on *Nicotiana tabacum*. Ibid. C. 28, 726—738 (1950). — 37. TERNOVSKI, M. F.: Die Fragen der Immunität bei Vertretern der Gattung *Nicotiana*. Der Züchter 6, 140—144 (1934). — 38. THOMAS, M.: Back Crossing. The theory and practice of the backcross method in the breeding of some non-cereal crops. Technical Communication 16. Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics. Cambridge, 61—86 (1952) (hier ausführliche Literaturangaben). — 39. VALLEAU, W. D.: Breeding tobacco for disease resistance. Economic Botany, Vol. 6, Nr. 1. January-March, 69—73 (1952) (hier ausführliche Literaturangaben). — 40. VALLEAU, W. D., R. KENNEY und E. J. KINNEY: Root-rot of tobacco in Kentucky and its control. Kentucky agr. exp. sta. Bull. 262, 157—180 (1925). — 41. VALLEAU, W. D. und E. J. KINNEY: Strains of stand up white Burley tobacco resistant to root-rot. Ky. agr. exp. sta. Cir. 28, (1922). — 42. WHITE, F. H.: Varietal improvement. Central Exp. Farm Ottawa, Canada, Tobacco div. prog. rep. 1935—1948 (1950). Die Arbeiten Nr. 1, 3, 4, 6, 7, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 35, 36 waren nur in Referaten zugänglich.

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

Über somatische Mutationen der Zellgröße bei Grünkohl und ihren Einfluß auf Form und Qualität.*

Von F. SCHWANITZ, Hamburg.

Mit 18 Textabbildungen.

In der F_2 und F_3 von Kreuzungen zwischen verschiedenen Zuchtsorten von Grünkohl, die im Jahre 1940 vorgenommen worden waren, konnten gelegentlich Pflanzen beobachtet werden, bei denen einzelne Sektoren sich hinsichtlich der Kräuselung der Blätter abweichend von der übrigen Pflanze verhielten. Es handelte sich hierbei ersichtlich um somatische Mutationen, die in allen beobachteten Fällen sich so auswirkten, daß in den mutierten Sektoren die Kräuselung sehr viel stärker war als in den von der Mutation nicht betroffenen Teilen der Pflanze.

In besonders hohem Prozentsatz traten diese somatischen Mutationen aber in einer Population auf, die aus einer Kreuzung zwischen Wirsingkohl (Sorte: „Erfurter großer Winterwirsing“) und Grünkohl (Sorte: „Erfurter halbhohler Mooskrauser“) stammte und von der eine Reihe von F_2 -Pflanzen mit Grünkohl (Sorte: „Moosbacher hellgrüner Feingekrauser“) zurückgekreuzt worden waren. Aus der Nachkommenschaft dieser Rückkreuzung waren die grünkohlähnlichsten Typen mit den fleischigsten Blättern ausgeselen worden, und diese Auslese wurde auch in den folgenden Generationen fortgesetzt.

In diesen trat die erwähnte Mutation in dieser Rückkreuzungsnachkommenschaft mit einer verhältnismäßig sehr hohen Häufigkeit auf. So betrug die Häufigkeit der Sektorialchimären im Jahre 1951 8,7%, im Jahre 1952 5,4%. Diese Zahlen entsprechen jedoch wahrscheinlich nicht der wirklichen Mutationsrate, denn wir können mit Sicherheit das Auftreten dieser somatischen Mutation nur dort feststellen, wo wir Sektorialchimären finden, wo also Teile des gleichen Blat-

tes stark und daneben liegende Teile schwach gekräuselt sind, oder wo nebeneinander befindliche Blätter sich in dem Grad der Kräuselung scharf unterscheiden. Wir konnten in unseren Populationen jedoch stets auch eine größere Anzahl von Pflanzen beobachten, bei denen im Gegensatz zu dem normalen allmählichen Übergang von der schwachen Kräuselung der älteren Blätter zur intensiven Kräuselung der jüngeren inneren Blätter der Übergang von geringer zu starker Kräuselung der Blätter sprungartig, ohne verbindende Zwischenformen erfolgt. Es ist anzunehmen, daß auch in solchen Fällen somatische Mutationen vorliegen, nur daß hier im Gegensatz zu den Vorgängen, die zur Entstehung von Sektorialchimären führten, die Mutation in der Spitze des Vegetationskegels so aufgetreten ist, daß nach allen Seiten hin nur mutierte Zellen abgegliedert worden sind, so daß von einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung an sämtliche neugebildeten Blätter vollständig aus mutiertem Gewebe aufgebaut sind. Daß diese Vorstellung richtig ist, zeigt die Tatsache, daß bei solchen Pflanzen, bei denen schwachgekräuselte Blätter unmittelbar von stark gekräuselten Blättern abgelöst werden, an den letzteren nicht selten kleinere Teilstücke, die scharf von der restlichen Blattfläche abgesetzt sind, noch eindeutig die schwache Kräuselung der älteren Blätter zeigen. In derartigen Fällen kann man mit großer Sicherheit feststellen, daß der plötzliche Sprung von schwacher zu starker Kräuselung auf somatische Mutation zurückzuführen ist. In allen anderen Fällen eines solchen plötzlichen Wechsels im Grad der Kräuselung kann man nur mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit ebenfalls das Auftreten einer somatischen Mutation vermuten, die am Vegetationskegel plötz-

* Die Arbeit wurde mit Hilfe von ERP-Mitteln durchgeführt.

lich so entstanden ist, daß von einem bestimmten Zeitpunkt an alle neuangelegten Blattanlagen einheitlich das mutierte Merkmal besitzen.

Dort, wo die Mutation so auftritt, daß durch sie Sektorialchimären gebildet werden, finden wir in der Regel Blätter, bei denen ein Teil der Blattfläche schwach gekräuselt ist, während der Rest mehr oder weniger starke Kräuselung aufweist. Bei derartigen Blättern heben sich die schwach bzw. stark gekrausten Teile stets scharf gegeneinander ab (Abb. 1—3).

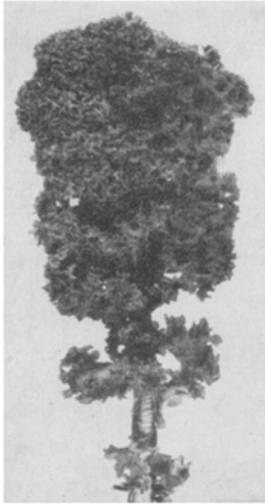


Abb. 1.

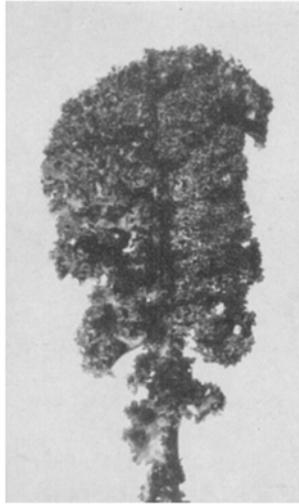


Abb. 2.



Abb. 3.

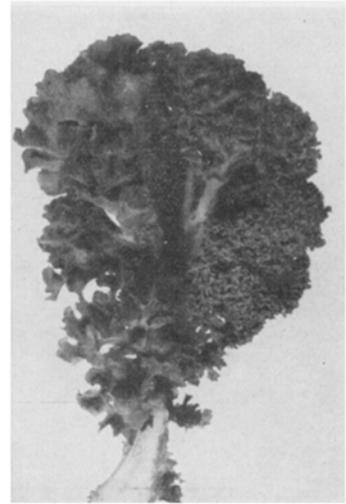


Abb. 4.

Abb. 1—3. Chimärenblätter von Grünkohl mit einem schwach und einem stark gekräuselten Sektor.
Abb. 4. Blatt von Grünkohl mit einem schwach, einem mittelstark und einem stark gekräuselten Sektor.

In einigen Fällen hatten wir den Eindruck, daß einem Mutationsschritt, der zu einer Verstärkung der Kräuselung der Blätter führte, noch ein zweiter Mutationsschritt gefolgt war, der eine nochmalige starke Zunahme der Kräuselung bewirkte. Es konnte in allen diesen Fällen allerdings nicht mit völliger Sicherheit entschieden werden, ob es sich bei diesem zweiten Mutationsschritt wirklich um einen solchen oder um eine modifikativ bedingte Zunahme der Kräuselung handelte, wie sie auch normalerweise mit zunehmendem Alter der Blätter zu beobachten ist.

Wir konnten jedoch zweimal Einzelblätter auffinden, die neben einem Blatteil mit der ursprünglichen schwachen Kräuselung einen stärker gekräuselten Sektor und endlich noch einen Sektor mit ganz starker Kräuselung enthielten, wobei alle drei Teile ohne sichtbaren Übergang scharf gegeneinander abgegrenzt waren (Abb. 4). Diese beiden Doppelchimären zeigten nun, daß tatsächlich mehrere sprungweise Veränderungen im Grade der Blattkräuselung neben- oder nacheinander erfolgen können. Es darf schließlich in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben, daß bei den einzelnen Pflanzen, bei denen die Chimärenbildung beobachtet werden konnte, der Grad der Zunahme der Kräuselung im einzelnen sehr verschieden war.

Es lag nun auf der Hand, zunächst zu untersuchen, ob die merkwürdige morphologische Veränderung des Grades der Kräuselung sich nicht auf irgendwelche Abänderungen in der anatomischen Struktur der Pflanzen zurückführen ließ.

Bereits die ersten vergleichenden anatomischen Untersuchungen an der Epidermis der Blattunterseite

von schwach und stark gekräuselten Teilen der gleichen Blätter ergaben ein überraschendes Resultat: bei allen untersuchten Pflanzen — insgesamt 38 Pflanzen — waren die Zellen der Epidermis in den schwach gekrausten Sektoren der Blätter deutlich größer als in den stark gekräuselten Blatteilen (Abb. 5). Die anatomische Analyse ergab nun eine sehr interessante Parallele zu den morphologischen Befunden an den Blättern. Wie wir hinsichtlich der Kräuselung feststellen konnten, daß der Grad der Zunahme der Kräuselung im

einzelnen recht verschieden groß war, so konnten wir eine ganzentsprechende Beobachtung auch hinsichtlich der Unterschiede in der Zellgröße machen: wir fanden in einzelnen Fällen teils recht beträchtliche Unterschiede in der Zellgröße zwischen dem schwach gekräuselten und dem stark gekräuselten Blatteil, teils waren die anatomischen Unterschiede zwischen den

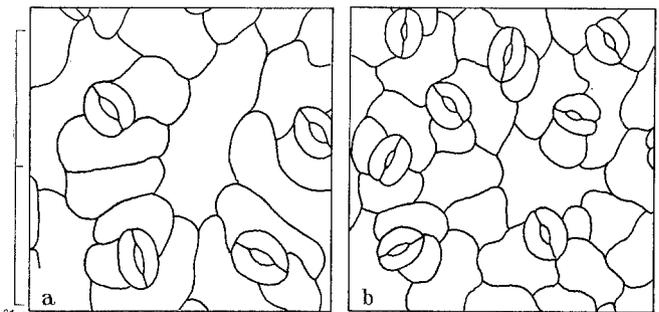


Abb. 5. Epidermiszellen der Blattunterseite von einem schwach (a) und einem stark gekräuselten (b) Sektor des gleichen Blattes.

verschiedenen Teilen der Blätter wesentlich kleiner (Abb. 6—8). Hierbei ließ sich feststellen, daß dort, wo die Unterschiede in der Kräuselung stark sind, sich dies auch stets in der anatomischen Struktur äußert.

Dieser enge Zusammenhang zwischen der Zellgröße und dem Grad der Kräuselung der Blätter wird ferner deutlich bei der Untersuchung nicht mutierter Pflanzen mit einheitlich schwacher oder starker Kräuselung der Blätter, wie sie in diesen Populationen in großer Zahl vorhanden waren. Es zeigte sich hierbei stets,

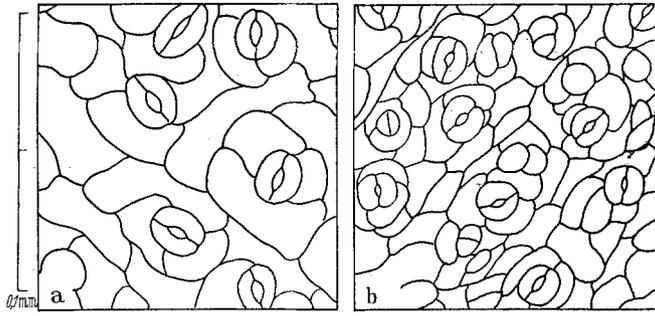


Abb. 6.

Abb. 6—8. Unterschiede in der Zellgröße der Epidermis der Blattunterseite zwischen den schwach und stark gekräuselten Sektoren der Blätter bei verschiedenen Pflanzen.

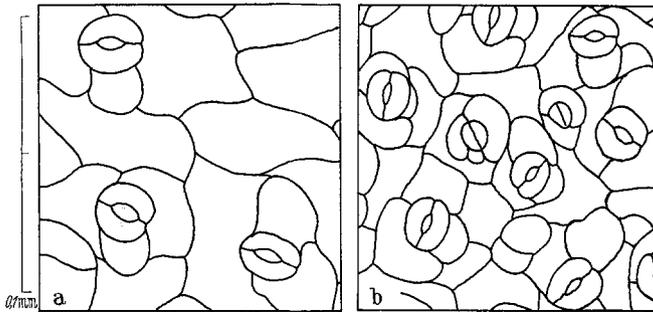


Abb. 7.

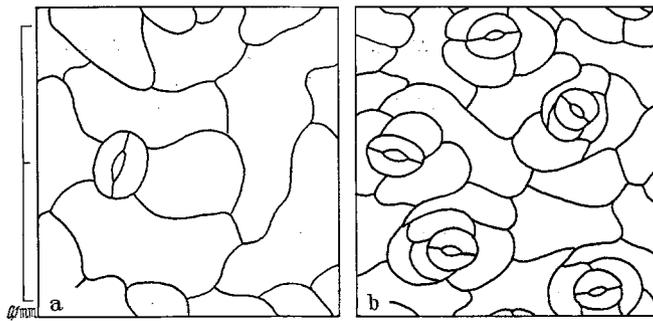


Abb. 8.

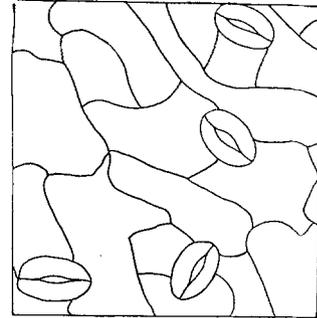


Abb. 9. Epidermis der Blattunterseite einer Grünkohlpflanze mit schwach gekräuselten Blättern

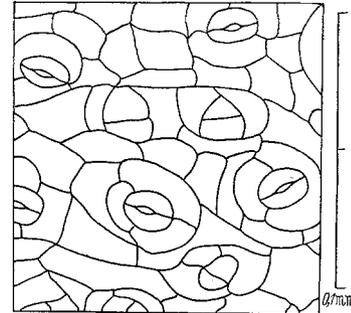


Abb. 10. Epidermis der Blattunterseite einer Grünkohlpflanze mit stark gekräuselten Blättern.

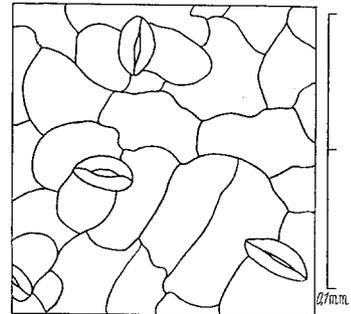


Abb. 11. Epidermis der Blattunterseite einer Grünkohlpflanze mit mittelstark gekräuselten Blättern.

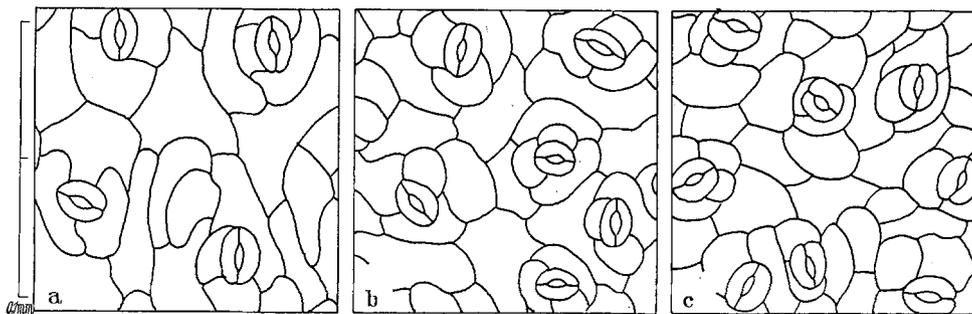


Abb. 12. Epidermis der Blattunterseite eines Blattes, auf dem gleichzeitig drei verschieden stark gekräuselte Sektoren auftraten. a: Zellnetz des schwach gekräuselten Sektors, b: Zellnetz des mittelstark gekräuselten Sektors, c: Zellnetz des stark gekräuselten Sektors.

daß Pflanzen mit schwach gekrausten Blättern großzellig (Abb. 9), Pflanzen mit stark gekrausten Blättern stets kleinzellig waren (Abb. 10), und daß Pflanzen mit mittelstarker Kräuselung auch in der Zellgröße eine Mittelstellung einnahmen (Abb. 11).

Den eindeutigsten Beleg für diese offenbar kausale Beziehung zwischen Zellgröße und Kräuselungsgrad aber gibt uns die Untersuchung solcher Blätter, die drei Sektoren mit jeweils verschiedener Kräuselung zeigen (Abb. 4). Die Untersuchung der Zellgröße der drei

verschiedenen Sektoren derartiger Blätter ergab nun, daß der verschiedenen Kräuselung in diesen Teilen auch eine verschiedene Größe der Zellen entsprach, und zwar waren die Zellen in dem Sektor mit der schwächsten Kräuselung am größten, in dem Teil des Blattes, der mittelstark gekräuselt war, waren auch die Zellen mittelgroß, während sie dort, wo das Blatt sehr intensive Kräuselung aufwies, am kleinsten waren (Abb. 12 u. 13).

Die Abbildung 13 zeigt eine weitere, recht auffällige

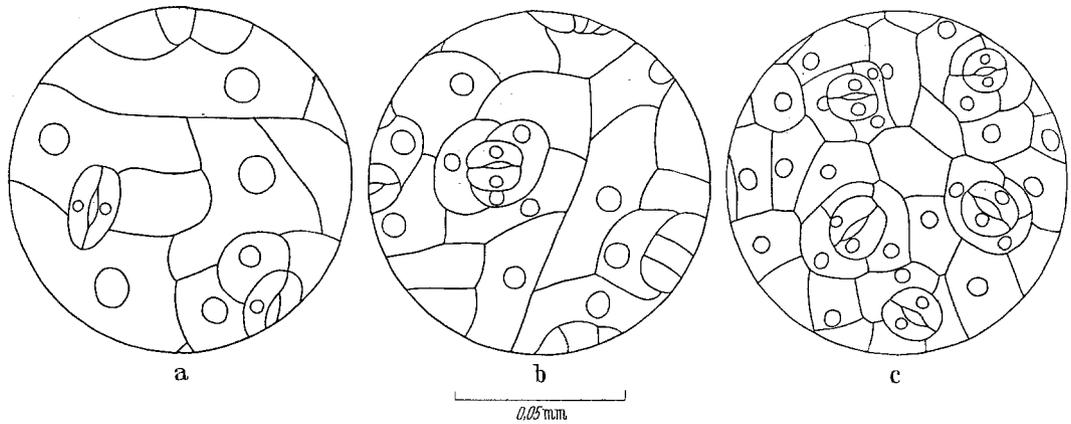


Abb. 13. Epidermis der Blattunterseite des in Abb. 4 wiedergegebenen Blattes mit drei Sektoren mit verschieden starker Kräuselung. a Zellnetz des schwach, b des mittelstark, c des stark gekräuselten Sektors.

Besonderheit dieser Chimärenpflanzen. Während wir bei unseren Untersuchungen im Jahre 1951 nur die Zellgröße der verschieden stark gekräuselten Blattabschnitte untersuchten, wurde im Jahre 1952 auch die Größe der Zellkerne mit berücksichtigt. Es ergab sich hierbei, daß die kleinzelligen Sektoren deutlich auch kleinere Zellkerne besaßen.

Von diploiden, vor allem aber von polyploiden Gigaspflanzen wissen wir aus zahlreichen Beobachtungen, daß mit der Vergrößerung der Zellen eine Abnahme der Zahl der Spaltöffnungen Hand in Hand geht (SCHWANITZ 1949). Es wurde daher auch bei unseren Grünkohlchimären an den stark und schwach gekräuselten Sektoren der gleichen Blätter die Zahl der Spaltöffnungen und die Länge und Breite der Schließzellen bestimmt. Hierzu ist zu bemerken, daß die angegebenen Breitenwerte die Breite beider Schließzellen mitsamt der zwischen ihnen liegenden Spaltöffnung wiedergeben. Tabelle 1 zeigt das Ergebnis dieser Untersuchungen.

Wir können daraus ersehen, daß auch hier in den meisten Fällen die uns von den Polyploiden her bekannte Beziehung zwischen der Zellgröße, die in der Tabelle aus den Werten für die Länge und Breite der Spaltöffnungsbegleitzellen abge-

Tabelle 1. Zahl der Spaltöffnungen von der gleichen Fläche der Blattunterseite, Länge und Breite des Spaltöffnungsapparates (Stomata und Schließzellen) von normalen und mutierten Sektoren der gleichen Blätter.

Pfl.-Nr.		n	Spaltöffnungszahl		Schließzellen der Stomata			
			M	t · m	Länge in mm		Breite in mm	
					M	t · m	M	t · m
6	normaler Sektor	50	12,98	0,792	0,025	0,0007	0,019	0,0007
	mutierter „	40	20,14	0,832	0,021	0,0007	0,015	0,0009
7	normaler Sektor	50	12,62	0,992	0,026	0,0011	0,020	0,0004
	mutierter „	50	19,26	0,900	0,021	0,0011	0,018	0,0011
11	normaler Sektor	50	8,02	0,612	0,028	0,0014	0,019	0,0007
	mutierter „	50	8,32	0,684	0,022	0,0007	0,019	0,0007
12	normaler Sektor	50	7,46	0,576	0,025	0,0007	0,016	0,0007
	mutierter „	50	8,82	0,684	0,021	0,0011	0,024	0,0007
13	normaler Sektor	50	8,86	0,684	0,027	0,0011	0,014	0,0011
	mutierter „	50	15,22	1,225	0,022	0,0011	0,012	0,0004
14	normaler Sektor	50	8,78	0,468	0,029	0,0011	0,016	0,0007
	mutierter „	50	17,08	0,648	0,023	0,0011	0,017	0,0011
15	normaler Sektor	50	7,84	0,540	0,025	0,0007	0,013	0,0004
	mutierter „	50	13,26	0,792	0,022	0,0011	0,012	0,0007
17	normaler Sektor	50	7,97	0,576	0,026	0,0007	0,015	0,0011
	mutierter „	50	12,24	0,576	0,024	0,0011	0,012	0,0007
18	normaler Sektor	50	8,60	0,612	0,025	0,0007	0,016	0,0007
	mutierter „	50	25,88	0,792	0,021	0,0011	0,018	0,0007
19	normaler Sektor	50	7,76	0,684	0,028	0,0007	0,014	0,0007
	mutierter „	50	15,36	0,684	0,021	0,0007	0,014	0,0011
20	normaler Sektor	50	6,34	0,432	0,028	0,0007	0,022	0,0007
	mutierter „	50	7,50	0,540	0,024	0,0007	0,014	0,0011
21	normaler Sektor	50	8,86	0,504	0,026	0,0007	0,021	0,0007
	mutierter „	50	19,94	0,648	0,022	0,0007	0,019	0,0007
22	normaler Sektor	50	10,46	0,900	0,025	0,0011	0,018	0,0007
	mutierter „	50	17,44	0,828	0,022	0,0007	0,015	0,0004
23	normaler Sektor	50	20,38	0,900	0,023	0,0007	0,018	0,0007
	mutierter „	50	27,14	1,155	0,019	0,0011	0,017	0,0011
24	normaler Sektor	50	8,04	0,506	0,023	0,0007	0,019	0,0007
	mutierter „	50	13,76	0,612	0,020	0,0007	0,013	0,0004
25	normaler Sektor	50	9,94	0,612	0,025	0,0011	0,016	0,0007
	mutierter „	50	15,36	0,684	0,022	0,0007	0,015	0,0007
26	normaler Sektor	50	9,28	0,540	0,024	0,0007	0,016	0,0007
	mutierter „	50	15,08	0,648	0,021	0,0007	0,017	0,0011
27	normaler Sektor	50	12,02	0,684	0,025	0,0007	0,014	0,0007
	mutierter „	50	14,28	0,684	0,020	0,0007	0,016	0,0007
28	normaler Sektor	50	10,52	0,684	0,024	0,0007	0,016	0,0011
	mutierter „	50	11,76	0,684	0,022	0,0007	0,014	0,0007
29	normaler Sektor	50	7,10	0,504	0,026	0,0011	0,020	0,0007
	mutierter „	50	10,84	0,576	0,023	0,0011	0,015	0,0007
30	normaler Sektor	50	10,14	0,612	0,026	0,0007	0,018	0,0011
	mutierter „	50	11,52	0,612	0,024	0,0007	0,016	0,0007

lesen werden kann, und der Zahl der Spaltöffnungen beobachtet wurde. Auch hinsichtlich der Zahl der Spaltöffnungen je Flächeneinheit wiederholen sich also in den normalen und den mutierten Sektoren die von uns bereits oben erwähnten Unterschiede, die sich bei den einzelnen Pflanzen hinsichtlich der Steigerung des Kräuselungsgrades bzw. der Abnahme der Zellgröße zeigen.

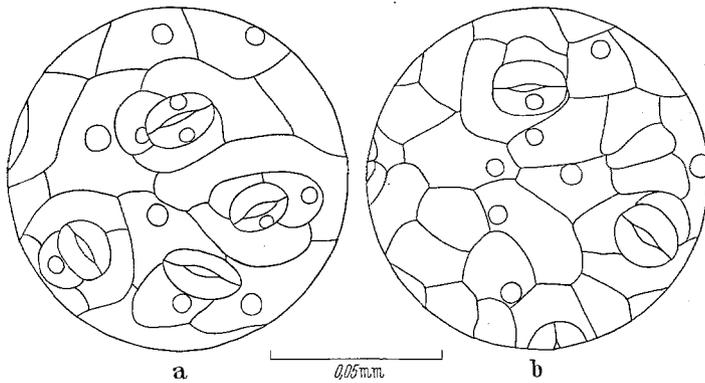


Abb. 14. Zellnetz von der Unterseite eines Blattes von der Basis (a) und von der Spitze der gleichen Grünkohlpflanze.

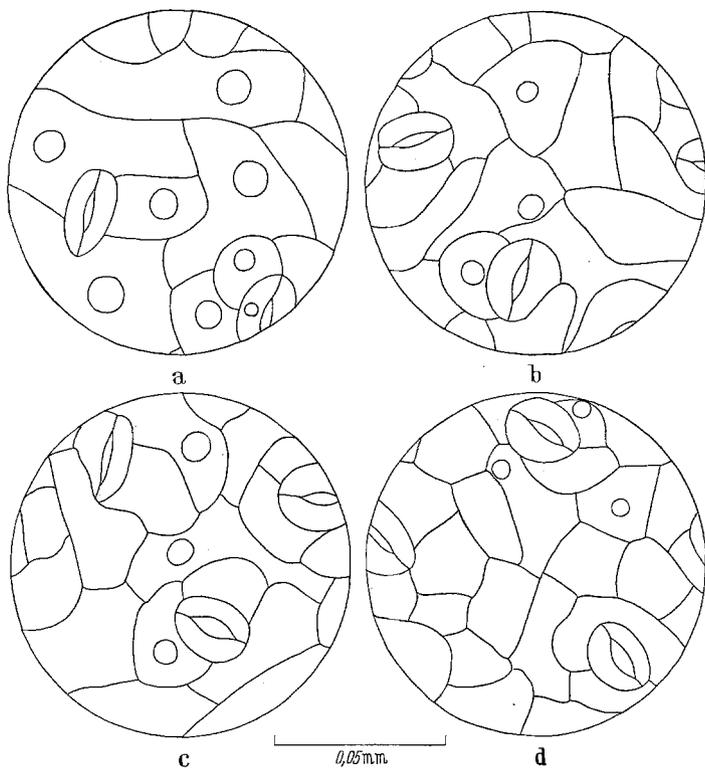


Abb. 15. Zellnetze von der Blattunterseite verschiedener Blätter der gleichen Grünkohlpflanzen von der Basis (a) bis zur Spitze (d) des Sprosses

Wir fanden zwar, ganz ähnlich wie wir es von diploiden Pflanzen und ihren Autotetraploiden her kennen, bei den meisten Pflanzen als Folge der Verringerung der Zellgröße eine Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen um 80%. Dieser Wert schwankt jedoch von Fall zu Fall sehr beträchtlich. Bei einer Pflanze (Nr. 18 der Tabelle) ist die Zahl der Spaltöffnungen in dem mutierten Sektor auf etwa ein Drittel herabgesetzt, in anderen Fällen — etwa bei Pflanze 11 u. 12 — besteht in der Spaltöffnungszahl kein oder kaum ein Unterschied zwischen den Sektoren, obgleich aus unseren Zeichnungen des Zellnetzes und auch aus den Messungen

der Länge der Schließzellen eindeutig hervorging, daß die Sektoren erheblich verschiedene Zellgrößen besaßen. Vielleicht beruht diese eigenartige Erscheinung darauf, daß durch die Verkleinerung der Zellgröße in bestimmten Fällen Störungen in der Ausbildung der Spaltöffnungen auftreten können. Diese können sich einmal darin äußern, daß der gesamte Spaltöffnungsapparat statt einer länglich ovalen eine kugelige Form annimmt und daß ein Teil der angelegten Spaltöffnungsinitialen nicht zu fertigen funktionsfähigen Spaltöffnungen entwickelt wird. (Abb. 6). In anderen, seltenen Fällen unterbleibt in dem mutierten Sektor überhaupt jegliche Ausbildung von Spaltöffnungen.

Die oben erwähnten Tatsachen zeigen bereits deutlich, daß der Grad der Kräuselung an den Blättern des Grünkohls — jedenfalls bei der von uns untersuchten Kreuzungspopulation — von der Größe der Zellen abhängt: großzellige Blätter oder Blatteile sind schwach, kleinzellige stark gekräuselt.

Für diesen kausalen Zusammenhang zwischen Zellgröße und Blattkräuselung konnten wir nun noch einen weiteren Beleg finden. Wie wir in früheren Veröffentlichungen zeigen konnten (SCHWANITZ 1952, 1953), nimmt bei vielen einjährigen Pflanzen wie auch bei Stauden die Zellgröße von der Basis zur Spitze der Pflanze hin regelmäßig ab, so daß die Blätter an der Basis die größten, die Blätter an der Spitze die kleinsten Zellen besitzen. Auf Grund dieser bereits früher gemachten Beobachtung wurde nun an verschiedenen Grünkohlpflanzen, die ganz eindeutig keine somatische Mutation zeigten, die Zellgröße an Blättern bestimmt, die an sehr verschiedenen Stellen der Pflanze inseriert waren. Es zeigte sich auch hier, daß die Zellen der Blätter an der Sproßspitze am kleinsten waren, die der untersten Blätter am größten, und daß die Blätter aus der Mitte des Sprosses hinsichtlich der Zellgröße eine Mittellage einnahmen (Abb. 14 u. 15). Wenn nun der von uns behauptete kausale Zusammenhang zwischen Zellgröße und Kräuselung tatsächlich bestehen soll, dann muß auch in diesem Fall, in dem die Zellgröße — wie wir glauben infolge einer allmählichen Veränderung in der Zusammensetzung der Nährstoffe, die den wachsenden Teilen der Pflanze während der Ontogenese zugeführt werden, — von der Basis zur Spitze der Pflanze hin abnimmt, diese Verminderung der Zellgröße eng gekoppelt sein mit einer Zunahme des Grades der Kräuselung. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Wie die Abb. 16—18 zeigen, und wie sich jedermann selbst an Grünkohlpflanzen im Freiland überzeugen kann, sind die ersten Blätter, die von der Grünkohlpflanze gebildet werden, bestenfalls nur recht schwach gekräuselt, diese Kräuselung nimmt aber mit dem Alter immer stärker zu, um schließlich bei den gegen Ende der Vegetationsperiode hervorgebrachten Blättern ihren Höhepunkt zu erreichen.

Faßt man alle diese Ergebnisse zusammen, so ergibt sich eindeutig ein enger Kausalzusammenhang

zwischen der Zellgröße und dem Grad der Kräuselung der Blätter, den wir etwa so formulieren möchten: bei Blättern von Grünkohl, die ja eine erhebliche Neigung zur Kräuselung haben, wird der Grad der Kräuselung weitgehend durch die Zellgröße der betreffenden Blätter oder Blatteile bestimmt. Großzelligkeit führt zu einer Abschwächung, Kleinzelligkeit zur Steigerung des Ausmaßes der Kräuselung. Hierbei ist es

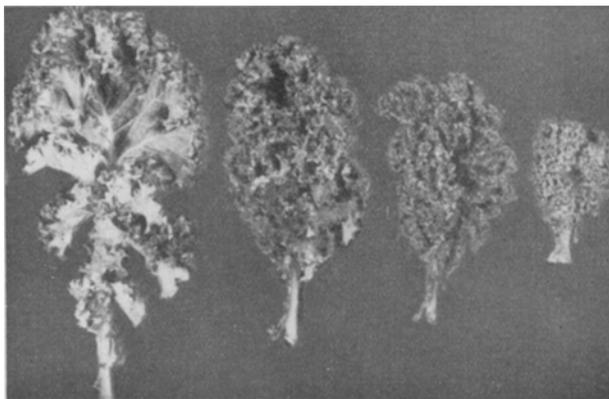


Abb. 16. Zunahme der Kräuselung von der Basis bis zur Spitze bei Blättern der gleichen Grünkohlpflanze. Die Präparate, nach denen die in Abb. 15 wiedergegebenen Zellnetze gezeichnet wurden, sind von den 4 in Abb. 16 dargestellten Blättern angefertigt worden.

völlig gleichgültig, ob die Zellgröße von genetischen Faktoren bestimmt wird, oder aber ob sie etwa vom Entwicklungsstadium der Pflanzen oder endlich von irgendwelchen Außenbedingungen abhängt.

Die angeführten Tatsachen lassen einige Schlüsse auf die genetischen Grundlagen für die Kräuselung der Blätter beim Grünkohl zu. Offenbar wirken die Gene,

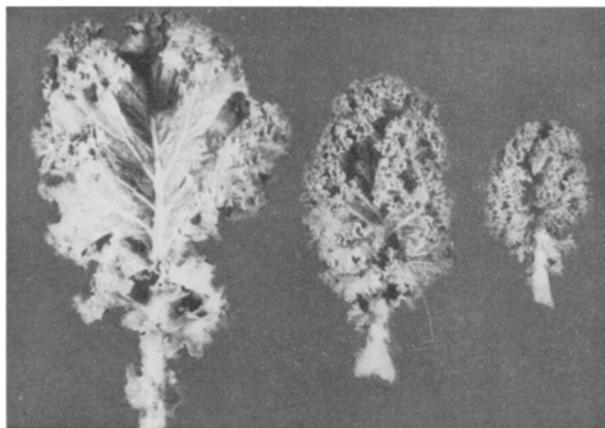


Abb. 17.

Abb. 17 u. 18. Zunahme der Kräuselung von der Basis zur Spitze bei verschiedenen Einzelpflanzen der Kreuzungsnachkommenschaft.

Blätter führt. Aus der Beziehung zwischen Zellgröße und Kräuselung der Blätter, die wir auch in der Ontogenese der Pflanzen feststellen konnten, scheint uns vielmehr hervorzugehen, daß in diesem Falle erst das eine fertige Merkmal, nämlich die Zellgröße, die Ausprägung des anderen Merkmals — die Kräuselung der Blätter — so beeinflusst, daß dieses entweder gehemmt oder gefördert erscheint. Die Beeinflussung des Ausmaßes der Kräuselung durch die Zellgröße dürfen wir uns als eine mechanische Folge der Zellvergrößerung oder -verkleinerung vorstellen. Schon allein die mit der Zunahme oder Abnahme der Zellgröße Hand in Hand gehende Steigerung oder Verminderung der Blattdicke dürfte einen sehr wesentlichen Einfluß auf den Kräuselungsgrad der Blätter besitzen. Wir können in dem vorliegenden Falle also nicht eigentlich von modifizierenden Genen sprechen, sondern wir werden besser von einem modifizierenden Merkmal sprechen, da hier ja offenbar der Grad der Ausprägung des einen Merkmals über das Ausmaß entscheidet, in dem eine andere Eigenschaft sich im Erscheinungsbild manifestieren kann.

MALINOWSKI (1921) hat bei seinen genetischen Untersuchungen an *Brassica oleracea* gefunden, daß die Kräuselung der Blätter bei Grünkohl von drei Faktorenpaaren abhängt. Wir sahen oben, daß gelegentlich an einer Pflanze, ja sogar an einem Blatt somatische Mutationen von schwacher zu mittelstarker und zu sehr starker Kräuselung auftreten können und daß diese verschiedenen Grade der Kräuselung mit entsprechenden Abstufungen der Zellgröße verbunden sind. Wir glauben, hieraus schließen zu dürfen, daß die von MALINOWSKI in seinen Kreuzungen nachgewiesenen drei Genpaare nicht sämtlich unmittelbar Kräuselung der Blätter bewirken, sondern daß nur ein

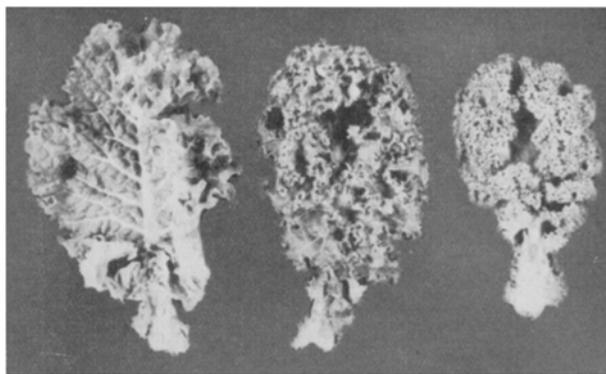


Abb. 18.

welche die Zellgröße beim Kohl bestimmen, gleichzeitig als modifizierende Faktoren für die Kräuselung des Blattes. Je nach der Allelform, in der sie vorliegen, schwächen die Zellgrößengene die Wirkung der Gene für die Kräuselung ab, oder aber sie verstärken sie. Das Zusammenspiel der Gene für die Blattkräuselung und für die Zellgröße dürfte in diesem Falle wohl so erfolgen, daß die genetischen Faktoren, die der Blattgröße zugrundeliegen, keinen unmittelbaren Einfluß auf die Gene besitzen, welche die Kräuselung der Blätter hervorrufen, etwa in dem Sinne, daß die Gene für die Zellgröße die mengenmäßige Erzeugung eines Genproduktes steuern, das zur Ausbildung gekräuselter

Grundgen vorhanden ist, das Kräuselung der Blätter hervorruft. Bei den beiden anderen Genpaaren, die nach MALINOWSKI der Kräuselung zugrundeliegen, dürfte es sich wohl nach unseren Beobachtungen an den Chimärenblättern, die drei verschiedene Grade der Kräuselung und der Zellgrößen nebeneinander aufweisen, um Gene handeln, welche die Zellgröße steuern. Aus dem Zusammenspiel von Kräuselung und Zellgröße ergeben sich dann die verschiedenen Abstufungen, die wir hinsichtlich der Kräuselung der Blätter beobachten können. Nach CATCHESIDE (unveröffentlicht, zitiert von DARLINGTON 1937) ist *Brassica oleracea* eine sekundäre Polyploide, in deren haploidem Chro-

mosomensatz drei Chromosomen zweimal vorhanden sind. Es ist daher nicht weiter verwunderlich, daß sich in dem Genom dieser Art bestimmte Genpaare doppelt finden.

Nachdem festgestellt worden war, daß die somatischen Mutationen, durch die der Kräuselungsgrad der Blätter verändert wird, sich auf Mutationen zurückführen lassen, durch welche die Zellgröße verändert wird, lag es selbstverständlich nahe, den Vererbungsmodus der Zellgröße zu analysieren. Zu diesem Zweck wurden mehrere Jahre hintereinander sämtliche Chimärenpflanzen ausgegraben und teils im Freiland, teils im Gewächshaus zum Blühen gebracht. Es war geplant, Blüten aus groß- und kleinzelligen Sektoren verschiedener Pflanzen miteinander zu kreuzen und an Hand dieser Kreuzungen die Genetik der Zellgröße zu analysieren. Obgleich im Laufe der Zeit eine recht ansehnliche Anzahl von Chimärenpflanzen aufgefunden wurde und zum Blühen kam, gelang es merkwürdigerweise nur in einem einzigen Fall, Blüten verschiedener Größe, die auch in der Größe der Zellen und der Pollenkörner Unterschiede aufwiesen, an einer Pflanze aufzufinden. Da diese Pflanze erst zum Blühen kam, nachdem alle anderen Pflanzen abgeblüht waren, war eine Kreuzung mit anderen Kohlpflanzen nicht möglich. Bei allen anderen Pflanzen mit Chimärencharakter waren alle Blüten einheitlich groß, ganz gleich, ob die Blüten sprosse aus der Achsel von mutierten kleinzelligen Blättern oder aus denjenigen der großzelligen Blätter an der Basis der Pflanze hervorgegangen waren. Die eigenartige Erscheinung läßt sich u. E. nur so deuten, daß in den Pflanzen, in denen die somatischen Mutationen von Großzelligkeit zu Kleinzelligkeit auftreten, eine sehr starke Neigung für diesen Mutationsschritt vorhanden ist und daß die hohe Mutabilität der betreffenden Genpaare sich auch bei der Entwicklung der Infloreszenz bemerkbar macht.

Auffallend ist die Häufigkeit, mit der in dem vorliegenden Material die Veränderung der Zellgröße durch Mutation im somatischen Gewebe erfolgt. Hierbei ist allerdings zu bedenken, daß es sich — wie oben gezeigt wurde — offenbar um die Mutation zweier, wahrscheinlich homologer Genpaare handelt, die eine identische, additive Wirkung besitzen. Demgemäß würde, eine gleich hohe Mutationsrate dieser Gene vorausgesetzt, die Mutationshäufigkeit des einzelnen Gens nur etwa die Hälfte der gesamten feststellbaren Mutationsrate betragen. Auch wenn wir dieses berücksichtigen, bleibt die Mutationsrate dennoch sehr hoch.

Wir könnten zur Erklärung dieser hohen Mutationsrate einmal annehmen, daß die Gene, die bei *Brassica oleracea* die Zellgröße bestimmen, in der Allelenform, welche die Großzelligkeit hervorruft, stark mutabel sind. Gegen eine derartige Annahme spricht jedoch ein sehr wichtiger Grund. Wie oben erwähnt wurde, ist die Population, in welcher das gehäufte Auftreten der somatischen Mutation von Großzelligkeit zu Kleinzelligkeit beobachtet wurde, aus einer Kreuzung von Wirsing mit Grünkohl hervorgegangen, in deren F_2 die grünkohlähnlichsten Pflanzen, die gleichzeitig dicke, fleischige Blätter besaßen, mit Grünkohl zurückgekreuzt wurden. In diese Kreuzung sind die Allele für Großzelligkeit offenbar vom Wirsing, die Allele für Kleinzelligkeit vom Grünkohl eingebracht worden. Wenn nun die Allele für Großzelligkeit an und für sich stark mutabel wären, so müßte diese Mutation auch

bei dem Wirsingelter gehäuft auftreten. Etwas derartiges ist bisher weder von uns beobachtet worden, noch auch aus der Literatur bekannt.

Andererseits wäre es natürlich denkbar, daß das Allel für Großzelligkeit in seinem ursprünglichen genotypischen Milieu durchaus stabil ist, daß es jedoch durch die Rückkreuzung und durch die Auslese auf grünkohlartige Typen mit dicken fleischigen Blättern in ein Genom verlagert worden ist, das in seiner genetischen Konstitution weitgehend dem des Grünkohls entspricht. Es wäre denkbar, daß in diesem fremden genetischen Milieu die Mutationsrate der Gene für die Zellgröße abgeändert wäre.

Gegen diese Annahme scheint uns allerdings der eingangs erwähnte Befund zu sprechen, daß somatische Mutationen, die den Kräuselungsgrad der Blätter betreffen, auch in der Nachkommenschaft von Kreuzungen zwischen verschiedenen Grünkohlarten mit mittelstarker Kräuselung der Blätter verhältnismäßig häufig aufgefunden wurden. In reinen Grünkohlarten dagegen wurde diese Mutation von uns noch nie gefunden.

Diese Tatsache sowie das Fehlen derartiger Mutanten bei Wirsing waren der Grund für unsere Annahme, daß die Großzelligkeit bei Grünkohl durch zwei Genpaare vererbt wird. An sich wäre ja der Fall der doppelten Mutationen auf einem Blatt auch so deutbar, daß der eine Mutationsschritt von Großzelligkeit zu mittelstarker Kräuselung auf der Mutation eines Gens beruhte, durch die der betreffende Sektor in einen für dieses Gen heterozygoten Zustand versetzt wurde, und daß dann ein zweiter Mutationsschritt in dem heterozygoten Sektor zu Homozygotie für Kleinzelligkeit geführt hätte. Das Fehlen der Mutation bei den reinen Sorten läßt eine solche Annahme fragwürdig erscheinen.

Als letzte Deutungsmöglichkeit der hohen Mutationsrate bleibt schließlich die Annahme eines häufigen somatischen crossing-over in den für die Großzelligkeit heterozygoten Pflanzen oder aber die einer häufigen Konversion der Gene, welche die Zellgröße regulieren, übrig. Welche von beiden Möglichkeiten im vorliegenden Falle in Frage kommt, läßt sich vorläufig nicht entscheiden.

Daß zwischen dem Auftreten der somatischen Mutation von Großzelligkeit zu Kleinzelligkeit und der Heterozygotie ein Zusammenhang besteht, geht auch daraus hervor, daß mit der weiteren züchterischen Bearbeitung des Materials durch einen privaten Zuchtbetrieb, bei der durch Geschwisterkreuzung der Heterozygotiegrad vermindert wurde, die Anzahl der somatischen Mutationen ersichtlich stark abnahm.

Recht merkwürdig erscheint die Beobachtung, daß bei den mutierten Pflanzen, von einer Ausnahme abgesehen, stets sämtliche Blüten sprosse mutiert waren, auch diejenigen, welche aus der Achsel nicht mutierter Blätter hervorgegangen waren. Es ist unklar, wie dieser Befund zu deuten ist, er scheint uns jedoch am besten verständlich bei der Annahme einer Konversion der Gene, die der Zellgröße zugrunde liegen. Hierbei müßte man dann die weitere Annahme machen, daß die Valenz des Allels für Kleinzelligkeit in den Blüten sprossen durch den dort vorhandenen physiologischen Zustand des Gewebes und der Zellen verstärkt wird, so daß die Konversion hier noch häufiger eintritt als in rein vegetativem Gewebe.

Abschließend sei noch kurz auf die Bedeutung des Grades der Blattkräuselung für die Züchtung eingegangen. Starke Kräuselung der Blätter gilt hier bekanntlich als ein züchterisch wertvolles Merkmal. Koch- und Kostversuche mit stark- und schwachgekräuselten Pflanzen aus unseren Kreuzungsnachkommenschaften zeigten indes, daß die Pflanzen mit schwachgekrausten Blättern eine Speise ergaben, die bei wesentlich geringerer Kochdauer sehr viel zarter war als diejenige, welche bei beträchtlich längerem Kochen aus stark gekräuselten Blättern erhalten werden konnte. Diese größere Zartheit der Blätter von schwach gekräuselten Grünkohlformen dürfte wohl darauf beruhen, daß bei den großzelligen Blättern der Quotient $\frac{\text{Oberfläche}}{\text{Volumen}}$ bei den einzelnen Zellen kleiner ist als bei den kleinzelligen Pflanzen. Damit aber ist gleichzeitig auch der Anteil der Zellwände an dem Gesamtblatt bei den großzelligen Typen kleiner als bei den kleinzelligen. Ferner ist nach unseren Untersuchungen an polyploiden Pflanzen (SCHWANITZ 1949) damit zu rechnen, daß bei den kleinzelligen Kohlblättern auch der Anteil der Leitbündel je Flächeneinheit gesteigert ist. Beides, die Vermehrung des Zellwandanteils wie auch die Menge der Gefäßbündel steigert einmal die Festigkeit und Härte des Blattgewebes, zum anderen aber auch den Anteil an unverdaulichen Bestandteilen. Die lediglich von ästhetischen Gesichtspunkten geleitete Auslese auf starke Kräuselung der Blätter, die überdies bei dem fertig zubereiteten Gemüse gar nicht mehr zur Wirkung kommt, hat beim Grünkohl somit zu einer Verschlechterung der Qualität geführt.

Zusammenfassung.

Bei einer Neuzüchtung von Grünkohl, hervorgegangen aus Kreuzung zwischen Grünkohl und Wirsing und Rückkreuzung der grünkohlähnlichsten F_2 -Pflanzen mit fleischigen Blättern mit Grünkohl traten ständig in größerer Zahl somatische Mutationen auf. Diese somatischen Mutationen wirkten sich so aus, daß schwach gekräuselte Blätter bzw. Blatteile stärkere Kräuselung der Blätter zeigten. In der Regel führte das Auftreten dieser somatischen Mutationen im Vegetationskegel dazu, daß schließlich alle neugebildeten Blätter einheitlich fein gekräuselt waren.

Die anatomischen Untersuchungen der schwächer und stärker gekräuselten Blätter zeigte, daß die stark gekräuselten Blatteile stets kleinzelliger waren als die schwach gekräuselten. Die stärkere Kräuselung wird also offenbar durch somatische Mutationen hervorgerufen, die in den betreffenden Geweben die Zellgröße herabsetzen.

In zwei Fällen, in denen auf einem Blatt drei scharf voneinander abgegrenzte Bezirke verschieden starker Kräuselung auftraten, entsprachen den drei Sektoren mit unterschiedlicher Blattkräuselung auch drei verschiedene Zellgrößen.

Den verschiedenen Zellvolumina scheinen entsprechende Volumina der Zellkerne zu entsprechen.

Die genetischen Deutungsmöglichkeiten dieser Erscheinung werden diskutiert.

Literatur: 1. DARLINGTON, C. D.: Recent Advances Cytology, London 1937. — 2. MALINOWSKY: Ref. in Ztschr. f. Pflanzenzüchtg. 9, 152. 1921. — 3. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Zum Wasserhaushalt diploider und polyploider Pflanzen. Züchter 19, 221—232. (1949).

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

Über die interspezifische Kreuzbarkeit verschiedener Kürbisarten.*

Von F. WEILING.

Mit 18 Textabbildungen.

Einleitung.

Vor 100 Jahren (1854—1856) hat NAUDIN als erster versucht, innerhalb der Gattung *Cucurbita* Art-

kreuzungen durchzuführen. Seine Versuche blieben erfolglos wie auch die Bemühungen späterer Forscher (DRUDE 1903, 1917, BAILEY 1920, LOTSY 1919, 1920),

Tabelle 1. Übersicht über die wichtigsten erfolgreichen Artkreuzungen.

Kreuzungskombination	Autor	Jahr	F_1 -Generation	F_2 -Generation
<i>C. max.</i> × <i>C. mosch.</i>	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
	PEARSON, HOPP & BOHN	1951	+	+ (F_3 +)
<i>C. mosch.</i> × <i>C. max.</i>	ERWIN & HABER	1929	+	—
<i>C. pepo</i> × <i>C. mosch.</i>	ERWIN & HABER	1929	+	+ (F_3 +)
	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
<i>C. mosch.</i> × <i>C. pepo</i>	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
	YAMANE	1953	+	+
<i>C. max.</i> × <i>C. mixta</i>	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
<i>C. pepo</i> × <i>C. mixta</i>	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
<i>C. mosch.</i> × <i>C. mixta</i>	PANGALO & GOLDHAUSEN	1939	+	+
<i>C. max.</i> × <i>C. andreana</i>	WHITAKER	1951	+	+ (F_3 +)
<i>C. andreana</i> × <i>C. max.</i>	WHITAKER	1951	+	+ (F_3 +)
<i>C. andreana</i> × <i>C. fic.</i>	WHITAKER	1951	+	—

* Mit Unterstützung durch das Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft u. Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen. Ich danke Fräulein Dipl. Landw. M. SCHLOMS für ihre Hilfe bei der Durchführung der Kreuzungen in den Jahren 1951 u. 1952. Beim Ausschneiden der Keimlinge unterstützten mich außerdem studentische Hilfskräfte und Schülerinnen des Lehrganges für landw. techn. Assistentinnen an der Universität Bonn.

so daß in weiten Kreisen die Auffassung Platz griff, die einzelnen Kürbisarten ließen sich nicht miteinander kreuzen. Erst in den letzten 25 Jahren ist es gelungen, zwischen einigen offensichtlich besonders nahe verwandten Arten fertile Nachkommen zu gewinnen (Tab. 1). Trotz großer Bemühungen war es jedoch nicht möglich, die Arten *C. maxima* DUCH. und