

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung, Berlin-Dahlem)

Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*

Von GERTRUD LINNERT*

(Mit 5 Textabbildungen)

Die vielfältigen Entwicklungsprozesse, die der Keimzellbildung vorangehen, können an den verschiedensten Stellen unterbrochen werden. WELZEL hat kürzlich zusammenfassend gezeigt, daß in jeder Phase der Meiosis und während der nachfolgenden Ausgestaltung des Pollens Degenerationserscheinungen beobachtet worden sind, die alle Sterilität zur Folge haben. Vielfach sind derartige Störungen erblich und zwar treten sie sowohl auf der Basis plasmatischer als auch karyotischer Vererbung auf. Die genauere Analyse solcher Erscheinungen zeigte, daß mehrere Gruppen von Störungen der Keimzellenentwicklung vorkommen: ernährungsphysiologische, die durch Fehlfunktion des Tapetums erzeugt werden, Störungen der Zellphysiologie durch Fehlleistungen bei der Spindelbildung und den mechanischen Vorgängen bei der Zellteilung und schließlich Störungen, die durch Unregelmäßigkeiten des Chromosomenbestandes und den daraus resultierenden Verteilungsanomalien erzeugt werden. In diesem Zusammenhang könnte man hier auch noch die durch gonische Letalfaktoren verursachten Formen von Pollensterilität nennen.

Im Laufe cytologischer Arbeiten an der Gattung *Salvia* sind verschiedene Pathologien beobachtet worden, die zu Sterilitätserscheinungen führen. Es handelt sich dabei um dreierlei Störungen in der Ausbildung der Geschlechtszellen: 1. eine genetisch bedingte Sterilität im männlichen Geschlecht als Grundlage der Gynodiözie von *S. nemorosa*; 2. eine partielle Sterilität beider Geschlechter bei *S. officinalis*, die durch eine ungewöhnliche Art meiotischer Störungen verursacht wird, und endlich 3. um eine in der ganzen Gattung verbreitete Anomalie, die unter dem Namen „Cytomixis“ bekannt ist. Diese Erscheinungen seien nun im folgenden eingehender beschrieben.

Material und Methode

S. nemorosa, aus dem Botanischen Garten München, $n = 7$ Chromosomen

S. officinalis, Botanischer Garten München, $n = 7$ Chromosomen:

Verschiedene andere Arten siehe LINNERT 1955.

Die cytologische Untersuchung erfolgte nach einer von ERNST modifizierten Karmin-Quetschmethode, die früher beschrieben wurde.

Experimenteller Teil

I. Eine Sterilität im männlichen Geschlecht bei *S. nemorosa*

Die weiblichen Pflanzen von *S. nemorosa* legen zunächst völlig normale Antheren an, die ziemlich weit, bei manchen Pflanzen bzw. Blüten fast bis zur normalen Größe heranwachsen. Die reifen Antheren enthalten jedoch keinen Pollen. Die cytologische Unter-

suchung junger Antheren zeigte, daß die Pollenmutterzellen sich zunächst bis zum Stadium des Pachytän völlig normal entwickeln. In diesem Stadium sind noch alle Chromosomen zu erkennen, ja es war sogar möglich, eine Pachytänanalyse durchzuführen. Sie zeichnen sich lediglich durch eine Chromatinverarmung aus, die sich in einer herabgesetzten Färbbarkeit kundtut. (LINNERT 1955). Mit dem Ende des Pachytäns setzt ganz abrupt ein Degenerationsvorgang ein, der die Zelle als Ganzes zerstört. Dabei wird das Plasma strukturlos, die Zellmembran schrumpft, und die Kerne kollabieren. (Abb. 1). In

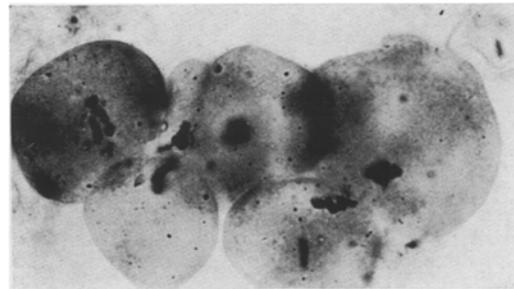


Abb. 1: *S. nemorosa*, Weibchen. Degenerierende PMZ im Stadium der Metaphase. 1600 \times

der Diakinese kann man noch vereinzelt stark kontrahierte pyknotische Chromosomenpaare erkennen. Spätere Stadien wurden nicht mehr gefunden, denn dann sind die Zellen völlig aufgelöst, und es lassen sich nur noch zerstörte Membranteile erkennen. Das Tapetum ist dagegen äußerlich völlig unverändert und gleicht in allen Stadien bis zur Degeneration der Pollenmutterzellen dem der normal fertilen Zwitterpflanzen. Die Zellen sind langgestreckt und plasmareich und besitzen einen großen Kern, der eine Mitose durchläuft, während sich die Pollenmutterzellen im Stadium des frühen Pachytäns befinden. Danach sind die Tapetenzellen zweikernig — ausnahmsweise besitzen sie einen einzigen größeren Kern — und wachsen noch weiter heran. Das Tapetum ist äußerlich unverändert und gut entwickelt.

II. Teilweise Sterilität beider Geschlechter von *S. officinalis*

S. officinalis brachte in Kreuzungen, Selbstbestäubungen und auch nach freiem Abblühen einen ungewöhnlich geringen Samenansatz. Die Fruchtstände enthielten nur ganz vereinzelt normal entwickelte Samen. Leider wurde diese Beobachtung nicht weiter ausgewertet, da zunächst nicht die Absicht bestand, diese Erscheinung weiter zu verfolgen. Die cytologische Untersuchung deckte aber die Ursache für dieses Verhalten auf.

Die Entwicklung der Pollenmutterzellen und des Tapetums ist zuerst völlig normal. Auch die Chromo-

* Herrn Prof. H. KAPPERT zum 65. Geburtstag gewidmet

somenpaarung zeigt keinerlei Störungen, jede Zelle enthält 7 Bivalente, die Chromosomen verteilen sich in der 1. Anaphase ganz normal auf Dyadenkerne. Auch diese Kerne lassen bei oberflächlicher Betrachtung keine Besonderheit erkennen. Öfter scheint es, als wären sie etwas unregelmäßig gelappt und als wären einzelne Bezirke innerhalb des Kerns gegeneinander durch feine Membranen abgegrenzt (Abb. 2);

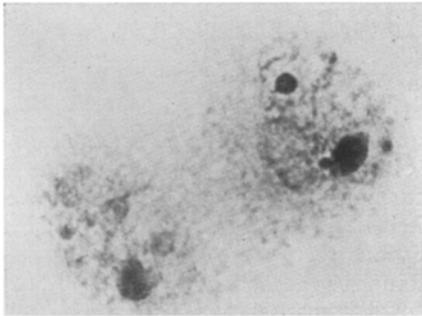


Abb. 2: *S. officinalis*, Dyaden mit beginnender Sonderung einzelner Kernportionen. 1600 ×

das ist jedoch sehr undeutlich und könnte auch eine Täuschung sein. Jeder Interphasenkerne besitzt mehrere Nukleolen, deren Zahl von 1—5 schwankt (Tab. 1). Eine anomale Entwicklung setzt nun aber während der

Tabelle 1. Zahl der Nukleolen in normalen Interphasenkernen

Nukleolen:	1	2	3	4	5	mehr	
Zellenhäufigkeit:	7	24	16	11	2	0	≤ 60

2. Teilung ein. Offenbar während der 2. Prophase teilen sich vielfach die haploiden Kerne, von denen also jeder 7 Chromosomen besitzt, amitotisch, so daß mehrere Metaphaseplatten zustandekommen, die

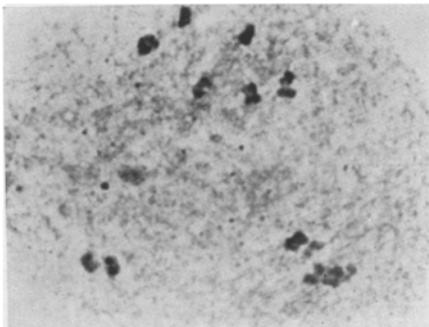
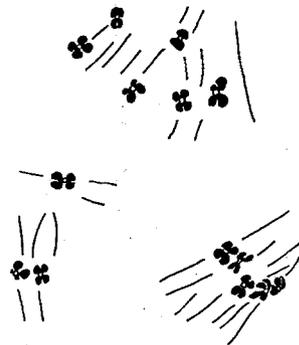


Abb. 3a: *S. officinalis*, Metaphase II. Vier Metaphaseplatten mit 1, 2, 5 und 6 Chromosomen.
b: Schema. 1600 ×



zwischen 1 und 6 Chromosomen enthalten (Abb. 3). Jede Platte bildet eine eigene Spindel aus. Es gelang an einem besonders günstigen Präparat die Chromosomen einer größeren Anzahl von Zellen im Stadium der Meta-Anaphase II zu zählen. Die Ergebnisse sind in der Tab. 2 zusammengestellt, aus der hervorgeht,

Tabelle 2. Chromosomenzahlen der Metaphase II-Platten

6 + 1	5 + 2	4 + 3	sonstige	normale
12	13	7	13	37
≤ 82				

daß lediglich 45,1% der jungen Tetradenzellen die normale Chromosomenzahl mitbekommen. Jede der dabei entstehenden hypohaploiden Zellen bildet eine eigene Membran, so daß schließlich eine Pollenmutterzelle in 5—9 Tetradenzellen aufgeteilt wird (Abb. 4 und Tab. 3).

Tabelle 3. Zahl der Kerne in anormalen Tetraden

Zahl der Zellen:	2	5	6	7	8	9	
Häufigkeit:	3	24	56	5	9	1	≤ 95

Die Untersuchung der Tetradenzellen zeigte weiterhin, daß jeder, auch der kleinste, vermutlich aus einem einzigen Chromosom bestehende Kern einen Nukleolus enthält (Abb. 4). Unter 100 Tetraden mit überzähligen Kernen wurde nur 4 mal eine nukleolenfreie Zelle gefunden, und bei einer Tetrade besaß keine der Zellen einen Nukleolus; bei allen diesen waren aber auch die Kerne degeneriert und fast nicht mehr sichtbar. Der Anteil gestörter Tetraden betrug 82 von ins-

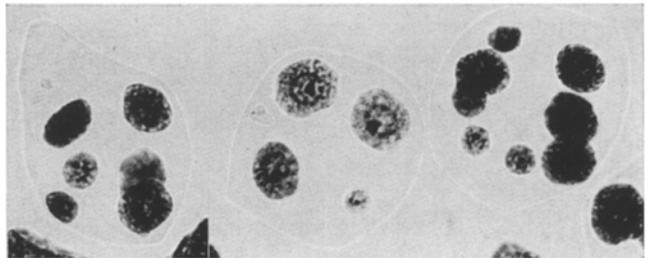


Abb. 4: *S. officinalis*, Tetraden mit überzähligen Zellen. Etwa 100 ×

gesamt 209 ausgezählten, doch war das von Anthere zu Anthere verschieden, vor allem war eine Nesterbildung zu beobachten. In bestimmten Teilen der Lokuli waren nur Tetraden mit überzähligen Kernen zu finden, in anderen Teilen war der größte Teil der Tetraden normal. Auf weitere quantitative Auswertung wurde deshalb verzichtet.

III. Cytomixis

Die Erscheinung der „Cytomixis“ tritt bei allen Arten von *Salvia* auf. Sie besteht darin, daß die Plasmen verschiedener Pollenmutterzellen sich vereinigen. Im Extremfall ist der gesamte Inhalt eines Pollenfaches zusammengelaufen, so daß breite Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen bestehen. Eine mildere Erscheinungsform äußert sich so, daß zwei oder mehrere Zellen durch Plasmastränge

miteinander verbunden sind (Abb. 5). In allen Fällen haben die Zellkerne die Tendenz, sich an die Wände anzulegen. Vielfach schlüpfen sie sogar in die Verbindungskanäle hinein, wie sich auch häufig Zellen mit mehreren Kernen und kernlose Zellen finden. Auch Teile von Kernen können aus einer Zelle in eine andere wandern. So fanden sich Paare von Zellen, von denen die eine außer ihrem intakten Kern noch zusätzliche Bivalente enthielt, die offensichtlich durch eine Plasmastränge eingewandert waren und die der Nachbarzelle fehlten.

Diese Kernwanderungen sind auf ganz bestimmte Stadien beschränkt. Sie finden sich hauptsächlich

während des Diplotäns und des Pachytäns, seltener während der Diakinese. In Pollenmutterzellen der früheren und auch der späteren Stadien aber ist nie etwas davon zu bemerken. Würden sich nun die so häufig angetroffenen cytomiktischen Antheren des Pachytäns weiterentwickeln, dann müßten sich auch ältere Antheren mit zahlreichen geschädigten Tetraden finden. Das ist jedoch nicht der Fall; die Tetraden

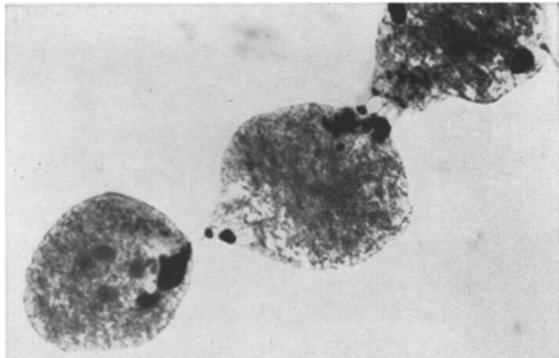


Abb. 5: *S. officinalis*. „Cytomixis“ mit Plasmabrücken und wandernden Kernen. 1600 ×

waren stets völlig normal, abgesehen von vereinzelt Kleinkernen oder diploiden Restitutionskernen (etwa 1% der Tetraden), die aber auf andere Ursachen zurückzuführen sind. Das zeigt, daß die „Cytomixis“ offenbar ein Artefakt ist, das durch die Manipulationen beim Fixieren hervorgerufen wird. Offenbar handelt es sich dabei um eine praemortale Reaktion der Zellen, der möglicherweise eine beschleunigte Plasmabewegung zugrunde liegt. Aber nur bestimmte Stadien sind empfindlich, während die Zellen von der Metaphase ab nicht mehr in dieser Weise geschädigt werden.

Schlußbetrachtung

Die in dieser Arbeit beschriebenen Entwicklungsstörungen der Pollenmutterzellen greifen in völlig verschiedener Weise in verschiedene Stadien ein; sie sind also unabhängig voneinander und sind deshalb gesondert zu betrachten.

Eine plötzliche Auflösung von bis dahin völlig intakten Pollen bzw. Pollenmutterzellen ist mehrfach als Ursache für Pollensterilität gefunden und beschrieben worden. Sie findet sich als Wirkung bestimmter Gene bei *Oenothera*-Arten (GATES 1907, OEHLKERS 1928, HARTE u. BISSINGER 1952), wo der schon fast fertig entwickelte Pollen, danach auch noch das Tapetum und sogar die Faserschicht zerstört werden. Bei *Hebe* werden je nach Art das Pachytän, die Tetraden oder der Pollen angegriffen (FRANKEL 1940), und bei *Petunia* konnte WELZEL (1945) zwei Gene nachweisen, von denen das eine eine Degeneration der Pollenmutterzellen, das andere die des Pollens bewirkt. Auch bei *S. nemorosa* liegt der Gynodiözie eine genetische Steuerung zugrunde, wie an anderer Stelle zu zeigen sein wird (LINNERT, unveröff.). Die betreffenden Gene wirken offenbar auf das Stoffwechselsystem ein, sei es, daß ein Mangel an einer lebenswichtigen Verbindung besteht, sei es, daß eine schädigende Substanz gebildet wird. Von den obengenannten Autoren wird in den ähnlichen Fällen eine Fehlsekretion des Tapetums angenommen. Bei *Salvia* ist das Tapetum unverändert, so könnte also die De-

generation auch von den Pollenmutterzellen selbst ausgelöst werden. Es ist aber durchaus denkbar, daß eine Fehlsekretion des Tapetums stattfindet, ohne daß sich an diesem eine sichtbare Veränderung abzeichnet. WELZEL deutet eine bei *Petunia* auftretende, mit FEULGENS Reagenz färbare Substanz in der Umgebung der sich auflösenden Pollenmutterzellen als ein solches vom Tapetum abgesondertes Sekret. Freilich scheint mir, daß es sich hierbei ebenso gut um die aus den bereits geschädigten Pollenmutterzellen wegdiffundierenden Nukleinsäuren handeln könnte. Wie Untersuchungen an *Salvia* gezeigt haben, geht der Degeneration der Zellen eine Chromatinverarmung der Chromosomen voraus. Die Färbbarkeit der von WELZEL gefundenen Substanz mit einem ausgesprochenen Kernfarbstoff spricht sehr dafür, daß sich hier Nukleinsäure angefärbt hat, die aus den Chromosomen freigeworden ist und aus den Zellen herausdiffundiert.

Als Folge der eben beschriebenen Anomalie treten rein weibliche Pflanzen auf, die für ihre Fortpflanzung mit allen sich daraus ergebenden Konsequenzen auf Fremdbestäubung angewiesen sind.

Die Erscheinung der Cytomixis ist wohl als ausgesprochene Schädigung infolge äußerer Einwirkungen zu deuten. Sie wurde zuerst von GATES (1911) gefunden, der auch die Bezeichnung „Cytomixis“ eingeführt hat. In der Folge ist sie noch von zahlreichen anderen Autoren an vielen anderen Objekten entdeckt worden. Eine Zusammenstellung der Literatur gibt TISCHLER (1951 — S. 530). Die ganze Erscheinung wurde von KATTERMANN (1933) so ausführlich beschrieben und diskutiert, daß darüber hinaus nicht mehr viel zu sagen übrig bleibt. An *Salvia* wurde Cytomixis von GLIŠIĆ (1934) und von HRUBÝ (1934) beschrieben. Die meisten Autoren nehmen an, daß es sich dabei um die Folge einer Reizwirkung handelt, die wahrscheinlich beim Fixieren ausgeübt wird, daß aber möglicherweise auch in der lebenden Pflanze durch irgendwelche mechanischen Einwirkungen auf die Antheren Cytomixis ausgelöst werden könnte. Die Folge wäre dann vermutlich wiederum eine Pollensterilität. MÜNTZING u. PRAKKE (1941) glauben sogar, Cytomixis für das Auftreten von polyploiden und aneuploiden Gonen verantwortlich machen zu können. Die meisten Objekte jedoch geben, wie auch die vorliegenden Untersuchungen an *Salvia*, keinerlei Hinweise dafür, daß cytomiktisch verschmolzene Zellkerne weiterhin lebens- und entwicklungsfähig sind. Von HRUBÝ wurde sogar eine echte Zellverschmelzung bestritten; er hält entsprechende Bilder für Folgen des Quetschens bei der Präparation. Demgegenüber zeigen aber die vorliegenden Versuche, daß tatsächlich ein Kernübertritt von Zelle zu Zelle stattfindet. Die Plasmabrücken zwischen den Zellen, durch die die Kerne hindurchwandern, scheinen bisher noch nicht beobachtet worden zu sein.

Obwohl hier also offensichtlich eine Reaktion des noch lebenden Protoplasten stattfindet, muß man doch annehmen, daß es sich bei der „Cytomixis“ um eine Artefaktbildung handelt, denn sie ist auf ganz bestimmte Stadien beschränkt. Diese Stadien, das Pachytän und das Diplotän, sind aber bei vielen Objekten als fixierungslabil bekannt. So sind bei *Oenothera* z.B. in diesen Stadien die Kerne völlig verklumpt, und alle heterochromatischen Chromosomenteilchen sind mit-

einander verklebt. Auch Arten, deren spätes Pachytän eine Analyse der einzelnen Chromosomen durchaus erlaubt, wie Mais, *Antirrhinum*, *Aquilegia*, zeigen häufig im frühen Pachytän ähnliche pyknotische Kerne. Das Verschmelzen der Plasmen und die Wanderung der Kerne scheint demnach also eine gesteigerte Form der auch sonst weit verbreiteten Fixierungsstabilität bestimmter Stadien darzustellen, die aber anscheinend nur dann möglich ist, wenn die Zellwände der Pollenmutterzellen entweder noch nicht gebildet sind, (sie erscheinen normalerweise im Laufe des mehrere Tage dauernden Pachytäns), oder wenn die Wände so empfindlich sind, daß sie beim Fixieren zerstört werden können.

OEHLKERS (1930) sieht im verspäteten Auftreten der Wand ein Regulativ, das geeignet ist, um eine drohende Ernährungsstörung der jungen Pollenmutterzellen zu verhindern; in unserem Fall aber würde eine verspätete Wandbildung die Ursache für weitere Schädigungen sein.

Wir können nun vielleicht einen Schritt weitergehen und die verschiedenen Stufen der Fixierungsstabilität von Pachytän und Diplotän folgendermaßen charakterisieren. Die leichteste Form besteht darin, daß heterochromatische Chromosomenteilchen lose miteinander verkleben (*Antirrhinum*, vgl. MECHELKE und STUBBE 1954). Eine Steigerung dieser Tendenz ergibt die Verklebung ganzer Kerne. Dazu kann noch eine Kontraktion des gesamten Kernraumes kommen (*Oenothera*), und schließlich führen Kern- und Plasmakontraktionen zu Bewegungen der Kerne, wobei sich diese an die Wand anlegen. Fehlt aber die Wandbildung, oder ist sie nur schwach, dann resultiert „Cytomixis“.

Multipolare Spindeln in der 1. und 2. meiotischen Teilung sind häufig Begleiterscheinungen von Polyploidie und Aneuploidie, nämlich dann, wenn schwere Störungen der Chromosomenpaarung eine normale Verteilung unmöglich machen. Bei *S. officinalis* ist aber die Chromosomenzahl niedrig, und auch die Chromosomenpaarung ist völlig normal, so daß sich daraus unmöglich mechanische Paarungs- und Verteilungsstörungen ergeben können. Die Ursachen für die amitotische Aufteilung der Interphasenkerne müssen also physiologischer Natur sein. Derartige Anomalien sind bei niedrigchromosomigen diploiden guten Arten nicht sehr häufig. Bei *Mais* wurde ein ganz ähnlicher Fall von CLARK (1940) beschrieben. Die Anomalie ist als Folge von Bestrahlung aufgetreten und wird monogen gesteuert. Auch in diesem Falle zerteilen sich die Prophasekerne der 2. Teilung, und multipolare Spindeln erzeugen eine Vielzahl von „Tetradenzellen“. Die Störung ist aber nicht nur auf die 2. meiotische Teilung beschränkt, sie wurde auch in der Pollenmitose und bei der Embryosack-Entwicklung beobachtet. Die Autorin deutet die Erscheinung als eine Spindel-anomalie; sie nimmt an, daß unter dem Einfluß des betreffenden Gens die Spindeln nicht bipolar, sondern multipolar angelegt werden und so zur Aufsplitterung der Kerne führen. Es gibt aber auch noch andere Deutungsmöglichkeiten. Man könnte z. B. denken, daß die Ursache für die Durchteilung der Interphasenkerne in einer Störung des Nukleinsäurehaushaltes zu suchen ist, z. B. der Wechselwirkung zwischen Eu- und Heterochromatin und dem Nukleolus. Es ist auffallend, daß bei *S. officinalis* jede, auch die kleinste, aus einem einzigen Chromosom bestehende

Zelle, einen Nukleolus besitzt. Von den Chromosomen sind mehrere, wenn nicht alle, zur Nukleolenbildung befähigt. Sie besitzen zudem alle vermutlich Heterochromatin in feinverteilter Form. So ist jede Einheit mit allen für das Funktionieren von Zellwachstum und Zellteilung notwendigen Bestandteilen, nämlich Euchromatin, Heterochromatin, Centromer und Nukleolus, ausgerüstet. McLEISH (1954) und LA COUR (1952) haben die Notwendigkeit von Heterochromatin und Nukleolus-Organisator für die Existenz und die Weiterentwicklung von Chromosomenfragmenten als Mikronuklei nachgewiesen. Es kann nun sein, daß die vollständige Ausrüstung mehrerer Chromosomen mit all diesen Bestandteilen die Grundlage dafür liefert, daß eine Aufteilung der haploiden Kerne in mehrere Kleinkerne überhaupt möglich ist. Es könnte aber auch sein, daß sie die Ursache für eine solche Aufteilung ist, nämlich dadurch, daß physiologisch selbständige Kernportionen die Tendenz haben, sich voneinander zu trennen.

In den Interphasekernen finden sich nämlich Anzeichen dafür, daß schon innerhalb der Ruhekerne Grenzflächen zwischen den einzelnen Portionen bestehen. Die Ausbildung selbständiger Spindeln für jede solche selbständige Kernportion wäre dann eine sekundäre Erscheinung. Es kann natürlich auch sein, daß das Zusammentreffen von Amitosen der Interphasekerne mit der Fähigkeit mehrerer Chromosomen, Nukleolen zu organisieren, rein zufällig ist und in keinerlei kausalem Zusammenhang miteinander steht; denn bei *Mais* treten auch nukleolusfreie Kleinkerne auf. Da der Samenansatz bei unserer Linie von *S. officinalis* auffallend spärlich war, ist anzunehmen, daß sich die gleiche Sterilitätsursache auch auf die Eizellen-Entwicklung auswirkt.

Das spontane Auftreten so verschiedenartiger Sterilitätsursachen innerhalb weniger zufällig herausgegriffener Arten einer Gattung erscheint zunächst merkwürdig. Im Falle der *Salvia officinalis* mag menschliche Selektion eine Rolle gespielt haben, denn die hochgradig sterilen Pflanzen entwickeln sehr reichlich die als Gewürz begehrten Blätter. Die Anlage zur „Cytomixis“ aber ist offenbar eine Gattungseigentümlichkeit, und Gynodiözie ist in der ganzen Ordnung der Labiaten häufig. Hinzu kommt, daß die blütenbiologischen Einrichtungen die Fremdbefruchtung fördern und somit ermöglichen, daß auch Defektmutationen heterozygot erhalten bleiben. Die Anhäufung negativer Erbfaktoren in der Gattung *Salvia* läßt sich somit gut erklären.

Zusammenfassung

Die Gattung *Salvia* weist verschiedenartige Sterilitätserscheinungen auf. Die Gynodiözie von *Salvia nemorosa* kommt dadurch zustande, daß im Stadium des Diplotän der Meiosis die Pollenmutterzellen degenerieren.

Bei *S. officinalis* erzeugten amitotische Teilungen der Interphasekerne hypohaploide Zellen in Mehrkern-tetraden. Da alle, auch der kleinste Mikronukleus, stets einen Nukleolus enthalten, wurde die Frage diskutiert, ob Störungen im Nukleinsäure-Haushalt die Ursache dafür sein könnten. Viele Arten von *Salvia* zeigen „Cytomixis“, vermutlich eine praemortale Reizreaktion der Pollenmutterzellen, die ebenfalls die Ursache für Pollensterilität sein könnte.

Literatur

1. CLARK, FRANCES J.: Cytogenetic studies of divergent meiotic spindle formation in *Zea Mays*. *Americ. J. Bot.* 27, S. 547—559 (1940). — 2. FRANKEL, O. H.: Studies in *Hebe* II. *J. Genet.* 40, 171—184 (1940). — 3. GATES, R. R.: Pollenentwicklung in Hybriden von *Oenothera* mut. *lata* und *Oe.* mut. *semilata* in relation to mutation. *Botan. Gazette* 43, 81—115 (1907). — 4. GATES, R. R.: Pollenformation in *Oenothera gigas*. *Am. J. of Bot.* 25, 909—940 (1911). — 5. GLIŠIĆ, L. M.: Cytological observation on a *Salvia* hybrid. *Bull. Inst. Bot. Univ. Beograd* 3, 1—17 (1934). — 6. HARTE, C. und BISSINGER, B.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der durch die Faktoren *tr* und *ster* bedingten Pollensterilität bei *Oenothera*. *Z. Vererbungslehre*, 84, 251—269 (1952). — 7. HRUBÝ, K.: Zytologie und Anatomie der mitteleuropäischen Salbei-Arten. *B. B. C. LII, Abt. A H. Z.*, 298—380 (1934). — 8. KATTERMANN, G.: Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. *Planta* 18, 751—785 (1933). — 9. LA COUR, L. F.: The physiology

of chromosome breakage and reunion in *Hyacinthus*. *Heredity* 6 Suppl. 163—179 (1952). — 10. LINNERT, G.: Die Struktur der Pachytänchromosomen in Euchromatin und Heterochromatin und ihre Auswirkung auf die Chiasma-bildung bei *Salvia*-Arten. *Chromosoma* 7, S. 90—128 (1955). — 11. Mc LEISH, J.: The consequences of localized chromosome breakage. *Heredity* 8, 385—407 (1954) — 12. MECHELKE, F. und H. STUBBE: Studien an mutablen Genen. I. *Antirrhinum majus* L. mut. *graminifolia*. *Z. Vererbungslehre* 86, 224—248 (1954). — 13. MÜNTZING, A. und R. PRAKKE: Chromosomal aberrations in rye populations. *Hereditas* 27, 273—308 (1941). — 14. OEHLKERS, F.: Entwicklungsgeschichte der Pollensterilität einiger *Oenotheren*. 43, 265—284 (1927). *Z. Vererbungslehre*. — 15. OEHLKERS, F.: Entwicklung und Erbllichkeit der Sterilität bei Pflanzen. *Z. Vererbungslehre* 54, 51—75 (1930). — 16. TISCHLER, G.: Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. II, S. 530 (1951). — 17. WELZEL, G.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an pollensterilen Mutanten von *Petunia*. *Z. Vererbungslehre* 86, S. 35—53 (1954).

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung Berlin-Dahlem)

Beobachtungen an den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde

Von FRIEDRICH QUADT*, Klausheide

Mit 1 Textabbildung

Auf Grund unserer Untersuchungen an tetraploiden Tomaten (QUADT 1945) kamen wir zu dem Schluß, daß die bekannten Fertilitätsstörungen experimentell erzeugter Polyploider vorwiegend genisch bedingt sind, und glauben mit dieser Annahme in Übereinstimmung mit anderen Autoren (KUCKUCK und LEVAN 1951, STEBBINS 1950 u. a.) zu sein.

Nach dieser Vorstellung ist es durchaus möglich, daß am Zustandekommen der Fertilitätsminderung bei Polyploidie die regelmäßig zu beobachtende Zellvergrößerung mit all ihren Folgeerscheinungen eine wesentliche Rolle spielt, wie sie in den zahlreichen, wertvollen Untersuchungen von SCHWANITZ (1948 bis 1953, s. SCHWANITZ 1953) dargelegt sind. Da aber sowohl Ausgangszellgröße und Vergrößerungsindex (v. WETTSTEIN 1928, 1937, TOBLER 1932) als auch alle anderen untersuchten Eigenschaften polyploider Pflanzen genetisch verankert sind (v. WETTSTEIN 1937), muß die durch Zellvergrößerung bedingte Fertilitätsminderung letztlich vom Idiotyp abhängig sein. Danach dürfte auch die für den Organismus erträgliche Höchstgrenze der Zellvergrößerung von der jeweiligen Kombination der Erbfaktoren abhängen. Ein definitiver Grenzwert der Zellgröße ist, soweit er nicht ein Maß überschreitet, welches die zellphysiologischen Vorgänge schon aus physikalischen Gründen unmöglich macht, nicht ohne weiteres zu bestimmen.

Auch die Fertilitätsstörungen infolge von Unregelmäßigkeiten in der Reduktionsteilung lassen sich durch direkte oder indirekte Abhängigkeit vom Genom erklären, da z. B. SOOST (1950) an Tomaten, BEADLE (1930 u. 1933) an Mais und PRAKKE (1943) an Roggen die Genabhängigkeit der Chromosomenpaarung in der Meiosis nachweisen konnten. Auch MÜNTZING u. AKDIK (1948) finden eine Genabhängigkeit der Chromosomenpaarung in Inzuchtlinien beim Roggen. SCHWANITZ (1948/49) sieht die Unregelmäßigkeiten der R. T. in Abhängigkeit von den veränderten physio-

logischen Verhältnissen seiner Polyploiden, und somit müssen sie als indirekt abhängig von den die physiologischen Vorgänge steuernden Genen angesehen werden. Für die Genabhängigkeit der Störungen in der R. T. spricht auch die erfolgreiche Auslese auf störungsfreie Linien beim tetraploiden Roggen (BLIER 1950 u. PLARRE 1954). Auch BREMER u. BREMER-REINDERS (1954) konnten durch Auslese die Fertilität von tetraploidem Roggen verbessern und im Zusammenhang damit die meiotischen Störungen weitgehend vermindern. Die Untersuchungen von MÜNTZING (1936, 1937), und BRIX u. QUADT (1953) an *Dactylis glomerata* und NORDENSKIÖLD (1953) an *Phleum pratense* zeigen andererseits, daß diese Futtergräser als Autopolyploide aufzufassen sind, die trotz teilweise erheblicher Multivalentenbildung hochfertil sind. Hier müssen also zytologische Komplikationen durch andere der Selektion zugängliche Faktoren kompensiert worden sein. Welche Wirkung der unterschiedlichen Genkombination in späteren Generationen heterozygoter Polyploider vorstellbar ist, wurde von MELCHERS (1946) in einem Modellbeispiel in voller Klarheit dargelegt, und KUCKUCK und LEVAN (1951) entwickeln die Vorstellung, die auch unseren Schlüssen (QUADT 1945) zugrundeliegt, sehr ausführlich, so daß hier auf die genannten Arbeiten verwiesen werden kann.

Nach den oben angeführten Vorstellungen müßte es möglich sein, auch bei tetraploiden Tomaten durch Selektion Genotypen zu isolieren, deren Fertilität gegenüber den tetraploiden Ausgangsformen deutliche Abweichungen aufweist, wie es u. a. die Versuche von SCHLÖSSER (1944), PARTHASARATHY und RAJAN (1953), KUCKUCK und LEVAN (1951) an *Linum* und *Brassica campestris* var. *toria* beweisen. RASMUSSEN (1953) konnte bei Betarüben in gleicher Weise durch Selektion die anfänglich geringe Vitalität der polyploiden Stämme verbessern.

Die weiter unten beschriebenen Ausleseversuche waren ursprünglich auf breiter Basis geplant, konnten

* Herrn Prof. H. KAPPERT zum 65. Geburtstag gewidmet