

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

Die Vererbung der Blütenfarben bei hemiploiden Cyclamen

Von WILHELM SEYFFERT *

Mit 1 Textabbildung

I. Einleitung

Die Entwicklung des *Cyclamen persicum* zu einer Marktpflanze ersten Ranges begann in der Mitte des vorigen Jahrhunderts. Seit dieser Zeit ist aus der einfachen Wildform, dank dem unermüdlichen Fleiß vieler Liebhaber, Gärtner und Züchter, ein überaus reichhaltiges und leistungsfähiges Sortiment entstanden, das eine große Zahl verschiedener Farbtypen umfaßt. Naturgemäß war zu Beginn der züchterischen Bearbeitung das Hauptaugenmerk auf die Entdeckung neuer Farben und Formen gerichtet, während das Bestreben heute in erster Linie dahin geht, die Vielzahl der vorhandenen Farbtypen zu fixieren und ihre Leistungseigenschaften zu verbessern. Es zeigte sich aber schon sehr bald, daß eine Reinzüchtung, vor allem bei den vom Käufer sehr begehrten lachsfarbenen Cyclamen, außerordentlich schwierig war, da jene eine besonders große und offenbar unüberwindliche Variabilität aufweisen. So ist beispielsweise die Sorte Lachshell als sehr variabel bekannt, ihre Reinzüchtung ist bisher weder in Deutschland noch in Holland wirklich gelungen. Die Frage nach der Ursache jener Variabilität wird daher von Züchtern immer wieder gestellt, ihre Beantwortung ist der Schlüssel zu einer planmäßigen und erfolgreichen Züchtungsarbeit.

Ende der dreißiger Jahre wurde im Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung in Berlin-Dahlem und später auch in Wageningen in Holland die genetische Bearbeitung des *Cyclamen persicum* aufgenommen und schon 1941 konnte KAPPERT auf Grund zytologischer Befunde feststellen, daß ein großer Teil unseres heutigen Handelssortimentes tetraploid ist. KAPPERT sah Cyclamen als Autotetraploide an und leitete daraus nicht nur die Schwierigkeiten einer Reinzüchtung ab, sondern diskutierte auch Möglichkeiten zu ihrer Überwindung. Durch die Befunde von WELLENSIEK, DOORENBOS en DE HAAN (1950) und den ersten Nachweis einer autotetraploiden Spaltung durch WELLENSIEK (1952) wurden die Beobachtungen und Annahmen KAPPERTS weitgehend bestätigt. Berücksichtigt man nun, daß Cyclamen nicht nur autotetraploid spalten, sondern außerdem der Fremdbestäubung ausgesetzt sind, so finden die in der Praxis oft beobachteten und diskutierten Mängel, insbesondere die ungenügende Sortenkonstanz in Farbe, Form und Haltung der Blüten, ihre zwangslose Erklärung. Erfordert doch die Züchtung konstanter Sorten — infolge der komplizierten Spaltungsverhältnisse tetrasomer Bastarde — schon bei monogen bestimmten Merkmalen die Prüfung einer großen Zahl von Nachkommen und die Untersuchung mehrerer Generationen. Entsprechend gesteigerte Schwierigkeiten ergeben sich aus der Abhängigkeit eines Merkmales von mehreren Faktoren, so daß hier sowohl die Vermehrungsrate einer Einzelpflanze als auch die oft nicht ausreichende Gewächshausfläche einer ein-

gehenden Analyse des Erbverhaltens sehr im Wege stehen.

Auf Grund des Nachweises leistungsfähiger, diploider weißer Formen unter den Kulturcyclamen diskutierte KAPPERT bereits 1941 die Möglichkeit, die Chromosomenzahl tetraploider Farbsorten auf den halben, hemiploiden¹ Satz zu reduzieren, um auf diese Weise genetisch züchterische Fragen leichter lösen zu können. Er führte in dieser Richtung systematisch Versuche durch, indem er einerseits nach spontan auftretenden hemiploiden Typen, die nicht selten im Zusammenhang mit der Polyembryonie beobachtet wurden, suchte und andererseits diploide Wild- und Kulturformen mit tetraploiden Farbsorten kreuzte. Auf beiden Wegen hatte er wiederholt Erfolg (KAPPERT, unveröffentlicht). So wurden unter 20 untersuchten F_1 -Bastarden der Kreuzung diploid \times tetraploid neben 14 tetraploiden 6 triploide gefunden, die, wiederholt mit diploiden und spontan aufgetretenen hemiploiden rückgekreuzt, eine Anzahl farbiger hemiploider Pflanzen hervorbrachten. Damit waren die Grundlagen und das Ausgangsmaterial für die vorliegenden Untersuchungen geschaffen².

WELLENSIEK erhielt unabhängig davon farbige diploide Typen aus der Mutation reinweißer diploider Pflanzen, die unter dem Namen Sylphide und Weiß mit Auge bekannt geworden sind und deren Erbverhalten durch die Arbeiten WELLENSIEKS u. Mitarb. (1950) aufgeklärt werden konnte.

Wie die Untersuchung unserer hemiploiden Pflanzen zeigte, war die starke Variabilität durch die Reduktion der Chromosomenzahl nicht verloren gegangen. Das heißt, daß auch im hemiploiden Material eine große Zahl zum Teil einander sehr ähnlicher Phänotypen auftrat, deren Klassifizierung mitunter nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitete. Ein Farbvergleich mit Hilfe von Farbtafeln führte trotz aller Sorgfalt und erstrebten Objektivität zu unvermeidlichen subjektiven Fehlern, so daß die Suche nach einer genaueren Klassifizierungsmöglichkeit erforderlich wurde. Durch die Arbeiten WERCKMEISTERS (1952a, 1952b) und einen Vortrag vor dem Arbeitskreis „Selektion und Züchtung von Alpenveilchen“ (WERCKMEISTER, 7. I. 53, unveröffentlicht) wurden wir auf die Papierchromatographie aufmerksam, die sich bereits nach den ersten Vorversuchen als sehr brauchbar erwies. Nunmehr war es nämlich möglich, verschiedene Farbtypen auf Grund ihres Pigmentgehaltes qualitativ zu unterscheiden und damit von

¹ Pflanzen mit einer spontan oder experimentell auf die Hälfte reduzierten Chromosomenzahl werden dann als hemiploid bezeichnet, wenn noch keine absolute Gewißheit über die Grundzahl einer Art besteht und damit keine exakte Aussage über die durch die Reduktion erzielte Polyploidiestufe gemacht werden kann. (Vgl. auch KAPPERT, 1941.)

² Herrn Prof. KAPPERT sei an dieser Stelle für die Überlassung des umfangreichen und wertvollen Materials sowie für sein stetes und förderndes Interesse am Fortgang der Arbeit herzlichst gedankt.

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

vornherein jede umweltbedingte Variabilität auszuschalten.

Auf Grund der gleichzeitig durchgeführten genetischen und chromatographischen Untersuchungen konnte nun eine Reihe von Blütenfarbfaktoren nachgewiesen werden, aus deren Zusammenwirken ein Großteil des heute vorhandenen Farbsortiments abgeleitet werden kann. Ihre Wirkung und Wechselwirkung soll im folgenden beschrieben werden.

II. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an Nachkommenschaften der eingangs bereits beschriebenen, von KAPPERT artifiziell erzeugten hemiploiden *Cyclamen persicum* durchgeführt. An ihrer Entstehung sind diploide englische Fenstercyclamen, kleinblütige hemiploide Pregettersche Duftcyclamen und hemiploide Typen aus der Rückkreuzung triploider F₁-Bastarde, aus der Kreuzung diploid × tetraploid, mit diploiden Wild- und Kulturformen beteiligt. Ein genauer Nachweis der Herkunft einzelner Nachkommenschaften ist jedoch nicht mehr in allen Fällen möglich, da das Material während des Krieges durch Luftangriffe zum Teil vernichtet worden ist.

1953 und 1954 sind, bezogen auf die ersten Kreuzungen, die vierte, fünfte und sechste Generation untersucht worden.

Zur Selbstung wurden junge Knospen mit Pergamin-tüten umhüllt und die Blüten nach der Anthese im Abstand von 4–6 Tagen mehrfach bestäubt. Vor einer Kreuzung wurde die erforderliche Kastration anfangs so durchgeführt, daß das sympetale Perigon in jungen Knospen durch leichte Bewegungen mit-samt der Antheren abgedreht wurde, so daß nur der Fruchtknoten und der Griffel stehen blieben. So kastrierte Pflanzen zeigten jedoch nur wenig Ansatz, worauf die Kastrationsmethode geändert wurde. Etwa acht Tage vor der Anthese wurden die kontort deckenden Blütenblätter vorsichtig aufgedreht und die Antheren mit Hilfe einer Pinzette entfernt. Anschließend wurden die Knospen mit einer Pergamin-tüte umhüllt und nach dem Aufblühen im Abstand von 6 Tagen mehrfach bestäubt. Mit dieser Methode wurde wesentlich besserer Ansatz erzielt.

Zur visuellen Bonitierung wurden die Farbwerte an der Oberseite der Petalen unter Verwendung der Farbtafeln nach OSTWALD und der HORTICULTURAL COLOUR CHART festgestellt. Eine Übersicht über die auf diese Weise erhaltenen besten Näherungswerte für die durchschnittliche Ausprägung der Hauptfarbtypen wird in der Tabelle 1 (Seite 277) gegeben. Die Farben der verschiedenen Phänotypen wurden, um die Übersicht über die systematische Gliederung der Farbtypen zu erleichtern, durch einfache, sortenunabhängige Arbeitsbezeichnungen gekennzeichnet. Wie schon eingangs erwähnt, reicht diese Bonitierung für eine zuverlässige Klassifizierung jedoch nicht aus, so daß es erforderlich wurde, jede einzelne Pflanze einer Nachkommenschaft mit Hilfe der Papierchromatographie zu untersuchen. Diese bereits vielfach beschriebene Methode (CRAMER, 1953, u. a.) eignet sich zur schnellen und einfachen Trennung auch kleinster Mengen unbekannter Substanzgemische. Selbst aus Teilen einer Einzelblüte kann noch ein brauchbares Chromatogramm erhalten werden, so daß darin eine

weitgehende Sicherung gegen die subjektive Beurteilung eines Farbtyps gesehen werden kann.

Die Chromatogramme wurden nach den Angaben von BATE-SMITH and WESTALL (1950) in einer eigens für Reihenuntersuchungen konstruierten Kammer dargestellt. Zur Trennung der Anthocyane und Flavonole wurde das Lösungsmittelgemisch *n*-Butanol-Eisessig-Wasser, 4:1:5, zur Trennung der Anthocyanidine *n*-Butanol-2 *n*-HCl, 1:1, verwendet; es wurde auf dem Papier Schleicher & Schüll Nr. 2043 a bei einer Temperatur von $17,0 \pm 1,0^\circ$ aufsteigend gearbeitet. Die Position der Anthocyane war im Chromatogramm durch ihre Eigenfärbung, die der Flavonole erst nach Behandlung mit Ammoniakdampf als gelb gefärbter Fleck erkennbar. Ausführlichere Angaben zur papierchromatographischen Methodik sind an anderer Stelle (SEYFFERT, 1954) gegeben.

III. Ergebnisse der genetischen Untersuchungen

Die ersten Angaben über den Erbgang von Blütenfarbfaktoren bei diploiden *Cyclamen persicum* wurden von WELLENSIEK, DOORENBOS en DE HAAN (1950) für die Ausbildung der Sortencharaktere weiß mit Auge, Sylphide und weiß gegeben, für die zwei freispaltende Gene nachgewiesen werden konnten. „W“ ist ein dominanter Anthocyanfaktor, der die Petalen der Cyclamen blaurot, den Basalfleck tief dunkelrot färbt und rezessiv zur Bildung weißer Blüten führt. Die Anthocyanfärbung der Petalen wird in Gegenwart des Gens „W“ durch einen dominanten Hemmungsfaktor „S“ auf die Zone des Basalflecks, das „Auge“, beschränkt, es entsteht die Sorte weiß mit Auge. Das rezessive Allel „s“ führt in Pflanzen vom Genotyp WW oder Ww zu der blauroten Sorte Sylphide, während es in weißen Blüten, ebenso wie sein dominantes Allel „S“, phänotypisch nicht nachweisbar ist. Danach sind bisher also folgende Geno- und Phänotypen bekannt:

W. S.	weiß mit Auge
W. ss	Sylphide
ww S.	weiß
ww ss	weiß

In einer späteren Veröffentlichung festigte WELLENSIEK (1952) die zunächst „nur vorläufig befriedigende Hypothese“ über den Erbgang dieser Merkmale und wies gleichzeitig darauf hin, daß es nur wenig wahrscheinlich sei, außer den genannten noch andere Farbtypen als diploide Sorten zu erhalten. Diese Annahme wird durch unsere Ergebnisse jedoch widerlegt. Wie aus der Übersicht (Tab. 1) hervorgeht, sind, mit Ausnahme der besonders kräftig gefärbten Sorten wie Lachsscharlach, Leuchtfeuer und Dunkelblutrot, die wichtigsten Farbtypen des tetraploiden Handels-sortiments auch in unserem hemiploiden Material vertreten.

Zur Erleichterung der Übersicht wurden die Phänotypen nach dem Aufhellungsgrad ihrer Petalen in vier Gruppen eingeteilt. Wir unterscheiden danach:

Gruppenbezeichnung	Auge	Petale
1) ungefärbt	farblos	creme, elfenbein oder reinweiß
2) schwach gefärbt	dkl.purpur	creme oder ganz zart rosa

Tabelle 1. Übersicht über die wichtigsten Farbtypen hemiploider *Cyclamen persicum*

Arbeitsbezeichnung	Farbtafelwert nach				Farbbezeichnung nach H. H. C.	Ähnliche Handelsorte
	Ostwald		Horticultural Colour Chart			
	Basalfleck	Spreite	Basalfleck	Spreite		
1) reinweiß creme elfenbein			<523/3	<403/3	keine keine <neapelgelb	Reinweiß Reinweiß Reinweiß
2) weiß m. p. Auge weiß m. r. Auge fast weiß m. p. A. fast weiß m. r. A.	10 re 9 re 10re—ra 9 re	<10 ea < 9 ea	29 27 729/1 827/3	628/3 627/3	keine keine <persischrosa <fuchsienrosa	Weiß mit Auge Weiß mit Auge Rosa v. Zehlendorf Rosa v. Zehlendorf
3) rotblau blaurot dunkelrotblau dunkelblaurot	10 re 9—10 re 10 ri 9—10 ri	10—11 na 10 na 10—11 re 10 ra—re	29 28 828/1 826/3	629/2 29/1 29 027	roseinpurpur rhodaminpurpur rhodaminpurpur magentarot	Sylphide Cattleya keine Rot mit Lachs-schein
4) blaurosa lachsrosa blaulachs lachsrot dunkelpurpur dunkelrot tiefpurpur tiefrot	10 re 9—10 re 9—10 ri 9 re—ri 10 re—ri 9—10 re 10 re—ri 9—10 re	10 na 9 na 9 ra 9 na 10—11 re 9—10 re 10—11 re 9—10 re	28 26 823/3 724 729 028 732 28	627 22/1—23/1 25 21/1 729/1 027—727 732 727	fuchsienrosa karmesin bengalischrosa karmin päonienpurpur tyrischpurpur dogenpurpur tyrischpurpur	Silberlachs Lachshell Neulachsrosa Lachsdunkel Erika Dunkelrot keine Dunkelblutrot

Abkürzungen: p. = purpur, r. = rot, H. C. C. = Horticultural Colour Chart
< steht vor solchen Farbtafelwerten und Farbbezeichnungen, die heller als der angegebene Wert sind.

Gruppenbezeichnung	Auge	Petale
3) co-pigmentiert ¹	dklpurpur	helles magenta bis purpur
4) intensiv gefärbt	dklpurpur	karmesin bis dunkelpurpur

In der Tabelle 1 sind die Phänotypen in der hier genannten Reihenfolge gruppiert.

A. Ausbildung anthocyanfreier Blüten

Die Auswertung unseres umfangreichen Materials aus den Jahren 1947—1953 beweist den rezessiven und monogenen Charakter der völlig anthocyanfreien Typen und bestätigt damit den Befund WELLENSIEKS (1952), daß die Anthocyanfreiheit durch ein rezessives Allel „w“ bedingt wird. Von 48 Nachkommenschaften deren Umfang für eine Auswertung nach der χ^2 -Methode groß genug war, d. h. deren Erwartungswert in der rezessiven Phänotypenklasse mindestens 5 Individuen umfaßte, wurden sowohl die Einzelspaltungen als auch ihre Abweichung von einer Gesamtsplaltung statistisch geprüft.² Der Heterogenitätstest ergab

¹ Co-pigmentierte Pflanzen enthalten nach ROBINSON and ROBINSON (1931) Verbindungen, die in Gegenwart von Anthocyanen eine aufhellende und schwach blauende Wirkung auf die Blütenfarbe ausüben. Als Co-Pigmente können wirken: Flavone, Flavonole, Tannine und ähnliche Verbindungen.

² Die Prüfung auf Heterogenität der Versuchsdaten wurde nach der BRANDT-SNEDECOR-Formel (FISHER, 1950) durchgeführt:

$$\chi^2 = \frac{1}{\bar{p}\bar{q}} (\Sigma (ap) - n\bar{p})$$

wobei $p = a/(a + a')$, $\bar{p} = n/(n + n')$, $\bar{q} = 1 - \bar{p}$ und $n = \Sigma a$ sind. a und a' sind die beobachteten Häufigkeiten in der dominanten bzw. rezessiven Phänotypenklasse einer Einzelsplaltung. Nach dieser Formel wurde für die vorliegenden Nachkommenschaften ein $\chi^2 = 39,0056$ errechnet.

zwischen den einzelnen Nachkommenschaften keine signifikanten Unterschiede: $\chi^2 = 39,0056$, $P_{(47)} = 80\%$, so daß sie ohne Bedenken zu einer Gesamtsplaltung zusammengefaßt werden konnten. Die vereinigten Werte zeigten ein Verhältnis von 1454 farbigen zu 480 weißen Pflanzen, dessen Abweichung von einer idealen 3:1-Verteilung (1450,5:483,5) mit einem $\chi^2 = 0,0337$ und einem $P_{(1)} = 85\%$ innerhalb des Zufallsbereichs liegt.

Selbstungen farbloser Pflanzen müßten demnach immer farblose Nachkommen ergeben. Wenn dennoch Ausnahmen von dieser Regel beobachtet wurden, so beruht das sicher nicht immer auf einem Versuchsfehler. In unserem Material traten drei von der Erwartung abweichende Nachkommenschaften auf:

Nummer	Elter	Nachkommen		Summe
		farblos	farbig	
52—307	farblos	27	4	31
52—381	farblos	21	2	23
53—420	farblos	10	3	13
Summe		58	9	67

Auch WELLENSIEK (1952) berichtet von solchen abweichenden Nachkommenschaften. Er fand unter 105 Nachkommen einer weißen Pflanze 93 weiß, 8 weiß mit Auge, 2 Sylphide und zwei Pflanzen mit einer Streifenbildung in der Petale. WELLENSIEK sieht diese abweichenden Typen als Mutationen an und erwägt aus der Tatsache, daß solche völlig oder teilweise mutierten Pflanzen nur in ganz bestimmten Nachkommenschaften auftreten, die Möglichkeit einer genetisch kontrollierten Mutationsbereitschaft. Die Angaben WELLENSIEKS, daß Pflanzen mit blauroten Längsstreifen in einzelnen Petalen oder mit völlig zu weiß mit Auge oder blaurot mutierten Blüten in be-

stimmt Nachkommenschaft stets gehäuft auftreten, in anderen dagegen niemals, decken sich weitgehend mit unseren Beobachtungen. Es ist anzunehmen, daß sie durch somatische Mutationen entstanden sind. Ein Vergleich der relativen Häufigkeit von der Norm abweichender Pflanzen mit Hilfe einer 2×2 -Tabelle läßt erkennen, daß zwischen den von WELLENSIEK angegebenen Werten (10/105) und unseren Resultaten (9/67) keine signifikanten Unterschiede bestehen: $\chi^2 = 0,6359$, $P_{(1)} = 42\%$. Ergänzend sei hierzu mitgeteilt, daß in der Nr. 52—381 unter den 21 farblosen Pflanzen 5 eine Streifenbildung aufwiesen, von der sowohl Teile einzelner Petalen als auch die entsprechenden Sektoren der in weißen Blüten normalerweise gelb gefärbten Antheren betroffen waren.



Abb. 1. Beispiel für die somatische Mutation an einer weißen Cyclamenblüte
links: blaurote Längsstreifen in der Petale (Seitenansicht)
rechts: die gleiche Blüte von unten, bei der die Farbänderung der links liegenden Anthere zu erkennen ist

Es muß daher bei Cyclamen durchaus mit der Möglichkeit einer relativ hohen Mutationsrate gerechnet werden, die durch genetische Faktoren gesteuert wird.

B. Unterschiede zwischen anthocyanfreien Pflanzen

1. Ausbildung cremefarbiger Blüten

Der Vergleich von Nachkommenschaften verschiedener Ww-heterozygoter Elterpflanzen führte zu der zunächst überraschenden Feststellung, daß auch bei anthocyanfreien Pflanzen noch Unterschiede zu beobachten waren. So wurden in Nachkommenschaften intensiv gefärbter Pflanzen neben eltergleichen Typen immer nur reinweiße Pflanzen mit einer klaren, fast rötlich-weißen Färbung der Petalen beobachtet, im Gegensatz zu den von schwach gefärbten oder copigmentierten Eltern abstammenden, die in den meisten Fällen einen leicht gelblichen, cremefarbenen Anflug hatten. Die Vermutung einer genetisch kontrollierten, nicht durch Anthocyane bedingten Pigmentierung wurde durch die Selbstbestäubung einer Anzahl cremefarbiger Pflanzen und ihre Kreuzung mit reinweißen Pflanzen bestätigt. Eine weitere Bestätigung ist durch den Zusammenhang mit der Co-Pig-

mentierung gegeben (siehe Seite 280). Die Zusammenfassung verschiedener Selbstungsnachkommenschaften heterozygoter cremefarbiger Elterpflanzen ergab ein Verhältnis von 61 cremefarbenen zu 13 reinweißen Pflanzen, dessen Abweichung von der Erwartung (55,5:18,5) mit einem $P_{(1)} = 14\%$ nicht gesichert ist. Auch die Kreuzung einer cremefarbenen Pflanze mit einer konstant reinweißen, die in der R_1 auf 18 cremefarbige 21 reinweiße (ideal = 19,5:19,5) ergab, deutet auf einen monogenen Unterschied zwischen diesen anthocyanfreien Typen. Die papierchromatographische Untersuchung cremefarbiger und reinweißer Pflanzen ergab für die cremefarbenen die Anwesenheit schwachgelblicher Pigmente (Flavonole), während reinweiße Blüten pigmentfrei waren. Im Zusammenhang mit den oben aufgezeigten Spaltungen ist aus dieser Beobachtung zu schließen, daß ein dominanter Faktor „F“ die Ausbildung der gelblichen Pigmente, der Flavonole, bedingt, während Pflanzen mit dem rezessiven Allel „f“ keine Pigmente bilden können.

2. Ausbildung elfenbeinfarbiger Typen

Die Selbstung cremefarbiger Elterpflanzen führte nicht nur zur Abspaltung reinweißer Typen, sondern in einigen Fällen traten neben einer größeren Zahl cremefarbiger auch einige elfenbeinfarbige Pflanzen auf. Sie unterscheiden sich von den cremefarbenen durch eine etwas dunklere Farbtönung, ein Unterschied, der aber nicht von allen befragten Personen erkannt werden konnte. Jedoch war durch die Anwendung der Papierchromatographie eine einwandfreie Klassifizierung möglich, da in cremefarbenen Blüten stets 4, in elfenbeinfarbenen dagegen nur 3 verschiedene Flavonole gleichzeitig beobachtet wurden. Die Selbstung cremefarbiger Elterpflanzen führte bei 7 Nachkommenschaften zu einer statistisch zu beurteilenden Aufspaltung. Die Zusammenfassung zu einer Gesamtsplattung ergab ein Verhältnis von 94 cremefarbig : 30 elfenbeinfarbig, dessen Abweichung von einer idealen 3:1-Splattung (93:31) mit einem $\chi^2 = 0,043$ und einem $P_{(1)} = 84\%$ nicht signifikant ist. Eine weitere Bestätigung liefert die Rückkreuzung eines doppelt heterozygoten cremefarbenen Elters vom Genotyp Ff Ee — wobei „E“ den Faktor kennzeichnet, dessen rezessives Allel die Entstehung der Elfenbeinfarbe bedingt — mit einer konstant reinweißen Pflanze (Genotyp ff ee).

K 53—496: creme \times reinweiß: beobachtet ideal (1:1:2)

creme	F. E.	11	9,75
elfenbein	F. ee	7	9,75
reinweiß	ff(E. + ee)	21	19,50
		39	

Diese bifaktorielle Spaltung bestätigt sowohl die Annahme eines monogenen Unterschiedes zwischen creme- und elfenbeinfarbenen, wie auch zwischen pig-

menthaltigen und pigmentfreien Typen. Die Prüfung der Abweichung von einer theoretischen 1:1:2-Verteilung ergibt ein $\chi^2 = 1,0511$ und einen $P_{(2)}$ -Wert von 58%, d. h. die Abweichung ist nicht signifikant.

Unter anthocyanfreien Pflanzen gibt es demnach bisher die folgenden Geno- und Phänotypen:

ww F. E.	creme
ww F. ee	elfenbein
ww ff E.	reinweiß
ww ff ee	reinweiß

wobei die Beobachtung, daß sich der Faktor „E“ nur dann manifestieren kann, wenn gleichzeitig das dominante Allel „F“ vorhanden ist, darauf schließen läßt, daß „F“ prinzipiell die Pigmentbildung erlaubt, während „E“ dann die Zahl der gebildeten Flavonole modifiziert.

C. Unterschiede zwischen anthocyanhaltigen Pflanzen

Pflanzen mit anthocyanhaltigen Blüten entstehen, wie schon auf Seite 276 gezeigt, unter dem Einfluß des von WELLENSIEK (1950) bereits analysierten dominanten Allels „W“. Allen diesen Pflanzen ist gemeinsam, daß sie zumindest in der Zone des Basalflecks eine mehr oder minder starke Anthocyanfärbung aufweisen, anthocyanhaltige Pflanzen ohne „Auge“ wurden bisher nicht beobachtet. Unterschiede zwischen den verschiedenen Anthocyanfarben werden durch die Änderung des Grundfarbtones, durch Änderung des Farbwertes der Petalen und durch eine mehr oder minder starke Abschwächung oder Verstärkung der Farbtintensität in den Petalen hervorgerufen.

1. Veränderungen des Grundfarbtones

Der auffallendste Unterschied zwischen Phänotypen, die nach ihrem Aufhellungsgrad in die gleiche Gruppe gehören, besteht in einer sichtbaren Unterteilung in purpurrote und purpurviolette Farbtöne, der im Bereich des Basalflecks besonders deutlich hervortritt. So lassen sich innerhalb jeder Gruppe stets zwei Farbtypen unterscheiden:

weiß mit rotem Auge	weiß mit purpur Auge
fast weiß m. rotem Auge	fast weiß m. purpur Auge
blaurot	rotblau
dunkelblaurot	dunkelrotblau
lachsrosa	blaurosa
lachsrot	blaulachs
dunkelrot	dunkelpurpur
tiefrot	tiefpurpur

Die Untersuchung zahlreicher Selbstungs- und Kreuzungsnachkommenschaften ergab, daß ein dominantes Modifikatorgen „M“ für die Bildung der purpurvioletten Farbtöne verantwortlich ist, während sein rezessives Allel „m“ die Ausbildung purpurroter Farben bedingt. Nach der Selbstung verschiedener Elterpflanzen mit purpurviolettem Grundfarbton wurden 9 monohybrid (M/m) und 7 dihybrid (W/w, M/m) spaltende Nachkommenschaften beobachtet. Ihre Zusammenfassung ergab im ersten Fall eine Verteilung von 313 purpurfarbig:101 rot, die mit einem $\chi^2 = 0,0805$ und einem $P_{(1)} = 77\%$ nur zufällig von einer idealen 3:1-Spaltung abweicht, und im zweiten Fall eine 9:3:4-Verteilung, nämlich

150 purpur: 57 rot: 62 weiß.

Auch in diesem Fall ist die Abweichung von der Erwartung mit einem $\chi^2 = 1,2749$ und einem $P_{(2)} = 53\%$ nur zufällig. Weiße oder cremefarbige Pflanzen, die aus der Selbstung eines heterozygoten Genotyps Ww Mm hervorgehen, müßten sich demnach in Kreuzungen mit blauroten WW mm-Pflanzen, je nach ihrem Genotyp ww M. oder ww mm, unterschiedlich verhalten. Von einer Ausnahme abgesehen (K 50—220), standen jedoch bisher nur cremefarbige oder reinweiße Pflanzen zur Verfügung, die von Ww MM-Elterpflanzen abstammten und nach Kreuzung mit farbigen WW mm-Typen stets eine uniforme F_1 mit purpurvioletter Grundfarbe und dem Genotyp Ww Mm ergaben.

Die Kreuzung K 50—220 wurde zwischen einem cremefarbigem Elter und einer Pflanze vom Phänotyp weiß mit rotem Auge ausgeführt. Ihre Nachkommenschaft spaltete auf in 7 Pflanzen mit dem Grundfarbton purpur und in 6 vom Grundfarbton rot. Die cremefarbige Elterpflanze muß also im „M“-Locus heterozygot gewesen sein, da der Elter weiß mit rotem Auge nur das rezessive Allel des Modifikatorgens geführt haben kann.

2. Intensivierung der Farben

In der Selbstungsnachkommenschaft einer tief dunkelroten Pflanze wurde erstmals beobachtet, daß ein großer Teil der Nachkommen kräftig dunkel gefärbte Blüten besaß, während ein geringerer Teil hellere und mattere Blüten aufwies. Auf 25 tiefrote wurden 11 dunkelrote Pflanzen gezählt, die bei idealer Phänotypenverteilung ein Verhältnis von 27:9 erwarten ließen. Die Abweichung von der Erwartung ist mit einem $\chi^2 = 0,5925$ und einem $P_{(1)} = 44\%$ nur als zufällig anzusehen. Die Vertiefung des Farbtones wird besonders bei den purpurvioletten Farben deutlich, sie äußert sich in einer Verschiebung des Farbtafelwertes von 729/1 (Päonienpurpur) nach 732 (Dogenpurpur) (HORTICULTURAL COLOUR CHART), also in den blauen Bereich. In der gleichen Weise ist der Unterschied zwischen blauroten und dunkelblauroten, beziehungsweise zwischen rotblauen und dunkelrotblauen Typen zu erklären. Die Zusammenfassung der Spaltungszahlen von Selbstungsnachkommenschaften verschiedener tiefdunkler Elterpflanzen führt zu einer Gesamtspaltung von 92 intensiv gefärbten zu 42 helleren Typen, die von einer idealen Phänotypenverteilung (100,5:33,5) mit einem $\chi^2 = 2,8756$ und einem $P_{(1)} = 9\%$ nur zufällig abweicht. Die Intensivierung der Petalenfarbe ist demnach monogen bedingt, der dafür verantwortliche dominante Faktor wird mit „I“ bezeichnet.

3. Ausbildung der Lachsfarben

Im Handel sind die Lachsfarben stets am stärksten gefragt, so daß die Kenntnis ihrer Entstehung für die praktische Züchtung von besonderer Bedeutung ist. Grundsätzlich sind auch bei den lachsfarbigem Cyclamen rote und blaustichige Pflanzen zu unterscheiden, die unter der Einwirkung des rezessiven oder dominanten Allels des Modifikators „M“ entstehen. Die Selbstung roter und blaustichiger Lachspflanzen führt zu den in der Tabelle 2 zusammengefaßten Aufspaltungen.

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß die lachsfarbigem Typen über tiefpurpur und tiefrote Pflanzen

Tabelle 2. *Selbstungsnachkommen lachsfarbiger Elterpflanzen*

Phänotyp der Eltern	Zahl d. Nachkommen-schaften	blaulachs	lachsrot	tiefpurpur	tiefrot	reinweiß	Summe	Spaltung	χ^2	P%
blaulachs	3	59	13	16	8		96	9:3:3:1	2,74	42
blaurosa	2	19		7		11	37	9:3:3:4	0,48	78
lachsrosa	1		51		14	18	83	9:3:3:4	1,20	54
lachsrosa	2		16		4		20	3:1	0,26	60
Lachshell ¹	1		16		1		17	35:1(?)	—	—
Lachsdunkel ¹	1		35		1		36	35:1(?)	—	—

¹ Dies sind Selbstungsnachkommenschaften tetraploider Handelssorten, denen möglicherweise der Genotyp WWWW mmmm SSss zukommt.

dominant sind und monogen spalten. Dies geht sowohl aus der Aufspaltung der hemiploiden Nr. 47—003 und 47—040 wie auch aus der Aufspaltung zweier tetraploider Nachkommenschaften hervor (52—334 und 52—353), deren Nachkommenschaftsgröße jedoch zur Beurteilung der Spaltungszahlen nicht ausreicht. Eine Aufspaltung in blaulachs:lachsrot:tiefpurpur:tiefrot wie 9:3:3:1 läßt erkennen, daß die Elterpflanzen außerdem im „M“-Locus heterozygot gewesen sein müssen, während die Abspaltung reinweißer Nachkommen eine Heterozygotie im „W“-Locus anzeigt.

Wie an Hand anderer Befunde später noch zu zeigen ist, ist der dominante Faktor für die Bildung der Lachsfarben mit dem vermutlich pleiotrop wirkenden Gen „S“, das nach WELLENSIEK (1950) und nach eigenen Versuchen die Entstehung der Form weiß mit Auge bedingt, identisch. Unter dem Einfluß des dominanten Allels „S“ entstehen demnach — bei gleichzeitiger Gegenwart des Farbfaktors „W“ — lachsfarbige, unter dem Einfluß des rezessiven Allels „s“ tiefrote bzw. tiefpurpurfarbige Blüten.

4. Aufhellung der Anthocyanfarben

Bei anthocyanhaltigen Pflanzen aller Gruppierungen kann die Wirkung eines dominanten Aufhellungsfaktors beobachtet werden, die sich in einer leichten Aufhellung der Petalenfärbung und in einer geringen Änderung der Basalfleckfarbe in Richtung des violetten Bereichs äußert. Der Unterschied zwischen aufgehellten und nicht aufgehellten Typen tritt bei einem Vergleich der lachsfarbigsten Phänotypen lachsrosa und lachsrot oder blaurosa und blaulachs besonders deutlich hervor. Er ist aber auch bei anderen Farbtypen zu beobachten, so z. B. zwischen fast weiß mit schwach purpurfarbigem Auge und fast weiß mit rotem Auge oder zwischen blaurot—hell und blaurot; bei tetraploiden Handelssorten zwischen Lachsdunkel und Leuchtfeuer oder zwischen Rosa von Zehlendorf und Lachshell. Aufgehellte Phänotypen haben häufig in der Schrägansicht einen leicht bläulichen Schimmer, ihre einwandfreie Klassifizierung ist jedoch nur mit Hilfe der Papierchromatographie möglich. Die Gesamtspaltung 13 verschiedener Selbstungsnachkommenschaften aufgehellter Elterpflanzen zeigt eine Verteilung von 527 aufgehellten:181 nicht aufgehellten Pflanzen, ein Verhältnis, das mit einem $\chi^2 = 0,1205$ und einem $P_{(1)} = 72\%$ einer idealen Phänotypenverteilung von 531:177 sehr nahe kommt. Auch in der Nachkommenschaft einer tetraploiden Lachsdunkel-Pflanze konnte eine Aufspaltung beobachtet werden und zwar in 45 Lachsdunkel:10 Leuchtfeuer ($\chi^2 = 1,363$, $P_{(1)} = 24\%$). Die papierchromato-

graphische Untersuchung ergab, daß der Unterschied zwischen diesen Phänotypen auf die Wirkung des gleichen dominanten Aufhellungsfaktors zurückzuführen ist. Er soll mit dem Symbol „C“ belegt werden.

5. Co-Pigmentierung der Anthocyanfarben

Die bereits oben erwähnte Tatsache, daß nur ganz bestimmte Farbgruppen ständig reinweiße, andere dagegen vorwiegend cremefarbige Nachkommen abspalten, sowie der Nachweis eines monogen bedingten Unterschiedes zwischen flavonolhaltigen cremefarbigsten und flavonolfreien reinweißen Pflanzen ist der erste Hinweis auf das Vorkommen einer genetisch bedingten Co-Pigmentierung. Die Auswertung der Papierchromatogramme bestätigte dann auch die durch die Beobachtung anderer Objekte gewonnene allgemeingültige Vorstellung, daß Co-Pigmente aufhellend und leicht „verbauend“ auf die Farbe anthocyanhaltiger Blüten wirken, während intensiv gefärbte Blüten meist frei von Co-Pigmenten sind.

Zu den intensiv gefärbten und damit co-pigmentfreien Pflanzen gehören bei hemiploiden Cyclamen die Phänotypen tiefrot, tiefpurpur, dunkelrot, dunkelpurpur, rotlachs, blaulachs, lachsrosa und blaurosa. Wie unsere Selbstungs- und Kreuzungsversuche zeigten, verhielten sich Pflanzen dieser Gruppe gegenüber co-pigmentierten Typen stets rezessiv.

Pflanzen der co-pigmentierten Gruppe zeichnen sich durch eine mehr oder minder stark aufgehellte Spreite aus, die sich bei gleichem Grundfarbton deutlich vom dunkler gefärbten Basalfleck abhebt. Selbstungen blauroter, rotblauer, dunkelblauroter und dunkelrotblauer Phänotypen führen zu einem 3:1-Verhältnis von aufgehellten co-pigmentierten zu intensiv gefärbten Pflanzen, wenn allein das Allelenpaar für die Co-Pigmentierung heterozygot vorliegt. Sind die Elterpflanzen außerdem im „W“-Locus heterozygot, kann eine 9:3:3:1-Spaltung beobachtet werden. Die Spaltungszahlen vier solcher Nachkommenschaften, die eine 9:3:3:1-Spaltung anzeigen, wurden zusammengefaßt, nachdem durch einen Heterogenitätstest mit Hilfe der sogenannten Kontingenztafel (YULE and KENDALL, 1953) festgestellt worden war, daß die Aufspaltungen der einzelnen Nachkommenschaften nicht signifikant voneinander abwichen ($\chi^2 = 5,3008$, $P_{(6)} = 50\%$). Folgende Gesamtspaltung wurde erhalten:

108 blaurot:32 dunkelrot:34 creme:6 reinweiß.

Die Abweichungen von einem idealen 9:3:3:1-Verhältnis ist mit einem $\chi^2 = 2,9925$ und einem $P_{(3)} = 38\%$ nur als zufällig anzusehen. Die papierchromatographische Untersuchung ergab, daß alle

aufgehellten Pflanzen Flavonole enthielten, während die intensiv gefärbten Typen stets flavonölfrei waren. Es müssen bei Cylamen demnach Flavonole sein, die die Co-Pigmentwirkung ausüben, und den aufgehellten Phänotypen muß auf Grund ihres Pigmentgehaltes der Genotyp W.F., den intensiv gefärbten der Genotyp W. ff zugeschrieben werden.

Die Anwendung der chromatographischen Analyse gestattet eine einwandfreie Unterscheidung flavonölfreier Pflanzen. Dadurch können die bifaktoriellen 9:3:3:1-Spaltungen in zwei monofaktorielle aufgelöst werden, nämlich in

140 anthocyanhaltig: 40 anthocyanfrei,
 $\chi^2 = 0,7407, P_{(1)} = 38\%$

und in

142 flavonolhaltig: 38 flavonölfrei,
 $\chi^2 = 1,4518, P_{(1)} = 22\%$.

Mit diesen Werten ist nunmehr ein Kopplungstest nach MATHER (1951) möglich, der zu folgendem Ergebnis führt:

Spaltung	χ^2	FG	
WF:Wf:wF:wf	2,9925	3	
W : w	— 0,7407	— 1	
F : f	— 1,4518	— 1	
Kopplung	0,8	1	P = 36%

Auf Grund des P-Wertes von 36% muß geschlossen werden, daß eine Kopplung zwischen „W“ und „F“ unwahrscheinlich ist.

6. Hemmung der Farbbildung

Wie WELLENSIEK 1950 berichtete, wird die Hemmung der Anthocyanbildung in den Petalen, die zum Phänotyp weiß mit Auge führt, durch ein dominantes Allel im „S“-Locus bedingt. Der Basalfleck solcher Phänotypen unterscheidet sich nicht von dem anderer Farbtypen, dagegen sind die Petalen nahezu anthocyanfrei oder nur ganz schwach rosa gefärbt. Pflanzen, die das rezessive Allel „s“ führen, sind stets blaurot oder rotblau gefärbt, sie gehören demnach der co-pigmentierten Gruppe an. Die ausführliche Analyse der F₁- und F₂-Nachkommenschaften einer Kreuzung cremefarbig × weiß mit rotem Auge bestätigte die von WELLENSIEK beobachtete Wirkung des Fak-

tors „S“. Sie läßt außerdem im Zusammenhang mit der chromatographischen Untersuchung erkennen, daß alle Phänotypen der verschiedenen Nachkommenschaften flavonolhaltig sind, daß sie also den dominanten Faktor „F“ führen müssen (Tabelle 3).

Aus der Aufspaltung in blaurot und rotblau sowie in weiß mit rotem und mit purpur Auge ist zu schließen, daß der cremefarbige Elter das dominante Allel „M“ heterozygot geführt haben muß, während der andere Elter im gleichen Locus homozygot rezessiv war. Die Zusammenfassung verschiedener Selbstungsnachkommenschaften von weiß mit Auge- und fast weiß mit Auge-Pflanzen läßt erkennen, daß auch hier stets co-pigmentierte oder cremefarbige Typen abspalten, so daß daraus geschlossen werden kann, daß zwischen der Hemmungswirkung des Faktors „S“ und der Gegenwart der Flavonole ein Zusammenhang besteht. Wir beobachteten 6 Nachkommenschaften, deren Gesamtsplaltung ein Verhältnis von 164 weiß mit Auge:47 blaurot:75 creme ergab. Die Abweichung von einer idealen 9:3:4-Splaltung ist mit einem $\chi^2 = 1,0504$ und einem P₍₂₎ = 58% nicht gesichert. 6 weitere Nachkommenschaften zeigten eine Gesamtsplaltung von 183 weiß mit Auge:47 creme (χ^2 für eine 3:1-Splaltung = 2,5565, P₍₁₎ = 10%), und aus der Zusammenfassung von 13 Selbstungsnachkommenschaften konnte schließlich eine Gesamtsplaltung von 516 weiß mit Auge und fast weiß mit Auge:158 blaurot erhalten werden, die von einer idealen Phänotypenverteilung (505,5:168,5) mit einem $\chi^2 = 0,8724$ und einem P₍₁₎ = 34% nur zufällig abweicht.

D. Zusammenwirken der Faktoren

Zu Beginn seien einige Kreuzungen angeführt, die zu einem zunächst unerwarteten Ergebnis führten. Es wurden miteinander gekreuzt:

Nummer	Eltern	Nachkommen	Anzahl
K53-493	blaurot × lachsrot	fast weiß mit Auge	5
K53-527	lachsrot × blaurot	fast weiß mit Auge	10
K53-528	lachsrot × blaurot	fast weiß mit Auge	5
K53-531	lachsrot × blaurot	fast weiß mit Auge	4

Alle Elterpflanzen waren homozygoten Nachkommenschaften entnommen worden. Der Phänotyp der 24 F₁-Pflanzen läßt auf Grund der bisher gesammelten Erfahrungen auf die Anwesenheit der dominanten Faktoren „F“ und „S“ schließen, obwohl die lachs-

Tabelle 3. Übersicht über die Aufspaltung der F₁- und F₂-Generation einer Kreuzung cremefarbig (ww Mm FF Ss) × (WW mm FF Ss) weiß mit rotem Auge

Phänotyp der Eltern	Zahl der Nachkommenschaften	Generation	weiß mit purpur A.	weiß mit rotem A.	rotblau	blaurot	creme	Summe	Spaltung	Genotyp des Elters
creme	—	P ₁								wwMmFFSs
w. m. r. A.	—	P ₂								WWmmFFSs
w. m. p. A.	3	F ₁	5	5	2	1	13	13	3:3:3:1	
w. m. p. A.	2	F ₂	40	10	16	6	24	96	27:9:9:3:16	WwMmFFSs
w. m. r. A.	2	F ₂	38	19			17	74	9:3 : 4	WwmmFFSs
w. m. r. A.	2	F ₂		39		15	12	65	9: 3: 4	WwmmFFSs
w. m. r. A.	2	F ₂		50			12	62	3 : 1	WwmmFFSs
w. m. r. A.	1	F ₂		11			11 ¹	11	1	W?mmFFSs
rotblau	2	F ₂			5 ¹	16	15	82	9:3: 4	WwMmFFss
blaurot	1	F ₂				34	12	46	3: 1	WwmmFFss

¹ Erwartungsgemäß müßten auch in dieser Nachkommenschaft cremefarbige wwmFFSS-Pflanzen zu einem Viertel auftreten. Die Berechnung der für das Auftreten mindestens einer rezessiven Pflanze erforderlichen Nachkommenschaftsgröße (KAPPERT, 1953) führt zu dem Ergebnis, daß unter 20 gleichgroßen oder noch größeren Nachkommenschaften nur eine nicht spalten und damit eine Homozygotie vortäuschen würde. Möglicherweise liegt hier eine somatische Mutation von „w“ nach „W“ vor.

roten Eltern flavonolfrei waren und die blaurotten das rezessive „s“-Allel enthielten. Der dominante „F“-Faktor muß demnach durch den blauroten Elter in die Kreuzung eingeführt worden sein, während der lachsrote Elter das dominante „S“-Allel enthalten haben muß, das im Zusammenwirken mit „F“ in den Petalen der F₁-Pflanzen die Hemmungswirkung ausüben kann. Es ist daher anzunehmen, daß das Gen „S“ für die offenbar nur in flavonolfreien Blüten mögliche Bildung der Lachsfarben verantwortlich ist, in flavonolhaltigen dagegen zu der Form weiß mit Auge oder fast weiß mit Auge führt. Diese Annahme wird durch die Prüfung der Selbstungsnachkommenschaften verschiedener fast weiß mit Auge-Pflanzen, deren Entstehung auf ähnliche Kreuzungen wie die oben genannten zurückgeführt werden kann, bestätigt¹.

Die Zusammenfassung von 5 Nachkommenschaften ergab eine Gesamtsplattung von

101	fast weiß mit Auge
: 31	lachsrot
: 31	blaurot
: 7	tiefrot
: 50	creme
: 18	reinweiß
<u>238</u>	

die einer idealen Phänotypenverteilung von

27:9:9:3:12:4 mit einem $\chi^2 = 3,0724$ und einem $P_{(5)} = 68\%$ sehr nahe kam, 4 weitere Nachkommenschaften ließen eine 9:3:3:1-Splattung, nämlich 158 fast weiß mit Auge:43 lachsrot:42 blaurot:14 tiefrot erkennen ($\chi^2 = 2,8678$, $P_{(3)} = 40\%$), während 8 Nachkommenschaften nur eine monohybride Splattung von 233 fast weiß mit Auge-Pflanzen auf 89 lachsrote zeigten. Auch diese Splattung wich nicht signifikant von einer idealen Verteilung, in diesem Fall 241,5:80,5, ab ($P_{(1)} = 26\%$).

¹ Die Nachkommenschaften der oben genannten F₁-Pflanzen konnten noch nicht untersucht werden, da die Eltern erst im Herbst 1954 zur Blüte gekommen waren.

Eine Elterpflanze vom Genotyp WWFfSs hat danach eine Nachkommenschaft, die folgendermaßen aufspaltet:

9	WWF.S.	fast weiß mit Auge
3	WW F.ss	blaurot
3	WWff S.	lachsrot
1	WW ffss	tiefrot

Das heißt, daß das gleiche Gen „S“, welches blaurot zu weiß mit Auge umwandelt, auch in der Lage ist, tiefdunkle Farben zu Lachsfarben zu modifizieren.

Das Zusammenwirken mehrerer bereits bekannter Faktoren konnte durch die eingehende Analyse der F₁- und F₂-Nachkommen zweier Kreuzungen studiert werden. Die erste Kreuzung wurde zwischen lachsrosa und blaurot durchgeführt, sie ergab eine Kreuzungsnachkommenschaft, die phänotypisch 1:1:1:1:1 fast weiß mit Auge:blaurot:lachsrosa:tiefrot aufspaltete, also auf eine Heterozygotie mindestens zweier beteiligter Genpaare, nämlich F/f und S/s schließen ließ. Aus der Tabelle 4 kann die Verteilung der Phänotypen, die durch das Zusammenwirken der Faktoren „W“, „F“ und „S“ in der Kreuzungsgeneration und in der F₂ entstehen, entnommen werden. Wie die chromatographische Untersuchung zeigte, werden die Phänotypen außerdem durch die Faktoren „C“ und „I“ modifiziert, deren Anwesenheit sich in einer blautichigeren Färbung des Auges, verbunden mit einer Aufhellung der Petalen, bzw. durch die Intensivierung der Blütenfarbe äußert. Das Zusammenwirken der Faktoren „C“, „F“ und „S“ wird am Beispiel der Nachkommenschaft 53—456 besonders deutlich:

WCFS							
52	13	14	16	5	5	5	0

(Phänotypen siehe Übersicht auf S. 284.)

Die Prüfung der Abweichung von einer theoretischen 27:9:9:3:3:3:1 Splattung ergab nach Vereinigung der beiden letzten Phänotypklassen (RRD + RRR)

Tabelle 4. Übersicht über die Aufspaltung der F₁- und F₂-Generation der Kreuzung lachsrosa (WWCcIIffSs) × (WWCcIiFfss) blaurot

Nummer	Elter	Gene-ration	fast weiß mit Auge	blaurot	lachsrosa	tiefrot	creme	reinweiß	Summe	W/F/S-Splattung	Genotyp des Elters
47—003	lachsrosa	P ₁									WwCcIiFfSs
49—153	blaurot	P ₂									WWCcIiFfss
51—270		F ₁	9	6	3	5			23	1:1:1:1	
53—453	fast w.m.A.	F ₂	8	5	1	1	7	1	23		WwCcIiFfSs
53—457	fast w.m.A.	F ₂	14	3	3	4	11	1	36	27:9:9:9:12:4	WwCcIiFfSs
53—464	fast w.m.A.	F ₂	23	5	9	—	12	7	56	27:9:9:3:12:4	WwCcIiFfSs
53—465	fast w.m.A.	F ₂	39	12	15	1	12	5	84	27:9:9:3:12:4	WwCcIiFfSs
53—456	fast w.m.A.	F ₂	68	18	19	5			110	9:3:3:1	WWCcIiFfSs
53—467	fast w.m.A.	F ₂	33	7	1	2			43	9:3:3:1	WWCcIiFfSs
53—449	blaurot	F ₂		18		1	6	—	25	9:3:3:1	WwCcIiFfss
53—451	blaurot	F ₂		12		2	4	1	19	9:3:3:1	WwCcIiFfss
53—458	blaurot	F ₂		43		9	7	2	61	9:3:3:1	WwCcIiFfss
53—454	blaurot	F ₂		12		2			14	3:1	WwCcIiFfss
53—463	blaurot	F ₂		15		2			17	3:1	WWCcIiFfss
53—452	blaurot	F ₂		11					11	1	WWCcIiF.ss
53—460	lachsrosa	F ₂			51	14		18	83	9:3:4	WwCcIiFfSs
53—462	lachsrosa	F ₂			2	3		2	7	9:3:4	WwCcIiFfSs
53—455	lachsrosa	F ₂			4				4	1	W.CcIiFfS.
53—461	tiefrot	F ₂				10		4	14	3:1	WwCcIiFfss
53—468	tiefrot	F ₂				17			17	1	WWCcIiFfss
53—450	tiefrot	F ₂				12			12	1	WWCcIiFfss
53—466	tiefrot	F ₂				12			12	1	WWCcIiFfss
53—459	dunkelrot	F ₂				13			13	1	WWCcIiFfss

Bei der Aufstellung der Genotypen wurde außerdem die Aufspaltung der Faktoren „C“ und „I“ berücksichtigt.

einen χ^2 -Wert von 1,7467, dem ein $P_{(6)} = 94\%$ entspricht, d. h. die Abweichung ist nicht signifikant.

Würde nach MATHER (1951) ein Kopplungstest durchgeführt, so wären nach dem auf S. 281 bereits gezeigten Verfahren die χ^2 -Werte der Einzelspaltungen vom χ^2 der Gesamtsplaltung zu subtrahieren. Der daraus resultierende Wert diene zur Beurteilung der Wahrscheinlichkeit oder Unwahrscheinlichkeit einer Kopplung, das heißt, er müßte mit dem $FG = 1$ größer sein als die entsprechenden Tabellenwerte für eine Grenzwahrscheinlichkeit von 5%, 1% oder 0,1%, wenn eine Kopplung vorliegen soll. Der absolute Wert für die Gesamtsplaltung der Nachkommenschaft 53-456, $\chi^2 = 1,7467$, liegt aber bereits unter dem Tabellenwert für eine Grenzwahrscheinlichkeit von 5% = 3,841, so daß sich ein Kopplungstest erübrigt.

Die Zusammenfassung der durch die F_2 -Analyse ermittelten Genotypen der Nachkommen aus der Kreuzung lachsrosa \times blaurot ergibt für die einzelnen Faktoren die folgende Genotypenhäufigkeit:

Gen	XX	Xx	xx	Spaltung
W	9	11		1:1
M			20	I
C	3	13	4	1:2:1
I	11	9		1:1
F		12	8	1:1
S		11	9	1:1

Aus der Wirkung aller dieser Faktoren ist die theoretische Phänotypenverteilung der F_1 im Verhältnis 3:3:3:3:1:1:1:1 zu erschließen.

In der gleichen Weise ist eine zweite Kreuzung analysiert worden. Es wurden gekreuzt: blaurosa \times fast weiß mit tiefpurpur Auge. Die Untersuchung der F_2 von 11 Kreuzungsnachkommen ließ erkennen, daß es auch innerhalb dieser Nachkommenschaften, ebenso wie in den zuvor analysierten, keinen Beweis für die Kopplung irgendwelcher Merkmale gab. Die Genotypenhäufigkeit der Kreuzungsnachkommenschaft zeigt in bezug auf die einzelnen Faktoren die folgende Verteilung:

Gen	XX	Xx	xx	Spaltung
W	11			I
M	6	5		1:1
C		11		I
I	10	1		1:?
F		7	4	1:1
S	6	5		1:1

Auffallend ist hier das abweichende Verhalten einer Nachkommenschaft (Nr. 53-474), die als einzige unter 11 Nachkommenschaften eine Heterozygotie im „I“-Locus anzeigt. Setzt man die Erwartung einer 1:1-Splaltung voraus (II:Ii), dann ist ein Verhältnis von 10:1 oder eine noch größere Abweichung in weniger als 0,1% aller Fälle zu erwarten. Da ein Versuchsfehler für unwahrscheinlich gehalten wird, wäre die Erklärung für dieses abweichende Verhalten in der Mutation von „I“ nach „i“ zu suchen. Diese Nachkommenschaft weicht außerdem von einer idealen 3:1-Splaltung im „S“-Locus signifikant ab, vielmehr scheint eine 9:7-Splaltung vorzuliegen:

53-474: blaurosa		beobachtet	ideal 3:1	ideal 9:7
blaurosa	+ lachsrosa	39	48	36
dunkelpurpur	+ dklrot	25	16	28
Summe		64		
	χ^2	=	6,75	0,5714
	$P_{(1)}$	=	0,09%	44%

Zur Sicherung eines Unterschiedes zwischen einer 3:1- und einer 9:7-Splaltung wären nach MATHER (1951) bei einer vorgegebenen Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% mindestens 95 Individuen erforderlich. Diese Zahl ist nicht erreicht. Dennoch ist die signifikante Abweichung von einem 3:1-Verhältnis nicht zu ignorieren. Sie wäre insofern von Bedeutung, als damit eine Erklärung für die bisher unverständliche Verteilung der I- und ii-Typen in dieser Nachkommenschaft gefunden wäre. Unter den insgesamt 25 dunkelpurpur und dunkelroten Pflanzen wurden 12 intensiv gefärbte II-Typen beobachtet. Wird nun angenommen, daß die Lachsfarbe der Petalen nur entstehen kann, wenn neben dem „S“-Allel gleichzeitig das „I“-Allel vorhanden ist, dann wird durch die Berücksichtigung der lachsfarbigem Typen die Aufstellung einer 9:3:4-Splaltung möglich, von der die beobachteten Werte nur zufällig abweichen:

K 53-474: blaurosa		beobachtet	ideal 9:3:4
blaurosa	+ lachsrosa	I.S. 39	36
tiefpurpur	+ tiefrot	I.ss 12	12
dklpurpur	+ dunkelrot	ii(S.+ss) 13	16
Summe		64	

Die Differenz zwischen Befund und Erwartung ist nicht signifikant: $\chi^2 = 0,8125$, $P_{(2)} = 66\%$. Wenn es nun richtig ist, daß zur Ausbildung der Lachsfarben die komplementäre Wirkung der Faktoren „I“ und „S“ erforderlich ist, dann müßten aus der Selbstung heterozygoter lachsfarbiger Elterpflanzen verschiedene dunkelrote Phänotypen hervorgehen:

- a) Ii SS \rightarrow 3 I.SS (lachs) :iiSS (dunkelrot)
- b) II Ss \rightarrow 3 IIS. (lachs) :IIss (tiefrot)

und die Selbstung eines tetrahybriden Ww Ii Ff Ss-Elters ließe die folgende Verteilung erwarten:

- c) 81 W. I. F. S. fast weiß mit Auge
- 27 W. ii F. S. weiß mit Auge
- 27 W. I. ff S. lachsrot
- 27 W. I. F. ss dunkelblaurot
- 9 W. ii F. ss blaurot
- 9 W. I. ff ss tiefrot
- 12 { W. ii ff S. } dunkelrot
- { W. ii ff ss }
- 48 { ww I. F. S. } creme
- { ww ii F. S. }
- { ww I. F. ss }
- { ww ii F. ss }
- 16 { ww I. ff S. } reinweiß
- { ww I. ff ss }
- { ww ii ff S. }
- { ww ii ff ss }

Eine Splaltung des Typs a) konnte in dem bisher zur Verfügung stehenden Material nicht beobachtet werden, die des Typs b) war häufig, während die des Typs c) zwar in einem Fall (53-453) durch die Heterozygotie aller vier Faktoren angezeigt wird (Tabelle 4), jedoch

Tabelle 5. Übersicht über die Geno- und Phänotypen hemiploider *Cyclamen persicum*

Genotypen	Arbeitsbezeichnung	Beschreibung der Phänotypen	Ähnliche Handelsorten
WMCIFES, WMCIFeS	fast weiß mit purpur Auge	Petalen rosa überhaucht, Auge kräftig dunkelviolett, über dem Auge eine schmale, blaulachsfarbige Zone. Durch Krankheiten (<i>Botrytis</i> -Befall) entstehen rote Punkte auf der Spreite.	Salmoneum oculatum
WMcIFES, WMcIFeS	fast weiß m. tiefpurpur A.	Petalen etwas dunkler als vorige, Auge intensiver, dabei aber weniger blautüchtig gefärbt.	wie vorige
WMCIFES, WMCIFeS	weiß mit purpur Auge	Petalen creme- oder elfenbeinfarbig, <i>Botrytis</i> -Befall läßt rosarote Punkte entstehen. Auge kräftig dunkelviolett gefärbt, ohne andersfarbige Randzone.	Weiß mit Auge
WMcIFES, WMcIFeS	weiß mit tiefpurpur Auge	Wie vorige, das Auge ist weniger blautüchtig und etwas intensiver gefärbt.	Weiß mit Auge
WmCIFES, WmCIFeS	f. w. m. schwach purpurf. Auge	Petalen zartrosa überhaucht, durch <i>Botrytis</i> -Befall entstehen rote Punkte. An jungen Blüten ist das Auge dunkelrot, im Alter blautüchtiger. Schmale lachsfarbige Übergangszone zur Spreite.	{ Rosa von Zehlendorf Rosa von Aalsmeer
WmCIFES, WmCIFeS	fast weiß mit rotem Auge	Petalen etwas dunkler als vorige, Auge intensiver rot gefärbt, im Alter nicht blautüchtig.	wie vorige
WmCIFES, WmCIFeS	weiß m. schwach purpurf. Auge	Petalen creme- oder elfenbeinfarbig mit kräftig rot gefärbtem Auge, das im Alter „verblaut“.	Weiß mit Auge
WmCIFES, WmCIFeS	weiß mit rotem Auge	Wie vorige, Auge wird im Alter nicht blautüchtig und ist kräftiger als voriges gefärbt. Dunkelrotblaue Petalen mit sehr intensiver Ausfärbung, die häufig zu Verwechslungen mit dem ähnlichen Typ dunkelpurpur (WMCiFeS) führt. Im Gegensatz zu diesem ist das Auge jedoch gegenüber der etwas helleren Spreite klar abgesetzt.	Weiß mit Auge keine
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelrotblau	Petale ist tief purpur, ihre Farbe ist gegenüber der vorigen etwas rötlicher, sonst wie oben.	keine
WmCIFES, WmCIFeS	rotblau, hell	Petalen sind stark aufgeheilt, oft nur rosa, Auge kräftig purpur.	Sylphide
WmCIFES, WmCIFeS	rotblau	Petalen rotblau, zum Rand hin bisweilen stärker aufgeheilt. Auge kräftig dunkelviolett, gegenüber dem vorigen jedoch mehr rötlich gefärbt.	Sylphide
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelblaurot	Die sehr intensiv ausgefärbte Petale unterscheidet sich von der dunkelroten Pflanzen nur dadurch, daß sie deutlich gegen das Auge abgesetzt ist. Das Auge ist tief dunkelrot gefärbt.	Rot mit Lachsschein
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelblaurot	In der Schrägansicht liegt ein leicht bläulicher Anflug über den Petalen.	Rot mit Lachsschein
WmCIFES, WmCIFeS	blaurot	Petalen sind gegenüber den vorigen noch etwas kräftiger gefärbt, die Farben leuchten. Sehr helle Spreite, fast rosa, mit kräftigem roten Auge, das im Alter leicht blautüchtig wird.	Cattleyenrosa
WmCIFES, WmCIFeS	blaurosa	Blaurote Spreite, dunkler als vorige, Auge kräftiger rot, wird im Alter nicht blautüchtig.	Rosa mit Auge
WmCIFES, WmCIFeS	blaulachs	Petale hell fuchsienrosa gefärbt mit tiefpurpur bis violetterm Auge.	Silberlachs
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelpurpur	Petale ist kräftiger ausgefärbt als vorige und mehr rot getönt. Auge intensiver gefärbt. (Dunkelpurpurfarbige Petale, fast violett, die sich vom Auge weder in der Farbe noch in der Farbtintensität unterscheidet.	Neulachsrosa
WmCIFES, WmCIFeS	tiefpurpur	Tief dunkelpurpur Petale mit leuchtender Farbe. Auge nicht abgesetzt.	Erika
WmCIFES, WmCIFeS	tiefpurpur	Wie vorige, jedoch ist die Farbe nicht so leuchtend.	keine
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelpurpur	Unter den dunkelpurpur Farben der hellste Typ, Petale leicht ausgebleicht.	keine
WmCIFES, WmCIFeS	lachsrosa	Auge nur sehr schwach abgesetzt gegenüber der Petale.	Lachshell
WmCIFES, WmCIFeS	lachsrot	Helles lachsrosa mit einem roten Auge. Auge und Petale werden leicht blautüchtig. Kräftiges lachsrosa bis lachsrot mit einem tiefrot gefärbten Auge, das nicht blautüchtig wird.	Lachsdunkel
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelrot	{ Dunkelrote Petale mit leicht bläulichem Anflug. Auge ist nicht klar abgesetzt.	Dunkelrot
WmCIFES, WmCIFeS	tiefrot	Wie vorige, Farbe ist etwas intensiver und ebenfalls mit leicht bläulichem Anflug.	Dunkelrot
WmCIFES, WmCIFeS	tiefrot	Dunkelster Typ unter den dunkelroten Farben. Farbe tief weinrot, leuchtend. Alte Blüten weisen oft blaugraue kleine Punkte auf, sie erscheinen dadurch „meliert“ Auge nicht abgesetzt.	Leuchtendrot
WmCIFES, WmCIFeS	dunkelrot	{ Heller als vorige, die Petalen erscheinen leicht ausgebleicht.	Heilrot
WmCIFES, WmCIFeS	cremefarbig	Petalen einheitlich cremefarbig, Auge farblos, bisweilen mit schwach rötlichem Anflug.	Reinweiß
w---FeS, w---FeS	elfenbein	Petalen dunkler als vorige, gelblich-grünlicher Anflug auf den Petalen. Auge farblos.	Reinweiß
w---FeS, w---FeS	reinweiß	Ein klares, fast rötliches Weiß, ein Unterschied zwischen Auge und Petale besteht nicht.	keine

wegen der zu geringen Nachkommenschaftsgröße nicht beurteilt werden kann.

Zusammenfassend soll nun eine Übersicht über alle theoretisch möglichen Phänotypen gegeben werden, die aus der Selbstung einer für alle bisher bekannten Faktoren heterozygoten Elternpflanze vom Genotyp $Ww Mm Cc Ii Ff Ee Ss$ hervorgehen könnten.

IV. Diskussion

Wie aus den Untersuchungen hervorgeht, sind an der Ausbildung der Blütenfarbe hemiploider *Cyclamen persicum* mindestens 7 verschiedene Blütenfarbgene beteiligt. Aus ihrem Zusammenwirken können alle im hemiploiden Sortiment enthaltenen Farbtypen abgeleitet werden, ihre exakte Unterscheidung ist jedoch nur mit Hilfe der Papierchromatographie möglich. Ein Vergleich der Wirkung der einzelnen Faktoren läßt erkennen, daß prinzipiell zwischen Grund- und Entwicklerfaktoren unterschieden werden kann. Wie aus der Übersicht (Tabelle 6) zu ersehen ist,

Tabelle 6. Übersicht über die Wirkungsweise der einzelnen Faktoren

Faktor	Bezeichnung	Voraussetzung	Phänotyp	
			dominant	rezessiv
<i>W</i>	Farbfaktor	—	farbig	farblos
<i>F</i>	Co-Pigmentfaktor	—	gelblich	farblos
<i>F</i>	„	<i>W</i>	aufgehellt	nicht aufgehellt
<i>M</i>	Modifikator	<i>W</i>	purpur Grundfarbton	roter Grundfarbton
<i>C</i>	Aufhellungsfaktor	<i>W</i>	aufgehellt	nicht aufgehellt
<i>I</i>	Intensivierungsf.	<i>W</i>	intensiviert	nicht intensiviert
<i>S</i>	Hemmungsfaktor	<i>W(I)</i>	lachsfarbig	purpur oder rot
<i>S</i>	„	<i>F</i>	(phänotypisch nicht erkennbar)	blaurot
<i>S</i>	„	<i>W+F</i>	weiß m. Auge	dunkelblaurot
<i>S</i>	„	<i>W+I+F</i>	fast w. m. A.	elfenbein
<i>E</i>	Elfenbeinfaktor	<i>F</i>	creme	

wirken der Farbfaktor „*W*“ und der Co-Pigmentfaktor „*F*“ als Grundfaktoren, alle anderen Gene sind von der Gegenwart eines oder beider dieser Grundfaktoren abhängig. Diese strenge Abhängigkeit der Pigmentgenwirkung vom Vorhandensein eines zweiten Pigmentfaktors läßt auf enge biochemische Zusammenhänge zwischen Grund- und Entwicklerfaktoren bzw. ihren Wirkungen schließen, eine Annahme, die durch den Vergleich der biochemischen Wirkung der Faktoren noch gestützt wird (SEYFFERT, 1954). Es kann gezeigt werden, daß der Farbfaktor „*W*“ ein Grundfaktor für die Anthocyanbildung ist und daß alle ihm zugehörigen Entwicklerfaktoren ebenfalls Anthocyanfaktoren sind, die entweder spezifische Anthocyane ausbilden (*C* und *I*), die Molekülstruktur vorhandener Anthocyane (*S*) oder ihre Glykosidnatur (*M*) modifizieren.

Der Co-Pigmentfaktor „*F*“ wirkt gleichfalls als Grundfaktor und zwar für die Bildung der Flavonole, deren Zahl durch den Faktor „*E*“, deren Molekülstruktur durch den Faktor „*S*“ verändert werden kann. Auch in diesem Fall können beide Entwicklerfaktoren nicht ohne die gleichzeitige Gegenwart des Grundfaktors wirken.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die Wirkung des Allelenpaares *S/s*, das nicht nur als Entwickler des Grundfaktors „*W*“, sondern auch des Grundfaktors „*F*“ wirken kann. Es ist in anthocyanhaltigen, flavonolfreien Blüten für den Unterschied zwischen dunkelroten bzw. dunkelpurpur und den Lachsfarben ver-

antwortlich, während es in flavonolhaltigen, anthocyanfreien Blüten keine phänotypisch erkennbare Wirkung ausübt. Jedoch konnten papierchromatographisch Unterschiede im Flavonolgehalt der *ss*- und *SS*-Genotypen nachgewiesen werden (SEYFFERT, 1954). In Gegenwart beider Grundfaktoren „*W*“ und „*F*“ entsteht unter der Einwirkung des dominanten „*S*“-Allels aus blau-roten Formen der Phänotyp weiß mit Auge, der in den Petalen praktisch keine Anthocyane mehr enthält. Aus diesen Beobachtungen ist zweierlei zu schließen: Erstens ist die Wirkung des Allelenpaares *S/s* offenbar pleiotrop — falls nicht Pseudoallelie angenommen wird — da es sowohl in anthocyan- als auch in flavonolhaltigen Blüten Unterschiede hervorrufen kann. Zweitens folgt aus der Beobachtung, daß in Gegenwart beider Grundfaktoren und des dominanten Allels „*S*“ in den Petalen fast ausschließlich Flavonole und nur Spuren von Anthocyanen gebildet werden, daß die Wirkung des Flavonolfaktors „*F*“ im Zusammenhang mit „*S*“

offenbar wesentlich stärker ist als die der Faktoren „*W*“ und „*S*“, so daß eine Anthocyanbildung nahezu völlig unterdrückt wird. Es ist anzunehmen, daß die Bildung der Anthocyane und Flavonole, obwohl sie durch voneinander unabhängige Gene gesteuert wird, in einem engen genetischen und biochemischen Zusammenhang steht, eine Annahme, die durch die Ergebnisse der papierchromatographischen Untersuchungen gestützt wird.

Die Untersuchungen von SCOTT-MONCRIEFF and LAWRENCE (1935) an *Dahlia variabilis*, von BUXTON (1932) an *Primula acaulis* und von BEALE u. Mitarb. (1939) an *Lathyrus odoratus* lassen erkennen, daß die Anthocyan- und Flavonbildung bei diesen Objekten ebenfalls unabhängig voneinander erfolgt, während MEHLQUIST and GEISSMAN (1947) an *Dianthus caryophyllus* und HIGAWARA (zit. nach SCOTT-MONCRIEFF, 1936) eine von der Gegenwart des Flavonolgens abhängige Anthocyanbildung fanden. Es muß demnach verschiedene Mechanismen zur Bildung beider Pigmente geben.

Auch die Zahl der an der Bildung eines Pigmentes beteiligten Gene ist nicht bei allen Objekten gleich. Während die Anthocyanbildung bei *Cyclamen* ebenso wie bei *Primula acaulis* (BUXTON, 1932) *Dahlia variabilis* (LAWRENCE u. Mitarb., 1935), *Tropaeolum majus* (SUTTON, 1939), *Verbena*, hybr. (BEALE, 1940), *Streptocarpus* (LAWRENCE u. Mitarb., 1939), *Pharbitis nil* (HIGAWARA, zit. nach SCOTT-MONCRIEFF, 1939) und bei *Callistephus sinensis* (WIT, 1936) monogen bedingt ist, sind nach Beobachtungen an *Rudbeckia hirta* (BLAKESLEE, 1921), *Cheiranthus cheiri* (SCOTT-MONCRIEFF, 1936), *Lathyrus odoratus* (BEALE u. Mitarb. 1939) und an *Matthiola incana* (KAPPERT, 1949) mehrere komplementär wirkende Gene für die Anthocyanbildung erforderlich.

Der Zusammenhang zwischen der Anthocyan- und Flavonolbildung und die biochemische Wirkung der einzelnen Faktoren werden an anderer Stelle ausführlich diskutiert (SEYFFERT, 1954).

Für die praktische Züchtung ist es von Bedeutung, daß die Wirkung jedes einzelnen Faktors auf Grund des Pigmentgehaltes der einzelnen Phänotypen papierchromatographisch nachweisbar ist. Das heißt, daß aus der Anwesenheit bestimmter Pigmente auf den mutmaßlichen Genotyp und damit auf das Erbverhalten der untersuchten Pflanze rückgeschlossen werden kann. Auf dieser Basis könnten unter der Voraussetzung, daß die Wirkung der Faktoren bei hemiploiden und tetraploiden Farbsorten gleich ist, vergleichende Untersuchungen angestellt werden, um das Erbverhalten bestimmter Sorten zu erschließen. Versuche, die in dieser Richtung durchgeführt wurden, zeigten, daß dieser Weg prinzipiell gangbar ist. So ist z. B. der Faktor „C“ verantwortlich für den Unterschied zwischen den tetraploiden Sorten Lachsdunkel und Leuchtfeuer (S. 280) und sehr wahrscheinlich auch zwischen Rosa von Zehlendorf und Lachshell. Auch der Unterschied zwischen Lachshell und Leuchtfeuer oder zwischen Rosa von Zehlendorf und Lachsdunkel ist bekannt, er ist auf die Wirkung des Faktors „F“ zurückzuführen.

Ein Vergleich hemiploider und tetraploider Genotypen lehrt, daß die entsprechenden Phänotypen offenbar nicht gleich sind: tetraploide Phänotypen sind stets etwas intensiver gefärbt als hemiploide. Ob diese stärkere Intensität der Färbung allein auf die Dosiswirkung der Gene zurückgeführt werden kann oder noch andere Ursachen hat, kann zunächst nicht entschieden werden.

Die Selbstungsnachkommenschaft einer hemiploiden fast weiß mit Auge-Pflanze vom Genotyp WW mm II Cc Ff Ss zeigte die folgende Aufspaltung:

27 C.	F.	S.	fast weiß mit schwach purpurfarbigem Auge
9 cc	F.	S.	fast weiß mit rotem Auge
9 C.	ff	S.	lachsrosa
9 C.	F.	ss	blaurot
3 cc	ff	S.	lachsrot
3 cc	F.	ss	dunkelblaurot
3 C.	ff	ss	dunkelrot
1 cc	ff	ss	tiefrot

64

Auf tetraploide Verhältnisse übertragen, wäre die Elterpflanze vom Phänotyp Rosa von Zehlendorf und zeigte unter den Voraussetzungen: a) vollkommene Dominanz, b) kein Austausch zwischen den heterozygoten Loci und dem Centromer und c) Annahme des „Duplex“-Typs in allen heterozygoten Loci, die folgende Aufspaltung:

Elterpflanze: Rosa von Zehlendorf WWWW mmmm IIII CCcc FFff SSss

Nachkommenschaft:

12 875	C...	F...	S...	Rosa von Zehlendorf
1 225	cccc	F...	S...	Lachshell
1 225	C...	ffff	S...	Lachsdunkel
1 225	C...	F...	ssss	Rosa mit Auge
35	cccc	fff	S...	Leuchtfeuer
35	cccc	F...	ssss	Leuchtendrot
35	C...	ffff	ssss	Dunkelblutrot
1	cccc	ffff	ssss	Safraninrot

16 656

Diese eine theoretisch abgeleitete Spaltung, die noch der Bestätigung durch das Experiment bedarf, ist nur eine der vielen bei Autotetraploiden gegebenen Möglichkeiten. Sie ist ein Beispiel für die starke Variabilität der Sorten Rosa von Zehlendorf und Lachshell,

aus dem entnommen werden kann, daß es zwar schwierig, aber nicht unmöglich ist, eine Konstanz dieser Eltertypen zu erhalten. Die von KAPPERT bereits 1941 diskutierten Möglichkeiten der Saatgutentnahme von überlagerten Knollen bekannten Genotyps oder die Verwendung hemiploider Farbtypen zum Aufbau eines leistungsfähigen Handelssortimentes sind zur Zeit die aussichtsreichsten Möglichkeiten, die angestrebte Sortenkonstanz zu erhalten.

V. Zusammenfassung

An den Nachkommenschaften artifiziell erzeugter hemiploider *Cyclamen persicum* wurde die Vererbung der Blütenfarben untersucht. Eine exakte Phänotypenklassifizierung war nur durch Anwendung der Papierchromatographie möglich, da Farbtafeln zu ungenaue und zu subjektive Werte liefern. Auf Grund der Verbindung genetischer und papierchromatographischer Untersuchungen konnte die Existenz 7 verschiedener Blütenfarbgene nachgewiesen werden, deren Wirkung wie folgt definiert ist:

- W ist ein dominanter Grundfaktor für die Anthocyanbildung, der generell die Anthocyanbildung erlaubt. Rezessiv entstehen anthocyanfreie Blüten. Andere Anthocyanfaktoren (C, I, M) können nur bei gleichzeitiger Gegenwart des dominanten Allels „W“ wirken. „W“ ist mit dem von WELLENSIEK so benannten Gen „W“ identisch.
- I intensiviert die durch den Grundfaktor „W“ ausgebildete Blütenfarbe, z. B. entstehen unter dem Einfluß des dominanten Allels „I“ aus blaurot blühenden ii-Pflanzen dunkelblaurote II-Typen.
- C wirkt als dominanter Aufhellungsfaktor bei anthocyanhaltigen Blüten. „C“ ist verantwortlich für den Unterschied zwischen lachsrot (cc) und lachsrosa (CC) oder bei tetraploiden Handelssorten zwischen Leuchtfeuer (cccc) und Lachsdunkel (CCCC). Der Basalfleck aufgehellter Typen ist blautichiger, die Petale heller.
- M modifiziert die Blütenfarbe durch Änderung des Grundfarbtones. Blüten mit dem dominanten Allel „M“ sind purpur bis violett, mit dem rezessiven Allel „m“ rot bis purpurrot gefärbt.
- F ist ein dominanter Grundfaktor für die Bildung von Flavonolen, die bei Cyclamen als Co-Pigmente wirken. Anthocyanfreie ww F.-Blüten sind leicht gelblich gefärbt, ww ff-Typen reinweiß. In anthocyanhaltigen Blüten tritt der Co-Pigmenteffekt in Gegenwart des dominanten Allels durch eine kräftige Aufhellung der Petalen, nicht aber des Basalflecks, deutlich hervor.
- E In Gegenwart des Grundfaktors „F“ wird die Zahl der gebildeten Flavonole modifiziert. FF EE-Typen enthalten 4, FF ee-Typen nur 3 verschiedene Flavonole. Die entsprechenden Phänotypen sind: FF EE = creme, FF ee = elfenbein.
- S wirkt sowohl in Gegenwart des Grundfaktors „W“ als auch von „F“. Ist nur „F“ vorhanden, treten keine phänotypisch sichtbaren, wohl aber papierchromatographisch nachweisbare Unterschiede auf; in Gegenwart des Grundfaktors „W“ entstehen unter dem Einfluß des dominanten Allels „S“ die Lachsfarben, während bei gleichzeitiger Anwesenheit beider Grundfaktoren die Form weiß mit Auge gebildet wird. „S“ ist mit dem von WELLENSIEK beschriebenen Gen „S“ identisch.

Das Zusammenwirken der Faktoren wird beschrieben. Eine Kopplung zwischen den bisher analysierten Faktoren besteht offenbar nicht.

Literatur

1. BATE-SMITH, E. C. and R. G. WESTALL: Chromatographic behavior and chemical structure I. Some naturally occurring phenolic substances. *Biochim. et biophys. acta* **4**, 427—440 (1950). — 2. BEALE, G. H., ROBINSON, R. and R. SCOTT-MONCRIEFF: Genetics and chemistry of flower colour variations in *Lathyrus odoratus*. *J. Genet.* **37**, 375—388 (1939). — 3. BEALE, G. H.: The genetics of *Verbena* I. *J. Genet.* **40**, 337—359 (1940). — 4. BEALE, G. H., PRICE, J. R. and R. SCOTT-MONCRIEFF: The genetics of *Verbena* II. *J. Genet.* **41**, 65—74 (1941). — 5. BLAKESLEE, A. F.: A chemical method of distinguishing genetic types of yellow cones in *Rudbeckia*. *Z. Vererbungslehre* **25**, 211—221 (1921). — 6. BUCHINGER, A.: Cyclamen-Züchtung. *Z. f. Pflzuchtung* **40**, 355—386 (1951). — 7. BUXTON, B. H.: Genetics of the Primrose *P. acaulis*. *J. Genet.* **25**, 195—205 (1932). — 8. CRAMER, F.: Papierchromatographie. 2. Aufl. Weinheim 1953. — 9. CRANE, M. B. and W. J. C. LAWRENCE: The genetics of garden plants. 4. Aufl. London 1952. — 10. DE WINTON, D. and J. B. S. HALDANE: The genetics of *Primula sinensis* II. Segregation and interaction of factors in the diploid. *J. Genet.* **27**, 1—44 (1933). — 11. FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. 11. Aufl. London 1950. — 12. FISHER, SIR, R. A. and F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 4. Aufl. London 1953. — 13. KAPPERT, H.: Die Bedeutung der Polyploidie in der Cyclamenzüchtung. *Züchter* **13**, 106—144 (1941). — 14. KAPPERT, H.: Die Genetik des incana-Charakters und der Anthocyanbildung bei der Levkoje. *Züchter* **19**, 289—297 (1949). — 15. KAPPERT, H.: Die vererbungs-wissenschaftlichen Grundlagen der Züchtung. 2. Aufl. Berlin 1953. — 16. LAWRENCE, W. J. C. and R. SCOTT-MONCRIEFF: The genetics and chemistry of flower colour in *Dahlia*: A new theory of specific pigmentation. *J. Genet.* **30**, 155—226 (1935). — 17. LAWRENCE, W. J. C., SCOTT-MONCRIEFF, R. and V. C. STURGES: Studies on *Streptocarpus* I. Genetics and chemistry of flower colour in garden strains. *J. Genet.* **38**, 299—306 (1939). — 18. MAATSCH, R.: Cyclamen. 4. Aufl. Berlin 1955. — 19. MATHER, K.: The measurement of linkage in heredity. 2. Aufl. London 1951. 20. MEHLQUIST, G. A. L. and T. A. GEISSMAN: Inheritance in carnation, *Dianthus caryophyllus* III. Inheritance of flower color. *Ann. Miss. Bot. Garden* **34**, 39—74 (1947). — 21. ROBINSON, G. M. and R. ROBINSON: A survey of anthocyanins I. *Biochem. J.* **25**, 1687—1705 (1931). — 22. SCOTT-MONCRIEFF, R.: A note on the anthocyanin pigments of the primrose *P. acaulis*. *J. Genet.* **25**, 206—210 (1932). — 23. SCOTT-MONCRIEFF, R.: A biochemical survey of some mendelian factors for flower colour. *J. Genet.* **32**, 117—170 (1936). — 24. SCOTT-MONCRIEFF, R.: The genetics and biochemistry of flower colour variation. *Ergeb. Enzymforsch.* **8**, 277—306 (1939). — 25. SEYFERT, W.: Untersuchungen über die Genetik der Cyclamenfarben. *Diss. Berlin* 1954. — 26. SUTTON, E.: The genetics of *Tropaeolum majus* II. *J. Genet.* **38**, 161—176 (1939). — 27. WELLENSIEK, S. J., DOORENBOS, J. en DE HAAN, I.: Systematiek Cytologie en Genetica van Cyclamen. *Meded. Dir. Tuinb.* **13**, 608—619 (1950). — 28. WELLENSIEK, S. J.: The breeding of cyclamens. *Rep.* **13**, intern. Hort. Congr. 771—777 (1952). — 29. WERCKMEISTER, P.: Papierchromatographische Studien zur Blütenfarbenzüchtung. *Naturwissenschaften* **39**, 328 bis 329 (1952a). — 30. WERCKMEISTER, P.: Möglichkeiten und Wege der Farbenzüchtung. *Gartenwelt* **16**, 259—260, 281—282 (1952b). — 31. WIT, F.: Contributions to the genetics of the china aster. *Diss. Groningen* 1936. — 32. YULE, G. U. and M. G. KENDALL: An introduction to the theory of statistics. 14. Aufl. London 1953.

BUCHBESPRECHUNG

ALFRED KÜHN, Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin: Springer 1955. 506 S., 477 Abb. Ganzl. DM 43,60.

1922 gab Alfred KÜHN seinen Grundriß der allgemeinen Zoologie in erster Auflage heraus; 1932 erschien in der zweiten Auflage des nunmehr CLAUS-GROBEN-KÜHN genannten Lehrbuchs der Zoologie seine Bearbeitung des Allgemeinen Teiles, eingeteilt nach „Organen und ihren Leistungen“, also jeweils Morphologie und Physiologie in einem. 1935 folgte die Erbkunde, seit 1939 der Grundriß der Vererbungslehre, und 1955 krönen die Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie das einzigartige Werk.

Die Aufgabe der Entwicklungsphysiologie ist vielleicht nicht die wichtigste, wohl „aber die charakteristischste der Biologie“. Es gilt, die Gesetze des einsinnig ablaufenden Formwechsels, von Wachstum, Formbildung und Fortpflanzung aufzudecken. Entwicklungsgeschehen ist Zellgeschehen; die Zelle enthält kontinuierliche, spezifische Strukturen, die sich identisch vermehren und die Eigenart der sich gleichartig wiederholenden Entwicklungsabläufe bestimmen, nämlich den Idiotypus, die Gesamtheit der Erbfaktoren. Im Rahmen der erblichen Variationsbreite differenzieren sich die Teile des Organismus; in sensiblen Perioden wirken Außenfaktoren modifizierend, bei extremen Mosaikern schon in Einzelbezirken der Zelle. „Die Herstellung eines Funktionszustandes, der auf einen bestimmten Entwicklungsvorgang abzielt, nennen wir Determination“. Sie kann auch umstimmbar sein. Oft steht abhängige Differenzierung am Anfang, und Selbstdifferenzierung der Teile folgt. Die Aufgabe, alle Teilvorgänge physikalisch-chemisch aufzuklären, ist endlos; zudem liegt das Wesen der Entwicklung im geordneten Zusammenspiel der Einzelabläufe als „kombinative Einheitsleistung“. Auch der stammesgeschichtliche Wandel ist ein entwicklungs-geschichtliches Problem. Die Zweckbeurteilung ist unerlässlich und stellt der kausalen Morphologie ihre Aufgaben. Die sich so ergebenden Grundfragen nach der Morphologie bis Chemie der sich identisch vermehrenden Strukturen, der ererbten Reaktionsbreite der Artzelle und den Bedingungen ihrer Realisierung,

den physikalisch-chemischen Teilprozessen, dem Zustandekommen der zeiträumlichen Ordnung der Bedingungen, die den Normalablauf gewährleisten, der Wirkungsweise einzelner Erbfaktoren im Rahmen des Gesamtgeschehens, endlich der Veränderungen des Erbgefüges und ihrer Verträglichkeit mit dem Entwicklungsablauf allgemein, müssen aber doch für jede Art besonders beantwortet werden.

1.—5. Vorlesung: Entwicklungsphysiologie der Zelle: Chromosom, Mitose, Eu- und Heterochromatin, Ribonucleinsäure, Desoxyribonucleinsäure, Chromomer, Meiosis, Mechanismus der Parallelkonjugation, Centrosom, Teilungsspindel, monozentrische Mitosen; Plasmateilung, Bildung der Trennungszone, Kernplasmarelation, Zellgröße und Anzahl der Genome im Zellkern, Ribonucleoproteide als Autoreduktanten. 6. Vorl.: Modifikabilität bei Protozoen, auslösbare Geschlechtsgänge, phaenotypische Geschlechtsbestimmung, Encystierung, Isogameten stets physiologisch anisogam, monoecische Arten, cis- und trans-Crocetindimethylester bei *Chlamydomonas*, relative Sexualität, Gamone und Termone. 7. Vorl.: Große vielkernige Symplassen: *Saprolegnia*, *Bryopsis*; die einkernige *Acetabularia*; ein kernloser *mediterranea*-Stiel auf kernhaltigem *wettsteinii*-Rhizoid bildet einen *wettsteinii*-Hut; pflanzt man ebenso *crenulata* auf *mediterranea*, so entspricht die Hutform dem Mischungsverhältnis der beiderlei Wirkstoffe. 8. Vorl.: Vielzellige Verbände entstehen a) bei Phytomonaden gemäß der Teilungsordnung einer Ausgangszelle, b) bei Acrasieen, indem Einzelamöben einander in kurzer sensibler Phase chemotaktisch anziehen; so wird aus dem wirren Durcheinander nahrungssuchender Amöben ein harmonisch äquipotentielles Feld im Sinne von DRIESCH, und darin entsteht Schritt für Schritt ein Determinationsmuster mit artgemäßen Sporangien als Ergebnis; oder es bilden sich durch Reaktion der Einzelzellen auf bestimmte Außenbedingungen spezifische Gestalten, z. B. bei der Gallertalge *Celloniella*. 9. Vorl.: Zygotenbildung und Befruchtung. Andro- und Gynogamien I und II,