

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

## Die Genetik der *Beta vulgaris*-Rüben.

(Sammelreferat)

Von G. BANDLOW.

Mit 18 Textabbildungen.

Es liegt in der Natur eines Fremdbefruchters begründet, daß er zu genetischen Untersuchungen weniger Anreiz als ein Selbstbefruchter bietet, und für die *Beta*-Rüben trifft das in besonderem Maße zu; denn viele Eigenarten der Rüben erschweren genetische Analysen erheblich, so etwa die Kleinheit und Unscheinbarkeit der Blüten, ihre wechselnde Empfindlichkeit gegen Beutelung, die Schwierigkeit einer einwandfreien räumlichen Isolierung und damit der Gewinnung erbreinen Materials, die häufig große Umweltabhängigkeit von Merkmalen und Eigenschaften, der lange Generationszyklus von zwei Jahren, auch die geringe und lediglich bei den Futterrüben etwas gesteigerte Mannigfaltigkeit. Blütenbiologisch ist die Rübe zwar nur vorwiegend Fremdbefruchter, so daß man auch völlig selbstfertile Pflanzen aus-

### Morphologische Merkmale.

#### Farbtypen.

##### 1. Gelb (G, Y)<sup>1</sup>.

Versuche, die Vererbung der Wurzelfarbe aufzuklären, sind schon frühzeitig durchgeführt worden, ohne jedoch zunächst völlige Klarheit gebracht zu haben. (RIMPAU 1885, BRIEM 1894, 1908, FRUWIRTH 1908, TSCHERMAK 1910, ANDRLIK, BARTOŠ und URBAN 1910). Aus diesen, im einzelnen durch unbeabsichtigte Fremdbestäubung oft gestörten und nicht systematisch zu Ende durchgeführten Versuchen ergibt sich im wesentlichen richtig die Dominanz von Gelb über Weiß, die dann KAJANUS (1913, 1917) sowie LINDHARD und IVERSEN (1920) in eingehenden Untersuchungen analysiert haben. Diese Arbeiten haben vor allem gleichzeitig die genetischen Beziehungen zwischen dem Gelb- und Rot-Faktor (R) aufgeklärt, auf die wir später im einzelnen eingehen werden.

##### Gelbe Rübe (Gr, Yr).

Bei den gelben Futterrüben (KELLER 1936, OWEN und RYSER 1942) ist die größte Menge des Pigments in der Wurzelrinde abgelagert, es kann sich aber auch durch die ganze Pflanze verteilen; so finden wir es bei verschiedenen Sorten gleichzeitig in den Blättern, besonders in der Mittelrippe, den breiten Blattadern (Abb. 1) und auch in den Blattstielen, wo es mitunter goldgelb sein kann. Die Lebensfähigkeit und Wüchsigkeit der gelben Rübe ist bekanntlich normal. Die Intensität der gelben Farbe kann stark variieren vom Zitronengelb bis zum Orange. OWEN und RYSER machen dafür nicht nur Umwelteinflüsse, sondern auch zusätzliche Faktoren verantwortlich. Das vollste Pigment entwickelt sich bei strahlendem Sonnenlicht unter Feldbedingungen, in beträchtlicher Menge entsteht es aber auch in der Dunkelheit. Das Gen G soll bei den besten Manifestationsbedingungen mehr oder weniger epistatisch über bestimmte rote Blattfarbmuster — Cl, Cv und Tr (s. S. 107) — sein. Der Gelbfaktor ist auch bei vielen Varietäten des Wurzelmandgolds gefunden worden. Eine Variante von G ist nach KELLER die Rübe:

##### Gelbe Wurzel mit grüner Spitze (G<sup>r</sup>, Y<sup>r</sup>r).

Die Blattstiele und Blätter dieses Typs sind in der Farbe denen der ganz gelben Rübe ähnlich, aber die Rinde der Wurzel und manchmal ein Teil des Fleisches und der Gefäßbündel sind zitronengelb.

##### Gelbes Hypokotyl, weiße Wurzel (gr, yr).

Die Rüben ohne den Rotfaktor R haben im Keimblatt- und Sämlingsstadium ein weißlich grünes Hypokotyl, das jedoch im Sonnenlicht gelb werden kann. Je nach Sorte kann das Hypokotyl auch von Anfang

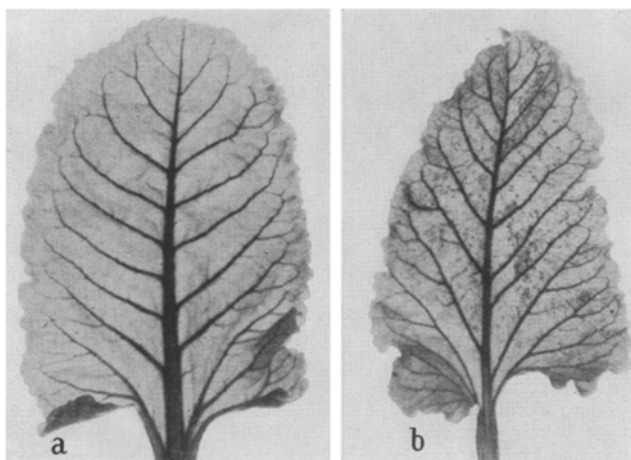


Abb. 1. Pigmentausbreitung von G bei *Beta vulgaris*: a breite, stark gefärbte Adern; b Pigmentausbreitung im Gewebe zwischen den Adern (nach OWEN und RYSER 1942).

lesen kann, die freilich sehr selten auftreten, aber für genetische Untersuchungen äußerst wichtig sind. Sie zu finden, ist meist eine zeitraubende Arbeit. Wenn trotz all dieser erschwerenden Umstände dennoch eine Anzahl genetisch ausgerichteter Kreuzungen durchgeführt worden ist, so zweifellos aus dem Verlangen, diese wichtige Kulturpflanze zur vollen Ausnutzung aller züchterischen Möglichkeiten, so weit es geht, auch in ihrem Erbgefüge zu erforschen.

SCHNEIDER hat in seinem Artikel über die Züchtung der *Beta*-Rübe im Handbuch der Pflanzenzüchtung von ROEMER und RUDORF (1939) die bis zu diesem Jahre erschienenen Arbeiten berücksichtigt. Darüber hinaus haben nun in den letzten anderthalb Jahrzehnten vor allem amerikanische Autoren im Zuge ihrer Autarkiebestrebungen die Rübenarbeiten und damit auch die Rübengenetik vorangetrieben, so daß eine Zusammenfassung der verstreuten Literatur wünschenswert erscheint.

<sup>1</sup> Die amerikanischen Autoren bezeichnen dieses dominante Gen mit Y = Yellow. Ich verwende der Einheitlichkeit wegen im Text nur das Symbol G.

an gelblich, goldgelb oder gelbrötlich sein. Die Basis der Blätter zeigt manchmal ebenfalls eine Spur Gelb in Abhängigkeit von Umweltbedingungen und dem Wachstumsstadium (KELLER).

Die Gelbfaktoren G, G<sup>r</sup> und g stellen nach KELLER eine Serie multipler Allele dar mit den Dominanzverhältnissen G<sup>r</sup> > G > g (Y<sup>r</sup> > Y > y).

### 2. Rot (R).

Rotes Hypokotyl (gR, yR).

Als selbständiger dominanter Faktor färbt R das Hypokotyl der Rübensämlinge rosa, schwach rot oder rot. Die Farbe zeigt sich auch an der Basis der Stengel und am Blattstiel in Abhängigkeit von Umweltbedingungen, Alter und Wachstumsgeschwindigkeit. Modifikatoren sind vielleicht für die verschiedenen Abstufungen und Intensitäten des Pigments verantwortlich oder auch eine Serie multipler Allele. Die Farbe ist bei großen vegetativen Rüben nicht immer gut zu erkennen, kann aber durch Verschneiden bis zum Vegetationspunkt leicht wiedergefunden werden. Während des Schossens bleiben gegebenenfalls nur Spuren des roten Pigments Betanin (PUCHER, CURTIS und VICKERY 1938) zurück, oder es verschwindet vollständig. Manchmal wird auch ein Teil der Rinde des Wurzelkörpers rot gefärbt. In der Vitalität und Wüchsigkeit besteht kein Unterschied zwischen R und r Pflanzen, die beide allgemein bei den meisten Zuckerrübenvarietäten auftreten. (DUDOK VAN HEEL 1931, KELLER 1936, OWEN und RYSER 1942).

### Rote Futterrübe (GR, YR).

Die Rinde dieses Typs ist einheitlich rot und das Fleisch durchweg weiß. Es treten freilich sortenweise und auch innerhalb der Sorten rote Farbnuancen in einzelnen Partien des Wurzelfleisches auf, z. B. in den Gefäßbündelringen (SNELL 1930) oder im Innern des Kopfes und in den unteren bis etwa zu den mittleren Wurzelpartien. Selbst Futterrüben, in denen das gesamte parenchymatische Gewebe einen roten Farbton hat und nur die Gefäßbündelringe weiß sind, sind bekannt. In diesem Falle sind auch die Blattspreiten rot gefärbt, so daß der Typ schon sehr an die rote Salatrübe erinnert. Das Blattwerk zeigt sonst bei den roten Futterrübensorten mit weißem oder

Tabelle 1. Gelbe Futterrübe × Zuckerrübe.

Nr.	P-Generation	F <sub>1</sub> -Generation	F <sub>2</sub> -Generation
1.	GGrr × ggRR	GgRr = rot	9 rot : 3 gelb : 4 weiß
2.	GGrr × ggRr	GgRr = 1 rot Ggrr = 1 gelb	9 rot : 3 gelb : 4 weiß 3 gelb : 1 weiß
3.	GGrr × ggrr	Ggrr = gelb	3 gelb : 1 weiß
4.	Ggrr × ggRR	GgRr = 1 rot ggRr = 1 weiß	9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß
5.	Ggrr × ggRr	GgRr = 1 rot Ggrr = 1 gelb ggRr = 2 weiß ggrr = 2 weiß	9 rot : 3 gelb : 4 weiß 3 gelb : 1 weiß weiß
6.	Ggrr × ggrr	Ggrr = 1 gelb ggrr = 1 weiß	3 gelb : 1 weiß weiß

Tabelle 2. Rote Futterrübe × Zuckerrübe

Nr.	P-Generation	F <sub>1</sub> -Generation	F <sub>2</sub> -Generation
1.	GRRR × ggRR	GgRR = rot	3 rot : 1 weiß
2.	GRRR × ggRr	GgRR = 1 rot GgRr = 1 rot	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß
3.	GRRR × ggrr	GgRr = rot	9 rot : 3 gelb : 4 weiß
4.	GgRR × ggRR	GgRR = 1 rot ggRR = 1 weiß	3 rot : 1 weiß weiß
5.	GgRR × ggRr	GgRR = 2 rot GgRr = 2 weiß ggRR = 2 weiß ggRr = 2 weiß	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß
6.	GgRR × ggrr	GgRr = 1 rot ggRr = 1 weiß	9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß
7.	GGRr × ggRR	GgRR = 2 rot GgRr = 2 rot	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß
8.	GGRr × ggRr	1 GgRR = 3 rot 2 GgRr = 3 rot 1 Ggrr = 1 gelb	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß 3 gelb : 1 weiß
9.	GGRr × ggrr	GgRr = 1 rot Ggrr = 1 gelb	9 rot : 3 gelb : 4 weiß 3 gelb : 1 weiß
10.	GgRr × ggRR	GgRR = 2 rot GgRr = 2 rot ggRR = 2 weiß ggRr = 2 weiß	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß
11.	GgRr × ggRr	GgRR = 3 rot 2 GgRr = 4 weiß 2 ggRr = 4 weiß ggrr = gelb Ggrr = gelb	3 rot : 1 weiß 9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß 3 gelb : 1 weiß
12.	GgRr × ggrr	GgRr = 1 rot ggRr = 2 weiß ggrr = 1 gelb Ggrr = 1 gelb	9 rot : 3 gelb : 4 weiß weiß 3 gelb : 1 weiß

überwiegend weißem Fleisch verschieden starke Rotfärbungen am Blattgrund, an den Kanten der Blattstiele und an den Rändern der großen Seitenrippen der Blattspreiten, während der übrige Teil des Blattes grün ist<sup>1</sup>. Ob die Verschiedenheiten der Farbtöne nur modifikatorisch oder auch genetisch oder durch beide Einflüsse bedingt sind, ist in diesen Fällen nicht untersucht worden.

Auf jeden Fall steuert der Rot-Faktor R die Ausfärbung der Wurzelrinde und, soweit Teile gefärbt sind, auch des Fleisches und des Blattwerkes. Gegenüber der Hypokotylausfärbung, bei der R als selbst-

<sup>1</sup> Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Diplomlandwirt SENFF, Leipzig, Institut für Pflanzenzüchtung.

ständig dominanter Faktor wirkt, manifestiert er sich in der Wurzel nur zusammen mit dem Gelbfaktor G als GR, wie KAJANUS (1913, 1917) vor allem in seiner zweiten Arbeit nachgewiesen hat; ein Ergebnis, das LINDHARD und IVERSEN (1920) bestätigt haben. R ist bei der Wurzelanfärbung also ein unselbständiger Faktor und kann sich allein nicht realisieren, so daß gR Pflanzen weiß aussehen. Wenn aus der Kreuzung gelbe Futterrübe  $\times$  Zuckerrübe rote Rüben hervorgehen, so ist der Erbgang bis zur F<sub>2</sub>-Generation also so zu formulieren:

P	GGr $\times$ ggRR		
F <sub>1</sub>	GgRr		
F <sub>2</sub>	9 G.R.	: 3 G.rr	: 3 ggR.
	Rot	gelb	weiß weiß

Die Zuckerrübe kann also den Faktor R enthalten, braucht es aber nicht. Es ergeben sich für die Bastardierung von gelben Rüben mit Zuckerrüben demnach folgende 6 Möglichkeiten (Tab. 1).

Rote Beete (GR, YR).

Beim Keimling ist das Hypokotyl der Salatrübe dunkel- oder purpurrot gefärbt. Bei der wachsenden und reifen Pflanze kann der Blattstiel von einem Dunkelpurpurrot zu Orangerot wechseln, oder er kann in der Mitte rot und an den Rändern orange sein. Bei den Blättern ist das Pigment meistens in der Mittelrippe an den Hauptadern konzentriert, aber unter bestimmten günstigen Bedingungen kann auch das ganze Blatt dunkelrot sein. Die Epidermis der roten Rübe ist dunkelrot und das Fleisch vorwiegend rot.

Als genetisches Symbol gibt KELLER für die rote Rübe ebenfalls YR an, also die gleiche wie für die Futterrübe gefundene Erbformel. Die beiden R-Faktoren sind aber sicher nicht identisch; denn bei der roten Rübe sind Fleisch und Wurzelrinde gefärbt, bei der Futterrübe nur die Rinde; außerdem ist der rote Farbton bei beiden Rübentypen verschieden, und schließlich ist der Austauschwert der bei der roten Rübe ebenfalls bestehenden Koppelung zwischen den

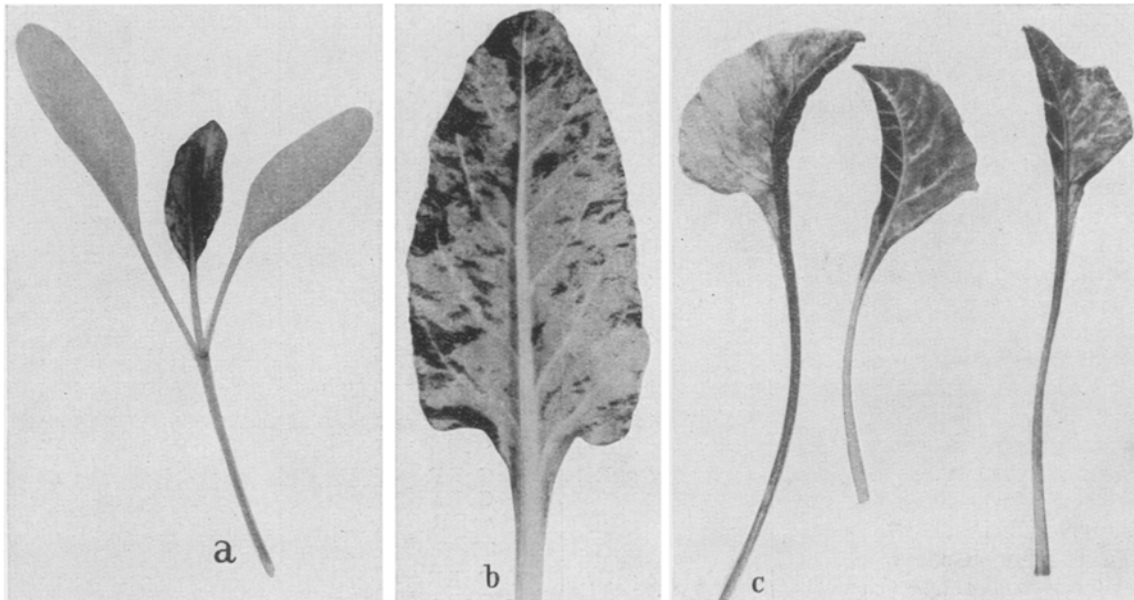


Abb. 2. Gefärbtes Blatt (Cl) bei *Beta vulgaris* mit rotem Pigment in Anwesenheit von R: a Gewächshaussämlinge mit rotem Farbton auf den ersten beiden Blättern und mit normalen Keimblättern; b untere Blattseite mit typischen Pigmentflecken; c drei nach der Unterseite hin gebogene Blätter (nach OWEN und RYSER 1942).

Bei der Bastardierung zwischen roter Futterrübe und Zuckerrübe sind doppelt so viele Kombinationsmöglichkeiten wie in dem vorigen Fall gegeben (Tab. 2). Entsprechend spalten auch die Bastarde zwischen gelber und roter Futterrübe, auf deren Wiedergabe ich verzichten kann. Die Tabellen 1 und 2 sollen nur zeigen, wie vielfältig bei beabsichtigter oder unbeabsichtigter Bestäubung die möglichen Kombinationen sein können, die auf dem Felde zunächst recht unübersichtlich erscheinen, in Wirklichkeit aber einfache dihybride Spaltungen darstellen.

Die geselbteste Nachkommenschaft der F<sub>1</sub>-Rübe GRgr ergibt nach LINDHARD und IVERSEN statt des zu erwartenden Verhältnisses 9 rot : 3 gelb : 4 weiß stets zu wenig rote und zu viel gelbe und weiße Pflanzen — so z. B. für 1685 Rüben 8,35 rote : 3,20 gelbe : 4,45 weiße —, so daß eine Koppelung von Rg (Abstoßungsfall) mit einem Austauschwert von 36% — 38% errechnet worden ist.

Faktoren RG nur 7,6% gegenüber 36% — 38% bei der roten Futterrübe, v. TSCHERMAK (1910) glaubte, nach Kreuzungen mit der runden Salatrübe auf unvollständige Dominanz oder intermediäres Verhalten des Farbgen R schließen zu dürfen.

Der gleiche R-Faktor ist auch bei Mangold und *Beta maritima* nachgewiesen worden; bei der Kreuzung dieser Wildrübe mit der gelben Barres scheinen ebenfalls Koppelungen vorzuliegen, die denen der Zuckerrübenbastarde entsprechen (LINDHARD und IVERSEN 1920).

Biochemisch deutet KELLER die Entstehung der roten Wurzelfarbe durch die Kombination RG so, daß das Gen R das durch G erzeugte gelbe Pigment in Rot abändert. Mir scheint eine epistatische Wirkung von R über G die einfachere Erklärung zu sein, da ja R das Hypokotyl auch ohne das Gen für Gelb rot auszufärben vermag. — KELLER hat noch weitere rote Farbmuster für die Wurzel gefunden:

Schwachrote Rübe ( $GR, YR \pm ?$ ).

Die Farbe dieses Typs entspricht der der roten Rübe, aber mit erheblich reduzierter Intensität, und ist in jedem Pflanzenteil ausgeprägt. Der genaue Genotyp dieser Farbform, für deren Auftreten mehrere Erklärungsmöglichkeiten gegeben werden, konnte noch nicht bestimmt werden.

Gestreifte rote Rübe ( $G^rR^t, Y^rR^t$ ).

Die Wurzel- und Fleischfarben stehen in der Mitte zwischen denen der roten und schwachroten Rüben. Die Farbe der Blattstiele ist ähnlich wie bei der roten Rübe dunkel- oder purpurrot, aber sie ist auf Streifen begrenzt, und zwar an der Oberfläche der Blattstiele gewöhnlich auf einen breiten Streifen, an der Unterseite verlaufen mehrere schmale rote Streifen. Das rote Pigment reicht nur selten bis zu den Blattadern; wenn es das tut, ist es äußerst verdünnt. Dieser Typ ist durch Kombination der Faktoren  $R^t$  für rote Spitze und  $G^r$  für gelbe Wurzel mit grüner Spitze entstanden. Auch OWEN und RYSER (1942) haben  $R^t$  als Faktor für stärkere Pigmententwicklung in Form roter Streifen an der Basis der Blattstiele nachgewiesen.

Rote Wurzel mit grüner Spitze ( $G^rR, Y^rR$ ).

Die Wurzeln variieren in der Farbe von Mittel- zu Glänzendrot und gleichen denen der gestreiften roten Rübe. In der Spitze fehlt das Pigment im allgemeinen ebenso wie in der weißen Wurzel. Der Übergang von Rot zu Weiß erfolgt bei voll entwickelten Pflanzen plötzlich. Im Kopf und den Blattstielen kann beim Zerschneiden eine Spur Rot sichtbar bleiben. Dieser Typ trat in der  $F_2$  einer Kreuzung zwischen einer gestreiften roten Rübe  $\times$  einer Zuckerrübe mit rotem Hypokotyl auf und erhielt die Konstitution  $RgrG^r$ .

Die Richtigkeit dieser Erbformel ergab sich aus 3 hier nur angedeuteten Kreuzungen dieser Rübe mit folgenden anderen Farbtypen:

1. Rote Wurzel, grüne Spitze ( $RgrG^r$ )  $\times$  weiße Wurzel gelbes Hypokotyl ( $rgrg$ ).
2. Rote Wurzel, grüne Spitze ( $RgrG^r$ )  $\times$  weiße Wurzel, rote Spitze ( $R^tgrg$ ).
3. Rote Wurzel, grüne Spitze, ( $RgrG^r$ )  $\times$  gelbe Rübe ( $rGrg$ ).

Schließlich bleibt unter den Farbtypen mit dem R-Faktor noch die schon in der Kreuzung 2 als Elter erwähnte Form anzuführen:

Weiße Wurzel, rote Spitze ( $R^tg, R^ty$ ).

Die Wurzeln sind unter den meisten Bedingungen wie die der weißen Rübe ausgebildet und zeigen im allgemeinen an der Schulter eine Spur Rosa. Die Spitzen sind rot gestreift. Bei reifen Pflanzen schlägt das intensive Rot plötzlich in Weiß oder Rosa um. Der Kopf und die Blattstiele zeigen keine Farbtönung.

Zwischen  $R^t$  und  $G^r$  bestehen die gleichen Koppelungsbeziehungen wie zwischen  $R$  und  $G$ , nämlich mit einem Austausch von ungefähr 7,4%. Dasselbe gilt für die Koppelung  $R$  und  $G^r$  mit einem Austausch von 8,8%. KELLER nimmt daher an, daß die R-Faktoren ( $R, R^t$  und  $r$ ) ebenso wie die G-Faktoren eine Serie multipler Allele darstellen mit den Dominanzverhältnissen  $R^t > R > r$ .

Es sind nun außerdem noch Verteilungsfaktoren für Rot bekannt geworden, die in Gegenwart von  $R$  nur die Blätter mit verschiedenen Mustern ausfärben (OWEN und RYSER 1942):

Gefärbte Blätter ( $Cl = \text{Colored leaf}$ ).

Das rote Pigment wird in Flecken und grundsätzlich nur auf der unteren Blattseite ausgebildet (Abb. 2). Der Farbstoff erscheint zuerst auf den Primärblättern und entwickelt sich auf dem ausgewachsenen Blatt zwischen den Adern. Zunehmende Pigmentbildung scheint mit Wachstumsverzögerung auf der unteren Blatthälfte korreliert zu sein, da nach der Abbildung die Blätter unterseitig gebogen sind.  $Cl$ -Pflanzen sind außerdem deutlich kleiner oder schwächer als die normalen. In der Dunkelheit verschwindet die Farbe.

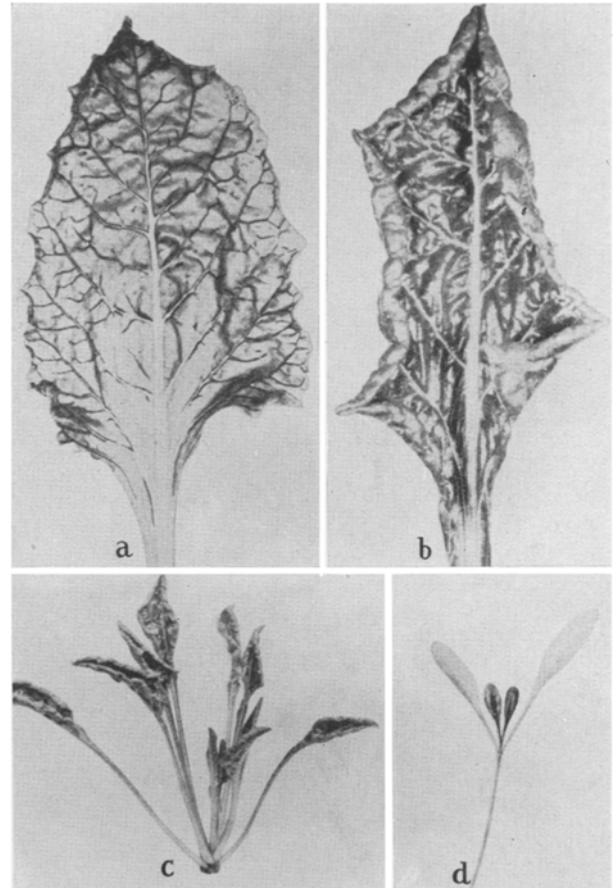


Abb. 3. Gefärbte Blattadern (Cv) bei *Beta vulgaris*: a mit  $R$ ; b und c mit  $r$ ; d Gewächshaus-sämlinge mit  $R$  und mehr Pigment in den ersten beiden Blättern als in den Keimblättern (nach OWEN und RYSER 1942).

Gefärbte Blattadern ( $Cv = \text{Colored veins}$ ).

Die Blätter sind nur dicht an den Adern gefärbt, rot in Gegenwart von  $R$ , gelb bei  $r$  (Abb. 3). Lediglich die Mittelader des Blattes ist unpigmentiert. Bei homozygoten  $CvCv$ -Pflanzen kann sich die Pigmententwicklung auf dem Felde verstärken und dann die ganze Blattoberfläche erfassen, wobei wieder die Mittelrippe nicht mitgefärbt wird. Das Merkmal vererbt sich unvollständig dominant mit variabler Expressivität. Außerdem ist die Blattoberfläche glänzend, und die Blätter selbst sind gewöhnlich eingerollt. Die Vitalität ist besonders bei den homozygoten  $CvCv$ -Individuen geschwächt.

Forellenblatt ( $Tr = \text{Trout leaf}$ ).

Das Blatt ist forellenartig gefleckt, rot in Gegenwart von  $R$  und gelb mit  $r$  (Abb. 4). Junge Pflanzen, besonders im späteren Sämlingsstadium, sind im

ganzen leichter als alte Individuen zu klassifizieren. Das Pigment entwickelt sich charakteristisch auch in der Dunkelheit und wird dann durch das Verschwinden des Chlorophylls als rote oder gelbe Flecke besonders deutlich. Dagegen ist der Farbstoff in Gegenwart von Cl, Cv oder G manchmal schwierig zu

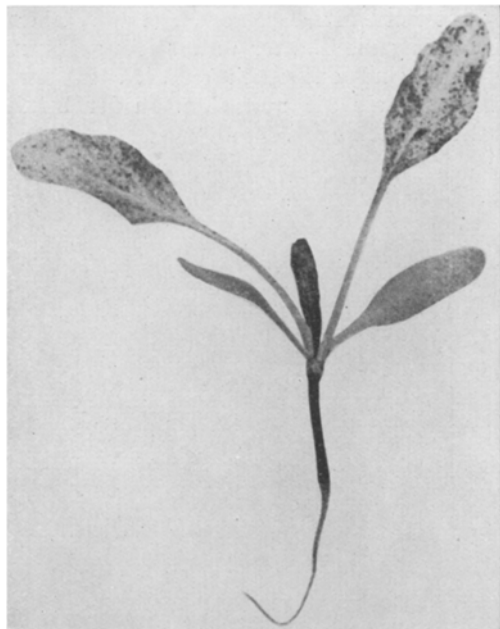


Abb. 4. Forellenartig geflecktes Blatt (Tr) bei *Beta vulgaris* mit roten Flecken und grünen Keimblättern in Gegenwart von R (nach OWEN und RYSER 1942).

erkennen. Der Faktor Tr ist mit Cl-Cv sehr eng gekoppelt und in der Koppelungsgruppe G—R lokalisiert.

Während die bisher angeführten Autoren für den Rot-Faktor R Dominanz über r gefunden haben, stellt SCHLÖSSER (1949) bei der Kreuzung Zuckerrübe  $\times$  Peragis rote Walze intermediäres Verhalten

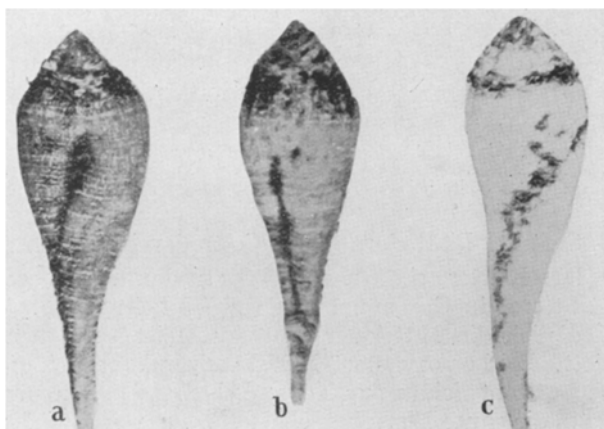


Abb. 5. Wurzelmerkmale bei *Beta vulgaris*: a schwarze Wurzel (bl); b braune Wurzel (ru); c normal weiße Wurzel (nach OWEN und RYSER 1942).

des Farbfaktors fest. Auf der tetraploiden Stufe ist die Farbtonung bei den sonst gleichen Kreuzungen außerdem durch Plasmawirkung reziprok verschieden: im 4n-Zuckerrüben-Plasmon ist die  $F_1$  blaßrosa, im 4n-Futerrüben-Plasmon dagegen dunkelrosa. Die triploiden  $F_1$  Bastarde verhalten sich in den Kreuzungen 2n Zucker  $\times$  4n Futter und 4n Zucker  $\times$  2n Futter sowie jeweils reziprok ähnlich, indem sich die

Farbgene in beiden Plasmonen nach der Mutter hin verschoben realisieren.

### 3. Schwarz.

Außer den Hauptfarben Gelb, Rot und Weiß kommen gelegentlich auch noch Schwarz und Braun vor.

Schwarze Wurzeln (bl = black)

entstehen durch ein pflanzenweise verschieden stark entwickeltes Korkgewebe (Abb. 5a, OWEN und RYSER), das manchmal nur schwach ausgebildet ist, so daß solche Rüben von den Formen mit brauner Wurzel schwer zu unterscheiden sind. Die Vitalität dieser Pflanzen mit schwarzer Wurzel ist gering. Nach MUNERATI und COSTA manifestiert sich der Schwarz-Faktor labil und variabel. In der  $F_2$  findet sich auch immer eine gewisse Anzahl von heterozygoten Exemplaren mit regel- und unregelmäßig mosaikartiger schwarzer Haut. Ein Rezessivendefizit von 17,9% tritt bei Kreuzungen zwischen Zucker- und Futterrüben ebenfalls stets auf. Auch VILMORIN (1923) bildet schwarze Zucker- und Salatrüben ab, die ersten mit weißem Fleisch, die zweiten mit schwarzrotem.

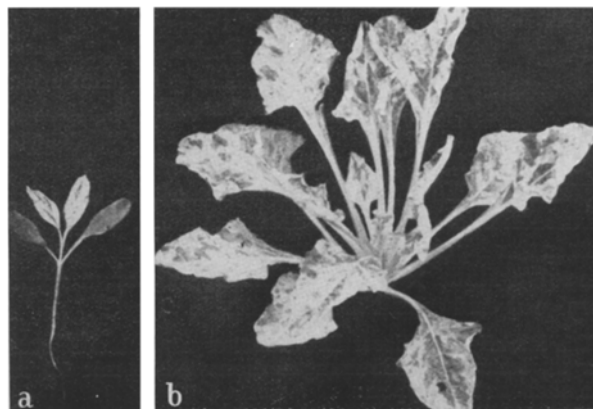


Abb. 6. Buntfarbiges Blattwerk ( $v_i$ ) bei *Beta vulgaris*: a Sämlinge mit normal grünen Keimblättern und bunten Primärblättern; b typische Pflanze (nach OWEN und RYSER 1942).

### 4. Braun.

Braune Wurzeln (ru = russet)

entstehen ebenso wie schwarze durch Korkbildung, doch ist sie in diesem Fall schwächer (Abb. 5b). Dafür sind die Rüben mit brauner Wurzel kräftiger und vitaler. Die Klassifizierung ist auf dem Felde am Ende der Vegetationszeit leicht, zu Beginn oder im Gewächshaus dagegen manchmal schwierig. Kopplung mit R, G oder bl besteht nicht.

### 5. Chlorophylldefekte Formen

sind bisher nur einige beschrieben worden.

Grünliche Blätter ( $v_i$  = virescent).

Die Sämlinge sind gelblich und ergrünen in späteren Entwicklungsstadien (STEWART).

Weißer Sämlinge (w = white).

Die Albinos sind letal. w ist wahrscheinlich nicht in der Koppelungsgruppe R-G (STEWART).

Offenbar als Sproßmutante fand SAVITZKY (1940) bei einem Samenträger der Futterrübe „Gelbe Ecken-dorfer“ unter sonst grünen Zweigen einen rein weißen Trieb mit weißen Blüten, deren Pollen dieses albino-

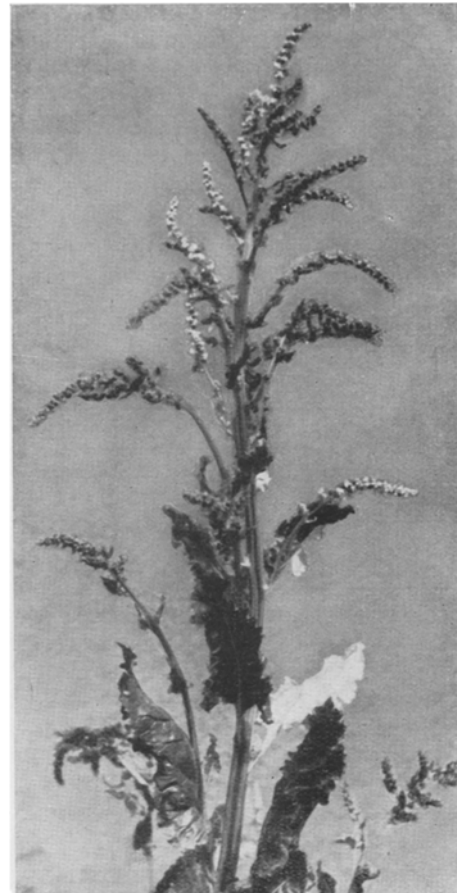
Merkmal monogen rezessiv vererbt, wie Kreuzungen zwischen den weißen und grünen Blütriebten derselben Pflanze zeigen. (Der Autor bezeichnet dieses Merkmal als buntblättrig.) Außerdem fand er Rübensämlinge, die

Gelbe Kotyledonen entwickeln mit rezessivem Erbgang. In homozygotem Zustand sind die Keimpflanzen letal oder halbletal, deren letztere unter Feldbedingungen in verschiedenen Wachstumsphasen meist eingehen. Die lebensfähigen unter ihnen haben verschieden gefärbte Folgeblätter mit unterschiedlicher Anzahl und Größe der Plastiden. Gleichzeitig sind noch viele andere Merkmale stark abgeändert, auch ist der Ertrag gering, der überdies einen guten Indikator für den Grad der Vitalität darstellt. Die Ertragssenkung ist bei den einzelnen xantha-Formen verschieden stark. Bei dreien beträgt sie z. B. 43%, 27% bzw. 6% des Wurzelertrages der grünen Kontrolle.



Abb. 7. Plastidenmutante mit weißen Blatteilen und ganz weißen Blättern durch Mutation im Sproßvegetationspunkt. Daneben Samenträger derselben Pflanze mit weißen und grünen Blütriebten.

gemäß auch weiße Blütenstände, deren Kreuzung mit normal grünen Rüben in diesem Falle mütterliche, also plasmatische Vererbung des albino-Merkmals anzeigte. Solche weißen Flecke erscheinen am Rüben-



Buntblättrigkeit ( $v_1 = \text{variegated}$ ).

Mit unregelmäßig weißen Flecken. Nach anfangs normaler Wüchsigkeit mit grünen Keimblättern sinkt die Vitalität, wenn die Folgeblätter bunt werden (Abb. 6). Doch viele Pflanzen erreichen die Blühreife und bilden bei guter Pflege Samen aus. Das Merkmal ist beträchtlich labil. Das Gen  $v_1$  liegt in der Koppelungsgruppe R-G (OWEN und RYSER, 1942).

Bunte Kotyledonen ( $v_2$ ).

Mit hellgrünen bis normal grünen Sektoren. Wahrscheinlich unabhängig von der Koppelungsgruppe R-G (STEWART).

Bunte Blätter ( $v_3$ ).

Dazu buntes Wurzelfleisch mit gelben bis normalgrünen Sektoren (ABEGG 1940).

Plastidenmutanten.

Chlorophylldefekte dieser Art kommen bei Rüben an Blättern und auch am Rübenkörper vor. Werden am Kopf Sproßvegetationspunkte getroffen, so können je nach dem Zeitpunkt der Plastidenmutation gescheckte (Abb. 7) oder ganz farblose Pflanzen entstehen, deren letztere man mit stehen gelassenen grünen Trieben ernährt (Abb. 8). Aus solchen chlorophylllosen Vegetationspunkten entwickeln sich natur-

körper verschieden häufig, nach MUNERATI (1942) schon 1 mal bei 40—50 Individuen, oder auch erst 1 mal unter 100 000 normalen Pflanzen. In der unteren Hälfte des Rübenkörpers fand SCHWANITZ (1941) in einer roten  $F_1$ -Rübe aus der Kreuzung Zuckerrübe  $\times$  gelbe Futterrübe einen hellgelben Sektor, der sich nach unten hin in eine Wurzel fortsetzte gemeinsam



Abb. 8. Zuckerrübe mit normalem und weißem Vegetationspunkt und den entsprechenden Trieben (nach MUNERATI 1942).



mit einem schmalen roten Streifen, der sich in mehreren Spiralen um die gelbgefärbte Wurzel herumlegte (Abb. 9). Genetisch erklärt SCHWANITZ diese Kreuzung so, daß aus den Eltern  $ggRr \times GGr$  50% rote Bastarde  $GgRr$  herauspalten, von denen einer im R-Faktor an dem betreffenden Sektor zur mutiert ist und damit als hellgelber Wurzelteil die Formel  $Ggrr$  erhält.  $G$  scheint hier nicht vollständig dominant zu sein, da der heterozygote Sektor gegenüber dem homozygoten gelben Elter hellgelb ist. Es ist auch denkbar, daß dieser Chlorophylldefekt durch Plastidenmutation entstanden ist.

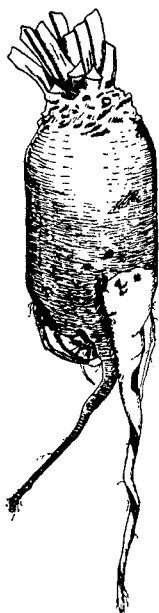


Abb. 9. Rotgefärbte  $F_1$ -Rübe der Kreuzung Kleinwanzlebener  $Z \times$  Remlinger mit gelbem Sektor (nach SCHWANITZ 1941).

Wir schließen hiermit den Überblick über die Genetik der Farbmerkmale ab, die als Markierungsgene für die Züchtung bedeutsam sind und daher auch recht zahlreich analysiert worden sind.

#### Rübenform.

Diese ist trotz weitgehender modifikatorischer Beeinflussbarkeit naturgemäß erblich bedingt, was auch die Befunde von RASMUSSEN (1932) beweisen, der aus einer ziemlich heterogenen Varietät lange und kurze Individuen ausgelesen hat, deren Nachkommenschaft sich statistisch gesichert wieder herkunftsgemäß verhielt. Die Genetik der Rübenform im einzelnen ist jedoch noch nicht endgültig geklärt. Eine erste Analyse bis zu  $F_3$  hat KAJANUS (1913) durchgeführt. In seiner Arbeitshypothese macht er für die Ausbildung der Rübenform 4 Gene verantwortlich: 2 für die Länge und 2 für die Form der unteren Partie. Ein Verlängerungsgen soll die Länge der keilförmigen, ovalen und walzenförmigen Typen bedingen, zwei solche Gene sollen eine Rübe langgestreckt wie die pfahlförmigen machen; ohne diese beiden Gene ist die Rübe kurz (rund oder plattrund). Die Form der unteren Wurzelpartie sollen 2 Verjüngungsgene bestimmen: ein Gen die zugespitzte Form der ovalen und runden Typen, zwei Gene komprimieren die Rübe stärker zu einer langen Verjüngungspartie wie bei den keil- und pfahlförmigen. Durch Fehlen der Verjüngungsgene soll die stumpfe Basis der plattrunden und walzenförmigen Typen entstehen. Dabei soll langgestreckt über länglich und dieses über kurz dominieren, ebenso lang gespitzt über kurz gespitzt und dieses über stumpf; also z. B. Pfahlform über Oliven- und Walzenform und diese über Kugel- und Halbkugelform. Aus den Versuchen selbst lassen sich bei der angewandten unzureichenden Isolierung freilich noch keine klaren Schlüsse ziehen. KAJANUS selbst bezeichnet lediglich die Dominanz der Keilform der Zuckerrübe über die ovale und Walzenform der Futterrübe als einziges klares Ergebnis. Auch STEHLIK (1933) und OLAH (1950) stellen bei ihren Kreuzungen zwischen Zuckerrübe  $\times$  verschiedenen Futterrübensorten Dominanz der Zuckerrübenform fest. Bei Kreuzungen mit *Beta maritima* ist die Wurzelform nach SCHNEIDER (1939) „vorwiegend glatt, zum Teil mit meist waagerechten Seitenwurzeln, Hauptwurzel manchmal mehr zylindrisch“. SCHLÖSSER (1949)

fand bei Kreuzungen von Zuckerrüben (Typ E)  $\times$  Futterrüben (Peragis rote Walze) eine Rübenform mit dem Gesamthabitus einer Futterrübe — etwa der massigen Barres —, deren Pfahlwurzel aber zuckerrübenähnlich ist (Abb. 10a). Auf der tetraploiden Stufe sind die Wurzelformen reziprok verschieden. Im  $4n$  Zucker-Plasmon ( $4n Zu \times 4n Fu$ ) besitzt der Rübenkörper im ganzen Zuckerrübencharakter trotz der walzenförmigen Gestalt im knappen oberen Drittel, während er im  $4n$ -Futter-Plasmon ( $4n Fu \times 4n Zu$ ) in vielen Merkmalen einen klaren Futterrübencharakter aufweist (Abb. 10b). Die Rübenform hat sich hier stark nach der mütterlichen Seite hin verschoben. Dieselbe Tendenz wird auch bei triploiden Rüben sichtbar, vor allem in der Kreuzung  $4n Fu \times 2n Zu$ , bei der sich die in doppelter Zahl vorhandenen  $Fu$ -Gene im eigenen Plasma besser als im fremden realisieren (Abb. 11a, 2. Rübe von rechts). Umgekehrt macht sich in der Kreuzung  $4n Zu \times 2n Fu$  der Einfluß beider Zuckerrübengenome, und besonders im eigenen  $4n Zu$ -Plasmon, bemerkbar (Abb. 11b, 2. Rübe von links). Die den Massenwuchs fördernden Futterrübengenome vermögen sich also im eigenen Futterrübenplasma stärker durchzusetzen als im Zuckerrübenplasma. An der Gestaltung der Rübenform wirken also Genom und Plasmon mit.

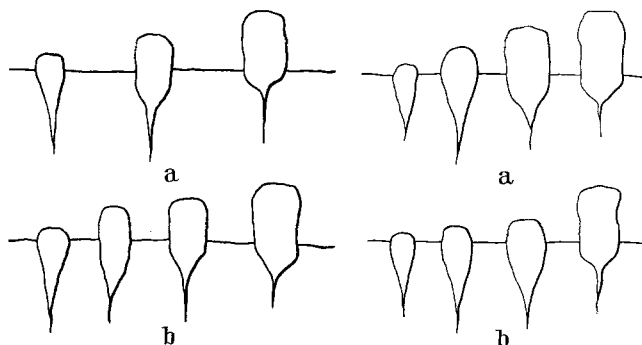


Abb. 10. a Diploide und b tetraploide reziproke Kreuzungen von Zucker- und Futterrüben. Jeweils links Zucker-, rechts Futterrübeneltern, dazwischen die bei a gleichen und bei b verschiedenen Bastarde (nach SCHLÖSSER 1949).

Abb. 11. Rübenkörper der möglichen Triploiden aus der Kombination von  $2n$ - und  $4n$ -Zuckerrüben im Vergleich mit den Elternformen. (Links oben  $2n$ -Zu, rechts oben  $4n$ -Fu, links unten  $4n$ -Zu, rechts unten  $2n$ -Fu, jeweils dazwischen die entsprechenden  $3n$ -Bastarde halbschematisch (nach SCHLÖSSER 1949).

#### Wuchshöhe.

Dieses züchterisch sehr wichtige Merkmal ist genetisch bisher so gut wie gar nicht untersucht worden. Lediglich SCHLÖSSER weist darauf hin, daß die  $2n$  und  $4n$  Bastarde aus den Kreuzungen Zuckerrübe  $\times$  Futterrübe rote Walze eine intermediäre Wuchshöhe haben (Abb. 10).

#### Blattgestalt.

Die Gestalt der voll entfalteten  $F_1$ -Blätter aus der Kreuzung  $2n$  Zucker-  $\times$   $2n$  Futterrübe ist bei SCHLÖSSERS Versuchen Futterrübenähnlich: grob, dickstielig mit breiter Spreite, stumpfer Spitze und glatter glänzender Oberfläche, deren Farbe in ein graues Olivgrün wie bei vielen Futterrüben hinüberspielt gegenüber dem leuchtenden Dunkelgrün gut ernährter Zuckerrüben. Das junge, sich eben erst entfaltende Blatt dagegen ist sehr viel schmäler und spitzer als das entsprechende Blatt des Futterrüben-Elters und damit viel zuckerrübenähnlicher als das reife Blatt. Beim jüngeren Blatt dominiert danach in beiden Kreuzungs-

richtungen der Zuckerrübenart, beim ausgewachsenen Blatt der Futterrübenart. Es liegt hier also ein Dominanzwechsel vor. Kreuzungen zwischen *Beta maritima* und der Kleinwanzlebener Zuckerrübe (SCHNEIDER 1939), die durch Zusammenpflanzen beider Typen entstanden sind, geben ebenfalls gewisse Hinweise auf den Erbgang des Blattes. Die Blattform (klein  $\times$  groß) ist in der  $F_1$  mittelgroß bis klein, die Blattstellung (waagrecht  $\times$  aufrecht) wird als „fast waagrecht bis halbhoch, auch hohe Typen“ angegeben, und die Blattfarbe (mattgrün  $\times$  reingrün) zeigt verschiedene Töne: grün, mattgrün, rötlich, deutlich rot (Herbstfärbung). MUNERATI (1932b) betont bei seinen entsprechenden Kreuzungen die starke Entwicklung und Wüchsigkeit des Blattapparates in der ersten Nachkommenschaft. Die Kreuzungen beider Autoren dienten züchterischen Zwecken und sind daher genetisch nicht voll ausgewertet worden.

Wegerichartige Blattaderung (pl = plantain).

Die Adern sind nicht in der gewöhnlichen Form verzweigt, sondern verlaufen halbparallel (Abb. 12c, d). Die Seitenadern treten hervor und liegen an der Basis des Blattstieles mehr oder weniger frei und erinnern an die Aderung von *Plantago major*. Das rezessive Gen scheint sich beträchtlich labil zu manifestieren (ABEGG 1936, ZALENSKIJ, sowie SAVITZKY 1940).

Reduzierte Blätter (re = reduced).

Die am Ende der vegetativen Phase ausgebildeten Blätter sind im Gegensatz zu den bei Vegetationsbeginn normal breit angelegten Lamina in ihrem Umfang sehr reduziert und fast lanzettförmig. Die Heterozygoten sind von normalen Pflanzen nicht zu unterscheiden und spalten monogen. Der Zuckergehalt ist um etwa 10% gesenkt, und das Wurzelgewicht ist ebenfalls stark herabgesetzt und hat einen Ertragsrückgang von 20% zur Folge. Gleichzeitig beeinflusst das Genre noch eine Anzahl weiterer Pflanzenmerkmale. (SAVITZKY 1934a, 1940).

Gekräuselte Blätter (cr = crinkled).

Pflanzenhöhe reduziert. In der Koppelungsgruppe R-G (STEWART).

Welke Blätter (f = flaccid).

Die Wüchsigkeit der Pflanzen ist außerdem deutlich gemindert. Wahrscheinlich nicht in der Koppelungsgruppe G-R (STEWART).

Zwergpflanzen (n = nana).

Mit dicken lederartigen Blättern (STEWART).

Kleine Pflanzen (m = miniature).

Letal. Wahrscheinlich unabhängig von der Koppelungsgruppe R-G (ABEGG 1940).

#### Gefäßbündel.

Eine genetische Analyse der Anzahl der Kambiumringe hat OLAH (1950) bei Zucker-(11,4) und Futterrüben (6,6) durchgeführt und in der  $F_1$  intermediäres Verhalten (8,6) festgestellt. Allgemeinere Hinweise über die Erblichkeit dieses Merkmals gibt SCHNEIDER (1939), der an Querschnitten von Zuckerrüben typische Strukturunterschiede „mit fast völliger Vererbung“ gefunden hat. Auch ARTSCHWAGER (1953) konnte in acht streng ingezüchteten Zuckerrübenlinien die Konstanz folgender Merkmale — je nach ihrem Ausprägungsgrad — nachweisen:

Kambiumzonen: sichtbar, ausgeprägt, sehr ausgeprägt.

Weite der Gefäßringe: breit, schmal, variabel.

Breite des interzonalen Parenchyms: breit, schmal, Bänder der inneren Ringe deutlich breiter.

Lediglich die Größe des Zentralmarks und des ersten Ringes zeigt starke Variabilität, wobei unentschieden ist, ob diese modifikatorisch oder genetisch bedingt ist.

Die Zuckerspeicherung in den einzelnen Geweben des Rübenkörpers kann verschieden sein und läßt sich genetisch verfolgen (Tab. 3).

Tabelle 3. Wechselbeziehung zwischen dem allgemeinen mittleren Zuckergehalt der Wurzel und dem Zuckergehalt einzelner Wurzelgewebe bei Hybriden und den Elternformen (nach SAVITZKY und OKANENKO 1938).

	Futter- rübe Ecken- dorf	Zucker- rübe	$F_1$ -Gen.	Salat- rübe	Mangold	$F_1$ -Gen.
Ganze Rübe	6,3	17,1	9,0	6,5	6,5	12,0
Parenchym d. inneren Zone	4,1	16,1	8,1	5,6	6,5	11,7
Gefäßbündel d. inneren Zonen	8,1	18,6	10,3	5,5	5,8	13,3

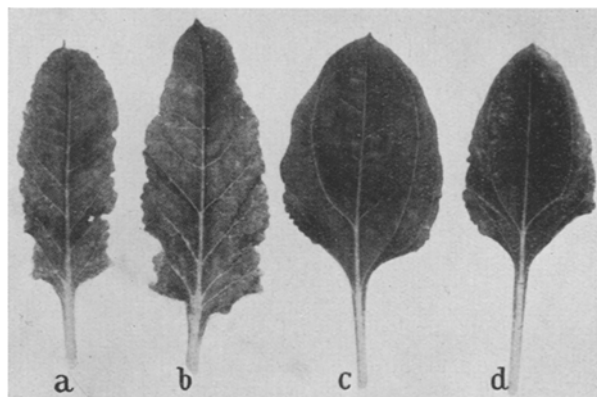


Abb. 12. Zwei Blätter (a, b) mit normaler gefiederter Aderung (Pl) und zwei Blätter (c, d) mit halbparalleler Aderung (pl) des plantain-Rübenstyps (nach ABEGG 1936).

Besonders ausgeprägt ist diese verschieden starke Zuckerspeicherung bei der Futterrübe, schwächer dagegen bei der Zuckerrübe. Die  $F_1$ -Werte liegen in jeder der beiden Zonen unter dem elterlichen Mittel. Ganz anders verhält sich die Kreuzung zwischen Salatrübe  $\times$  Mangold, bei der die Zuckerablagerung zwar fast überall gleich ist, während die  $F_1$  doppelt so viel Zucker wie die Eltern enthält. Es liegt hier ein eindrucksvolles Beispiel von additiver Polygenie vor.

#### Spaltöffnungen.

Die Anzahl der Stomata scheint nach der Untersuchung von VISSER (1951) erblich beeinflusst zu sein, da die Kleinwanzlebener Sorte E in vierjährigem Durchschnitt unter verschiedenen Bodenbedingungen bei 5 Varietäten auf den Keim- und ausgewachsenen Blättern die meisten Spaltöffnungen je  $\text{mm}^2$  besitzt:

Klein Wanzleben E	52—252 = 200
Svalöf	47—205 = 158
Kühn	39—185 = 146
Hilleshoeg R	30—166 = 136
Hilleshoeg neu	44—163 = 119

Die Modifikationsbreite ist zwar bei allen Sorten groß, aber dennoch zwischen einzelnen Sorten deutlich verschieden.



## Physiologische Eigenschaften.

### Keimung.

SMITH (1952) fand in einer großen Anzahl von Varietäten vier bei niedriger Temperatur keimende Rüben: zwei selbststerile Handelssorten und zwei selbstfertile, curly-top-resistente Inzuchtlinien, die bei 24° C mit 85% gleich gut und kräftig keimen. Bei niedriger Temperatur dagegen zeigen sich deutliche Unterschiede. So beginnt bei etwa 2° C die eine Inzuchtlinie nach 18 Tagen aufzugehen und hat nach 46 Tagen zu 86% gekeimt und zeigt dann gute Wüchsigkeit, während die zweite Inzuchtlinie langsam und schlecht keimt (Beginn nach 46 Tagen, nach 60 Tagen 62% Keimlinge). Die beiden anderen selbststerilen Linien haben zwar einen frühzeitigen Keimbeginn, aber langsameren Keimverlauf, der nach 54 Tagen bei der vitaleren Linie 100% und bei der schwächeren 88% erreicht. Selektionen aus den beiden Inzuchtlinien ergeben nach Beutelung und offenem Abblühen Nachkommen, deren Keimprozent den elterlichen Werten im ganzen entsprechen. SMITH schließt daraus auf Erbllichkeit der Eigenschaften Keimfähigkeit und



Abb. 13. Aufspaltungen in ein- und zweijährige Rüben in der Rückkreuzungsnachkommenschaft 2311 (rbR × Brb). Die vegetative Pflanze a trägt das plantain-Merkmal (nach ABEGG 1936).

Sämlingsvitalität bei niedriger Temperatur. Auch WOOD (1952) stellte bei 16 Varietäten der Zuckerrübe große Unterschiede in der Keimfähigkeit bei niedriger Temperatur (2° — 4° C) fest, die sich zwischen 14,5% und 62,1% belaufen und deren Keimprozent bei zwei Stämmen in Nachkommenschaftsprüfungen erheblich zugenommen haben, von 35,8% auf 55,1% und von 29,9% auf 69%. WOOD hält daher die Keimfähigkeit der Rübensamen bei niedriger Temperatur ebenfalls für wahrscheinlich erblich. Auch JOHNSON (1951) besitzt mehrere selektionierte Stämme mit guter Keimfähigkeit bei niedriger Temperatur. Unabhängig davon ist die

### Kälteresistenz,

für die WOOD bei 80 verschiedenen Stämmen sehr unterschiedlich große Resistenz nach 2½ stündiger Behandlung bei — 6° bis — 8° C festgestellt hat und in ersten Nachkommenschaftsprüfungen von Auslesen im Keimlingsstadium Erbllichkeit wahrscheinlich machen kann.

### Schoßcharakter (B, B').

Die genetische Bedingtheit der Aufschußneigung geht aus allen Untersuchungen über diese Eigen-

schaft eindeutig hervor. Über den Erbgang im einzelnen waren die Ansichten jedoch zunächst geteilt. DUDOK VAN HEEL (1927) konnte an Hand seiner durch Geschwisterbefruchtung durchgeführten Inzucht Formen isolieren, die teils mehr, teils weniger Schosser als die Ausgangsindividuen haben oder auch gleich viele. Bastardierungen zwischen Individualauslesen mit sehr wenig und mit vielen Schossern ergaben schosserarme Nachkommenschaften, und aus Kreuzungen zwischen zwei schosserreichen Individualauslesen ging wieder eine schosserreiche F<sub>1</sub> hervor. Der Schluß des Autors auf Rezessivität der Schoßanlage vermag jedoch wegen versuchsmethodischer Unzulänglichkeiten nicht zu überzeugen. Auch SCHNEIDER (1935, 1939) hält nach seinen züchterischen Erfahrungen Rezessivität der Schoßanlage — freilich in polyfaktorierter Form — für wahrscheinlich, da aus selektierten schoßfesten Linien immer wieder Schosser herauspalten und die Schoßfestigkeit nur langsam im Laufe mehrerer Generationen und dann auch nicht vollständig erreicht werden kann. VILMORIN (1923) fand bei verschiedenen Stämmen Unterschiede im Schossen, ohne jedoch aus seinen Kreuzungen einen klaren Erbgang ableiten zu können. Auch BATESON (s. HALL 1928) gelingt das nicht mit Auslesen und Vergleich der einzelnen Nachkommenschaften, da er hinsichtlich der Schoßreaktion kein einheitliches Ausgangsmaterial an Zuckerrüben, Mangold und Salatrüben verwendet und keine Kreuzungen durchgeführt hat. Seine Vermutung, daß sich das Schossen polyfaktoriell vererbt, ist daher nicht gestützt.

Demgegenüber hat RIMPAU schon 1876—1880 bei Bastardierungen zwischen der zweijährigen Zuckerrübe und der einjährigen Wildrübe *B. patula* Dominanz der Einjährigkeit festgestellt. Den ersten klaren Fortschritt in der Genetik des Schossens bringt dann MUNERATI (1932a), der mit seinen Kreuzungen zwischen einheitlich ein- und zweijährigen Zuckerrüben die monogen bedingte Dominanz der Einjährigkeit nachweist, wobei die F<sub>1</sub>-Bastarde freilich etwas später als die einjährigen Eltern blühen. Dieses Ergebnis hat ABEGG (1936) in seinen umfangreichen Untersuchungen mit selbststerilen, durch Farb- und Blattaerfaktoren (pl) markierten Zuckerrübenstämmen vollauf bestätigt (Abb. 13). Er findet bei den Samenträgern gegenüber dem einjährigen Elter ebenfalls verlangsamte Blühreife bei gleichem Schoßbeginn und geringere Höhe. ABEGG vermutet, daß Modifikatoren diese unvollständige Dominanz bewirken. Der Schoßfaktor B (= Bolter) ist mit dem Farbfaktor für Rot (R) gekoppelt bei einem Austauschwert von 15,5%. Es ergibt sich damit die Koppelungsgruppe G-R-B. Der Autor nimmt an, daß der gleiche Schoßfaktor, der bei seinen drei verwendeten, verschiedenen Varietäten nachgewiesen ist, nicht nur allgemein bei den Handelssorten der Zuckerrübe vorkommt, sondern auch bei der Salatrübe, dem Mangold und *Beta maritima*. Er dürfte wegen der leichten Kreuzbarkeit dieser Typen miteinander durch Parallelvariation entstanden sein.

Einen zweiten Schoßfaktor B', der dem eben beschriebenen B offenbar allel ist, haben OWEN, CARNER und STOUT (1940) analysiert. B'-Pflanzen sind gegenüber den einjährigen B-Rüben unter Feldbedingungen zwar zweijährig, schossen dagegen ebenso leicht wie MUNERATIS B-Rüben, wenn sie bei Langtagbedingungen und warmen Sommertemperaturen vor-

her eine kurze Zeit niedrigeren Temperaturen ausgesetzt gewesen sind. So wurde z. B. während der Aufzucht der Rüben im Gewächshaus von September bis Mai die Temperatur im März und April auf 11° C und 14° C erniedrigt, während sie sonst zwischen 16° und 18° C lag. Die leichtere Schoßneigung des *B'*-Faktors gegenüber schoßfesten *bb* Rüben ist an Aufspaltungen der  $F_1$ -Rückkreuzung und der  $F_1$ -Generation nachgewiesen und ebenso das schwächere Schossen von *B'* im Vergleich zur strengen Einjährigkeit von *MUNERATI B*-Rüben. Die Kreuzungen sind mit einem zweijährigen pollen sterilen Stamm *RRbb* und einem zweijährigen curly-top-resistenten und selbststerilen Stamm *rrbb* durchgeführt worden. Der gleichzeitig selbstfertile Träger des *B'*-Faktors hat nachweislich die Formel *rr B'b*. Der Faktor *B'* ist naturgemäß ebenso wie sein Allel *B* mit *R* gekoppelt; beide Gene haben einen Austauschwert von 17,6%, der mit dem für *RB* gefundenen von 15,5% gut übereinstimmt.

Auch *McFARLANE*, *PRICE* und *OWEN* (1948) haben durch Selektion, Kreuzung bzw. Selbstung und erneute Selektion hoch schoßresistente Zuckerrübenstämmen gewonnen, von denen zwei im Jahre 1946 1,9% und 5,3% Schosser hatten und ein Inzuchtstamm sogar nur 0,5%. Aus dem Kreuzungsverhalten — eine genetische Analyse ist freilich nicht durchgeführt worden — schließen die Verfasser ebenfalls auf rezessiven Erbgang für die Schoßresistenz.

Nach den vorliegenden Untersuchungen sind diejenigen von *MUNERATI* und *ABEGG* am beweiskräftigsten im Sinne einer Dominanz der Schosserneigung. Wenn nun trotz der intensiv durchgeführten Auslese auf Schoßfestigkeit auf den Rübenfeldern immer wieder mehr oder minder viele Schosser auftreten, so sind dabei sicher verschiedene, uns bisher in ihren Einzelheiten noch kaum bekannte Ursachen mit im Spiele. Vom genetischen Standpunkt aus könnte man an Rückmutationen des rezessiven Gens für Schoßfestigkeit in den dominanten, schoßauslösenden Zustand denken; denn dieses rezessive Gen scheint im ganzen recht labil zu sein. Es wäre sogar möglich, daß es nicht nur in die dominante Form zurückmutieren, sondern sich als rezessives Allel gelegentlich auch umgekehrt zu einem Zustand stabilisieren kann, der zunächst Kälteunempfindlichkeit bewirkt, so daß die im Spätsommer gedrillten Rüben, die sogenannten Winterrüben, im nächsten Frühjahr vegetativ bleiben. In einigen wenigen Fällen kann man solche Rüben, die dann erst im dritten Jahr schossen, bekanntlich selektionieren. (*SCHNEIDER* 1935).

Die Genetik des Schossens stellt noch ein weites offenes Feld für Untersuchungen dar, von denen in exakter Form praktisch erst die drei Arbeiten von *MUNERATI*, *ABEGG*, sowie von *OWEN*, *CARSNER* und *STOUT* vorliegen. Der späte Beginn solcher Arbeiten wird durch den komplexen Charakter dieses Problems verständlich, beeinflussen doch — um nur zwei entscheidende Faktoren zu nennen — Temperatur und Licht das Schossen bekanntlich außerordentlich stark (*CURTH* 1955). Die Kompliziertheit der Fragestellung wird noch dadurch erhöht, daß der Jarowisationserfolg in den einzelnen Entwicklungsstadien der Rübe vom Samen bis zum reifen Steckling sehr verschieden ist und darüber hinaus in jedem dieser Stadien selbst wiederum variieren kann, wie z. B. die Schoßergebnisse bei jarowisierten Samen verschiedener Stämme in

Gewächshausprüfungen zeigen (nach *OWEN*, *CARSNER* und *STOUT*, 1940):

Stamm	Schoßprozente	
	nicht vernalisiert	vernalisiert
2168 . . . . .	0	0
4919 . . . . .	0	0
U. S. 12 (4900) . . . . .	2,8	14,3
3401 . . . . .	0	36,1
U. S. I (9153) . . . . .	7,5	—
<i>MUNERATI O</i> (2240) . . . . .	100,0	—

Bei den beiden ersten Nummern 2168 und 4919 wirkt die Jarowisation der Samen überhaupt nicht schoßauslösend — das Gen für Schoßfestigkeit ist hier also sehr stabil —, bei den beiden folgenden Varietäten dagegen äußert sich die Schoßreaktion mit 14,3% und 36,1% Schossern verschieden stark. Hier sind anscheinend zwei andere, verschieden labile Gene im Spiele. Offenbar wird also bereits das Schoßvermögen des Samens auf einen Kälteschock hin durch verschiedene stabile Gene gesteuert, vielleicht in Form multipler Allele wie bei den Schoßfaktoren *B* und *B'*. Es läßt sich an diesem einen Beispiel schon ahnen, wie verwickelt im ganzen die genphysiologische Kette der Schoßreaktionen in Zusammenhang mit den mannigfachen Umwelteinflüssen sein wird.

Abschließend sei die, wenn auch nicht rein genetische, Arbeit von *RASMUSSEN* noch einmal erwähnt, der eine Korrelation zwischen Rübenlänge und Aufschußneigung gefunden hat. Er hatte — wie schon besprochen — aus einer recht mischerbigen Varietät kurze und lange Rüben ausgelesen, deren Nachkommen wieder den Eltern gleichen. Auffallend ist nun, daß die langen Rüben ( $n = 228$ ) 11,4% Schosser enthalten, die kurzen Rüben ( $n = 168$ ) dagegen praktisch gar nicht (0,6%) geschoßt waren.

#### Selbstfertilität (*S<sup>f</sup>*).

Über das Häufigkeitsverhältnis von selbststerilen und selbstfertilen Rüben liegt eine reichhaltige Literatur vor, die *SCHWANITZ* (1940) zusammengestellt hat mit dem Ergebnis, daß es alle Übergänge zwischen beiden Extremen gibt und daß normalerweise die meisten Rüben vorwiegend selbststeril sind. Voll selbstfertile Typen treten sehr selten auf und sind umweltstabil im Gegensatz zu den recht umweltlabilen mittleren Graden der Selbstfertilität, wobei die Umweltabhängigkeit mit steigender Selbstfertilität abnimmt und umgekehrt mit abnehmender Selbstfertilität zunimmt. Gewisse Hinweise auf den Erbgang dieser Eigenschaft geben Kreuzungen zwischen einer völlig selbstfertilen *Beta maritima* und selbststerilen Futterrüben der Sorten *Kirsches Ideal*, *Eckendorfer Gelbe* und *Knedener gelbe Walze*, die — durch starken Ausfall geschwächt — zusammen in 117 selbstfertile : 6 selbststerile spalteten.

Die Einzelwerte sind 78 : 5 (*K. Ideal* × *B. maritima*), 29 : 1 (*Eck. Gelbe* × *B. maritima*) und 10 : 0 (*Kn. gelbe Walze* × *B. maritima*).

*SCHWANITZ* vermutet daraufhin dominant-dihybriden Erbgang für die Selbstfertilität. Auch *GRINKO* (1929) schließt auf Dominanz dieser Eigenschaft. *OWEN* (1942) fand mehrere selbstfertile Rüben, von denen er eine, in einem selbststerilen Klon offenbar durch Mutation entstandene, untersucht hat. Sie ist hochgradig selbstfertil und ihre Nachkommenschaft

ebenfalls, was in der Einheitlichkeit ihres besonderen Blatttyps und der curly-top-Resistenz zum Ausdruck kommt (Abb. 14). Der Faktor für Selbstfertilität wird als  $S^f$  bezeichnet und ist ein Allel der hypothetischen Sterilitätsgruppen  $S^a$  und  $S^b$  oder  $S^x$ , die

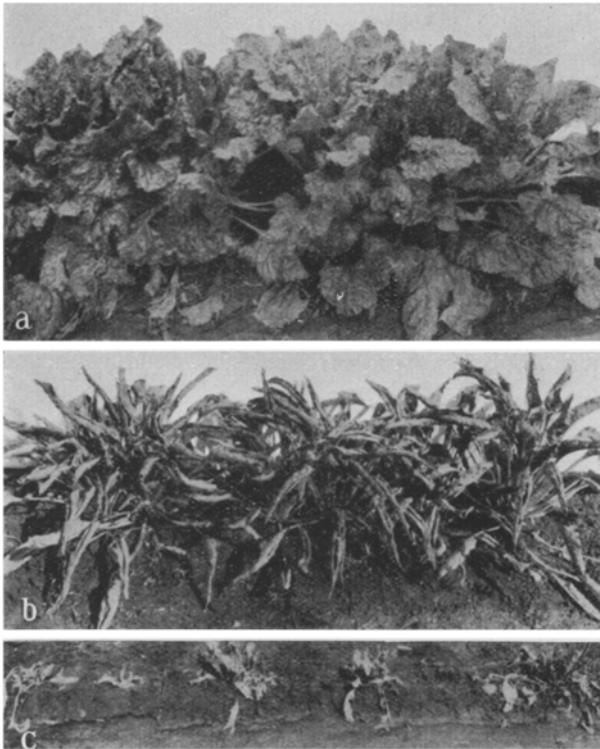


Abb. 14. a Ausgangsstamm von Rüben, aus dem b als selbstfertile, curly-top resistente Mutante mit eingerollten Blättern ausgelesen ist. c curly-top anfällige Varietät (nach OWEN 1942).

noch nicht identifiziert werden konnten. Heterozygote  $S^fS^a$ -Pflanzen erzeugen bei Selbstung erwartungsgemäß nur selbstfertile Nachkommen ( $S^fS^f$  und  $S^fS^a$ ), da der  $S^aS^a$  Genotyp wegen der Sterilität des  $S^a$  Pollens nicht wieder auftritt. Der Erbgang der Selbstfertilität ist hier also dominant monogen und wegen seiner einfachen Handhabung züchterisch von hohem Interesse, da er die Gewinnung von Inzuchtlinien für die Heterosiszüchtung vereinfacht. Eine Koppelung zwischen dem Fertilitätsfaktor  $S^f$  und dem Faktor R für rotes Hypokotyl besteht nicht.

Aus den Untersuchungen von SCHWANITZ und OWEN geht also übereinstimmend die Dominanz der Selbstfertilität hervor, und die von OWEN nachgewiesene Monogenie ist gut gesichert.

#### Selbststerilität (SZ).

Gegenüber dem einfachen Erbgang der Selbstfertilität ist der der Selbststerilität komplexer Natur. OWEN (1942) nimmt zu seiner Erklärung entsprechend LAWRENCE' Theorie der doppelten Faktoren (1930) eine doppelte Serie aller Sterilitätsfaktoren an, die mit S und Z bezeichnet werden und in ihrer Wirkung identisch sind, aber in verschiedenen Chromosomen liegen. Das Duplikat von  $S^1$  wird demnach mit  $Z^1$  bezeichnet, und  $S^1$  bis  $S^n$  ebenso wie  $Z^1$  bis  $Z^n$  stellen zwei Serien multipler Allele dar. Danach bedingt ein einzelner S oder Z-Faktor im Pollen, der im Narbengewebe fehlt, Fertilität bzw. Sterilität bei gleichzeitigem Vorhandensein im Stempel. So ist z. B. ein

$S^1Z^3$  oder  $S^3Z^3$  Pollen in einem  $S^1S^1Z^1Z^2$ -Gynaeceum fruchtbar, während der  $S^1Z^3$  oder  $S^2Z^3$  Pollen auf der Narbe einer  $S^1S^2Z^3Z^4$  Mutter nicht wächst. Wohl aber ist die reziproke Kreuzung mit  $S^1Z^3$ ,  $S^1Z^4$ ,  $S^2Z^3$  und  $S^2Z^4$  Pollen fertil, da von diesen 4 Pollensorten die eine Hälfte ( $S^1Z^4$  und  $S^2Z^4$ ) im  $S^1S^2Z^3Z^3$  Griffel fruchtbar ist, die andere Hälfte ( $S^1Z^3$  und  $S^2Z^3$ ) dagegen nicht wachsen kann. Mit dieser Vorstellung, die der an anderen selbststerilen Objekten entwickelten grundsätzlich entspricht (STRAUB 1948), lassen sich die meisten Versuchsergebnisse OWENS erklären; die wenigen Abweichungen von der Erwartung lassen eine befriedigende Deutung noch offen.

#### Pollensterilität ( $Sxz$ ).

Ein Spezialfall der allgemeinen Sterilität ist die Pollensterilität, die bei *Beta* verschieden häufig auftritt und von OWEN (1945) analysiert worden ist. Sie kann entweder genomatisch oder plasmatisch + genomatisch vererbt werden. Rüben mit plasmatischer Vererbung, wie wir diesen zweiten Typ kurz nennen wollen, sind in USA erstmalig in curly-top-resistenten Zuckerrüben-Varietäten bis zu 6% und häufiger ge-

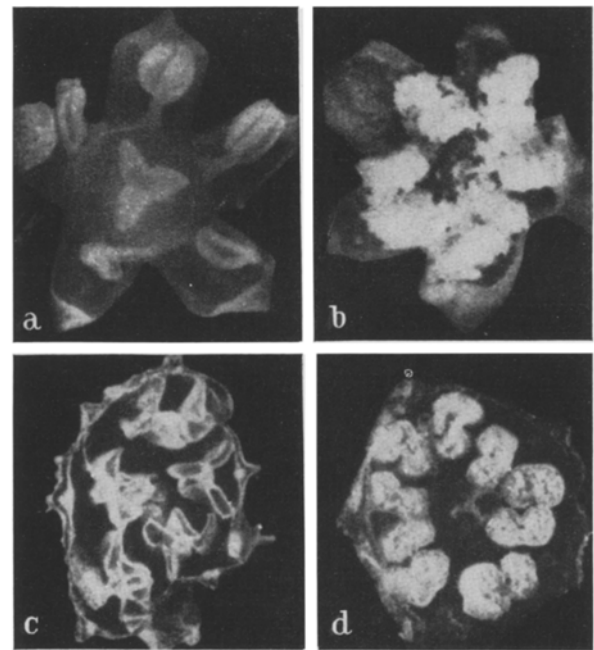


Abb. 15. Oben: Zuckerrüben-Blüten. a pollensteril; 12 x. b normal, unmittelbar nach dem Stäuben; 12 x. c Querschnitt durch eine pollensterile Blüte im Knospens Stadium; 21 x. d Querschnitt durch eine normale Blüte im Knospens Stadium; 21 x. Unten: Feld mit weißen pollensterilen und normalen Zuckerrüben (nach OWEN 1945).

funden worden. Im ganzen manifestiert sich diese Pollensterilität in zweierlei Form: als voll pollensterile und als halb pollensterile ( $1/2 \sigma$ ) Typen. Das Plasma der pollensterilen Pflanzen erhält das Symbol S, das

der normalen Zwitter die Bezeichnung N. Diese plasmatisch bedingte Pollensterilität kann nun annahmeweise durch 2 Kerngene X und Z variiert werden, so daß eine pollensterile Rübe die Konstitution Sxxxzz hat. Die halb pollensterilen Pflanzen treten in zweierlei Formen auf, die als ein- und zweifach Heterozygote mit SXxzz (oder SxxZz) und SXxZz bezeichnet werden. Es wird zwar ein Unterschied zwischen der Wirkung von X und Z vermutet, ohne daß aber bisher darüber im einzelnen Klarheit besteht, so daß Rüben der Konstitution SXxzz und SxxZz als ununterscheidbar angesehen werden.

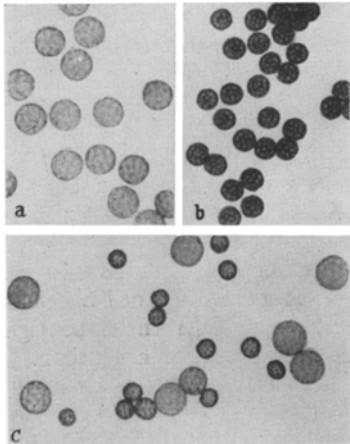


Abb. 16. Zuckerrüben-Pollen: a normal; b Pollen von halb pollensterilen Rüben Typ 1 mit kleinen und leeren Pollenkörnern; c Pollen von halb pollensterilen Rüben Typ 2 mit normalen vollen und kleinen leeren Pollenkörnern. 460 × (nach OWEN 1945).

Die vollständig pollensterilen Rüben (Sxxxzz) haben weiße leere Antheren (Abb. 15a, c), da die zwar noch normal ausgebildeten Mikrosporen sich nicht weiter entwickeln.

Die halb pollensterilen Rüben vom Typ 1 (SXxzz oder SxxZz) bilden gelbe Antheren aus, die aber gewöhnlich geschlossen bleiben oder, wenn sie platzen, ihren Pollen nicht ausstreuen, der klein und nicht lebensfähig ist (Abb. 16b). Ungünstige Umweltbedingungen beeinflussen die Antheren stark, die dann hellgelb und leer werden können oder auch weiß und leer, so daß sie von vollständig pollensterilen Blüten nicht zu unterscheiden sind. Umgekehrt können unter ausnahmsweise günstigen Umweltbedingungen fast voll gefüllte Antheren gebildet werden, von deren Pollenkörnern einige lebensfähig sind.

Als halb pollensterile Rüben Typ 2 (SXxZz) werden arbeitshypothetisch diejenigen bezeichnet, die zuviel keimfähigen Pollen erzeugen, um zum Typ 1 gerechnet werden zu können. Manchmal sind sie sogar von normalen Zwittern nicht zu unterscheiden. Ihre Umweltempfindlichkeit ist ebenfalls sehr groß, so daß ein einziger Samenträger, auch einzelne Zweige und selbst eine Blüte sehr verschieden stark degenerierte Pollenkörner besitzen können.

Doch im ganzen ist die plasmatisch vererbte Pollensterilität bei Rüben eine relativ stabile Eigenschaft. Aus umfangreichen Kreuzungen zwischen diesen drei verschieden stark pollensterilen Typen untereinander und mit normalen Zwittern ist ihre genetische Konstitution in der beschriebenen Form abgeleitet worden. In den meisten Fällen entspricht das Ergebnis der Er-

wartung. Lediglich die halb pollensterilen Rüben sind wegen ihrer großen Modifizierbarkeit nicht immer eindeutig zu klassifizieren.

Unter den zufällig gewählten Pollenspendern, normalen Zwittern, finden sich solche, die nach ihrem genetischen Verhalten ebenfalls das doppelte Genpaar für Pollensterilität xxxz besitzen müssen und daher als Nxxxz formuliert worden sind. Auch Typen anderer genetischer Konstitution, die für die weitere Klärung des Erbmechanismus wichtig sind, wurden verwertet.

Die umfangreichen Kreuzungen sind grundsätzlich nach folgendem Schema verlaufen:

1. ♂-steril × normaler Zwitter → ♂-steril  
Sxxxzz            Nxxxz            Sxxxzz
2. 1/2 ♂-steril × normaler Zwitter → 50% ♂-steril : 50% 1/2 ♂-steril  
SXxzz (Typ 1)    Nxxxz            Sxxxzz            SXxzz
3. 1/2 ♂-steril × normaler Zwitter → 75% 1/2 ♂-steril : 25% ♂-steril  
SXxZz (Typ 2)    Nxxxz            SXxZz            Sxxxzz  
SXxzz  
SxxZz
4. ♂-steril × Zwitter → 1/2 ♂-steril (Typ 1)  
Sxxxzz    SXxZz            SXxzz
5. ♂-steril × 1/2 ♂-steril → 50% 1/2 ♂-steril : 50% ♂-steril  
Sxxxzz    SXxzz (Typ 1)    SXxzz            Sxxxzz
6. ♂-steril × 1/2 ♂-steril → 75% 1/2 ♂-steril : 25% ♂-steril  
Sxxxzz    SXxZz (Typ 2)    SXxZz            Sxxxzz  
SXxzz  
SxxZz

Die Zahlenverhältnisse im einzelnen weichen wegen der variablen Manifestierung der Halbpollensterilität von der Theorie mehr oder weniger häufig ab.

BANDLOW (unveröffentlicht) fand 1953 nach zunächst erfolglosem Durchsuchen von 70 000 Samenträgern dann unter 20 000 überwinterten und geschößten Rüben 22 halb pollensterile Samenträger, darunter 3 weiße Modifikationen, deren Nachkommenschaft

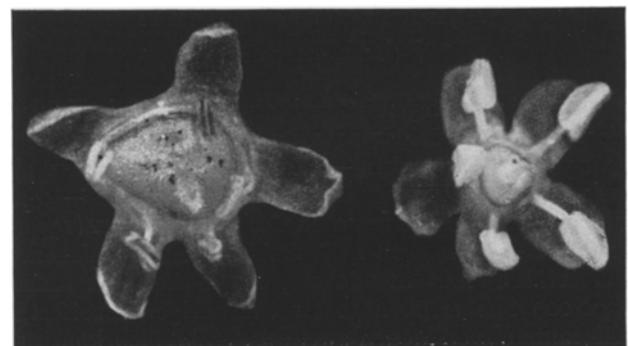


Abb. 17. Halb pollensterile Zuckerrübenblüten. Links gelbe geschlossene, alte Antheren. Rechts Modifikation mit weißen leeren Antheren.

(1954) den von OWEN beschriebenen Blütentypen entspricht. Auch hier handelt es sich um plasmatisch vererbte Sterilität (Abb. 17). Die große Anzahl der halb pollensterilen Rüben in dem verhältnismäßig kleinen Quartier erklärt sich sicher mit der Annahme, daß das Saatgut einer vorjährigen halb pollensterilen Rübe auf dem betreffenden Feldstück mitausgesät worden ist.

Außer der plasmatisch bedingten Pollensterilität fand OWEN (1952) in vier sehr verschiedenen Varietäten auch genisch vererbte Pollendegeneration mit rezessivem Erbgang ( $a_1$ ), die zu der eben besprochenen zytoplasmatischen Pollensterilität keine Beziehungen hat und daher von den Faktoren  $x$  und  $z$  unabhängig übertragen wird. Ein weiteres Gen ( $a_2$ ) für Pollendegeneration wurde in englischem Material gefunden. Eine Koppelung des Gens  $a_1$  mit den Farbfaktoren  $R$  und  $Tr$  sowie dem Monogerm-Merkmal  $m$  besteht nicht, doch scheint der Faktor  $A_1$  eine große Mutabilität zu besitzen; denn das Allel  $a_1$  tritt etwa 1 mal unter einigen hundert Pflanzen auf und wird auch durch Röntgenbestrahlung oft induziert, wozu es in einer Serie bis zu 21% gefunden worden ist.

#### Einzelfrüchtigkeit (m)

kommt normalerweise bei einigen Wildarten vor (*B. lomatogona*, *procumbens*, *patellaris*, *Webbiana*, *nana*), während unsere Kulturrüben als Nachkommen der geknäuelten *maritima* ebenfalls geknäuelte sind. Man

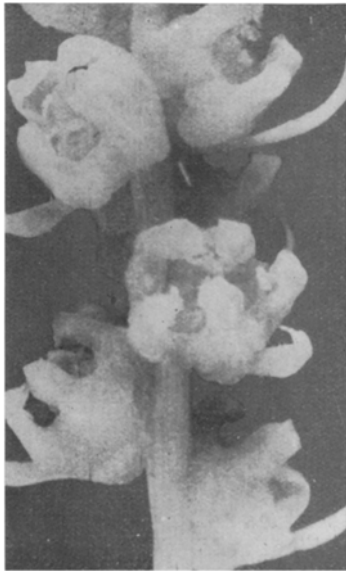


Abb. 18. Ein Zweig der monogermen Rasse S.L. 101 mit reifen Früchten (nach SAVITZKY 1950).

ist daher seit längerer Zeit bestrebt, auch die Kulturformen einzelfrüchtig zu machen, sei es durch Kreuzung mit Wildformen — *B. lomatogona* ist bisher als wichtigster Kreuzungselter verwendet worden — oder auf dem Wege über Mutanten. So fand SAVITZKY (1950a, 1952) bei einer großen Suchaktion in verschiedenen Varietäten nur in einer einzigen Varietät unter 300 000 Zuckerrüben 50 einzelfrüchtige selbstfertile Mutanten, von denen zwei sehr einheitlich konstant und schoßfest sind ( $m$  = monogerm) (Abb. 18). Die Hypokotylfarbe ist rot ( $R$ ). Gleichzeitig besitzen sie einen für *Beta* neuen Verzweigungstyp, bei dem in der Blattachsel nur entweder ein Seitentrieb oder eine einzelne Blüte angelegt wird, aber nicht beides gleichzeitig. Die Ausprägung des rezessiven Merkmals  $m$  kann durch Modifikatoren für Zweifrüchtigkeit, die verschiedentlich im Genotyp geknäuelter Rüben vorkommen, variiert werden, so daß die Knäuelung  $M$  in der  $F_1$  unvollständig dominant ist. Bei Kreuzungen, in denen diese Modifikatoren wirksam sind, treten

dann unter den einzelfrüchtigen Pflanzen unregelmäßig — 1 bis 70% — auch solche auf, die einige Doppelfrüchte enthalten, etwa 2—5 auf 1000 Einzel Früchte. Fehlen dagegen in den geknäuelten Kreuzungspartnern (Zucker- und Futterrüben, Rote Beete, Mangold) die Modifikatoren, so erfolgt eine reine 3 : 1 Spaltung mit konstant einzelfrüchtigen Rezessiven. Die Modifikatoren sind in einigen Fällen dominant, in anderen rezessiv. Diese Zweifrüchtigkeit ist gegenüber dem konstanten  $mm$  Merkmal hochvariabel.

In dem monogermen Typ treten gelegentlich auch verbänderte Blütenachsen mit phänotypischen Doppelfrüchten und zwei Brakteen und einzelne Blüten mit mehr als fünf Sepalen auf. Die reinen Einzel Früchte dieser Pflanzen erzeugen wieder einige Samen träger mit derselben Verbänderung und den durch sie verursachten Abnormitäten.

Die beiden einzelfrüchtigen Rassen SLC 101 und SLC 107 schossen sehr spät, was durch eine Koppelung des Gens  $m$  mit einem entsprechenden Schoßfaktor bedingt ist. Der Austauschwert beträgt 34,2% in der  $R F_1$ . Als erster hat BORDONOS (1938) rezessive einzelfrüchtige Rüben gefunden, die ebenfalls spätreif sind und bei Kreuzung mit geknäuelten frühreifen Pflanzen in der  $F_2$  als Austauschklassen einzelfrüchtige frühreife und geknäuelte spätreife Rüben ergeben.

#### Wurzelgewicht.

Die außerordentlich starke modifikatorische Beeinflussbarkeit dieser Eigenschaft macht eine klare genetische Analyse unmöglich. Man hat daher in der Frühzeit des Mendelismus eine Beteiligung von Erbfaktoren an der Ausgestaltung dieser entscheidenden Ertragskomponente teilweise sogar in Abrede gestellt, da die elterlichen Gewichtsunterschiede bei Einzelpflanzen und Familien in den Nachkommenschaften vielfach völlig verschwinden. So fand ÖTKEN (1915) bei seinen umfangreichen Untersuchungen nur selten erkennbare Erbwirkungen, und auch SCHNEIDERS (1939) extreme Gewichtsvarianten mit einem Verhältnis von 4 : 1 (607 g u. 144 g) ergaben trotz gruppenweiser Isolierung eine einheitliche Nachkommenschaft mit gleicher Streuung beider Größenklassen (462 g u. 457 g). SAVITZKYs (1935, 1940) analoge Versuche, dessen Ausgangspflanzen sogar Größenunterschiede von 5 : 1 haben (800 g u. 150 g), sich in der Nachkommenschaft aber nur um 12 g im Durchschnittsgewicht beider Gruppen unterscheiden (317 g u. 305 g), führten zu dem gleichen genetisch unauswertbaren Ergebnis. Das zeigt, wie stark die Erbwirkung in diesen Fällen von Umwelteinflüssen überdeckt wird. Außerdem wird der Ertrag als quantitative Leistungseigenschaft von mehreren, polymer oder polygen wirkenden Genen bestimmt und damit eine Aufspaltung zeigen, die der modifikatorischen Variabilität gleichen kann. Eine Auslese großer Rüben bietet daher, wie schon ÖTKEN sehr frühzeitig richtig erkannt hat, keine Sicherheit für genetisch große Formen gegenüber den gleich aussehenden Modifikationen, und je mehr Gene im Spiele sind, um so seltener treten annähernd erbreine Typen auf und um so zufallsbedingter ist ihre Selektion und bei einem glücklichen Griff die Erhaltung eines bestimmten Typs in den folgenden Jahren. SAVITZKY (1940, 1950b) schlägt daher vor, die Selektion nicht erst bei der Ernte vorzunehmen, sondern schon in der frühen

Wachstumsphase des Sommers, in der die Zuckerrüben ihre genetische Variabilität im Wurzelgewicht am deutlichsten zeigen, während sich die Gewichtsunterschiede gegen Ende der Vegetationsperiode phänotypisch abschwächen. Als Indikator wählt er nicht den Rübenkörper allein, sondern selektiert nach dem Verhältnis zwischen Blatt- und Wurzelgewicht und zwar die Pflanzen, die sich im Juli und August durch reiches Blattwachstum und frühzeitige Wurzelentwicklung auszeichnen. Nachkommenschaften von solchen zweimal ausgelesenen Pflanzengruppen haben einen höheren Ertrag als die während der Ernte geprüften Rüben ergeben.

SAVITZKY (1935) hat früher zur Klärung der genetischen Grundlagen des Wurzelgewichtes auch Kreuzungen zwischen verschiedenen Varietäten durchgeführt, so zwischen Zucker-, Futter-, roten Rüben und Mangold in verschiedenen Kombinationen. Verbindungen zwischen der gleichen Zuckermutter und verschiedenen Pollenspendern ergeben deutliche Unterschiede im Wurzelgewicht. Dieses tendiert in  $F_1$  und  $F_2$  bei roter Rübe und Mangold als Vater zu niedrigen Werten und zu hohen mit Futterrübe als Vater. Transgressionen wurden gleichzeitig in allen Kombinationen beobachtet. SAVITZKY schließt aus seinen Versuchen, daß die Futter- und roten Rüben Ertragsgene besitzen, die den Zuckerrüben fehlen, daß also keine Polymerie vorliegt, sondern unabhängige Gene die Ertragsleistung steuern und sie möglicherweise noch steigern können. Diese Untersuchungen zeigen, daß erwartungsgemäß auch der Ertrag genetisch bedingt ist, wenn auch der Genotyp durch Umwelteinflüsse bei ungeeigneten Kreuzungspartnern oft bis zur Unerkennbarkeit überlagert werden kann. Wenn auch SAVITZKY nach seinen Kreuzungen Polymerie als Vererbungsmodus glaubt ausschließen zu müssen, so dürfen wir sie nach den Erfahrungen mit anderen Objekten auch wohl bei der Rübe nicht aus dem Auge verlieren, wenn sie sich bei dieser plastischen Eigenschaft auch noch nicht hat nachweisen lassen. ZOSSIMOVITSCH (1935) bezeichnet das Wurzelgewicht der Rübe ebenfalls als eine sehr komplexe Eigenschaft.

Auf den Erbgang der den Massenwuchs fördernden Gene geben auch SCHLÖSSERS (1949) Kreuzungen zwischen Zuckerrüben (980 g) und Futterrüben (2250 g) Hinweise (s. auch S. 110), deren  $F_1$ -Gewicht mit 1870 g bzw. reziprok mit 1950 g sich mehr dem Futterrübenelter nähert. Hier macht sich bereits ein leichter plasmatischer Einfluß bemerkbar, der auch von SAVITZKY (1940) gefunden ist und dann auf der polyploiden Stufe deutlich hervortritt:  $4n$  Zuckerrübe (1040 g)  $\times$   $4n$  Futterrübe (Futterrübe (2170 g)  $\rightarrow$  1740 g und reziprok 1910 g. Die Futterrübengene vermögen sich in dem massenwüchsigen  $4n$ -Futter-Elter demnach besser durchzusetzen als in dem  $4n$ -Zuckerrübenplasma. Das gleiche gilt entsprechend für die triploiden Futter-Zuckerrübenbastarde  $4n$  Fu  $\times$   $2n$  Zu und  $2n$  Fu  $\times$   $4n$  Zu.

#### Zuckergehalt.

Die Variabilität des Zuckergehaltes ist bekanntlich viel kleiner als die des Wurzelgewichtes; nach SCHNEIDERS (1939) Zusammenstellung der Versuche von 10 Autoren beträgt der Variationskoeffizient  $v$  (= Polarisation oder Refraktometer) durchschnittlich

nur  $1/10$  des  $v$  vom Gewicht (6,5 und 66,1), so daß diese wichtige Eigenschaft genetisch auch besser faßbar ist als die Ertragsfaktoren, ohne daß wir dennoch eindeutige Analysen erwarten können. Die ersten Versuche dieser Art liegen schon weit zurück (BRIEM 1894). Sie nehmen seit der Jahrhundertwende stetig zu und sind im wesentlichen in 3 Richtungen geführt worden: als Kreuzungen zwischen a) Zuckerrüben höheren und niedrigen Zuckergehaltes, b) Zucker- und Futterrüben und c) Zuckerrüben und Mangold. Die Salatrübe ist auch als Kreuzungselter benutzt worden, desgleichen *B. maritima*.

a) Die Ergebnisse aus den Kreuzungen zwischen hoch und niedrig polarisierenden Zuckerrüben stimmen bei allen Autoren im wesentlichen überein (Tab. 4). Die  $F_1$ -Generation hat durchweg einen  $\pm$  dem Durchschnitt der elterlichen Werte entsprechenden Zuckergehalt (ANDRLIK, BARTOŠ und URBAN 1908, SAVITZKY 1932, 1936, 1940, SCHNEIDER 1939, CULBERTSON 1942, KOHLS 1950). Mehrfach wird dabei von einem intermediären Verhalten gesprochen, das selbstverständlich nicht im monohybriden Sinne verstanden werden darf und bei einer quantitativen Eigenschaft wie dem Zuckergehalt auch gar nicht zu erwarten ist. Bekanntlich entstehen durch das Zusammenwirken mehrerer Gene ebenfalls Bastardeigenschaften „intermediärer“ Art, die in diesem Fall gleichzeitig die natürliche Variabilität der Polarisation erkennen lassen. Die Kreuzungen sind häufig nur bis zur ersten Nachkommenschaftsgeneration durchgeführt worden. Am ausführlichsten ist die umfangreiche Analyse von CULBERTSON, der die Bastarde dreier Inzuchtstämme von verschiedenen hoch polarisierenden Zuckerrüben bis zur  $F_3$  mit Rückkreuzungen und Selbstungen durch verschiedene Generationen hindurch untersucht hat. Die Zuckerprozentage der  $F_1$ - und  $F_2$ -Generationen gleichen annähernd dem elterlichen Durchschnitt. Einige Nachkommen sind auch so zuckerreich wie der zuckerreiche Elter, andererseits fehlen Rüben, die den niedrigen Zuckergehalt des zuckerarmen Elters besitzen. Die Variabilität liegt bei den Selbstungsnachkommen in den Grenzen der elterlichen Inzuchtstämme. Der Verfasser glaubt daher, relativ homozygote Linien mit gewünschtem Zuckergehalt verhältnismäßig leicht erhalten zu können. Da keine Transgressionen aufgetreten sind, wird keine polymere, sondern eine heterogene Vererbungsweise mit Wechselwirkung mehrerer Gene angenommen. Vielleicht sind auch pleiotrope Wirkungen anderer, morphologische Merkmale bedingende Gene mit im Spiele, wie es PACKS (1930) Untersuchungen über Korrelationen der Zuckerprozentage mit verschiedenen Merkmalen möglich erscheinen lassen. CULBERTSON hält im ganzen die Anzahl der beteiligten Gene für ziemlich groß, aber es erscheint ihm zweifelhaft, ob genetische Faktoren vorhanden sind, die nur den Zuckergehalt beeinflussen, sondern er hält es für wahrscheinlicher, daß die physiologischen Prozesse der Pflanze genetisch kontrolliert werden und daß diese Prozesse wechselnd die Produktion und die Speicherung des Zuckers steuern. Dabei wird auch ein verschiedener Wirkungsgrad der Gene angenommen — etwa im Sinne von Haupt- und Nebengenen —, die dann ein vielfältiges Reaktionsgefüge bilden dürften. Auf das Vorhandensein mehrerer Faktoren, die direkt oder indirekt eine Steigerung des Zuckergehaltes bewirken, hat auch ÖTKEN



Tabelle 4. Vererbung des Zuckergehaltes.

P-Generation		Zucker % der P-Generation		Mittelwert der P-Gen. in Zu %	F <sub>1</sub> -Gen. Zucker %	F <sub>2</sub> -Gen. Zucker %	Autoren
Zuckerrübe × Zuckerrübe	hoch × niedrig	18.48	17.11	17.79	17.96, 17.52 <sup>1</sup>		ANDRLIK, BARTOŠ und URBAN (1908)
	62 Varietäten	17.01	14.47	15.74	etwa Mittelwert, selten höher		SAVITZKY (1932, 1936, 1940)
	E × ZZ	18.96	21.15	20.06	20.10		SCHNEIDER (1939)
	E × ZZ	18.61	21.15	19.88	19.99		"
	1 × 2 (1937)	13.28	12.30	12.79	12.55, 12.75 <sup>1</sup> R <sup>x</sup> : 13.09, 12.71 <sup>1</sup>	12.65	CULBERTSON (1942)
	1 × 2 (1938)	12.24	13.52	12.88	R <sup>xx</sup> : 13.30, 12.71	12.49	"
	1 × 4276 (1938)	12.24	8.51	10.38	R <sup>xxx</sup> : 12.31, 10.13	11.59	"
	1 × 4276 (1937)	13.28	8.51	10.89	13.09		"
	2 × 4276 (1937)	13.52	8.51	11.01	11.32, R <sup>xxxx</sup> : 12.33	10.93	"
	niedrig × hoch Standard = 1.00	0.94	1.01	0.98	0.96		KOHL (1950)
Zuckerrübe × Futterrübe	Zu × rote Mammuth	18.52	14.8	16.66	15.1		ANDRLIK, BARTOŠ u. URBAN (1910)
	Zu × klein rund weiß	20.0	10.9	15.45	13.5—16.5	10—17.5	VILMORIN (1923)
	Zu × Brennrübe	18	11.8	14.9	14.8		SAVITZKY (1940)
	Zu × lange rosa	18	10.2	14.1	13.5		"
	Zu × Vauriac	18	7.2	12.6	13.1		"
	Zu × rote Oberndorf	18	6.6	12.3	12.1		"
	Zu × Mammut	18	6.1	12.1	13.8		"
	Zu × Gelbe Eckendorfer	18	5.9	11.9	11.2		"
	Zu × gelbe runde	18	5.5	11.7	11.2		"
	Kl. Wanzlebener E × Peragis rote Walze	21	7.2	14.1	14.3 14.0 <sup>1</sup>		SCHLÖSSER (1949)
	Zuckerr. × Futterr. I	20.45	8.39	14.42	15.19	(Proben von I — IV: 9 Futterrüben 8.6 — 14.2 8 intermed. R. 12.1 — 16.3 9 Zuckerrüben 16.7 — 19.1	STEHLIK (1933)
	II	19.90	8.39	14.15	14.85		"
	III	20.76	8.80	14.78	15.20		"
	IV	19.90	9.88	14.89	16.46		"
	Kuhn × Vauriac	16.10	3.50	9.80	11.11		BOUGY (1936a)
	Vilmorin A × Vauriac	17.96	7.23	12.59	15.38, 16.57 <sup>1</sup>		"
Vilmorin A × Géante blanche				ziemlich hoch		COLIN und BOUGY (1936b)	
Vilmorin × Géante rose				1% mehr als P-Mittelwert		" "	
Vilmorin × Jaune de Vauriac				wohl fast dominant		" "	
Zuckerrübe × Géante rouge				1% mehr als der P-Mittelwert		" "	
Zu × Sal.	Zuckerrübe × Salatrübe	18.0	7.6	12.8	12.4		SAVITZKY (1934b)
	"					erheblich hoch	GELMER s. SAVITZKY (1940)
Mang. × Rüben	Mangold × Zuckerr.	10.3	18.0	14.1	16.3 auch Transgressionen		SAVITZKY (1934b, 1940)
	" × "	10.05	16.73	13.39	13.72		BOUGY (1936b)
	Mangold × Mammut	10.3	6.1	8.2	12.2		SAVITZKY (1940)
	" × Oberndorf	10.3	6.6	8.4	11.9		"
	" × Vauriac	10.3	7.2	8.7	11.9		"
" × Halbzuckerr.	10.3	11.8	11.0	15.7		"	
B.m. × R.	<i>B. maritima</i> (Atl.) × Zuckerrübe	15.7	19.1	17.4	17.1		TJEBBES (1933)
	<i>B. maritima</i> (Atl.) × Futterrübe	15.7	9.0	12.3	10.5		"

<sup>1</sup> reziprokR<sup>x</sup> 1 × (1 × 2) R<sup>xx</sup> (1 × 2) × 1, (1 × 2) × 2, R<sup>xxx</sup> (1 × 4276) × 1, (1 × 4276) × 2, R<sup>xxxx</sup> (2 × 4276) × 2

(1915) schon in der Frühzeit des Mendelismus hingewiesen.

b) Die Befunde aus den Kreuzungen Zucker- × Futterrübe entsprechen im ganzen denen der Kreuzungen hoch × niedrig polarisierender Zuckerrüben. So fanden ANDRLIK, BARTOŠ und URBAN (1910), VILMORIN

(1923), SAVITZKY (1934 b, 1940) und SCHLÖSSER (1949) ebenfalls Werte, die dem Mittel der elterlichen Polarisation mehr oder weniger gleichen. Bei SAVITZKY überschreiten sie den elterlichen Mittelwert in einzelnen Fällen bis zu 2%, auch treten mitunter Transgressionen auf, und VILMORIN stellte in der F<sub>1</sub>

eine starke Variabilität des Gehaltes fest, die er auch von MUNERATIS und seiner Mitarbeiter (1913) Befunden berichtet. Bei anderen Untersuchungen nähern sich die Zuckergehalte mehr oder weniger denen der Zuckerrüben (STEHLIK 1933, BOUGY 1936, COLIN und BOUGY 1936b). Auch diese Ergebnisse der Kreuzungen zwischen Futter- und Zuckerrüben lassen sich mit dem oben dargestellten quantitativen Erbgang des Zuckergehaltes in Übereinstimmung bringen. SAVITZKY'S Vorstellungen (1934 b) über die Genetik des Zuckergehaltes gehen dahin, daß eine große Anzahl verschieden wirkender Gene an seiner Bildung beteiligt ist: 4 oder 5 Hauptgenpaare — meist in homozygoter Form —, zu denen noch eine Anzahl von Modifikatoren als Leistungs- oder Hemmungsgene, oft als Heterozygote, hinzutreten.

c) Gegenüber den bisher besprochenen Bastarden treten nach SAVITZKY (1940) bei denen der Kreuzung mit weißem Mangold häufiger Transgressionen auf und zwar in Verbindung mit der Zuckerrübe in  $F_1$  und  $F_2$  nicht selten bei bestimmten Rassen, während sich im allgemeinen der Zuckergehalt der  $F_1$ -Generation bis auf 1–2% dem des Zuckerrübenelters nähert. Die Kreuzungen von Mangold mit Futterrüben ergeben, wie Tabelle 4 zeigt, durchweg Transgressionen, auch die mit der Halbzuckerrübe. Dieser Typ hat phänotypisch etwa den gleichen Zuckergehalt wie weißer Mangold, genotypisch liegt jedoch bei beiden eine verschiedene Konstitution vor. SAVITZKY schließt daher bei Mangold auf die Anwesenheit von Faktoren, die der Zucker-, Halbzucker- und Futterrübe fehlen und im Bastard den Zuckergehalt steigern können.

TJEBBES' (1933) Kreuzungen mit der Wildrübe *Beta maritima*, deren atlantische Form hier einen erstaunlich hohen Prozentsatz an Zucker enthält, fügen sich — jedenfalls in Verbindung mit der Zuckerrübe — dem im ganzen gewonnenen Bild ein: der Zuckergehalt der  $F_1$  entspricht ungefähr dem elterlichen Mittelwert. In der Kreuzung zwischen Wild- und Futterrübe liegt der Zuckergehalt der  $F_1$  freilich erheblich tiefer als beim Durchschnitt der Ausgangspflanzen. Für eine klare Beurteilung der Vererbung des Gehaltes ist die Versuchsbasis jedoch zu schmal.

Die bisher besprochenen Kreuzungen zur Klärung des Erbganges des Zuckergehaltes sind sämtlich an diploiden Individuen ( $2n = 18$ ) durchgeführt worden und haben, soweit sie reziprok erfolgt sind, praktisch gleiche Ergebnisse gebracht. Das ändert sich jedoch bei Verwendung tetraploiden Materials. SCHLÖSSER fand bei  $4n$  Zucker-  $\times$  Futterrübenkreuzungen in der  $F_1$  einen Zuckergehalt von 15,1%, reziprok dagegen nur 12,2% bei elterlichen Werten von 21,2% ( $4n$  Zuckerrübe) und 7,4% ( $4n$  Futterrübe). Die Zuckerprozentage sind in beiden Kreuzungsrichtungen also deutlich verschieden und nach der jeweiligen Mutter hin verschoben. Die Zuckerbildungsgene können sich demnach im  $4n$ -Zucker-Plasmon stärker als im  $4n$ -Futterplasmon realisieren. Das kommt auch bei den triploiden Bastarden sehr deutlich zum Ausdruck, wo sich die doppelte Anzahl der Zuckergene bei der Kreuzung  $4n$  Zu  $\times$   $2n$  Fu im eigenen Plasmon mit 19,2% besonders stark auswirkt und fast den Wert des  $4n$  Zu-Elters (21,2%) erreicht, während das gleiche  $4n$  Zuckergenom als Vater im  $2n$  Futter-Plasma ( $2n$  Fu  $\times$   $4n$  Zu) nur 15,6% Zucker zu bilden vermag.

(Zuckergehalt des  $2n$  Fu-Elter = 7,2%.) Die Zuckerablagerung wird auf der tetraploiden Stufe also nicht nur genisch, sondern auch plasmatisch gesteuert.

### Biochemische Substanzen.

Trockengewicht, Aschengewicht, organische Substanz.

SCHLÖSSER (1949) macht im Rahmen seiner mehrfach angeführten Arbeit auch Angaben über das Bastardverhalten dieser drei physiologischen Substanzen, die bei Zucker- und Futterrüben verschieden sind und sich in der  $F_1$  bei den Diploiden praktisch intermediär vererben, wie Tab. 5 zeigt:

Tabelle 5. Der Prozentanteil von Trockengewicht, Aschengewicht und organischer Substanz, die Frischgewichtsmasse gleich 100 gesetzt. Bestimmt an jungen Blättern von  $2n$ - und  $4n$ -Zucker- und Futterrüben und deren reziproken Bastarden (nach SCHLÖSSER).

Genotyp	Frischgewicht	Trockengewicht	Aschengewicht	Organische Substanz
$2n$ Zu	100	12,8	2,4	10,4
$2n$ Zu $\times$ $2n$ Fu	100	12,0	2,1	9,9
$2n$ Fu $\times$ $2n$ Zu				
$2n$ Fu	100	11,3	1,6	9,7
$4n$ Zu	100	9,8	2,0	7,8
$4n$ Zu $\times$ $4n$ Fu	100	9,1	1,8	7,3
$4n$ Fu $\times$ $4n$ Zu	100	8,0	1,5	6,5
$4n$ Fu	100	7,4	1,3	6,1

Auf der tetraploiden Stufe ist der Erbgang — beide Kreuzungsrichtungen zusammengenommen — zwar der gleiche, doch liegen die relativen Werte für Trockengewicht, Aschengewicht und organische Substanz niedriger als bei den Diploiden, und außerdem sind in den beiden  $F_1$ -Generationen deutliche Unterschiede vorhanden, in dem die drei Werte jeweils nach der mütterlichen Seite hin verschoben sind und damit die Wirkung auch einer plasmatischen Vererbung anzeigen.

In diesem Zusammenhang sei noch auf eine Untersuchung von SAVITZKY und OKANENKO (1935) hingewiesen, nach der sich Eiweiß-, Stickstoff-, Aschen- und Zuckergehalt in der  $F_1R_2$ ,  $F_2R_1$  und  $F_3$  von Kreuzungen zwischen Zucker-  $\times$  Salat- und Futterrübe (Rote Oberndorf) unabhängig voneinander vererben. Die gewöhnlich beobachtete Korrelation zwischen niederem Asche- und hohem Zuckergehalt ist bei vielen Hybriden hier nicht aufgetreten und beruht demnach nicht auf einer genetischen Koppelung. Das gleiche gilt für den löslichen schädlichen Stickstoff, mit dem Formen hoher und niedriger Werte herauspalten. Die Verfasser halten auf Grund dieser Ergebnisse daher die Züchtung verbesserter Linien mit neuen Eigenschaftskombinationen bei Zucker-, Tafel- und Futterrüben für möglich.

### Fermente.

Auf den Erbgang der Katalase und Invertase geben Kreuzungen zwischen Zuckerrübe und Futterrübe (Eckendorfer) Hinweise, in deren  $F_1$ -Bastarden sich die Aktivität der Invertase derjenigen der Zuckerrübe nähert, während die Aktivität der Katalase der der Futterrübe nahe kommt. Andererseits zeigen die aus der Kreuzung Zuckerrübe  $\times$  Mangold hervor-

gegangenen  $F_1$ -Hybriden eine Invertase-Aktivität, die dem elterlichen Mittel entspricht, wohingegen die Katalase-Aktivität erheblich — etwa um das Doppelte — gegenüber der der Eltern erhöht ist (OKANENKO, s. SAVITZKY 1940).

#### Resistenz gegen Krankheiten.

Die genetischen Untersuchungen über Resistenzfaktoren finden sich noch in den allerersten Anfängen; teilweise hat man eben erst die einzelnen resistenten Formen selbst gefunden. Am weitesten sind offenbar die Kreuzungen mit den kräuselkrankheitsresistenten Typen (C) fortgeschritten, deren  $F_1$ -Bastarde in zwei Fällen dominant und in einer weiteren Kreuzung intermediär für den Resistenzfaktor sind (MURPHY, RYSER und OWEN 1952). Nach COONS (1953a) bilden die Resistenzgene für die Kräuselkrankheit anscheinend eine Serie multipler Allele und liegen offenbar in demselben Chromosom wie der Faktor R für rotes Hypokotyl.

Für den Resistenzfaktor der Blattfleckenkrankheit *Cercospora beticola* liegen ebenfalls schon Ergebnisse vor. Bastarde zwischen hoch und mäßig resistenten oder anfälligen Typen verhalten sich nach COONS intermediär, während die  $F_1$  nach KOHLS (1950) dem weniger resistenten Elter gleicht, so daß die *Cercospora*-Resistenz sich in diesem Fall anscheinend rezessiv vererbt.

Auch über die Resistenz gegen den durch *Aphanomyces cochliformis* hervorgerufenen Wurzelbrand — die Stämme wurden 1945 und 1948 nach künstlicher Infektion isoliert — liegen zwei Analysen vor. Als erste berichteten HENDERSON und BOCKSTAHLER (1946) — freilich mit einem gewissen Unsicherheitsfaktor in der  $F_1$  —, daß die Bastarde aus der Kreuzung resistent  $\times$  anfällig resistent seien. Dieses Ergebnis haben dann BOCKSTAHLER, HOGABOAM und SCHNEIDER (1950) in einem Wiederholungsversuch bestätigt. Die Resistenz gegen den Wurzelbrand vererbt sich danach monogen dominant.

Die Untersuchungen gegen die im folgenden angeführten Krankheiten haben zunächst der Gewinnung resistenter bzw. toleranter Stämme gedient. So fanden COONS, STEWART, PRICE und ELCOCK (1950) eine gegen falschen Mehltau (*Peronospora Schachtii*) und gegen Rost (*Uromyces betae*) resistente Varietät, und McFARLANE (1952) hat weitere gleichzeitig mehltauresistente und selbstfertile Stämme nachgewiesen.

Im Kampf gegen die jüngsten Rübenkrankheiten, das Mosaik und vor allem das Gelbvirus, sind ebenfalls erste Ergebnisse erzielt worden. GRINKO (nach ZOSSIMOWITZ 1935) besitzt einige mosaikresistente Inzuchtlinien, und SCHLÖSSER (1952) und RIETBERG (1952) konnten gelbsucht-tolerante Gruppen und Einzelpflanzen isolieren. COONS (1953b) las nach schwerer künstlicher Feldinfektion fünf gelbsuchtresistente Inzuchtstämme aus, von denen einer gleichzeitig gegen *Cercospora* und vier gegen curly-top resistent sind.

#### Koppelungsgruppen.

Die diploide Rübe hat 9 Chromosomenpaare und demnach auch 9 Koppelungsgruppen, von denen bisher erst eine mit 10 Genen und 8 Genorten bekannt ist (OWEN und RYSER 1942). Der Abstand zwischen den Genen ist annähernd wie folgt festgestellt, wobei die beiden im einzelnen noch nicht lokalisierten Gene cr

und C an das Ende der Koppelungsgruppe gesetzt sind:

(Y, Y<sup>r</sup>) 8 R, R<sup>t</sup> 4 Cl (Cl o? Tr o? Cv) Cv 12 B, B'<sup>10</sup> v<sub>1</sub>—cr C.

Y (G) gelb	Cv gefärbte Blattadern
Y <sup>r</sup> (G <sup>r</sup> ) gelbe Wurzel m. grüner Spitze	Tr Forellenblatt B, B' Schossen
R rot	v <sub>1</sub> Buntblättrigkeit
R <sup>t</sup> rote Wurzelspitze	cr gekräuselte Blätter
Cl gefärbte Blätter	C curly-top Resistenz

Wahrscheinlich nicht in dieser Koppelungsgruppe sind die folgenden Gene:

bl schwarze Wurzelrinde	ru braune Wurzelrinde
f welke Blätter	S <sup>f</sup> Selbstfertilität
m kleine Pflanzen	v <sub>2</sub> bunte Kotyledonen
pl wegerichartige Blattaderung	w Albino

a<sub>2</sub> = Pollensterilität ist nicht in der Koppelungsgruppe Y—R—B.

Die Lokalisation der folgenden Gene ist ebenfalls unbekannt:

a <sub>1</sub> Pollensterilität	v <sub>3</sub> buntes Blatt und Wurzelfleisch
m Einzelfrüchtigkeit	vi grünliches Blatt
n Zwergwuchs	X u. Z Modifikatoren der Pollensterilität.
re reduzierte Blätter	
S u. Z Sterilität	

Für viele Merkmale und Eigenschaften, besonders die Leistungseigenschaften, ist lediglich die Tatsache ihrer erblichen Bedingtheit bekannt und die aus der Aufspaltung gewonnene Erkenntnis, daß mehrere Gene an der Auswirkung der in Frage stehenden Eigenschaft beteiligt sind, ohne daß eine klare genetische Analyse bisher durchgeführt worden oder möglich gewesen ist. Diese Unmöglichkeit, den Erbgang genau zu bestimmen, beruht im wesentlichen darauf, daß in solchen Fällen die Anzahl der die betr. Eigenschaft bedingenden Gene groß ist. Entsprechend nimmt dann auch die Modifikabilität zu (SAVITZKY 1940), so daß mit steigender Anzahl der Gene die Konstanz der Eigenschaft mehr und mehr schwindet und einer genauen genetischen Analyse damit der Boden entzogen wird.

#### Literatur.

1. ABEGG, F. A.: A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship. J. Agr. Res. 53, 493—511 (1936).
2. ABEGG, F. A.: List of characters and symbols reported for the species *Beta vulgaris* L. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 109—113 (1940).
3. ANDRLIK, K., V. BARTOŠ und J. URBAN: Der Einfluß der Fremdbefruchtung auf den Zuckergehalt der Nachkommen der Zuckerrübe. Z. Zuckerind. Böhmen 32, 371—387 (1908).
4. ANDRLIK, K., V. BARTOŠ und J. URBAN: Der Einfluß der Fremdbestäubung durch Futterrübe auf die Nachkommenschaft der Zuckerrübe in chemischer Beziehung. Z. Zuckerind. Böhmen 35, 221—237 (1910).
5. ARTSCHWAGER, E.: Sugar beet types based on internal morphology. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 434—440 (1952).
6. BATESON, siehe HALL.
7. BOCKSTAHLER, H. W., G. J. HOGABOAM und C. L. SCHNEIDER: Further studies on the inheritance of black root resistance in sugar beets. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 6, 104—107, (1950).
8. BORDONOS, M. G., Selekcija e Semenovodstvo 6 (1938). Zitiert nach SAVITZKY, V. F., 1940, S. 591.
9. BOUGY, E.: Hybrides de betteraves sucrières et fourragères. Comptes rendus Inst. Belge Amél. Better. 4, 281—283 (1936a).
10. BOUGY.

- E., Hybrides des betteraves sucrières et fourragères. Publ. Inst. Belge Am. Better. 5, 207 (1936b). — 11. BRIEM, H.: Kreuzung bei Zuckerrüben. Öster. Ung. Z. Zuckerind. 536—539 (1894). — 12. BRIEM, H.: Natürliche Bastardierungen zwischen Futter- und Zuckerrüben, Öster.-Ung. Z. Zuckerind. u. Landw. 323—326 (1908). — 13. COLIN, H. et E. BOUGY: La sixième génération de l'hybride Géante blanche × Sucrière Vilmorin A. Compte rendu Inst. Belge Amél. Better. 4, 267—270 (1936a). — 14. COLIN, H. et E. BOUGY: Les croisements entre betteraves sucrières et fourragères. Bull. Ass. Chim. Sucr. 53, No. 3, 5 (1936b). — 15. COONS, G. H.: Disease Resistance Breeding of Sugar Beets 1918—1952. Phytopath. 43, 297—303 (1953a). — 16. COONS, G. H.: Resistance of sugar beets to virus yellows. Phytopath. 43, 405 (1953 b). Abstr. — 17. COONS, G. H., D. STEWART, CH. PRICE and H. A. ELCOCK: The U. S. 15 Variety of Sugar Beet. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 6 (1950). — 18. CULBERTSON, J. O.: Inheritance of factors influencing sucrose percentage in *Beta vulgaris*. J. Agric. Res. 64, 153—172 (1942). — 19. CURTH, P.: Temperatur und Licht als blühinduzierende Faktoren bei der Zuckerrübe. Züchter 25, 1—4 (1955). — 20. DUDOK VAN HEEL, J.: Inheritance of bolting in sugar beets. Genetica 9, 217 bis 236 (1927). — 21. DUDOK VAN HEEL, J.: Die genetischen Faktoren für Anthocyabinbildung bei Zuckerrüben. Züchter 3, 302—304 (1931). — 22. FRUWIRTH, C.: Beiträge zu den Grundlagen der Züchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. V. Futterrübe. Naturw. Z. Forst.-Landw. 6 (1908). — 23. GRINKO, G. G.: Selbstbestäubung bei der Zuckerrübe. Proc. U. S. R. Congr. Leningrad 4, 111—119 (1929). — 24. HALL, A. D.: BATESONS experiments on bolting in sugar beet and mangold. J. Genetics 20, 219—230 (1928). — 25. HENDERSON, R. W. and H. W. BOCKSTAHLER: Reaction of sugar beet strains to *Aphanomyces cochlidioides*. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 237—245 (1946). — 26. JOHNSON, R. T.: The Spreckels Sugar Beet Breeding Program. Spreckels Sug. Beet Bull. 15, 47, 50 (1951). — 27. KAJANUS, B.: Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta*- und *Brassica*-Rüben. I. Z. Pflanzenzüchtg. 1, 125—186 (1913). — 28. KAJANUS, B.: Über die Farbenvariation der *Beta*-Rüben. Z. Pflanzenzüchtung. 5, 357—372 (1917). — 29. KELLER, W.: Inheritance of some major color types in beets. J. Agr. Res. 52, 27—38 (1936). — 30. KOHLS, H. L.: A genetic study of 17 F<sub>1</sub> hybrids and their inbred parents. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 6, 165—170 (1950). — 31. LAWRENCE, W. J. C.: Incompatibility in polyploids. Genetica 12, 269—296 (1930). — 32. LINDHARD, E. and K. IVERSEN: Vererbung von roten und gelben Farbmerkmalen bei *Beta*-Rüben. Z. Pflanzenzüchtg. 7, 1—18 (1920). — 33. McFARLANE, J. S.: Breeding for Resistance to Downy Mildew in Sugar Beet. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 415—420 (1952). — 34. McFARLANE, J. S., C. PRICE and F. V. OWEN: Strains of sugar beets extremely resistant to bolting. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 1—3 (1948). — 35. McFARLANE, J. S. and C. PRICE: A new non-bolting, curly-top-resistant sugar beet variety, U. S. 75. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 384—386, (1952). — 36. MUNERATI, O.: L'Hérédité de L'Albinisme en *Beta vulgaris* L. Intern. Congr. Vererbungswiss. Verhandl. 1137—1142 (1927). — 37. MUNERATI, O.: L'eredità della tendenza alla annualità nella comune barbabietola coltivata. Z. Pflanzenzüchtung 17, 84—89 (1932 a). — 38. MUNERATI, O.: Sur le croisement des betteraves cultivées avec le type végétant à l'état spontané le long de la côte de l'Adriatique. Compte rendu 2. Ass. J. Rech. Bett. 36—41 (1932 b). — 39. MUNERATI, O.: Die Vererbung der Weißblättrigkeit bei *Beta vulgaris* L. Züchter 14, 214—215 (1942). — 40. MUNERATI, O., G. MEZZADROLI et T. V. PAPPAROLI: Il peso e la ricchezza zuccherina delle barbabietole in rapporto alla superficie a disposizione delle singole piante nel campo. Staz. speriment. agrarie 44, 755 (1913). — 41. MUNERATI, O. und T. COSTA: Osservazioni sulla trasmissione del carattere „pelle nera“ nella barbabietola. Z. ind. A. Vererbungsw. 54, 458—465 (1930). — 42. MURPHY, A. M., G. K. RYSER and F. V. OWEN, Performance of F<sub>1</sub> hybrids between curly-top-resistant and curly-top-susceptible Sugar Beet. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 390—392 (1952). — 43. OLAH, L.: La fecundación de *Beta vulgaris* L. Rev. Invest. Agric., B. Aires 4, 427—36 (1950). — 44. OWEN, F. V.: Inheritance of cross- and self-sterility and self-fertility in *Beta vulgaris*. J. Agr. Res. 64, 679—698 (1942). — 45. OWEN, F. V.: Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. J. Agr. Res. 71, 423—440 (1945). — 46. OWEN, F. V.: Mendelian male sterility in sugar beets. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 371—376 (1952). — 47. OWEN, F. V., E. CARSONER and M. STOUT: Photothermal induction of flowering in sugar beets. J. Agr. Res. 61, 101—124 (1940). — 48. OWEN, F. V. and G. K. RYSER: Some mendelian characters in *Beta vulgaris* and linkages observed in the Y-R-B group. J. Agr. Res. 65, 155—171 (1942). — 49. ÖTKEN, W.: Studien über die Variations- und Korrelationsverhältnisse von Gewicht und Zuckergehalt bei *Beta*-Rüben insbesondere der Zuckerrübe. II. Z. Pflanzenzüchtg. 3, 265—333 (1915). — 50. ÖTKEN, W.: Studium über Variations- und Korrelationsverhältnisse von Gewicht und Zuckergehalt bei *Beta*-Rüben. I. Landw. Jahrb. 40, 1—103 (1916). — 51. PACK, D. A.: Selection characters as correlated with percentage of sucrose, weight and sugar content of sugar beets. J. Agr. Res. 40, 523—546 (1930). — 52. RASMUSSEN, J.: Studies on the breeding of cross fertilizing plants. I. Effect of mass selection in mangels. Hereditas 16, 249—256 (1932). — 53. RIETBERG, H.: De vergelingsziekte der bieten. II. Aanvullende opmerkingen bij het verslag over 1940—1948. Instit. ration. Suikerprod. 21, 277—1951 (1952). — 54. RIMPAU, W.: Die Inkonstanz der Kreuzungsprodukte von Runkelrübenvarietäten. D. Landw. Praxis 12, (1885). — 55. SAVITZKY, V. F.: Material zur Frage des Rassenstudiums der Zuckerrüben. Ukrain. Nauch. Inst. Sakh. Promysh. 210—214 (1932). — 56. SAVITZKY, V. F.: On the pleiotropic influence of the gene „re“ reducing the leaf blades in *Beta vulgaris* L. in connexion with inbreeding in selection of the sugar beet. Naucnye Zapiski Sakharn. Promysl. (Sci. Trans Sug. Ind.) No. 8, 10: 11 Nos. 46, 48, 1—7 (1934a). — 57. SAVITZKY, V. F.: Variabilité et hérédité de la richesse en sucre chez la *Beta vulgaris* L. Compte rendu IV. Ass. I. I. R. B. 121—124 (1934b). — 58. SAVITZKY, V. F.: Eine Untersuchung über Variabilität und Vererbung des Gewichtes der Rübenwurzel. Nauch. Zapiski Sakharn. Promysl. (Sci. Trans Sug. Ind.) 12, 2, 3—53 (1935). — 59. SAVITZKY, V. F.: Eine Untersuchung über die Kapazität von Zuckergehalt und Ertrag bei Zuckerrübenbastarden. Nauch. Zap. Promysl. 13, (5—6) 111—121 (1936). — 60. SAVITZKY, V. F.: Genetik der Zuckerrübe. In Rübenbau I, 552—682 (1940), Kiew. — 61. SAVITZKY, V. F.: Monogerm sugar beets in the United States. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 6, 156—159 (1950a). — 62. SAVITZKY, V. F.: A Method of Selection for Earliness of Root Development in Sugar Beets. Proc. Americ. Soc. Sug. Beet Techn. 195—197 (1950b). — 63. SAVITZKY, V. F.: A genetic study of monogerm and multigerm characters in beets. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 331—338 (1952). — 64. SAVITZKY, V. F. and A. S. OKANENKO: Genetische Untersuchungen biochemischer Merkmale von *Beta vulgaris*. Nauch. Zapiski Sakharn. Promysl. (Sci. Trans Sug. Ind.) 12, 4, 35—42 (1935). Zit. nach SAVITZKY (1940). — 65. SAVITZKY, V. F. und OKANENKO: Nauch. Zapiski VNJS 1—2 (1938). Zit. nach SAVITZKY (1940). — 66. SCHLÖSSER, L. A.: Über plasmatische Vererbung auf polyploiden Stufen. Planta 37, 533—564 (1949). — 67. SCHLÖSSER, L. A.: Gegenwartsfragen der Zuckerrüben- und Futterrübenzüchtung. D. L. G.-Archiv 10, 64 bis 78 (1952). — 68. SCHNEIDER, F.: Die Züchtung der Winter-Zuckerrüben. Zuckerrübenanbau 17, 125 bis 130 (1935). — 69. SCHNEIDER, F.: Züchtung der *Beta*-Rüben. In ROEMER und RUDOLF, Handbuch der Pflanzenzüchtung 4, 1—95 (1939). — 70. SCHWANITZ, F.: Beiträge zur Züchtung und Genetik selbstfertiler Rüben. (*Beta vulgaris* L.) I. Erste Ergebnisse von Kreuzungen zwischen *Beta vulgaris* L. und selbstfertiger *Beta maritima* L. Z. Pflanzenzüchtg. 24, 290—291 (1940). — 71. SCHWANITZ, F.: Eine somatische Mutation an der Rübenwurzel. Züchter 13, 87—88 (1941). — 72. SMITH, C. H.: Heritable differences in germination of sugar beet seed at low temperatures. Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Techn. 7, 411—414 (1952). — 73. SNELL, K.: Sortenstudien bei Weizen und Futterrüben. Mitteilg. Biol. Reichsanstalt L. und F. Berlin H. 39, 63—79 (1930).

— 74. STEHLIK, V.: L'Hérédité de la Richesse en Sucre et du Poids chez les Hybrides de la Betterave Sucrière et de la Betterave Fourragère. *Compte rendu 3. Ass. I. I. R. B.* 74—109 (1933). — 75. STEWART, D.: siehe ABEGG (1940). — 76. STRAUB, J.: Neue Ergebnisse der Selbststerilitätsforschung. *Naturwissenschaften* 35, 23 bis 26. (1948). — 77. TJEJBBES: Contribution à la classification des Betteraves sauvages. *Compte rendu Inst. Belge Amel. Better.* 3, 54—58 (1933). — 78. TSCHERMAK V., E.: in FRUWIRTH, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen 4, 458 (1910). — 79. DE

VILMORIN, J. L.: L'hérédité chez la betterave cultivée. Paris (1923). — 80. VISSER, H. R.: Anatomisch-physiologische rasverschillen bij suikerbietten. *Studiekring voor Plantenveredeling Wageningen* 425—433 (1951). — 81. WOOD, R. R.: Selection for cold tolerance and low temperature germination in sugar beets. *Proc. Amer. Soc. Sug. Beets Techn.* 7, 407—410 (1952). — 82. ZOSSIMOVITCH, V. P.: Hauptresultate der Untersuchungen über Genetik und Züchtung der Futterrüben in der U. S. S. R. *Bull. Appl. Bot. Leningrad A* (14), 15—24 (1935).

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.)

## Cytologische Untersuchungen an zwergwüchsigen Gartenrosen.

Von H. D. WULFF.

Mit 12 Textabbildungen.

### I. Einleitung.

Die von den Rosenzüchtern meist geübte Methode der Neuheitenzüchtung besteht in der Kreuzung vorhandener Handelssorten untereinander und in einer nachfolgenden Selektion wertvoll erscheinender Sämlinge. Im allgemeinen werden diese nach Veredelung auf den gebräuchlichen Unterlagen anschließend während mehrerer Jahre überprüft, ob sie unter verschiedenen klimatischen und edaphischen Bedingungen die in sie gesetzten Erwartungen bezüglich Wuchs- und Blütenqualität erfüllen und insbesondere aber auch, ob sie hinreichend resistent gegen Blatterkrankungen und Frost sind.

Die überwiegende Menge der Sämlinge, meistens über 99%, wird jedoch gar nicht erst derartigen Prüfungen unterzogen zu werden brauchen, sondern von vornherein verworfen werden müssen, weil sie entweder gegenüber dem bekannten Sortiment keine Verbesserung darstellt oder weil sie sogar ausgesprochene Monstrositäten enthält. In verschiedener Häufigkeit treten nämlich innerhalb der Kreuzungsnachkommenchaften neben normalwüchsigen Rosen solche auf, die Zwergwuchs in Verbindung mit Abnormitäten der Blätter und Blüten zeigen, sofern die letzteren überhaupt angelegt werden. Dieser monströse Zwergwuchs gab Veranlassung, eine Reihe von Pflanzen cytologisch zu untersuchen, da es immerhin nicht ausgeschlossen war, daß er vielleicht auf chromosomalen Unregelmäßigkeiten beruht.

TÄCKHOLM sprach schon vor 3 Jahrzehnten (1922, S. 140) die Vermutung aus, daß es unter den tetraploiden Gartenrosen viele geben könnte, „die von Sexualzellen erzeugt sind, deren Chromosomenzahl nicht gerade 14, sondern eine niedrigere Anzahl war“. Aneuploidie ist seitdem bei den Rosen allgemein nur in sehr geringem Ausmaß aufgefunden worden: von TÄCKHOLM (1922) für 4 Bastarde aus der Sect. Caninae, von ERLANSON (1929) für ein Individuum von *R. pyrifera* und (1933) für eine Pflanze von *R. arkansana*, von GUSTAFSSON (1944) für je 1 Sämling *R. rubiginosa* × *canina* bzw. reziprok und einen Sämling *R. canina* × *rugosa*, sowie von FLORY (1950) für ein Individuum *R. gallica* × *nutkana*. Ferner gibt sie der „Guide and Catalogue“ (1953) der John Innes Horticultural Institution für die *R. rubiginosa*-Abkömmlinge *R. hybr.* „Refulgence“ ( $2n = 41$ ) und „Rosenwunder“ ( $2n = 29$ ) an. Außer für die beiden letztgenannten Rosen erwähnte

WYLIE (1954) Aneuploidie auch für *R. hybr.* „Tapis-Rose“ ( $2n = 27$ ). — Bei den *R. hybr.* „Poulsen's Crimson“ und „Bonn“, sowie einigen Wildformen von *R. spinosissima* beobachtete die letztzitierte Autorin schließlich noch ein sehr kleines Extra-Chromosom.

Nur GUSTAFSSON (1944) machte einige Bemerkungen zur Morphologie der Aneuploiden. Er sagte (S. 422): „The monosomic plants that have arisen differ greatly from their sister-plants, not only in vigour and fertility, but also in morphological characters“. Besonders auffällige Abnormitäten in der vegetativen Entwicklung scheinen in den referierten Beispielen von Aneuploidie jedoch nicht vorgelegen zu haben; bei den genannten Gartenrosen *R. hybr.* „Refulgence“, „Rosenwunder“ und „Tapis-Rose“ treten sie mit Sicherheit nicht auf. Es bestand daher ebenso wohl die Möglichkeit, daß der zur Debatte stehende monströse Zwergwuchs genbedingt wäre. Eine cytologische Analyse war aber unter dieser Alternative gleichfalls erforderlich, da auf eine ausschließliche Genabhängigkeit nicht zu folgern war, ehe nicht das eventuelle Vorkommen chromosomaler Störungen ausgeschlossen werden konnte.

### II. Material und Methode.

Aus der Rosenschule W. KORDES' SÖHNE in Sparrishoop (Holstein) wurden mir im Sommer 1951 freundlicherweise 50 monströsen Zwergwuchs zeigende Sämlinge überlassen. Sie stammten aus Kreuzungen, die der Rosenzüchter WILHELM KORDES im Jahre 1950 vorgenommen hatte, und waren im Frühjahr 1951 im Gewächshaus in den Saatbeeten aufgelaufen. Nach dem Eintopfen hatten sie teils keine oder nur so wenige neue Wurzelspitzen getrieben, daß von vielen dieser Pflanzen kein Material zur cytologischen Untersuchung zur Verfügung stand. Teils waren auch die Mitosen so spärlich oder die Chromosomen in den Metaphasen so eng gelagert, daß eine exakte Auswertung der Präparate nicht möglich war. Nachdem im Herbst 1951 Wurzelspitzen nach NAWASCHIN fixiert worden waren, wurden alle Pflanzen im Herbst 1952 vernichtet, soweit sie nicht bereits eingegangen waren. Ein nennenswerter Zuwachs war in keinem Falle erfolgt. Nur die folgenden 12 Sämlinge erlaubten eine zuverlässige Bestimmung der Chromosomenzahl aus  $10\mu$  dicken, nach HEIDENHAIN gefärbten Mikrotom-Schnittpräparaten: