

(Aus dem MAX-PLANCK-Institut für Züchtungsforschung, Abteilung für Pflanzenbau und Züchtungsbiologie, NeuhoF bei Gießen.)

Die Wirkung der natürlichen Auslese bei *Pisum arvense*-Formen mit und ohne Wachsschicht.

(Ein Beitrag zur Frage des Selektionswertes von Mutanten.)

Von ARNOLD SCHEIBE.

Mit 3 Textabbildungen.

I. Material und Fragestellung.

In unseren Elitezuchtgartenbeständen wurde 1949 erstmalig in einem Erbsen-Zuchtstamm (St. 2134/49) eine Pflanze gefunden, die sich durch das Fehlen der bei *Pisum arvense* sonst regelmäßig anzutreffenden Wachsschicht auszeichnete. Bei dem genannten Zuchtstamm handelte es sich um eine Einzelpflanzen-Nachkommenschaft, die 1948 aus F₇ einer 1941 durchgeführten Kreuzung zwischen der Wilderbse *Pisum elatius* (vgl. SCHEIBE 1934) und einem „Stamm PO/5 kleinkörnig“ von *Pisum arvense* entwickelt worden war. Da beide Elternrassen zu Formen mit deutlich ausgeprägter Wachsschicht gehörten und da auch bei allen Schwesterstämmen von St. 2134/49 keine wachsschichtlosen Nachkommen herauspalteten, war die Annahme naheliegend, daß es sich bei dem fraglichen Individuum ohne Wachsschicht um eine Mutante handelte. Ihre Nachkommen behielten in der Tat das charakteristische Merkmal bei. Im Gegensatz zur normalen Ausgangsform und zu den vergleichbaren Schwesterstämmen mit ausgeprägtem Wachszug über alle Pflanzenteile zeigte die Mutante einen leuchtend hellgrün-glänzenden Blattapparat (Fieder- und Nebenblätter, jeweils ober- und unterseits) mit gleichfalls völlig wachsfreien hellgrünen Sprossen. Im übrigen wies die Mutante keine weiteren Merkmalsänderungen gegenüber der Ausgangsform auf. Sie hatte, wie diese, schmutzig violette Blüten, bildete die gleichen grünoliven, braun-marmorierten Samen mit schwarzem Hilum aus und hatte auch bei gleicher Samenform etwa die gleiche Korngröße (weitere morphologische Charakteristika siehe unten).

Das Auftreten wachslöser Genotypen bei *Pisum* ist keineswegs neu. Solche Formen sind schon mehrfach beschrieben und auf ihren Erbmodus untersucht worden (WHITE 1917, WELLENSIEK 1928 a und b, NILSSON 1933, LAMPRECHT 1939, 1944, 1946). Dabei erwies sich die Vererbungsweise der Eigenschaft „Wachslösigkeit“ bei *Pisum* als keineswegs so einfach, wie dies zunächst den Anschein hat. Am eingehendsten hat sich mit dieser Frage LAMPRECHT beschäftigt. Nach seiner letzten, unsere heutigen Kenntnisse über das einschlägige Problem zusammenfassenden Darstellung (LAMPRECHT 1944) führen alle normalen *Pisum*-Formen das Grundgen *Bl* für Wachszug; *blbl*-Pflanzen, welche genetische Konstitution sie auch sonst haben, sollen danach in Übereinstimmung mit WHITE (1917) und WELLENSIEK (1928a und b) völlig wachslös sein. Hinzu kommen des weiteren nach WELLENSIEK (l. c.) zwei Allelenserien *Wa*₁, *Wa*₂, *wa* und *Wb*₁, *Wb*₂, *wb*, die zusammen mit *Bl* eine verschieden starke Ausprägung der Wachsschicht bedingen. Außer diesen Genen bzw. Allelenserien für eine graduelle Abstufung der Wachsausbildung auf der ganzen Pflanze wurden für lokal begrenzte Wachslösigkeit von NILS-

SON (1933) noch das Gen *Wlo* und von LAMPRECHT (1939) das Gen *Wsp* ermittelt. In rezessiver Form bewirken diese im einen Fall (*wlo*) völlige Wachsfreiheit der Oberseite der Blätter, im anderen Fall (*wsp*) bei Wachshaltigkeit der Blattoberseite vollständige Wachslösigkeit auf der Blattunterseite sowie auf allen übrigen Teilen der Pflanze. Die von LAMPRECHT (1944) durchgeführte Kreuzung *wlowlo* × *wspwsp*-Formen erbrachte dann erwartungsgemäß *wlowsp*-Pflanzen, die keinerlei Wachsschicht auf Blättern und Sprossen zeigten, also allseitig wachsfrei waren. Die *wlowsp*-Pflanzen sind also nach LAMPRECHT (1944) von *blbl*-Individuen phänotypisch nicht zu unterscheiden. Der einschlägige Kreuzungsbeweis hierfür durch Kombination von *bl*- und *wlo*- bzw. *wsp*-Genotypen steht indessen heute noch aus.

Die endgültig abgeschlossene genetische Analyse unserer wachslöser *Pisum arvense*-Mutante aus St. 2134/49, die für die nachfolgenden Untersuchungen verwendet wurde, liegt heute noch nicht vor. Die bisherigen Spaltungsverhältnisse bei Rückkreuzungen mit der Ausgangsform weisen eindeutig auf einen Mutationsschritt von *Bl* → *bl* hin; eine Mitwirkung gewisser Komplementärgene scheint indessen nicht ausgeschlossen. Da jedoch die im folgenden wiederzugebenden experimentellen Befunde eine festumrissene selektionstheoretische Frage beantworten wollen, ist die genaue Kenntnis der genotypischen Konstitution unserer wachslöser Mutante hier zunächst ohne Belang.

Das Vorliegen einer wachslöser *Pisum*-Mutante mit sonst weitgehend gleichen Eigenschaften wie die Ausgangsform ließ von vornherein die Frage reizvoll erscheinen, ihren Selektionswert im Vergleich zur Ausgangsform zu überprüfen. Experimentelle Untersuchungen über den Selektionswert genetisch streng vergleichbarer Formen innerhalb einer Art und solche unter natürlichen Bedingungen liegen bei pflanzlichen Objekten bisher nur in geringer Zahl vor. Zwar haben zahlreiche Autoren den geographischen Eliminationsprozeß bei bestimmten Formenkreisen innerhalb von Arten oder auch Gattungen als Folge bestimmter klimatischer oder anderer konkurrenzfördernder Faktoren verständlich machen können; für den Einzelfall aber dürfte die entscheidende Klärung und Deutung des kausalen Sachverhaltes nur mit Hilfe der exakten Analyse streng vergleichbarer Formenkreise im natürlichen Konkurrenzversuch möglich sein. In dieser Hinsicht haben STUBBE (1950) sowie neuerdings vor allem GUSTAFSSON (1951, 1954) und SCHWANNITZ (1954) das einschlägige Schrifttum gesichtet und kritisch überprüft, so daß ein allgemeiner Hinweis auf die dort gegebenen Literaturquellen zunächst genügen mag.

II. Methodisches.

Das hier vorliegende Anliegen war, die wachslöse Mutante mit ihrer wachshaltigen Ausgangsrasse im Konkurrenzversuch unter natürlichen Bedingungen kritisch zu prüfen. Hierfür kam nur der mehrjährig durchgeführte Freilandversuch in Frage. Um hierbei die Selektionsbedingungen für die beiden Vergleichsformen noch variieren zu können, wurden die Versuche einmal als „Reinkultur“ vorgenommen, d. h. beide *Pisum*-Typen in unmittelbarer Wachstumskonkurrenz geprüft, zum anderen in „Mischkultur“, wobei beide *Pisum*-Formen im Gemengebau mit Hafer in Prüfung standen. Von vornherein war ja anzunehmen, daß die Mutante durch den Mangel der die Verdunstung abbremsenden Wachsschicht den natürlichen Evaporationsbedingungen im freien Feldbestand stärker ausgesetzt sein würde als die wachstragende Ausgangsform. Daher wurden beide Vergleichsformen im Konkurrenzversuch neben der Reinkultur noch im „Deckschatten“ von Haferbeständen geprüft. In beiden Prüfungsfällen handelte es sich selbstverständlich um Modellversuche, die aber den natürlichen Bedingungen der praktischen Pflanzenkultur weitgehend entsprachen und, wie

und -verluste ausgeschaltet blieben. Von jeder Versuchsreihe („Reinkultur“ und „Mischkultur“) wurde dann alljährlich aus der Kornernte der 4 Wiederholungen eine Durchschnittsprobe hergestellt und diese im darauf folgenden Frühjahr zur Aussaat verwendet. Durch die alljährliche Herstellung solcher Durchschnitts-Samenproben wurden gewisse mögliche Schwankungen zwischen den 4 Wiederholungen jeder Versuchsreihe als Folge kleiner Standortmängel im vorausgegangenen Jahre weitgehend ausgeglichen. Für jedes Versuchsjahr und jede Versuchsreihe stand damit praktisch die gleiche einheitliche Population als Saatgut für alle 4 Wiederholungen zur Verfügung.

Die Auswertung der Konkurrenzversuche erfolgte in der Weise, daß alljährlich vor dem Schließen der Bestände die wachslösen und wachshaltigen Individuen mehrmals genau ausgezählt wurden. Es mußte deshalb ein relativ früher Zeitpunkt zum Auszählen gewählt werden, weil zu einem späteren die einzelnen Pflanzen dann zu stark miteinander verrankt und durch basale Achselsprosse zu sehr durcheinander gewachsen waren. Die Feststellung der Überlebenswerte bei jeder in Konkurrenz stehenden *Pisum*-Form (ausgedrückt in Prozent der Gesamtpopulation) zu Beginn bzw. während der neuen Vegetationsperiode vermittelte also ein zahlenmäßiges Übersichtsbild über die Selektionsfolgen im vorausgegangenen Vegetationsjahr. Bei der Verwendung gleicher Durchschnitts-Samenproben für die jeweils 4 Wiederholungspartizellen jeder Versuchsreihe schwankten im übrigen die prozentualen Überlebenswerte für die beiden Vergleichsformen in jedem Jahre nur innerhalb der zulässigen Fehlergrenzen.

In allen 4 Jahren wurden die Versuche in einheitlicher Weise auf feldmäßig hergerichteten Ackerflächen des Versuchsbetriebes Gut Neuohof, 8 km südöstlich von Gießen entfernt gelegen, durchgeführt. Boden tieferündiger Lehm, also gut wasserhaltend und für Körnererbsenbau vorzüglich geeignet; Niederschläge im 40-jähr. Durchschnitt 601 mm mit den höchsten monatlichen Summenwerten normalerweise im Juni, Juli und August (vgl. Tab. 1, S. 99).

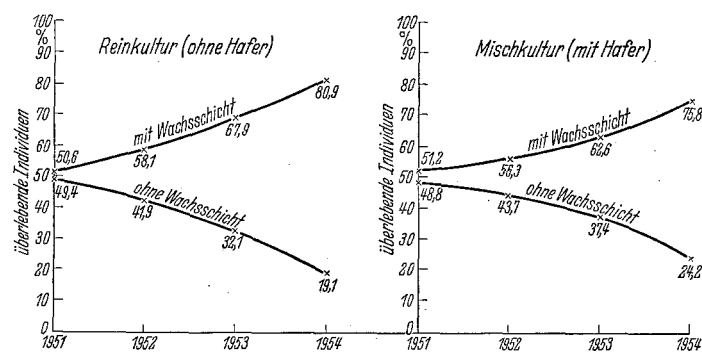


Abb. 1. Ergebnisse vierjähriger Konkurrenzversuche zwischen einem *Pisum*-Genotypus mit und ohne Wachsschicht. Linkes Bild: beide Genotypen stehen miteinander in unmittelbarer Konkurrenz („Reinkultur“); rechtes Bild: beide Genotypen im Schutze einer Hafer-„Mischkultur“ in Konkurrenz stehend.

zu zeigen sein wird, recht aufschlußreiche Befunde brachten.

Ausgangspunkt für die in den Jahren 1951 bis 1954 durchgeführten Konkurrenzversuche bildete ein Saatgut, das aus einer Mischung von je 50% (zahlenmäßiger, nicht gewichtsmäßiger Anteil!) Samen der wachslösen Mutante und der wachshaltigen Stammform hergestellt war. In 4-facher Wiederholung wurden je 500 Erbsenkörner dieser Mischung auf Saatbeeten von 5 x 1,25 m Größe (je 5 Reihen mit je 25 cm Reihenabstand) in Kornabständen von 5 cm von Hand ausgelegt. Bei der Mischkultur mit Hafer kamen regelmäßig je ein Erbsen- und ein Haferkorn abwechselnd zur Aussaat, so daß pro Parzelle die doppelte Flächengröße benötigt wurde. Zur Kontrolle wurden weiter alljährlich die wachshaltige Ausgangsform St. 2134/49 sowie die wachslöse Mutante in 4-facher Wiederholung auf gleichen Flächengrößen kultiviert. Die Aussaat für alle Versuchsglieder erfolgte alljährlich am gleichen Tage, und zwar zum ortsüblichen Zeitpunkt, d. h. zur Zeit der Anlage der übrigen Erbsenzucht- und -versuchsgärten (6. 4. 51; 21. 4. 52; 20. 3. 53; 29. 3. 54).

Das Erntegut jeder Parzelle wurde alljährlich getrennt eingebracht und von Hand gedroschen, so daß die durch Maschinendrusch möglichen Kornschäden

III. Ergebnisse.

Für die richtige Beurteilung und Interpretation der Ergebnisse müssen hier noch einige Zahlenangaben über den morphologischen Pflanzenaufbau sowie über die Ertragsstrukturverhältnisse der beiden *Pisum*-Vergleichsformen vorausgeschickt werden. Eine zu Beginn der Konkurrenzversuche durchgeführte Pflanzenanalyse ergab folgende Werte (Mittel von je 100 Individuen):

	Rasse ohne Wachsschicht	Rasse mit Wachsschicht
Pflanzenhöhe . . .	98,62 cm ± 4,11	96,87 cm ± 3,65
Hülsenzahl je Pflanze . . .	10,48 ± 1,62	10,92 ± 2,12
Kornzahl je Pflanze . . .	69,77 ± 6,24	68,82 ± 5,71
Kornzahl je Hülse	6,65 ± 0,58	6,30 ± 0,87
1000-Korngewicht der Samen	151,30 g	148,90 g
Keimfähigkeit	98,35 %	98,20 %

Wie die vorstehenden Werte zeigen, unterschieden sich beide Vergleichsformen weder im allgemeinen Pflanzenaufbau noch hinsichtlich der ertragsbildenden Faktoren, die die Vermehrungsfähigkeit bedingen (Hülsen- und Kornzahl je Pflanze, Keimfähigkeit und absolutes Gewicht der Samen). Vorhandene Differenzen bewegen sich in kaum nennenswerten Grenzen. Dasselbe traf, wie bereits einleitend erwähnt (S. 97), auch in bezug auf Blütenfarbe sowie Samenform und -farbe zu. Beide *Pisum*-Typen gingen also als weitgehend „wesensgleiche“ Formen in den 4-jährigen Konkurrenzversuch ein, faktisch mit der einzigen Ausnahme einer fehlenden bzw. einer stark ausgebildeten Wachsschicht auf den Sprossen und dem gesamten Blattapparat.

Die Ergebnisse der 4-jährigen Konkurrenzversuche sind in Abbildung 1 graphisch dargestellt. Die an den Kurven eingetragenen prozentualen Überlebens-

Selektionseinflüsse nahm dann in beiden Fällen die Differenz der Überlebenswerte zwischen beiden Formen von Jahr zu Jahr fortschreitend höhere Werte an.

Sehr aufschlußreich für das kausalphysiologische Verständnis des ganzen Sachverhaltes ist weiter ein Vergleich zwischen dem Verlauf der Kurvenpaare bei der Rein- und der Mischkultur. Wie der Abbildung 1 zu entnehmen ist, klafft, beginnend vom 2. Jahr der Konkurrenzversuche, das Kurvenpaar bei der Reinkultur erheblich weiter auseinander als dasjenige bei der Mischkultur. Hieraus geht eindeutig hervor, daß innerhalb der Reinkultur, also bei unmittelbarer Bestandeskonkurrenz zwischen wachshaltigen und wachlosen Genotypen, der Selektionsprozeß zu Lasten der letzteren weit schärfer eingreift als unter der schützenden und zugleich bestandesauflockernd wirkenden Pflanzendecke einer Hafermischkultur. Während bei der Reinkultur im 4. Konkurrenzjahr der Anteil der

Tabelle 1: Gesamtniederschläge, Niederschlagsverteilung und Abweichungswerte vom langjährigen Mittel für 1951 bis 1954 (nach Agrarmeteorologischer Forschungsstelle Gießen).

	lang-jährige Mittel	1951		1952		1953		1954	
		mm	Abweichung vom langjährigen Mittel mm	mm	Abweichung vom langjährigen Mittel mm	mm	Abweichung vom langjährigen Mittel mm	mm	Abweichung vom langjährigen Mittel mm
Januar . . .	45	51,0	+ 6,0	73,1	+28,1	11,0	-34,0	32,6	-12,4
Februar . . .	35	28,2	- 6,8	30,4	- 4,6	20,9	-14,1	22,0	-13,0
März	36	40,4	+ 4,4	66,7	+30,7	3,4	-32,6	15,7	-20,3
April	40	28,8	-11,2	16,9	-23,1	39,2	- 0,8	27,8	-12,2
Mai	50	69,9	+19,9	21,3	-28,7	29,0	-21,0	39,2	-10,8
Juni	60	90,2	+30,2	45,2	-14,8	50,2	- 9,8	45,4	-14,6
Juli	73	39,4	-33,6	34,7	-38,3	41,5	-31,5	82,4	+ 9,4
August	61	55,7	- 5,3	45,5	-15,5	35,3	-25,7	98,6	+37,6
September . .	48	49,6	+ 1,6	82,3	+34,3	14,3	-33,7	56,9	+ 8,9
Oktober . . .	57	3,2	-53,8	70,9	+13,9	42,8	-14,2	45,9	-11,1
November . .	45	72,8	+27,8	87,7	+42,7	6,7	-38,3	31,7	-13,3
Dezember . .	51	19,9	-31,1	53,3	+ 2,3	31,4	-19,6	67,4	+16,4
Sa.:	601	549,1	-51,9	628,0	+27,0	325,7	-275,3	565,6	-35,4
Abweichg. vom langj. Mittel			- 8,6%		+ 4,5%		-45,8%		-5,9%

werte geben die Mittelwerte der jeweils 4 Wiederholungspartellen wieder. Wie die zunehmend auseinander klaffenden Kurvenpaare sowohl bei der Reinkultur als auch bei der Mischkultur mit Hafer zeigen, nimmt die ursprünglich aus gleichen Anteilen von wachshaltigen und wachlosen Individuen zusammengesetzte Population unter den in den Versuchen gegebenen klimatischen Bedingungen (Näheres unten) einen von Jahr zu Jahr anderen Genotypengehalt an. Während der Anteil der wachlosen Form immer mehr abnimmt, gewinnt die wachshaltige Form zunehmend die Oberhand. Durch den natürlichen Selektionsprozeß wird eindeutig der erste Typ durch den letzteren in der Entwicklung gehemmt und allmählich ausgemerzt. Dieser Prozeß setzte offenbar, wenn auch zunächst in bescheidenem Ausmaß, bereits im ersten Anbaujahr (1951) ein; denn von der im selben Frühjahr ausgesäten Ausgangspopulation von je 50% beider *Pisum*-Typen wurden im gleichen Jahr schon am 2. VI. bei der Reinkultur nur noch 49,4% wachloser, dagegen 50,6% wachshaltiger Pflanzen ausgezählt; bei der Mischkultur war diese Differenz sogar noch größer (48,8 gegenüber 51,2%). Durch die maßgeblichen

wachlosen Form bereits auf 19,1% abgesunken ist, liegt dieser bei der Mischkultur mit Hafer erst bei 24,2%. Ganz offenkundig wirkt sich also der Haferbestand in einer solchen Mischkultur als selektionsverzögerndes Moment aus.

Einen ersten Hinweis für das Verständnis und die Interpretation der Ergebnisse vermögen einige einschlägige Klimadaten zu geben (Tab. 1 und 2). Diese sind den Angaben der Agrarmeteorologischen Forschungsstelle Gießen entnommen, sie haben erfahrungsgemäß für unseren Untersuchungsort weitgehende Gültigkeit. Für die Durchführung der Konkurrenzversuche waren die klimatischen Verhältnisse der Jahre 1951 bis 1954 besonders günstig. Wie die Niederschlagswerte der Tabelle 1 erkennen lassen, waren die Jahre 1951 bis 1954 ausgesprochen trocken, auf alle Fälle noch trockener, als dies für das an sich schon kontinental orientierte Klima unseres Untersuchungsraumes die Regel ist. Dies traf insbesondere für die Monate März bis Juli zu, also für diejenige Jahreszeit, die für das Wachstum entscheidend ist. Gegenüber dem langjährigen Durchschnitt lagen — mit Ausnahme von 1951 — für die fünf Vegetationsmonate März bis Juli ausgesprochen hohe Nieder-

schlagsdefizite vor, für 1952 = 74,2 mm, für 1953 = 95,7 mm und für 1954 = 48,5 mm (Tab. 1). Des weiteren war die Witterung während der entscheidenden Vegetationsmonate März bis Juli vor allem in den Jahren 1952 bis 1954 durch mittlere Lufttemperaturen und eine durchschnittliche Sonnenscheindauer gekennzeichnet, deren Werte fast in jedem Monat über dem langjährigen Mittel des Untersuchungsgebietes lagen (Tab. 2). Insgesamt waren also (vor allem in den für die Konkurrenzversuche wichtigen

suche liefern. Solche wurden 1954 in unmittelbarer Bestandesnähe der Konkurrenzversuche vorgenommen. Etwa gleichlange Pflanzen vom wachshaltigen und wachslösen *Pisum*-Typ wurden mit den Wurzeln den Feldbeständen entnommen, im Schatten einer Schutzhütte sofort gewogen und in verschiedenen langen Zeiten den natürlichen Evaporationsverhältnissen des Versuchsortes ausgesetzt. Aus bekannten physiologischen Gründen legten wir Wert darauf, die Pflanzen nur relativ kurzfristig auf ihre Wasserabgabe zu prüfen.

Tabelle 2. Abweichungswerte der mittleren Lufttemperatur und Sonnenscheindauer vom langjährigen Monatsmittel für 1951 bis 1954 (nach Agrarmeteorologischer Forschungsstelle Gießen).

	1951		1952		1953		1954	
	Lufttemperatur °C	Sonnenschein Std.	Lufttemperatur °C	Sonnenschein Std.	Lufttemperatur °C	Sonnenschein Std.	Lufttemperatur °C	Sonnenschein Std.
Januar	+2,9	-0,5	+0,6	-0,8	-0,3	-0,8	-2,4	+1,8
Februar	+1,8	-0,5	-0,8	-0,8	-0,4	-0,5	-3,0	+0,8
März	-1,0	+0,7	0,0	+0,7	+1,9	+3,6	+1,4	+1,0
April	-0,8	+1,0	+2,9	+1,3	+1,6	+2,2	-0,9	+1,7
Mai	-0,8	-0,6	+0,3	+0,1	+1,2	+0,8	-0,1	+1,2
Juni	-0,5	-0,9	+0,2	0,0	+0,5	-0,7	+0,6	+0,7
Juli	+0,4	+0,8	+2,1	+2,1	+0,3	+0,2	-2,5	-2,1
August	+0,6	+0,4	+1,6	0,0	+0,8	+2,0	-0,3	-1,1
September	+1,5	+0,6	-2,4	-1,4	+0,8	+2,4	+0,7	-0,4
Oktober	+3,4	+1,6	-0,9	-0,4	+2,1	+0,5	+2,0	+0,2
November	+3,0	-0,5	-1,7	-0,4	+0,9	+0,1	+0,7	+0,6
Dezember	+0,7	-0,2	-1,0	0,0	+1,7	+0,2	+2,4	-0,4

Untersuchungsjahren 1952 bis 1954) am Untersuchungs-ort Klimaverhältnisse gegeben, die bei geringen Niederschlägen, hohen Sommertemperaturen und relativ langer Sonnenscheindauer den Wasserhaushalt der beiden *Pisum*-Formen stark beansprucht und im Sinne hoher Transpirationswerte — zum mindesten zeitweilig — nachhaltig beeinflusst haben

Jede Versuchsreihe bestand sowohl bei der wachshaltigen als auch bei der wachslösen Form aus 10 Individuen. Zum Vergleich wurden mit Hilfe von 5 in Pflanzenhöhe aufgestellten Evaporationsschalen nach WILD (Geräte der Firma R. FUESS, Berlin) die jeweils herrschenden Verdunstungsverhältnisse der Atmosphäre festgestellt. Die auf absolutes Trockengewicht bezoge-

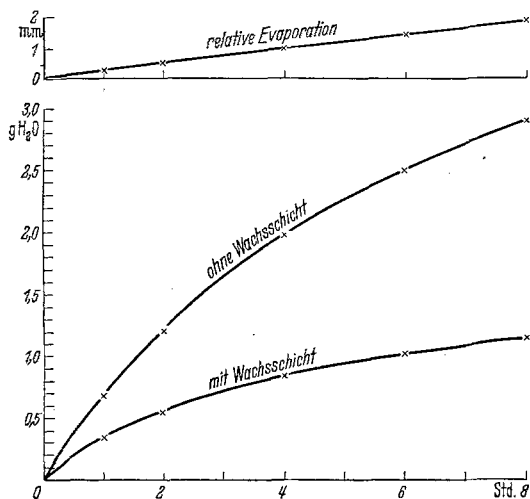


Abb. 2. Verlauf der Wasserabgabe bei Erbsenformen mit und ohne Wachsschicht im vergleichenden Transpirationsversuch vom 27. 6. 1954. Zeitdauer von 9.30 bis 17.30 Uhr = 8 Std. (∅ Temp. = 20,8° C, ∅ Luftfeuchte = 60%, schwacher Wind aus NO, wolkenloser Himmel).

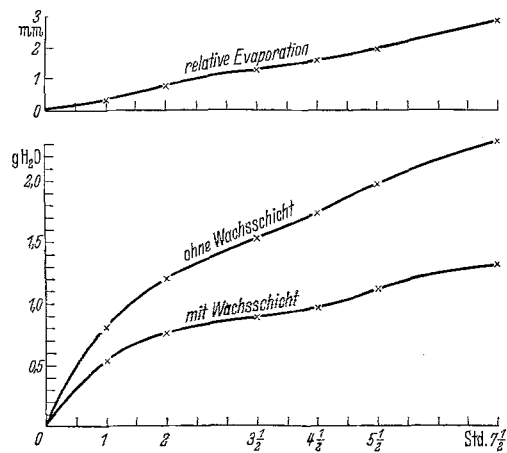


Abb. 3. Verlauf der Wasserabgabe bei Erbsenformen mit und ohne Wachsschicht im vergleichenden Transpirationsversuch vom 9. 7. 1954. Zeitdauer von 9.45 bis 17.15 Uhr = 7½ Std. (∅ Temp. = 19,2° C, ∅ Luftfeuchte = 56%, schwacher Wind aus SW, wechselnd bewölkt).

müssen. Es liegt auf der Hand, daß hierdurch die wachslösen Individuen mangels eines ausreichenden Transpirationsschutzes in ihrer Wasserbilanz stärker betroffen wurden als die mit ihnen konkurrierenden Pflanzen vom wachshaltigen Genotypus.

Den Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme konnten nur vergleichende Transpirationsver-

nen Verdunstungswerte (Mittel von je 10 Individuen) sind für zwei Untersuchungsreihen als charakteristisches Ergebnis für zahlreiche gleichlautende Befunde in den Abbildungen 2 und 3 graphisch wiedergegeben.

Diese Ergebnisse, die — als Beispiel für den Sachverhalt — einmal an einem warmen und wolkenlosen Sommertag Ende Juni (Abb. 2), zum anderen an einem

gleichfalls warmen, aber teilweise bewölkten Tag Mitte Juli (Abb. 3) erzielt wurden, vermögen die physiologische Situation hinreichend zu kennzeichnen. Es weisen demnach die Pflanzen der wachslösen *Pisum*-Form in der Zeiteinheit weit höhere Transpirationswerte auf als die Pflanzen der wachshaltigen Form. Im einzelnen interessieren dabei keineswegs nur die relativen Verdunstungswerte am Ende jeder Versuchsreihe, sondern nicht minder auch die Vergleichswerte schon nach wenigen Stunden. Wie die Kurven zeigen, geben bei angespannten Evaporationsverhältnissen der Atmosphäre und schon bei relativ kurzfristigen Transpirationsmeßzeiten von 2 bis 4 Stunden die Pflanzen ohne Wachsschicht Wassermengen in einer Größenordnung ab, die rund das Doppelte als bei den wachshaltigen Vergleichsformen ausmachen. Zwar werden im Feldbestand die natürlich im Boden wurzelnden Pflanzen in den Abendstunden und vor allem während der Nacht ihr Wasserdefizit wieder teilweise auszugleichen vermögen; es kann aber kein Zweifel daran bestehen, daß bei häufiger Wiederkehr von Tagen mit stark angespannten Evaporationsverhältnissen der Atmosphäre die Individuen ohne Wachsschicht eine zunehmende stärkere physiologische Störung erfahren als die wachshaltigen Vergleichsformen, die vermöge ihres Transpirationsschutzes über weitaus günstigere zellphysiologische Regulierungsmöglichkeiten verfügen. Da nun, wie die klimatischen Daten zeigen (Tab. 1 und 2), gerade in den entscheidenden Monaten der vegetativen Phase unserer Versuchspflanzen (Mai, Juni) geringe Niederschläge mit hohen Durchschnittstemperaturen und langer Sonnenscheindauer, insgesamt also zumeist ausgesprochene Trockenperioden herrschten, müssen Konkurrenzbedingungen vorgelegen haben, die sich nachhaltig insbesondere auf die wachslösen Populationsindividuen auswirkten. Dies gilt in gleicher Weise für die Prüfungsbedingungen in der Rein- wie in der Mischkultur mit Hafer, wenn auch für die Mischkultur im abgeschwächten Sinne. Durch die Ergebnisse bei der Mischkultur mit ihrem geringeren Absinken des Anteils wachslöser Individuen (Abb. 1, rechts) als Folge eines gewissen Verdunstungsschutzes durch die Haferpflanzen wird aber zweifellos die richtige kausalphysiologische Deutung der gesamten Konkurrenzbefunde nur einprägsam unterstrichen.

Mit der physiologisch-ökologischen Interpretation der Bedeutung der Wachsschicht für den Selektionsprozeß bei den beiden Vergleichsformen ist zweifellos die primäre Seite des ganzen Vorganges erfaßt. Es bleibt indessen noch die Frage zu klären, in welcher Weise das gestörte Regulierungs- bzw. mangelnde Anpassungsvermögen der wachslösen Form in Zeiten angespannter Evaporationsverhältnisse zum eigentlichen Selektionseffekt, d. h. zur endgültigen Dezimierung solcher Individuen in der Gesamtpopulation führt. Von vornherein war daran zu denken, daß möglicherweise schon in einem sehr frühen Wachstumsstadium, etwa im Keimpflanzenstadium, zahlreiche wachslöse Individuen während einer kurz- oder auch längerfristigen Trockenperiode in den Konkurrenzbeständen durch Vertrocknen ausscheiden. Die Ergebnisse, die bei den, wie oben begründet (S. 98), notwendigerweise frühzeitig angesetzten Auszählungsterminen (20. 5. 51, 11. 6. 52, 16. 5. 53, 17. 5. 54) erzielt wurden, sprechen

zum Teil für eine solche Deutung. Es konnten auch tatsächlich ausgesprochene Kümmerpflanzen solcher wachslösen Genotypen beim Auszählen vereinzelt festgestellt werden. Eine einwandfreie quantitative Auswertung bezüglich des Anteils solcher „Kümmerer“ war aber bei den von uns gewählten relativ engräumigen Pflanzenbeständen, die ja den natürlichen Selektionsbedingungen eines Feldbestandes weitgehend entsprechen sollten, unmöglich.

Wenn also eine frühzeitige Eliminierung eines gewissen Anteils von wachslösen *Pisum*-Typen in Form des Vertrocknungstodes nicht von der Hand zu weisen ist und in zahlreichen Einzelfällen auch nachweisbar war, so geht doch der Selektionsprozeß zugunsten der wachshaltigen bzw. zu Lasten der wachslösen Typen auch eindeutig auf indirektem Wege vor sich, nämlich auf dem Wege einer gewissen Herabsetzung der Vermehrungsorgane bei den wachslösen Genotypen. In derselben Weise wie zu Beginn der Konkurrenzversuche (vgl. S. 98) wurden am Erntegut 1954, also am Ende der Konkurrenzversuche, der morphologische Aufbau sowie die Ertragsstrukturverhältnisse der beiden Vergleichsformen überprüft. Die bei dieser Pflanzenanalyse ermittelten Befunde (Mittel von je 100 Individuen) ergaben folgendes Bild:

	Rasse mit Wachsschicht	Rasse ohne Wachsschicht
Pflanzenhöhe . .	89,35 cm ± 3,24	87,64 cm ± 2,47
Hülsenanzahl je Pflanze . .	6,58 ± 0,34	6,34 ± 0,31
Kornanzahl je Pflanze . .	40,08 ± 2,21	31,90 ± 1,72
Kornanzahl je Hülse . . .	6,09 ± 0,37	4,96 ± 0,92
1000-Korn- gewicht der Samen } . . .	156,80 g	134,10 g
Keimfähigkeit .	98,18%	96,20%

Wie die vorstehenden Werte zeigen, haben unter dem Einfluß einer 4-jährigen gegenseitigen Konkurrenz die Pflanzen des wachslösen Genotypus ganz offenkundig eine Depression bezüglich der Kornanzahl je Einzelpflanze und damit — bei etwa gleichbleibender Hülsenanzahl je Pflanze — eine Herabsetzung der Kornanzahl je Hülse erfahren. In der hierdurch gegebenen geringeren Bekörnung der einzelnen Hülse kommt aber deutlich zum Ausdruck, daß die wachslösen Pflanzen als sekundäre Folge des Konkurrenzkampfes einen geringeren Vermehrungskoeffizienten aufzuweisen haben als die mit ihnen konkurrierenden wachshaltigen Individuen. In der Propagationsfolge muß daher bei gleichbleibend scharfen Selektionsbedingungen zwangsläufig der Anteil der wachslösen Formen gegenüber demjenigen der wachshaltigen zunehmend in den Hintergrund treten.

Im gleichen Sinne, wenn auch vermutlich weniger nachhaltig, dürfte sich die Herabsetzung des Einzelkorngewichtes bei den Pflanzen des wachslösen *Pisum*-Typus äußern. Wie ersichtlich, hat im Vergleich zu den Ausgangswerten zu Beginn der Konkurrenzversuche (vgl. S. 98) am Ende derselben das 1000-Korngewicht der Samen bei der Rasse ohne Wachsschicht erheblich abgenommen, der Einzelsame hat also vergleichsweise eine geringere Aus-

stattung mit Reservestoffen usw. erfahren. Wenn auch die Keimprozentage des wachlosen Genotypus nicht sonderlich niedriger als diejenigen bei der wachshaltigen *Pisum*-Form liegen, so ist doch anzunehmen, daß die aus dem feinkörnigeren Saatgut hervorgehenden Keimpflanzen der wachlosen Form — insbesondere beim verschärften Konkurrenzkampf bei Frühjahrstrockenheit (vgl. Tab. 1 und 2) — den Keimpflanzen der wachstragenden Form aus feinkörnigerem Saatgut unterlegen sind. So dürfte also auch der Tatbestand einer Depression des Einzelkorngewichtes bei der wachlosen Form als Folge des 4-jährigen Selektionsvorganges im Sinne einer zunehmenden Eliminierung dieses Genotypus zu werten sein.

Zusammenfassend können wir also folgendes feststellen: Unter den scharfen Selektionsbedingungen eines relativen Trockenklimas ist als die primäre Folge des Fehlens der Wachsschicht bei einem bestimmten *Pisum*-Genotypus der mangelnde Transpirationsschutz mit allen physiologischen Störungsfolgen anzusehen. Hierdurch wird nachgewiesenermaßen schon in frühen Entwicklungsstadien ein Teil der wachlosen Individuen durch den Vertrocknungstod eliminiert. Als sekundäre Folge der fehlenden Wachsschichtausbildung findet aber weiter eine Herabsetzung der Kornzahl je Pflanze und damit eine geringere Hülsenbekörnung sowie außerdem eine Depression der Einzelsamengewichte, insgesamt also eine Herabsetzung des Vermehrungskoeffizienten bei den Individuen des wachlosen Genotypus statt, was gleichfalls zu einer fortschreitenden Eliminierung dieser Form führen muß.

IV. Diskussion der Ergebnisse.

Wie bereits OEHLKERS (1940 und 1948) bei *Oenothera* gezeigt hat und STUBBE (1950) im Zusammenhang mit der Wiedergabe eigener Selektionsbefunde bei *Antirrhinum*-Mutanten nachdrücklich betonte, ist für den Selektionswert einer bestimmten Rasse meist nicht die Überlegenheit einer einzelnen Eigenschaft wie etwa Längenwachstum, Wachstumsgeschwindigkeit, Blüh- oder Reifezeit usw. entscheidend, sondern letzten Endes allein die Vitalität oder Lebensseignung der Individuen, die in ihrer tatsächlichen Fortpflanzungsfähigkeit zum Ausdruck kommt. Die Gleichsetzung der Begriffe „Selektionswert“ und „Vitalität“ bzw. „Lebensseignung“ ist also nur dann berechtigt, wenn im kritischen Versuch bei miteinander konkurrierenden Genotypen ihre faktische Lebensseignung über Generationen hinaus festgestellt wird.

Im Rahmen unserer Konkurrenzversuche mit den beiden streng miteinander vergleichbaren *Pisum*-Genotypen konnte nun durch die alljährliche Ermittlung der Überlebenswerte tatsächlich ihre unterschiedliche Verbreitungsfähigkeit in der Generationenfolge und damit ihre unterschiedliche Durchschlagskraft erfaßt werden. Der unter bestimmten klimatischen und edaphischen Bedingungen auf diese Weise festgestellte Selektionswert ist daher ein zutreffender Ausdruck für die tatsächliche Lebensseignung der beiden in enger Konkurrenz gestandenen *Pisum*-Typen.

Des Weiteren ist hier nochmals nachdrücklich darauf hinzuweisen, daß die Ergebnisse unserer Konkurrenzversuche unter natürlichen Feldbedingungen

gewonnen wurden. Der Selektionswert der beiden in unmittelbarer Konkurrenz stehenden *Pisum*-Rassen konnte damit im wahrsten Sinne des Wortes unter Bedingungen „der freien Wildbahn“ ermittelt werden. Da beide Genotypen bei sonst gleicher genetischer Konstitution sich faktisch nur durch das Merkmal der vorhandenen bzw. fehlenden Wachsschicht unterscheiden, dürfte hier ein einprägsames Beispiel für den selektionsentscheidenden Einfluß einer einzigen Genabänderung, und zwar hier mit deutlich negativem Effekt vorliegen.

Der dargestellte Sachverhalt ist zweifellos von gewissem evolutionstheoretischen Interesse. Wie wir heute annehmen dürfen, sind alle unsere kultivierten Erbsenformen ursprünglich aus Wild- und Primitivformen Vorder- und Südwestasiens bzw. des östlichen Mittelmeergebietes hervorgegangen (vgl. u. a. SCHIEMANN 1932). Solche Wild- und Primitivformen sind z. B. für den Formenkreis der *Pisum elatius* STEV. als echte Wildtypen in den Hochsteppen Zentralanatoliens, aber dort auch als „Unkrauterbsen“ im Getreide sowie als primitiv genutzte „Kulturerbsen“ noch heute nachweisbar (SCHEIBE 1934). Auf dem Wege zahlloser Mutationsschritte, verbunden mit natürlicher und späterhin sicherlich auch gelenkter Selektion durch die Hand des Menschen sind dann in prähistorischer und historischer Zeit die Ausgangstypen für die echten Kulturformen der *Pisum sativum* bzw. *P. arvense* entstanden. Mit Sicherheit ist anzunehmen, daß im Zuge solcher Mutationsschritte auch derjenige vom wachstragenden zum wachlosen Genotypus vor sich gegangen ist. Da der gleiche Schritt in unseren Zuchtgärten bei einer Kulturform auftrat (St. 2134/49), die nachweislich zum Teil auf „Wildblut“ der *Pisum elatius* anatolischen Ursprungs zurückzuführen ist, liegt Grund genug dafür vor, den gleichen Mutationsvorgang auch bei echten Wildformen in den Entstehungszentren der *Pisum arvense*- und *P. sativum*-Typen anzunehmen. Nachdem es sich hier um Klimagebiete mit ausgesprochenem Steppencharakter handelt, dürften regelmäßig schon in der natürlichen Population alle neu auftretenden wachlosen *Pisum*-Mutanten bei ihrem für solche Klimatalagen negativen Selektionswert in Kürze ausgemerzt worden sein. Nicht nur aus diesem Grunde, sondern auch auf Grund der Tatsache, daß in allen Ländern der Erde ein ausgesprochener Körnererbsenbau für Speisezwecke sowie ein einträglicher Samenbau für Futtererbsen nur in Klimaten mit bevorzugter Sommertrockenheit zu finden ist, mag es dahin gekommen sein, daß weit aus die meisten unserer Erbsenzuchtformen (sowohl bei *P. sativum* als auch bei *P. arvense*) heute zum Formenkreis mit ausgeprägter Wachsschicht gehören. Eine Ausnahme hierbei machen lediglich wenige Lokalsorten mit relativ unbedeutendem Anbaubereich, wie z. B. die früher in England kultivierten wachlosen bzw. schwach wachshaltigen Sorten „Johnsons British Empire“ und „Suttons Emerald Gem“ oder die alten holländischen Sorten „Smaragd Reuzen“ und „Vlijmsche Krombek“. Bezeichnenderweise liegt bzw. lag das Anbauareal gerade dieser Sorten im ausgesprochen maritimen Klima der englischen und holländischen Küstenlandschaften. Für alle binnenländischen Körnererbsenanbauggebiete ist hingegen das überwiegende Vorkommen von Kultursorten mit mehr oder minder stark ausgeprägter Wachsschicht nicht erst

seit heute, sondern schon seit Jahrhunderten eine feststehende Tatsache.

Für die Bedeutung, die die Ausbildung bzw. das Fehlen der Wachsschicht in physiologisch-ökologischer Hinsicht für den pflanzlichen Organismus und damit auch für die geographische Verbreitung der Genotypen hat, liegt noch ein aufschlußreiches Beispiel bei *Ricinus communis* vor. Wie HARLAND (1947) nachweisen konnte, wird die Ausbildung des Wachstüberzuges beim Rizinus durch das Gen *B* bewirkt, während das Allel *b* Wachslösigkeit hervorruft. In Peru mit seinen am Westhang der Kordillerenkette scharf abgegrenzten klimatischen Höhenzonen wirken sich nun Vorhandensein bzw. Fehlen der Wachsschicht in der Weise aus, daß in den Rizinusbeständen der Bewässerungskulturen des Küstengebietes bei Lima nur ganz vereinzelt *B*-Pflanzen gefunden werden, während mit zunehmender Meereshöhe der Anteil der *B*-Individuen innerhalb der Populationen ansteigt. Verwilderte Rizinusbestände weisen dabei in einer Höhe von 180 m über dem Meeresspiegel schon etwa 22%, bei 842 m rund 50% *B*-Pflanzen auf. Auf der eigentlichen Sierra in einer Höhenlage von 2368 m mit nur wenigen ergiebigen Sommerregen setzen sich dann die Populationen zu 100% aus *B*-Pflanzen zusammen. Einen physiologisch-ökologisch nachhaltigen Einfluß soll hier nach HARLAND der Wachstüberzug auch auf die Entwicklung der Rizinuspflanzen im Winter ausüben. Während die *b*-Pflanzen im Küstenklima von Lima noch in den Wintermonaten Früchte ausbilden können, stellen die *B*-Pflanzen hier im Winter die Fruchtbildung ein. Mit der höheren Vermehrungsrate der *b*-Pflanzen werden daher in Meereshöhe die *B*-Individuen anteilmäßig zurückgedrängt. Mit zunehmender Höhenlage steigt aber die Propagationsrate der *B*-Individuen dadurch an, daß die klimatischen Verhältnisse auch im Winter für die Fruchtbildung der *B*-Pflanzen immer günstiger werden. Insgesamt zeigen also die Befunde von HARLAND auch bei *Ricinus communis*, daß die Abänderung eines einzigen Allels für Ausbildung oder Fehlen der Wachsschicht unter bestimmten ökologischen Bedingungen von entscheidendem Einfluß auf den Selektionswert der jeweiligen Genotypen und damit auf ihre Durchschlagskraft in der freien Wildbahn sein kann.

Zusammenfassung.

Im Freiland wurde unter natürlichen Feldbedingungen in 4-jährigen Konkurrenzversuchen der Selektionswert von zwei Genotypen des *Pisum arvense* geprüft, die sich bei sonst gleicher genetischer Konstitution nur durch das Alternativmerkmal mit oder ohne Wachsschicht unterschieden. Beide Genotypen standen einmal miteinander unmittelbar in Konkurrenz, d. h. sie wurden in „Reinkultur“ geprüft, zum anderen in „Mischkultur“ mit Hafer. Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Unter Bedingungen eines relativ trockenen und warmen Frühjahrs und Sommers nimmt innerhalb einer gegebenen Ausgangspopulation (50% wachslöse + 50% wachshaltige Typen) der Anteil der wachslösen Form von Jahr zu Jahr progressiv ab, derjenige der wachshaltigen im gleichen Umfange zu.

2. Bei der Reinkultur geht der Eliminationsprozeß der wachslösen Form schneller vor sich als bei der Mischkultur mit Hafer. Hierbei kommt dem Hafer

offenbar eine bestandesauflockernde und zugleich verdunstungsschützende Wirkung, im Endeffekt jedenfalls ein selektionsverzögerndes Moment zu.

3. Als primäre Ursache für den negativen Selektionswert der wachslösen Form wurde bei dieser ein in Trockenperioden schon kurzfristig nachweisbarer hoher Wasserverlust festgestellt, dem zwangsläufig erhebliche zellphysiologische Störungen folgen müssen. Eine solche überhöhte Transpirationsrate führt beim wachslösen Genotyp in zahlreichen Fällen bereits im Keimpflanzenstadium zum Vertrocknungstod.

4. Als sekundäre (indirekte) Ursache für den negativen Selektionswert der wachslösen Form konnte bei dieser die Herabsetzung des Vermehrungskoeffizienten festgestellt werden, nachweisbar an der Verringerung der Kornzahl je Einzelpflanze, an der geringeren Hülsenbekörnung und Verminderung des Einzelkorngewichtes.

5. Durch alljährliche Ermittlung der prozentualen Überlebenswerte der beiden Vergleichsformen wurde für diese ein einwandfreies Kriterium für ihren tatsächlichen Selektionswert, d. h. für ihre Lebensleistung über mehrere Generationen gewonnen.

6. Der negative Selektionswert wachslöser Genotypen bei *Pisum arvense* bzw. *P. sativum* wird als ein ausschlaggebender Evolutionsgrund für das überwiegende Vorkommen wachstragender Formen im Erbsen-Weltsortiment angesehen.

Herrn Dr. V. RESPONDEK danke ich für die präzise Durchführung der Transpirationsversuche, den technischen Assistentinnen Fräulein S. LUTZ und A. WENDORF für ihre zuverlässige Mitarbeit bei den alljährlichen Auszählungen der Bestände und der Vornahme der Ertragsanalysen.

Literatur.

1. GUSTAFSSON, A.: Mutations, environment and evolution. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 16, 263—281 (1951).
2. GUSTAFSSON, A.: Mutations, viability and population structure. Acta Agriculturae Scandinavica 4, 601—632 (1954).
3. HARLAND, S. C.: An alteration in gene frequency in *Ricinus communis* L. due to climatic conditions. Heredity 1, 121—125 (1947).
4. LAMPRECHT, H.: Genstudien an *Pisum sativum* IV. Über Vererbung von Wachslösigkeit und ein neues Gen für lokale Ausbildung von Wachs, *Wsp.* Hereditas 25, 459—471 (1939).
5. LAMPRECHT, H.: Genstudien an *Pisum sativum* VI. Weitere Ergebnisse zur Vererbung der Wachslösigkeit. Hereditas 30, 613—620 (1944).
6. NILSSON, E.: Erblichkeitsversuche mit *Pisum* VIII. Ein Lokalisationsgen für Wachs und sein Verhalten zu den Genen *Wa* und *Wb*. Hereditas 17, 216—221 (1932 bis 33).
7. OEHLKERS, F.: Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem I. Ztschr. f. Bot. 35, 271—297 (1940).
8. OEHLKERS, F.: Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem II. Biol. Zbl. 67, 45—52 (1948).
9. SCHEIBE, A.: Über Vorkommen und Nutzungsweise der Wilderbse (*Pisum elatius* STEV.) und der Wildbohne (*Vicia narbonensis* var. *intermedia* STROBL) in Anatolien. Züchter 6, 234—240 (1934).
10. SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Hdb. d. Vererbungswiss. Bd. III. Berlin 1932.
11. SCHWANTZ, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In: Die Evolution der Organismen. II. Aufl. Stuttgart 1954.
12. STUBBE, H.: Über den Selektionswert von Mutanten. Sitzgs. Ber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin. Kl. f. Landw. Wiss. Nr. 1, 1—40 (1950).
13. WELLENSIEK, S. J.: *Pisum*-Crosses IV. The genetics of wax. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Deel 32, Verh. 9, 1—27, Wageningen (1928a).
14. WELLENSIEK, S. J.: Preliminary note on the genetics of wax in *Pisum*. Amer. Naturalist 62, 94—96 (1928b).
15. WHITE, O. E.: Studies of inheritance in *Pisum* II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. Proc. Amer. Phil. Soc. 56, 487—588 (1917).