

- ziehungen zwischen Chromosomenzahlen und Sterilität sowie einigen morphologischen Eigenschaften in der F_2 -Generation des Bastardes *T. polonicum* \times *T. spelta*. Jap. J. of Bot. 8, 65—83 (1936). — 28. MATSUMURA, S.: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. VII. Beziehungen zwischen Chromosomenzahlen und Fruchtbarkeit in den Rückkreuzungen des Bastards *T. polonicum* \times *T. spelta* zu den Eltern. Ibidem 8, 205—214 (1936b). — 29. MEISTER, N. u. N. A. TRUMIAKOV: Rye-Wheat hybrids of the F_1 generation in direct and reciprocal crosses. J. of exp. Landw. in USSR. 4, 88—98 (1927). — 30. MEISTER, G. K.: Das Problem der Speziesbastardierung im Lichte der experimentellen Methode Zeitschr. ind. Abst. Vererbungsl. Suppl. II, 1094—1117 (1928). — 31. MÜTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas 21, 263—378 (1936). — 32. NAKAJIMA, G.: Cytogenetical studies of F_1 plants raised between *Triticum dicoccum* ($n^* = 14$) and *Secale cereale* ($n = 7$). La kromosomo, 11, 410—415 (1951). — 33. NAKAJIMA, G.: Cytological studies on the sterile F_1 plants raised between *Triticum turgidum* and *Secale cereale*. La kromosomo, 14, 410—415 (1952). — 34. NAKAJIMA, G.: Cytogenetical studies on the intergeneric F_1 hybrids between *Triticum vulgare* and three species of *Secale*. Jap. J. of Botany. 14, 194—214 (1954). — 35. NEMLIENKO, N. B.: Results of work with *Triticum-Agropyron* hybrids. Szelekc. i. Semenov. 4, 16—19. Ref: Plant Breeding Abstr. 9, (1442) 417 (1949). — 36. OEHLER, E.: Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei Weizen-Roggenbastarden. Z. f. Pflanzenzüchtung 16, 357—393 (1931). — 37. OEHLER, E.: Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei *Aegilops*-Weizenbastarden. Zeitschr. ind. Abst. Vererbungsl. 64, 95—153 (1933). — 38. PISSAREV, W. E. u. N. M. VINOGRADOVA: Hybrids between wheat and *Elymus*. Zit. HALL, O.: Hereditas 40, 453—458. (1954). — 39. RAJHÁTHY, T.: Buza fajhybridek genetikai vizsgálata. MTA. Agrártud. Közl. 6, 57—84 (1955). — 40. RIMPAU, W.: Kreuzungsprodukte Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Landw. Jahrb. 20, 335 (1891). Zit. LINDSCHAU M. u. E. OEHLER: Untersuchungen am konstant intermediären additiven Rimpauschen Weizen — Roggenbastarde. Züchter 7, 228—233 (1935). — 41. ROSENSTIEL, K. E.: Über die Erzeugung amphidiploider Roggen-Weizen-Bastarde (*Secalotica*). Züchter 15, 173—183. (1943). — 42. SCHNEIDER, R.: Der gegenwärtige Stand der Weizen-Roggen Bastardierung. Zeitschrift für Pflanzenbau und Pflanzenschutz 5, 44—48 (1954). — 43. SMITH, D. C.: Inter-generic hybridization of cereals and other grasses. Journ. of Agric. Research. 64, 33—47 (1942). — 44. TAYLOR, J. W. u. K. S. QUISENBERRY: Inheritance of rye crossability in wheat hybrids. J. of Amer. Soc. Agr. 27, 149—153 (1935). — 45. THOMPSON, W. P.: Chromosome behaviour in a cross between wheat and rye. Genetics 11, 317—322 (1926). — 46. THOMPSON, W. P.: Shrivelled endosperm in species crosses in wheat, its cytological causes and genetical effects. Genetics 15, 99—113 (1930). — 47. THOMPSON, W. P. u. D. R. CAMERON: Chromosome numbers in functioning germ cells of species-hybrids in wheat. Genetics 13, 456—469 (1926). — 48. TORU, T.: On the crossability between wheat (*Triticum vulgare*) and rye (*Secale cereale*). Jap. J. Genet. 25, 90—95 (1950). Cit. Nakajima, G.: Jap. J. Bot. (1954). — 49. TRUGHINOVA, A. T.: Szkrzesziványie rzi sz psenyicei. DAN USSR 10, 3—6 (1952). — 50. TSCHERMAK, E.: Über seltene Getreidebastarde. Beitr. z. Pflanzenzucht 3, 49—61 (1913). — 51. TSCHERMAK, E.: Beiträge zur züchterischen und zytologischen Beurteilung der Weizen-Roggen und Weizen-Quecken Bastarde. Z. f. Pflanzenzüchtung 22, 397—416 (1938). — 52. WAKAKUWA, S.: Bestäubungs- und Keimungsversuche in reziproken *Triticum*-Kreuzungen. Jap. J. Bot. 7, 151—185 (1930). — 53. WAKAKUWA, S.: Embryological studies in the different seed development in reciprocal interspecific crosses of wheat. Jap. J. Bot. 7, 151—185 (1934). — 54. WASILIEV, B. L.: Genetische Analyse der Kreuzbarkeit des Roggens mit verschiedenen Weizenarten. C. R. Acad. Sci. USSR. 27, 598—601 (1940). — 55. WATKINS, A. E.: Genetic and cytological studies in wheat III. J. of Genet. 18, 375—396 (1927a). — 56. WATKINS, A. E.: Genetic and cytological studies in wheat IV. Ibidem 19, 81—96 (1927b). — 57. WATKINS, A. E.: The genetics of wheat species crosses I. Ibidem 20, 1—27 (1928). — 58. VAVILOV, N. I. u. O. JAKUSKINA: A contribution to the phylogenesis of wheat and the interspecific hybridisation in wheat. Bull. Appl. Bot. 15, 159 (1925). — 59. WELLENSTEK, S. J.: Methods for producing triticales. J. of Hered. 38, 167—173 (1947). — 60. WHITE, W. J.: Intergeneric crosses between *Triticum* and *Agropyron*. Sci. Agr. 21, 198—232 (1940). — 61. WILSON, A. S.: On wheat and rye hybrids. Trans. proc. Bot. Soc. of Edinburgh. 12, 286. (1876). Zit. Chad. C. et P. Hugues (1938). — 62. ZAHARZEVSKIJ, A. A.: O gibridach psenyici timofeevi. Sel. i. Sem. 7, 19—25 (1950). — 63. ZHEBRAK, A. R.: Trechvidovie gibridi psenyici. DAN USSR 79, 321—324 (1951). — 64. ZIZIN, N. V.: Otdalonnaja gibridizacija rasztyenyii, Selhozgis Moszkva 430 (1954).

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

Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L.

Von HANS EBERHARD FISCHER

Mit 13 Textabbildungen

Zu den interessantesten und anregendsten Arbeitsgebieten der Biologie gehört das Zwillingsproblem. Im Mittelpunkt dieses Forschungszweiges stand bisher der Mensch, aber auch an Tieren, z. B. an Rindern, wurden Zwillingsuntersuchungen durchgeführt. Bei diesen Arbeiten widmete man sich besonders dem Kernproblem „Vererbung und Umwelt“, während auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie die Zwillingsentstehung im Zusammenhange mit der Regulationsfähigkeit künstlich getrennter Blastomeren von Interesse war.

Auch in der Botanik hat man sich mit Zwillingen beschäftigt. Es konnte nämlich festgestellt werden, daß Samen vieler Pflanzenarten gelegentlich mehr als einen Embryo enthalten. Bei der Gattung *Citrus* kommt dies sogar häufig vor. Die Entstehung der „Mehrlinge“ kann verschiedene Ursachen haben, von

denen kurz die wichtigsten erwähnt werden sollen [ausführliche Angaben bei SCHNARF (1929), ROSENBERG (1930), WEBBER (1940), JOHANSEN (1950)]:

1. Aus der befruchteten Eizelle entwickeln sich 2 genetisch identische Pflanzen (erbgleiche oder eineiige Zwillinge), indem das aus der Eizelle gebildete embryonale Gewebe in 2 Teile zerfällt. Die Trennung kann bereits auf dem zweizelligen Stadium erfolgen.

2. Neben der befruchteten Eizelle entwickelt sich eine Synergide parthenogenetisch zu einem Embryo. Es entstehen, falls der normalerweise haploide Chromosomensatz der Synergide nicht selbständig auf den diploiden aufreguliert wird, diplo-haploide Zwillingspaare.

3. Im Nucellus, gelegentlich auch im Integument, werden Adventivembryonen ausgebildet, die in den Embryosack hineinwachsen und sich dort neben dem

aus der Zygote gebildeten Embryo weiterentwickeln. Oft tritt aber auch eine Degeneration der Eizelle bzw. Zygote ein.

4. Die Samenanlage besitzt 2 Embryosäcke mit je einer Eizelle. In jedem Embryosack wächst eine Pflanze heran.

Zuweilen wurden bei einer Pflanzenart auch mehrere Modi der Zwillingentstehung festgestellt. So konnte z. B. KAPPERT (1933) bei *Linum* sowohl erbgleiche (eineiige) als auch erbungleiche (diplohaploide) Zwillingspaare auffinden. Gleichzeitig wurde von diesem Autor (1933 und 1950) erstmalig bei einem pflanzlichen Objekt die Vererbung der Fähigkeit zur Zwillingbildung untersucht. Eine besondere Bedeutung erhielten die pflanzlichen Zwillinge durch das gelegentliche Vorkommen von haploiden und polyploiden Zwillingspflanzen, die nicht nur theoretisch interessant sind, sondern auch für die Pflanzenzüchtung wichtig sein können [MÜNTZING (1937 u. 1938); ausführliche Literaturangaben bei WEBBER (1940) und TISCHLER (1953), S. 137]. So wurde bereits versucht, durch Zwillingauslese Haplonten zu bekommen, die nach Verdoppelung des Chromosomensatzes als homozygote Pflanzen ein wertvolles Zuchtmaterial darstellen [HARLAND (1936), KOSTOFF (1939), ZIMMERMANN (1951 und 1953); weitere Literaturangaben bei WEBBER (1940), S. 591].

Die Mehrlingsbildung wird meist mit dem Terminus „Polyembryonie“ bezeichnet. Dieser Ausdruck ist in der botanischen Literatur nicht klar umrissen [siehe JOHANSEN (1950), WRICKE (1954)]. In unserer Arbeit wird der aus der botanischen Literatur ebenfalls geäußerte Terminus „Zwillinge“ benutzt, welcher für 2 Pflanzen gilt, die beide innerhalb einer Samenanlage entstanden sind. Man muß sich darüber im klaren sein, daß sinngemäß die pflanzlichen Zwillinge prinzipiell nicht mit den tierischen und menschlichen Zwillingen gleichgesetzt werden können, da sich die Verhältnisse beim Tier nicht unmittelbar auf die Pflanze übertragen lassen. Das gelegentliche Auftreten von 2 Samenanlagen innerhalb eines normalerweise einsamigen Fruchtknotens der Chenopodiaceen (bei *Spinacia* und *Beta* beobachtet) könnte z. B. gleichfalls als eine Zwillingbildung bezeichnet werden. [Vgl. hierzu die Betrachtung von WEBBER (1940) über die Einteilung der Mehrlingsbildung in echte und unechte Polyembryonie im Sinne von ERNST.]

Im 1. Abschnitt der Arbeit werden die bei *Beta vulgaris* bisher festgestellten verschiedenen Entstehungsmöglichkeiten von Zwillingen beschrieben, im 2. die Chromosomenverhältnisse der Zwillingspflanzen analysiert und im 3. Beobachtungen an Zwillingenachkommenschaften mitgeteilt. Im 4. Abschnitt kommen die an einigen *Beta*-Zwillingspaaren durchgeführten zwillingdiagnostischen Untersuchungen zur Darstellung.

Material und Methodik:

Für die Zwillingauslese wurden folgende Zuckerrübensorten verwendet: Bernburger N und Kleinwanzlebener E, ferner Material aus den Kleinwanzlebener Poly-Stämmen. Das Erkennen der Zwillinge wird bei *Beta vulgaris* dadurch erschwert, daß nach der Befruchtung in der Regel mehrere nebeneinanderstehende Blüten, die in ihren Fruchtknoten je eine Samenanlage enthalten, miteinander zu einem Fruchtstand, dem Rübenknäuel, verwachsen, und dadurch, daß außerdem die ausgereiften Samen von den einzelnen Fruchtgehäusen nicht freigegeben werden, sondern innerhalb der Fruchthöhlungen

auskeimen müssen. Beim Keimungsprozeß entwickeln sich daher aus einem Rübenknäuel meist mehrere Pflanzen zugleich. Die Zwillingauslese wird folgendermaßen durchgeführt: Die zwischen feuchtem Filterpapier angekeimten Rübenknäuel werden auf Zwillinge hin abgesucht. Letztere sind an den beiden gemeinsam aus einem Fruchtgehäuse herauswachsenden Keimwurzeln zu erkennen. Der Deckel, welcher die Fruchthöhle mit dem darinliegenden Zwillingpaar verschließt, wird entfernt. Es ist nun der ausgekeimte Zwillingssämling sichtbar, der in eine bestimmte Zwillinggruppe eingeordnet wird, soweit das auf diesem Entwicklungsstadium des Zwillingspaars bereits möglich ist (siehe unten und Abb. 1).

Zur Feststellung der Chromosomenverhältnisse der Zwillingspflanzen werden junge Blätter oder Wurzelspitzen in Alkohol-Eisessig fixiert. In einigen Fällen sind bereits die Keimwurzelspitzen der Zwillingspflanzen noch vor dem Einpflanzen in Erde fixiert worden. Dabei hat sich eine 3 bis 4 stündige Vorbehandlung der Keimwurzeln mit dem Spindelgift Acenaphthen (Bestreuen der zu fixierenden Zwillingwurzelspitzen mit Acenaphthen-Pulver) zur Erleichterung der Chromosomenzählungen recht gut bewährt.

Die der Keimwurzelspitze beraubten Pflanzen wachsen meist unter Bildung von Nebenwurzeln gut weiter, jedoch sind Verluste durch Absterben eines gewissen Prozentsatzes derartiger Pflanzen nicht zu vermeiden. Eine Sterilisation der Erde vor dem Einpflanzen der Zwillinge hat sich zur Vermeidung von Pilzbefall (Wurzelbrand) als nützlich erwiesen. Zum Anfärben der Chromosomen werden die Wurzelspitzen und jungen Blätter in Karminessigsäure überführt und schließlich zu Quetschpräparaten verarbeitet.

I. Die Zwillinggruppen

Bei eingehender Untersuchung der Zwillingspaare hat sich herausgestellt, daß die Entstehung der *Beta*-Zwillinge verschiedene Ursachen haben kann.

So kommt es gelegentlich vor, daß zwei Samen in einem Fruchtgehäuse liegen (Gruppe a der Abb. 1). Diese „Zwillinge“, mit denen wir uns nicht eingehender befassen wollen, sind insofern interessant, als bei der ganzen Familie der Chenopodiaceen normalerweise nur eine Samenanlage im Fruchtknoten ausgebildet wird, während sich bei den meisten anderen Pflanzenfamilien in der Regel mehrere Samenanlagen im Fruchtknoten befinden. Es handelt sich also bei *Beta* in diesen Fällen nicht um Zwillinge im gebräuchlichen Sinne dieses Terminus, und wir wollen sie daher „Pseudozwillinge“ nennen. DUDOK VAN HEEL (1925) fand bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Beta vulgaris* ebenfalls einmal 2 Samenanlagen in einem Fruchtknoten. Nach den Angaben letztgenannten Autors (1925) hat STOMPS das gleiche bei dem ebenfalls zu den Chenopodiaceen gehörenden Spinat (*Spinacia*) beobachtet.

Man könnte annehmen, daß das Vorkommen von 2 Samen in einem Fruchtgehäuse vielleicht auf einer Blütenverschmelzung oder einer „Verbänderung“ beruht. Es läßt sich nun tatsächlich hin und wieder beobachten, daß 2 Blüten und damit auch die beiden entsprechenden Fruchtknoten ausnahmsweise sehr nahe liegen, so daß es zu einer teilweisen oder vollkommenen Verschmelzung der Blüten bzw. Fruchtknoten kommen kann. Die miteinander verschmolzenen Fruchtgehäuse sind aber stets mehr oder weniger in die Länge gezogen und meist deutlich zweiteilig. Die Fruchtgehäuse der Pseudozwillinge dagegen sind, wie Messungen ergaben, im Durchschnitt nur sehr wenig breiter als die normalen einsamigen Gehäuse. Letztere waren 2,52 mm breit und 2,85 mm lang (Mittelwert aus 56 Messungen), während bei den zweisamigen Gehäusen entsprechend 2,93 mm und 2,86 mm (Mittelwert aus 23 Messungen) ermittelt wurden. Eine Blütenverschmelzung liegt also hier wohl nicht vor, vielmehr läßt sich der größere Breitendurchmesser der

Pseudozwillings-Gehäuse zwanglos durch den Druck erklären, der durch die beiden wachsenden Samen auf die nachgebende Fruchtwand ausgeübt wird. Die beiden Samen der Pseudozwillinge passen sich den engeren Raumverhältnissen an und fallen dementsprechend kleiner aus als die normalen Samen. In Abb. 1 sind sich in einer schematischen Zeichnung Pseudozwillinge (Gruppe a) und Zwillinge (Gruppe b) gegenübergestellt.

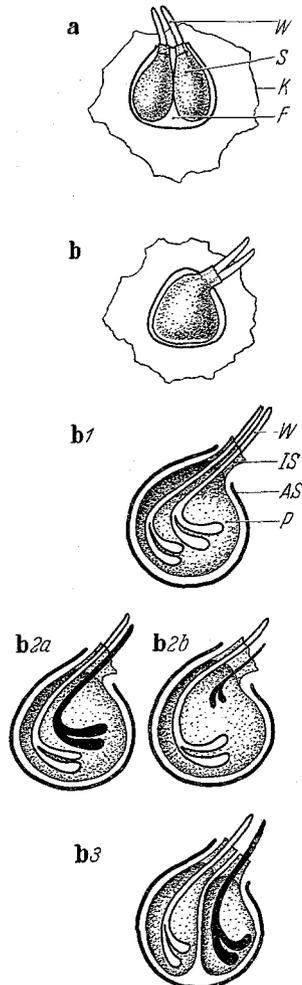


Abb. 1. Übersicht der Zwillinggruppen. a: Pseudozwillinge. Die beiden Pflanzen entwickeln sich in 2 Samenanlagen. Die aus diesen Samenanlagen entstehenden Samen liegen gemeinsam in einem Fruchthöhle. — b: Zwillinge. Die beiden Pflanzen entwickeln sich in einer Samenanlage. b 1: Beide Zwillingpflanzen besitzen ein gemeinsames Perisperm und sind identisch (eineiig). b 2: Beide Zwillingpflanzen besitzen ein gemeinsames Perisperm und sind nicht identisch; 2a) beide Pflanzen kräftig entwickelt; 2b) eine der beiden Pflanzen auffallend schwächlich entwickelt. b 3: Jeder Partner des Zwillingspaars besitzt ein eigenes Perisperm. Die Pflanzen sind nicht identisch. Beide Perisperme werden von einer gemeinsamen äußeren Samenschale umgeben.

Die Skizzen a und b zeigen die Samen in der Höhlung des Fruchthöhles. Der das Gehäuse verschließende Deckel ist entfernt. Die Skizzen b 1 bis b 3 stellen Längsschnitte durch die Samen dar.

W Keimwurzel; S Samen;
K Umriß des Rübenknäuels; F Höhlung des Fruchthöhles;
IS innere Samenschale; AS äußere Samenschale.
P Perisperm;

Die Nichtidentität wird durch die unterschiedliche Farbe der Keimlinge (schwarz und weiß) angedeutet.

Die „echten“ *Beta*-Zwillinge (Gruppe b der Abb. 1) lassen sich, analog den Verhältnissen bei den menschlichen Zwillingen, in erbgleiche (identische, eineiige) und erbungleiche (nicht identische) Zwillingspaare einteilen. (Der Ausdruck „zweieiige“ Zwillinge trifft nicht immer das Richtige, da Zwillingpflanzen auch aus Synergiden und anderen Zellen der Samenanlage entstehen können.) Im Einzelfalle ist es oft sehr schwierig zu entscheiden, ob ein Zwillingpaar identisch oder nicht identisch ist. Wir sind hier oftmals, bei den erbgleichen Zwillingen fast immer, auf die im 4. Abschnitt dieser Arbeit ausführlich be-

handelte Zwillingendiagnostik angewiesen, mit deren Hilfe es möglich ist, manche Zwillingspaare mit sehr großer Wahrscheinlichkeit als erbgleich bzw. erbungleich zu bestimmen.

Stets als erbungleich erkennbar sind lediglich die Paare der Gruppe b 3 (Abb. 1); denn auf Grund der leicht festzustellenden getrennten Lagerung der beiden Keimlinge innerhalb des Samens kann eine Entstehung beider Pflanzen aus einer Eizelle nicht möglich sein. Bei dem Abpräparieren der spröden und dünnen, rotbraunen Samenschale stellt es sich nämlich heraus, daß bei dieser Gruppe b 3 zwei getrennte Nährgewebe vorhanden sind. Jedes Nährgewebe enthält einen Embryo und wird von einer zarten inneren Samenhülle umgeben. Beide Nährgewebe werden ihrerseits wieder von einer einzigen äußeren Samenhülle umschlossen. Da die Hauptmasse des Nährgewebes bei *Beta* aus dem Nucellus hervorgeht, also Perisperm ist, läßt sich daraus die Folgerung ziehen, daß die betreffenden ehemaligen Samenanlagen 2 Nucelli enthielten, wobei jeder Nucellus ein eigenes inneres Integument (die spätere innere Samenhülle) besaß, während das äußere Integument (die spätere äußere Samenschale) beiden Nucelli gemeinsam angehörte. Daß auf diese Weise bei *Beta* Zwillinge entstehen können, hatte bereits DUDOK VAN HEEL (1925) beobachtet, der, wenn auch nur ein einziges Mal, 2 Nucelli in einer Samenanlage vorfand; letztere war im Aufbau den eben beschriebenen Zwillingssämlingen aus der Gruppe b 3 gleich (Abb. 1). Jeder Nucellus der von DUDOK VAN HEEL entdeckten Samenanlage besaß einen normal ausgebildeten Embryosack mit einer bereits befruchteten Eizelle. Es dürfte daher mit einiger Sicherheit anzunehmen sein, daß beide Pflanzen eines Zwillingspaars der b 3-Gruppe ihre Entstehung einem normalen Befruchtungsakt verdanken, was natürlich voraussetzt, daß in jedem Nucellus ebenfalls ein normaler Embryosack mit Eizelle vorhanden gewesen ist. Wir haben somit wirklich zweieiige Zwillinge vor uns. [Das Auftreten von 2 Nucelli in einer Samenanlage ist schon bei mehreren Pflanzenarten beobachtet worden; vgl. JOHANSEN (1950), S. 290.]

Schwierig ist es, die Zwillinge der Gruppe b 1 von denen der Gruppe b 2 zu trennen. Ein gutes Merkmal zum Erkennen der Gruppenzugehörigkeit besitzen wir in der nach DUDOK VAN HEEL (1931) und KELLER (1936) erblich bedingten Färbung des Hypokotyls. Dieses kann bei der Zuckerrübe z. B. rosa (betaninhaltig) oder grün sein. Ein Zwillingpaar, dessen Hypokotyle sich im Farbton deutlich unterscheiden, kann somit bereits im Keimlingsstadium in die Gruppe b 2 eingeordnet werden, während bei gleicher Hypokotylfarbe erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung Schlüsse gezogen werden dürfen. Bei zahlreichen Paaren muß es selbst nach sorgfältiger Prüfung vieler Merkmale unentschieden bleiben, ob sie in die Gruppe b 1 oder b 2 einzuordnen sind.

Eine direkte Stütze der sich aus den zwillingendiagnostischen Untersuchungen ergebenden Annahme, daß es bei *Beta* erbgleiche Zwillinge gibt, stellen die aufgefundenen zusammengewachsenen Zwillingspaare dar (Abb. 2). Eine sekundäre Verschmelzung von zwei Pflanzen, wie es bei dem engen Aneinanderlagern im Samen vielleicht möglich wäre, liegt wohl nicht vor; denn gelegentlich besitzen die beiden zusammengewachsenen Pflanzen bestimmte Organe gemeinsam,

wie z. B. nur ein Keimblattpaar und einen Sproßvegetationspunkt. Bei dem in Abb. 2 wiedergegebenen Paar waren je zwei Keimblätter miteinander verschmolzen. Auch die stets gleiche Hypokotylfarbe beider Pflanzen eines vereinigten Paares stützt die Vermutung, daß es sich um identische Zwillinge handelt. Zusammengewachsene Zwillingspaare wurden auch von anderen Autoren beschrieben, so von KAPPERT (1933) bei *Linum usitatissimum*, von v. SENGBUSCH (1940) bei *Secale cereale*, von RANDALL und RICK (1945) bei *Asparagus officinalis* und von CAMERON (1949) bei *Nicotiana tabacum*. Auffallend bei *Asparagus* und *Nicotiana* ist der hohe Prozentsatz der miteinander verbundenen Zwillinge; so besaß z. B. *Asparagus* über 50% miteinander verwachsene Paare. Bei *Beta* dagegen machen die 6 aufgefundenen Verwachungen nur 2,4% des gesamten Mehrlingsbestandes aus.

Die Untergruppen b 2a (erbungleiche Zwillinge; beide Pflanzen eines Zwillingspaars nahezu gleichkräftig ausgebildet) und b 2b (erbungleiche Zwillinge; eine kräftige und eine sehr schwache Pflanze) sind durch Übergänge miteinander verbunden. Ob diese beiden Untergruppen hinsichtlich ihrer Genese generell zu einer Gruppe vereinigt werden dürfen, hat sich bisher noch nicht feststellen lassen. Die Einteilung wird also nur aus Gründen der Übersichtlichkeit vorgenommen. Aus den weiter unten mitgeteilten Ergebnissen über die Chromosomenverhältnisse der Zwillinge geht sogar hervor, daß selbst die Zwillingspaare der Gruppe b 2a nicht alle auf die gleiche Weise entstanden sein können!

Manchmal ist eine Pflanze eines Paares der Gruppe B 2b auffallend schwächlich entwickelt. Untersuchungen an anderen Pflanzenarten haben ergeben, daß unter derartigen Zwillingspflänzchen Haplonten vorkommen [KAPPERT (1933), MÜNTZING (1937, 1938 und 1943), RANDALL und RICK (1945), ZIMMERMANN (1953)]. Bisher konnte jedoch von uns unter den Zwillingen von *Beta vulgaris* noch keine haploide Pflanze aufgefunden werden. (Wir gehen unten ausführlicher auf diesen Befund ein.) Bemerkenswert ist noch, daß auch sehr schwache Zwillingspflänzchen sehr gut weiterwachsen; alle derartigen genau beobachteten Fälle erbrachten das Ergebnis, daß sich die schwächliche Zwillingspflanze eines Zwillingspaars genau so kräftig weiterentwickelt wie die andere Pflanze des Paares. Die Größenunterschiede werden im Laufe der Entwicklung mehr oder weniger ausgeglichen. Allein schon diese Beobachtung macht es wahrscheinlich, daß die schwächlichen Zwillingspflanzen nicht haploid sind. Zuweilen könnte eine Zwillingspflanze auch im Wachstum zurückbleiben, weil der heranwachsende Embryo eine relativ ungünstige Lage zum Nährgewebe besitzt.

MÜNTZING (1937) gelang es, bei *Beta* einmal Drillinge aufzufinden. Drillinge wurden von uns 2 mal mit Sicherheit und 1 mal mit großer Wahrscheinlichkeit festgestellt. Während alle 3 Pflanzen der ersten Drillinge einem Nucellus entstammten, sind die Perispermverhältnisse bei den übrigen Drillingen leider nicht bekannt, weil eine Untersuchung des Samens versäumt wurde. 2 Pflanzen der erstgenannten Drillinge waren etwas schwächer entwickelt als die dritte. Eine der beiden zurückgebliebenen Pflanzen besaß ein rötliches (betaninhaltiges) Hypokotyl,

während das der beiden anderen von grüner Farbe war. Wir können daher mit Sicherheit annehmen, daß sich die Pflanze mit dem roten Pigment von den anderen Drillingsgeschwistern in genetischer Hinsicht unterschied. Leider mußte ungeklärt bleiben, ob die beiden anderen Pflanzen dieser Drillinge einander identisch waren. Ein deutlich vorhandener Größenunterschied zwischen ihnen darf jedenfalls noch keineswegs als sicheres Kriterium für eine genetisch unterschiedliche Konstitution angesehen werden, da es auch vorkommt, daß beide Pflanzen von identischen Zwillingspaaren, z. B. zusammengewachsenen, verschieden kräftig ausgebildet sein können (siehe auch Abb. 6b). Die zweiten Drillinge hatten durchweg grüne Hypokotyle. Zwei Pflanzen derselben waren miteinander verwachsen und besaßen je eine Keimwurzel, beide gemeinsam jedoch nur 3 Keimblätter und einen Sproßvegetationspunkt. Diese zusammengewachsenen Pflanzen müssen daher als erbgleich angesprochen werden. Über die außerdem noch erwähnten dritten Drillinge sind keine Einzelheiten bekannt.

Die auf die Samen bezogene prozentuale Zwillingshäufigkeit läßt sich auf Grund der unterschiedlichen Samenzahl pro Knäuel und der nicht gleichzeitig auskeimenden Pflänzchen eines Knäuels nicht genau feststellen. Bei den diploiden Sorten kommt auf 7000 bis 8000 Knäuel durchschnittlich je ein Pseudozwilling- und ein Zwillingpaar, während bei dem polyploiden Material die Erfolgsaussichten, Zwillinge aufzufinden, wohl noch geringer sind. Rund 60 Prozent der erfaßten 245 Mehrlinge der b-Gruppe (242 Zwillinge und 3 Drillinge = 493 Einzelpflanzen) entfallen auf die Untergruppe b 2a, während die Gruppen bzw. Untergruppen b 1, b 2b und b 3 ungefähr gleichhäufig gefunden werden (je 12–15%). Da einerseits die Grenze zwischen den Untergruppen b 2a und b 2b wegen der gleitenden Übergänge nicht eindeutig festgelegt werden kann, zum anderen oft unentschieden bleiben muß, ob die Zwillingspaare zur Gruppe b 1 (identische Zwillinge) oder b 2 (nicht identische Zwillinge) gehören, kann es sich bei diesen Angaben der Prozentzahlen selbstverständlich nur um Schätzungen handeln.

2. Die Chromosomenverhältnisse der Zwillinge

Die pflanzlichen Zwillinge haben durch die Tatsache, daß unter ihnen Pflanzen mit Chromosomensätzen vorkommen, welche von der normalen diploiden Zahl abweichen, die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich gelenkt. So konnten NAMIKAWA und KAWAKAMI (1934) bei *Triticum vulgare* haploide, triploide und tetraploide Zwillingspflanzen auffinden. MÜNTZING (1937 und 1938) untersuchte die Zwillinge mehrerer Gräser- und Kulturpflanzenarten und stellte neben Pflanzen mit der normalen diploiden Chromosomenzahl ebenfalls haploide, triploide und tetraploide Pflanzen fest. Während tetraploide Zwillingspflanzen

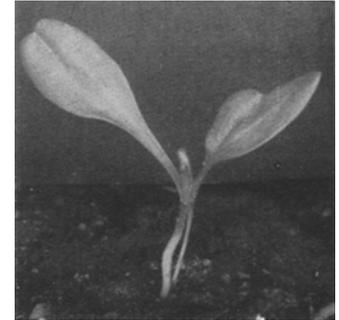


Abb. 2.
Ein zusammengewachsenes Zwillingpaar.

außerordentlich selten aufgefunden werden, kommen haploide und triploide etwas häufiger vor. Von 2201 Zwillingspflanzen aus 16 Pflanzenarten waren nach MÜNTZING (1938) 77 triploid, 11 haploid, 2 tetraploid und 5 aneuploid, die übrigen diploid. RANDALL und RICK (1945) fanden unter Zwillingspflanzen von *Asparagus officinalis* haploide und triploide in annähernd gleicher Anzahl. Bei *Nicotiana tabacum* wurden nach CAMERON (1949) triploide Zwillingspflanzen etwas seltener als haploide gefunden. Von unserem aus diploiden Sorten ausgelesenen Zwillingmaterial (es sind nur die Zwillinge der b-Gruppe von Abb. 1 erfaßt) wurden 93 Zwillingspaare, 1 Drilling und 43 Einzelpflanzen, also insgesamt 232 Mehrlingspflanzen, auf die Chromosomenverhältnisse hin untersucht. Abweichungen von der normalen diploiden Chromosomenzahl ($2n = 18$) konnten wir in drei Fällen beobachten; und zwar wurden 2 Zwillingspaare aufgefunden, von denen jeweils eine Pflanze diploid und die andere triploid war. Eine Einzelpflanze, deren Zwillingspartner frühzeitig einging und daher cytologisch nicht untersucht werden konnte, besaß ebenfalls 27 Chromosomen. Bei 2 Paaren waren zum Zeitpunkt der Keimung die triploiden Pflanzen gegenüber den diploiden im Wachstum etwas zurückgeblieben, bei dem dritten Paar dagegen zeigte die triploide eine etwas kräftigere Ausbildung als die cytologisch nicht geprüfte. MÜNTZING (1937) äußerte die Vermutung, daß triploide Pflanzen durch Befruchtung der Eizelle eines zweiten, unreduzierten Embryosackes entstanden sein könnten, der sich in der Samenanlage möglicherweise neben dem „normalen“ Embryosack befindet. CAMERON (1949) nahm auf Grund der Chromosomenverhältnisse seiner Zwillinge von *Nicotiana tabacum* ebenfalls an, daß diese aus zwei in der Samenanlage befindlichen Embryosäcken hervorgegangen sein müssen [weitere Literaturangaben bei WEBBER (1940), S. 582]. Wie die Untersuchung ergab, gehören zwei unserer Paare mit je einer triploiden Pflanze zur Gruppe b2 (s. Abb. 1). Es läßt sich bei dieser Gruppe nicht entscheiden, ob tatsächlich zuweilen zwei Embryosäcke vorhanden sind, während wir dies bei den Zwillingspaaren der Gruppe b3 mit zwei Nucelli je Samenanlage annehmen dürfen. Bei dem zweiten di-triploiden Zwillingspaar ist die Untersuchung auf die Gruppenzugehörigkeit leider nicht vorgenommen worden. Es dürfte durchaus möglich sein, daß auch bei *Beta* gelegentlich zwei Embryosäcke in einem Nucellus ausgebildet werden. Dabei könnte vielleicht ausnahmsweise der Fall eintreten, daß einer der beiden Embryosäcke durch ein diploides Pollenkorn befruchtet wird. Dies ist zwar nicht sehr wahrscheinlich, jedoch beispielsweise bei der Annahme, daß stärkerer Wind Pollen des räumlich gut isolierten tetraploiden Zuchtmaterials über weite Räume verweht, durchaus denkbar.

Vielleicht kann auch der sekundäre Endospermkern nach der Befruchtung ausnahmsweise einen triploiden Embryo ausbilden, denn es wäre denkbar, daß sich die Embryonen der Centrospermen ohne Endosperm entwickeln können, da sie vorwiegend mit Perisperm versorgt werden. Die Beteiligung anderer Embryosackkerne, z. B. der Synergiden, an der Zwillingentstehung ist bereits wiederholt diskutiert und auch bestätigt worden [nach MURBECK (1902) aus FIRBAS (1947), S. 471, KAPPERT (1933), COOPER (1943); weitere Literaturangaben bei JOHANSEN (1950), S. 278]. GENTCHEFF (1938) sprach die Vermutung aus, daß bei *Hieracium* Embryonen sogar aus dem Endosperm entstehen können, aber bereits HABERLANDT

(1922) hatte Endospermembryonen bei diesem Objekt beschrieben. Das Beobachtungsergebnis letztgenannten Autors wurde allerdings später von ROSENBERG (1930, S. 41) angezweifelt und auf Grund seiner eigenen Studien anders gedeutet. Nach obigen Befunden ist also bei derartigen Beobachtungen und Mutmaßungen Vorsicht geboten, und eine Klärung dieser Fragen kann nur durch gründliche Untersuchungen herbeigeführt werden.

Interessanter sind die Ergebnisse der Chromosomenzählungen bei einigen Zwillingspaaren, die dem polyploiden Rübenmaterial entstammen. Es liegen die Chromosomenzahlen von 5 Paaren und 2 Einzelpflanzen vor. Entsprechend den Untersuchungsergebnissen bei Zwillingspaaren, die aus diploiden Rübensorten ausgelesen wurden und bis auf die 3 oben bereits beschriebenen Ausnahmen di-diploid waren, hätte man bei Zwillingen eines tetraploiden Rübenstammes tetra-tetraploide Zwillingspaare erwarten müssen; zu unserer Überraschung fanden wir jedoch 3 tetra-diploide. Ein weiteres Zwillingspaar, das aus vorwiegend triploidem Saatgut (Heterosissaatgut; Kreuzung: diploid \times tetraploid) ausgelesen wurde, bestand aus einer pentaploiden und einer frühzeitig eingegangenen Pflanze, deren Chromosomenzahl nicht einwandfrei ermittelt werden konnte. Es wurde annähernd die diploide Chromosomenzahl bestimmt, doch vielleicht war sie auch triploid. Die Entstehung der pentaploiden Zwillingspflanze ist schwer zu deuten. Am einfachsten könnte man sich ihre Entwicklung so erklären, daß eine unreduzierte, tetraploide Eizelle von einem haploiden Pollenkern befruchtet wurde. Eine weitere Zwillingspflanze aus dem gleichen Material, deren Partner eingegangen war, zeigte die hier am häufigsten auftretende triploide Chromosomenzahl.

Schließlich erwies sich noch ein Zwillingspaar aus dem tetraploiden Stamm als di-diploid und eine einzelne Zwillingspflanze als aneuploid (hypertriploid). Das di-diploide Zwillingspaar dürfte auf Grund der Ähnlichkeit, die beide Pflanzen miteinander hatten, genetisch identisch gewesen sein. Die aneuploide Pflanze hatte 29–32 Chromosomen; sehr wahrscheinlich besaß sie 30. Die genaue Zahl ließ sich wegen der relativ schlechten Übersichtlichkeit der Chromosomen nicht ermitteln. Nach Beobachtungen von RANDALL und RICK (1945) sind bei *Asparagus officinalis* aneuploide Zwillingspflanzen kräftiger ausgebildet als Pflanzen mit normalen Chromosomensätzen. Die aneuploide Zwillingspflanze von *Beta* hingegen erwies sich als lebensschwach; ihre Blätter blieben klein und waren auffallend schmal. Auf Grund der durch LEVAN (1942) bekannt gewordenen Tatsache, daß aneuploide Pflanzen von *Beta* gegenüber di-, tri- und tetraploiden im Wachstum stark zurückbleiben, war dieses Ergebnis zu erwarten.

Auf die drei tetra-diploiden Paare wollen wir näher eingehen. Bei ihnen liegt der Gedanke besonders nahe, daß sich die diploiden Pflanzen parthenogenetisch entwickelt haben, vielleicht aus der Eizelle eines zweiten in der Samenanlage befindlichen Embryosackes oder aus einer Synergide. Andere Entstehungsursachen, die man vielleicht noch in Erwägung ziehen könnte, dürften wohl weniger wahrscheinlich sein. Wir können diese Zwillinge den bei einigen Pflanzenarten bereits bekannten diplo-haploiden Zwillingspaaren zur Seite stellen. Diese dürften in der Regel auf die Weise

entstehen, daß sich neben der normalen, befruchteten, diploiden Eizelle eine haploide Synergide parthenogenetisch zu einem Embryo entwickelt. Da alle 3 Zwillingspaare mit Sicherheit bzw. mit größter Wahrscheinlichkeit ein gemeinsames Perisperm besaßen (Gruppe b2), liegt die Annahme der Entstehung beider Pflanzen aus einem Embryosack sehr nahe. Es taucht somit auch die Frage auf, warum, im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Polystamm, unter den von diploiden Eltern stammenden Zwillingen bisher keine diplohaploiden Paare gefunden wurden, denn es ist kaum vorstellbar, daß von fünf Zwillingspaaren des Polystammes drei auf diese Weise entstanden, während unter rund 100 Paaren der diploiden Sorten kein einziger Parallelfall auftrat. Vielleicht dürfen wir hier den Gedanken äußern, daß bei *Beta vulgaris* die haploide Stufe besonders labil ist und bei haploiden Zellen eine selbständige Aufregulierung des Chromosomensatzes stattfindet. Dies kann erfolgen, indem entweder die Ursprungszelle des parthenogenetischen Embryos (wahrscheinlich eine Eizelle oder eine Synergide) bereits vor oder bei der ersten Mitose ihre Chromosomenzahl selbständig verdoppelt (durch Endomitose bzw. durch Unterbleiben der Zellteilung nach erfolgter Kernteilung und Verschmelzung der beiden Tochterkerne) oder indem erst während der weiteren Entwicklung einzelne diploide Zellen auftreten, die auf Grund einer höheren Zellteilungsrate die haploiden Zellen allmählich verdrängen. In der Literatur liegen bereits zahlreiche Angaben vor, die von Aufregulierungen der haploiden Stufe zur diploiden berichten.

So erzielte JØRGENSEN (1928) eine artreine diploide *Solanum nigrum*-Nachkommenschaft bei Bestäubung von *Solanum nigrum* mit Pollen von *Solanum luteum*. JØRGENSEN nahm eine parthenogenetische Entwicklung der Eizelle unter selbständiger Verdoppelung („Endo-Duplikation“) des Chromosomenbestandes an. WEBBER (1933) untersuchte haploide Pflanzen von *Nicotiana glutinosa* in Abständen von mehreren Wochen; bei 16–22 Wochen alten Pflanzen konnten noch keine diploiden Wurzelspitzen festgestellt werden, während nach 37–41 Wochen bereits die Hälfte der Spitzen diploid waren. GERASSIMOVA (1936) beobachtete im Wurzelspitzenmeristem einer haploiden Pflanze von *Crepis tectorum* diploide Zellen, die auch EHRENBERGER (1948) in zwei haploiden Embryonen von *Gasteria* fand. REDINGER (1938) erzielte bei *Petunia nyctaginiflora* parthenogenetische, diploide Embryonen aus unbefruchteten, mit gattungsfremdem Pollen bestäubten Samenanlagen. Aus cytologischen Beobachtungen ging hervor, daß bereits die Eizelle den Chromosomensatz aufreguliert hatte. KATAYAMA (1954) schloß aus Beobachtungen an haploiden Pflanzen von *Oryza*, daß diploides Gewebe in Form von Periklinal- und Sektorialchimären auftritt, [weitere Literaturangaben bei GATES und GOODWIN (1930) sowie IVANOV (1938), Tabelle 20, S. 360.]

Auf Grund der Vermutung, daß bei haploiden Pflanzen von *Beta* ebenfalls Aufregulierungen des Chromosomensatzes vorkommen, bemühten wir uns, die Fixierung der Wurzelspitzen für die Chromosomenzählungen frühzeitig durchzuführen, möglichst noch vor dem Einpflanzen der aufgefundenen Zwillingspflanzen in Erde. Wie jedoch bereits früher erwähnt wurde, konnten keine Haplonten gefunden werden, auch unter den sehr schwächlichen Zwillingspflanzen nicht, bei denen die Annahme des Vorhandenseins von haploiden Chromosomensätzen besonders nahe lag. Für die Möglichkeit einer Aufregulierung spricht weiterhin die Tatsache, daß selbst diploide

Rüben, ebenso wie zahlreiche andere Chenopodiaceen, sehr dazu neigen, ihre Chromosomen zu verdoppeln. So treten nach LEVAN (1944) bei zweijährigen diploiden Rüben recht häufig tetraploide Wurzeln auf, und Wurzeln von tetraploiden Pflanzen enthalten gelegentlich oktoploide Zellen. Auch bei *Spinacia* finden sich polyploide Zellen sehr häufig (GENTCHEFF und GUSTAFSSON 1939). Wir dürfen wohl annehmen, daß eine Aufregulierung von haploiden Zellen auf die „stabile“ diploide Stufe besonders leicht erfolgt. Andererseits zeigt jedoch eine von LEVAN (1945) beschriebene haploide *Beta*-Rübe, daß eine Aufregulierung des Chromosomensatzes durchaus nicht immer stattfinden muß. Schließlich gelang es ZIMMERMANN (1953), auch unter *Beta*-Zwillingen eine haploide Pflanze aufzufinden. Es ist also damit zu rechnen, daß bei Fortführung unserer Untersuchungen ebenfalls haploide Zwillingspflanzen auftreten.

Es ist aber auch möglich, daß haploide Zwillingspflanzen von *Beta* meist sehr lebensschwach sind und daher frühzeitig absterben oder nicht auskeimen, so daß sie bei der Zwillingsauslese übersehen werden. Weiterhin wäre denkbar, daß sich diploide Synergiden leichter parthenogenetisch entwickeln als haploide.

Der Beweis für die Richtigkeit der Vermutung, daß sich eventuell eine Synergide oder eine andere haploide Zelle parthenogenetisch entwickelt, müßte durch embryonale Studien erbracht werden. Bei dem sehr seltenen Auftreten von Zwillingen ist dieser Weg kaum gangbar.

Es läßt sich jedoch ein anderer Weg einschlagen, der uns obigem Ziele näher bringen könnte; falls nämlich die Aufregulierung des haploiden Chromosomensatzes auf den diploiden erfolgt, haben wir homozygote Pflanzen vor uns, deren durch Selbstbefruchtung erzeugte Nachkommenschaft genetisch einheitlich sein müßte. Wir haben bereits Versuche eingeleitet, um diese wichtige Frage zu entscheiden.

Aus einer anderen Beobachtung geht hervor, daß die in ihrer Entwicklung zurückgebliebenen Zwillingspflanzen von Paaren der Gruppe b2b keineswegs immer „aufreguliert“ sein müssen: Der kräftige Keimling eines Zwillingspaars hatte ein grünes Hypokotyl, während dasjenige des schwächlichen Partners rosa gefärbt war. Gesezt den Fall, letztgenannte Pflanze wäre parthenogenetisch aus einer haploiden Synergide entstanden, so müßte der Synergidenkern die dominante Erbanlage für die Bildung des Farbstoffes besessen haben. Damit hätte jedoch auch die genetisch gleiche Eizelle — alle Kerne des Embryosackes sind genetisch gleich — den Pigmentfaktor besitzen müssen, der nach der Befruchtung auf Grund seiner Dominanz ebenfalls in Erscheinung getreten wäre. Da die kräftigere Zwillingspflanze diesen Faktor jedoch nicht aufwies, dürfte es sehr wahrscheinlich sein, daß die zurückgebliebene Pflanze durch Amphimixis entstanden war, wobei der Pollenkern den Farbfaktor mitbrachte. Es dürfte auch nicht ausgeschlossen sein, daß in der Samenanlage ein zweiter Embryosack vorhanden war, der den Farbfaktor bei der Meiose erhalten bzw. als „nicht regulärer“ Embryosack überhaupt keine Reduktionsteilung durchgemacht hatte. Als weiteres Beispiel können wir nochmals die bereits oben beschriebenen Verhältnisse bei den ersten

Drillingen anführen; nur die schwächlichste dieser drei Pflanzen besaß Betanin im Hypokotyl.

Wir dürfen wohl annehmen, daß das Übersichtsbild (Abb. 1) der Zwillinggruppen von *Beta vulgaris* den tatsächlichen Verhältnissen noch nicht völlig gerecht wird, da die zum Teil schwierig erklärbaren Chromosomenzahlen der Zwillingpflanzen nicht mit berücksichtigt sind. Auf welche der bereits erörterten, theoretisch möglichen Ursachen die Zwillingentstehung nun wirklich zurückzuführen ist, kann noch nicht in allen Fällen gesagt werden. Wahrscheinlich wird die Zwillinggruppe b 2 in mehr als zwei Untergruppen aufgeteilt werden müssen. Ob nun gelegentlich bei dieser Gruppe zwei Embryosäcke in einem Nucellus vorkommen, ob sich eine Eizelle oder Synergide parthenogenetisch entwickelt, oder ob vielleicht ausnahmsweise eine Synergide befruchtet werden kann, mag dahingestellt bleiben. Im letzten Falle müßte ein zweiter Pollenschlauch in den Embryosack eindringen. Vielleicht kann auch der zweite generative Kern eines Pollenschlauches, der sich normalerweise mit dem sekundären Endospermkern verbindet, mit einem Synergidenkern verschmelzen. Das Endosperm müßte dann, falls es sich unter diesen Umständen überhaupt entwickeln kann, diploid bleiben. Schließlich wäre noch die Entstehung von Zwillingen durch Adventivembryonie mit in Erwägung zu ziehen.

3. Beobachtungen an Zwillingnackkommenshaften

Im Zusammenhange mit den Beobachtungen an Zwillingnackkommenshaften soll kurz auf die Erblichkeit der pflanzlichen Zwillinge eingegangen werden. KAPPERT (1933 und 1950) gelang es, durch planmäßiges Kreuzen verschiedener Sippen von *Linum*

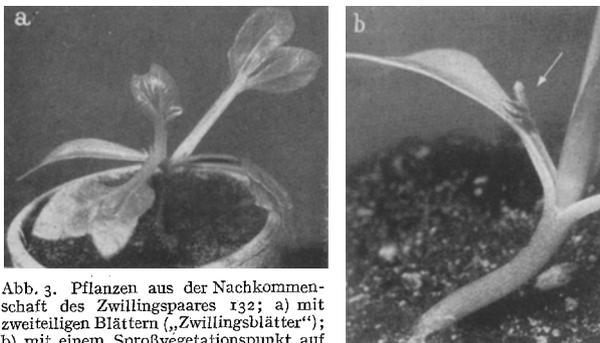


Abb. 3. Pflanzen aus der Nachkommenschaft des Zwillingspaars 132; a) mit zweiteiligen Blättern („Zwillingblätter“); b) mit einem Sproßvegetationspunkt auf einem Keimblatt.

den Prozentsatz der Zwillinge bedeutend zu erhöhen. v. SENGBUSCH (1940) fand einen *Secale*-Stamm, in welchem Zwillinge häufiger auftraten als in den übrigen untersuchten Stämmen. Bei *Lilium*-Arten kommt es nach COOPER (1943) recht häufig vor, daß sich eine Synergide nach der Befruchtung der Eizelle parthenogenetisch entwickelt, wobei allerdings der Synergidenembryo meist früh abstirbt. [Auf weitere Arbeiten, die mit der Vererbung der „Polyembryonie“ im Zusammenhang stehen, wird von WEBBER (1940) und WRICKE (1954) hingewiesen.] Die Zwillingauslese könnte auch bei *Beta* wesentlich beschleunigt werden, wenn es gelänge, besonders zwillingreiche Zucht-

stämme zu finden oder durch Kreuzen von Zwillingpflanzen untereinander die Zwillingshäufigkeit in der Nachkommenschaft zu erhöhen. Es ist jedoch noch ungeklärt, ob bei *Beta* die Zwillingbildung genetisch bedingt ist und ob gegebenenfalls alle Zwillinggruppen (vgl. Abb. 1) auf die gleichen Erbanlagen zurückgeführt werden können. KAPPERT fand, daß die bei *Linum* vorkommenden beiden Zwillinggruppen (eineiei und diplo-haploide) tatsächlich auf die gleichen Erbanlagen zurückzuführen sind. Unsere bisherigen Versuche, in der Nachkommenschaft von Zwillingkreuzungen einen erhöhten Prozentsatz von Zwillingen aufzufinden, verliefen negativ. Da diese Versuche noch nicht sehr umfangreich waren, läßt sich nichts darüber aussagen, ob bei *Beta* eine erbliche Veranlagung zur Zwillingbildung vorhanden ist.

Einige Beobachtungen verdienen es, in diesem Zusammenhange erwähnt zu werden. In der Nachkommenschaft der beiden Pflanzen des identischen Zwillingspaars 132, die miteinander gekreuzt wurden, fanden sich Pflanzen mit eigenartigen Mißbildungen. Während alle Keimlinge dieser Nachkommenschaft im Keimblattstadium noch völlig normal aussahen, waren die Folgeblätter nicht selten gespalten oder umgekehrt zwei Blätter miteinander verwachsen (Abb. 3a). Zuweilen bildeten sich sogar auf der Mittelrippe des Keimblattes Sproßanlagen aus (Abb. 3b). Bei den Pflanzen mit „Zwillingblättern“ trat regelmäßig eine Aufspaltung des Sproßvegetationspunktes ein, und es kam zuweilen vor, daß auf dem Hauptnerv der Keimblätter dicht nebeneinander zahlreiche Sprosse ausgebildet wurden. Man konnte sogar dann und wann einen verbänderten Sproßvegetationspunkt feststellen, welcher sich, von der normalen Stelle des Vegetationspunktes ausgehend, nach beiden Seiten bis etwa zur Mitte der Keimblätter hin erstreckte. Die Bildung von neuen Sproßanlagen auf den Kotyledonen erinnerte an die Regenerationserscheinungen bei *Begonia*-Blättern. Im Laufe der weiteren Entwicklung unserer Pflanzen trat aber wieder eine Normalisierung des Wachstums ein. Die überflüssigen Vegetationspunkte starben meist ab, und auf den Folgeblättern wurden niemals wieder neue Sproßanlagen gebildet, wie anfangs auf den Keimblättern. Nicht selten blieben jedoch 2 bis 3 der gebildeten Sproßvegetationspunkte nebeneinander auf einer Pflanze erhalten, die sich völlig normal weiter entwickelten (Abb. 4b). Diese an der Rübenpflanze auftretenden Mißbildungen wurden bereits von DECOUX und ROLAND (1935), STEHLÍK (1947) und MUNERATI (1949) beschrieben.

Das Auftreten derartiger Mißbildungen war keineswegs auf die Nachkommenschaft des Zwillingspaars 132 beschränkt. So konnten bei weiteren 11 von insgesamt 26 Zwillingnackkommenshaften ebenfalls Pflanzen mit „Zwillingblättern“ beobachtet werden. Allerdings waren die Anomalien meist nur auf Einzelblätter beschränkt, führten also keinesfalls stets zu Aufspaltungen des Sproßvegetationspunktes.

Interessant ist nun, daß die Pflanzen aus der Nachkommenschaft des Paares 132, welche 2 oder 3 Sproßvegetationspunkte beibehalten hatten, manchen zusammengewachsenen eineiigen Zwillingen auffallend ähnlich waren (vgl. Abb. 4a mit 4b). Diese Beobachtung in Verbindung mit dem gehäuften Auftreten der charakteristischen Mißbildungen in zahlreichen Zwill-

lingsnachkommenschaft wirft die Frage auf, ob zwischen diesen Anomalien einerseits und der Entstehung der Zwillinge, besonders der eineiigen, andererseits ein genetischer Zusammenhang bestehen könnte. Es wäre z. B. denkbar, daß sowohl die erwähnten Anomalien als auch die Bildung der eineiigen Zwillinge durch Korrelationsstörungen hervorgerufen werden. Bekanntlich verhindern die zwischen den Zellen des Embryos bestehenden Korrelationen die Verwirklichung der in jeder embryonalen Zelle vorhandenen Gesamtpotenzen, so daß es nur zur Realisierung von Teilpotenzen kommen kann. Auf Grund von Korrelationsstörungen könnten z. B. bestimmte Zellen oder Zellgruppen auf dem Hauptnerv der Kotyledonen aus noch unbekanntem Gründen „selbstständig“ werden, sich also nicht an die für sie bestimmten Teilaufgaben im Rahmen des Gesamtorganismus halten. Die hier beschriebenen Anomalien wurden zwar nur auf einem bestimmten Entwicklungsstadium der Pflanze beobachtet. Dennoch muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß sie gelegentlich auch während eines anderen Entwicklungsstadiums der Pflanzen vorkommen, z. B. bereits während der Embryonalentwicklung. Dies kann dann vielleicht die Bildung von zwei getrennten Pflanzen bedingen, denn je früher in der Embryonalentwicklung Störungen auftreten, um so tiefgreifender dürften die Folgen sein. In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß wir ein zusammengewachsenes Zwillingpaar fanden, welches ebenfalls anfangs nur einen gemeinsamen Sproßvegetationspunkt besaß, der sich jedoch späterhin ebenso in zwei aufspaltete, wie es gelegentlich bei den eigenartigen Pflanzen aus der Nachkommenschaft des Zwillingspaars 132 zu beobachten war.

Weiterhin wiesen bereits STEHLÍK (1947) und MUNERATI (1949) auf die Erbllichkeit von Abnormitäten bei *Beta* hin (z. B. „Mehrköpfigkeit“ und „Kotyledonenauswuchs“). Interessant an den von uns ermittelten Ergebnissen ist, daß die Mißbildungen in den Nachkommenschaften des eineiigen Zwillingspaars 132 an rund $\frac{1}{4}$ aller Pflanzen auftraten (an 254 von 946 Pflanzen). Diese auf eine rezessive Erbanlage hinweisenden Zahlen müssen jedoch durch Beobachtungen an weiteren Generationsfolgen gesichert werden, ebenso wie auch die noch fragwürdigen genetischen Zusammenhänge zwischen den Zwillingen und den erwähnten Mißbildungen einer gründlichen Untersuchung bedürfen.

4. Zwillingsdiagnostische Untersuchungen

Zwillingsdiagnostische Untersuchungen, wie sie beim Menschen zur Unterscheidung von ein- und zweieiigen Zwillingen durchgeführt werden, sind bei Pflanzen meines Wissens bisher noch nicht angestellt worden. Man untersuchte an Zwillingspflanzen allenfalls einzelne charakteristische, erbbedingte Merkmale mit dem Ziel, Klarheit über die Ursachen der Zwillingsbildung zu gewinnen. So wurden bei den einzelnen Zwillingspflanzen von *Linum* die Blütenfarbe (KAPPERT 1933), von *Asparagus* das Geschlecht sowie das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein von Anthozyan in den vegetativen Organen (RANDALL und RICK 1945) und von *Cannabis* ebenfalls das Geschlecht und die Blattform (FISCHER 1944) registriert, um schließlich an Hand eines größeren Zwillingsmaterials Rückschlüsse auf die Zwillingsent-

stehung ziehen zu können. KAPPERT stellte weiterhin fest, daß die durch Selbstbefruchtung entstandenen Nachkommenschaften der Pflanzen eines identischen Paares auf Grund der auffallenden Übereinstimmung in der Variabilität dieser beiden Populationen als die Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze ausgegeben werden könnten, ohne daß dies dem unbefangenen Beobachter auffallen würde. Dagegen wichen die Nachkommenschaften von Pflanzen verschiedener eineiiger Zwillingspaare deutlich voneinander ab.

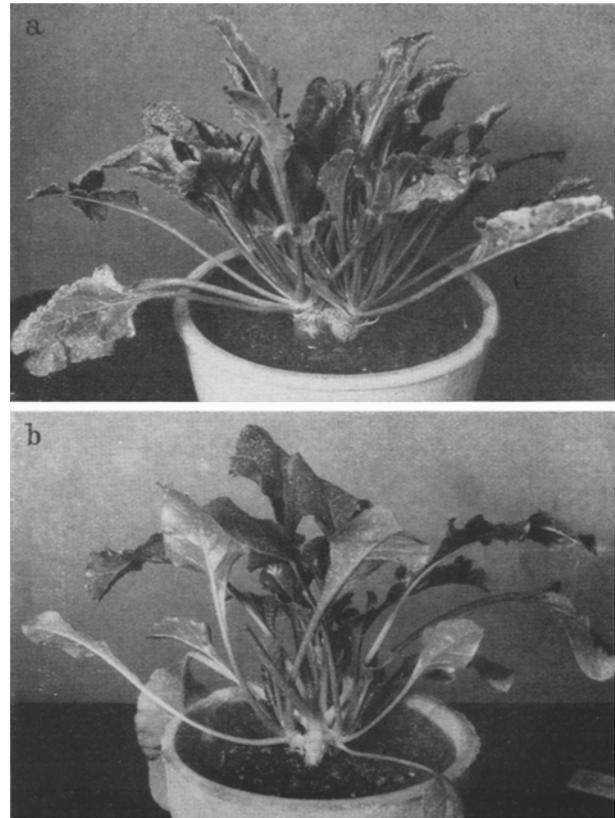


Abb. 4. a) Ein zusammengewachsenes Zwillingpaar; b) Pflanze aus der Nachkommenschaft des Zwillingspaars 132 mit 3 primären Sproßvegetationspunkten.

Essollen im folgenden einige Ergebnisse der zwillingsdiagnostischen Untersuchungen an *Beta vulgaris* zur Darstellung kommen. Wir haben dabei versucht, an den Zwillingspflanzen möglichst viele Merkmale zu erfassen, sind uns jedoch bewußt, daß die Pflanze niemals ein so geeignetes Objekt sein kann wie etwa der Mensch, und daß das hier veröffentlichte Material bei weitem nicht ausreicht, um darauf eine statistisch gesicherte Zwillingsmethode aufbauen zu können. Die Ergebnisse sind jedoch recht eindrucksvoll, so daß wir glauben, sie bereits jetzt mitteilen zu können.

Wir unterscheiden vier in ihren morphologischen Merkmalen und physiologischen Eigenschaften stark voneinander abweichende Kulturformen von *Beta*: die Zuckerrübe, die Futterrübe, den Mangold und die rote Salatrübe. Da für eine erfolgreiche Zwillingsdiagnostik eine große genotypische Variabilität vorausgesetzt werden muß, kann man *Beta* als ein durchaus günstiges Objekt für derartige Untersuchungen bezeichnen. Wenn wir hier allerdings nur die Zwillinge einer Sorte (Bernburger N) testen, so taucht die Frage auf, ob die Variabilität des Objektes groß genug ist, um darauf eine Zwillingsdiagnostik aufbauen zu

können. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß eine ausreichende Formenfülle vorhanden ist.

In der menschlichen Zwillingforschung wurde eine Reihe von Merkmalen erarbeitet, die für den Zwillingstest besonders gut geeignet sind, z. B. Haar-, Haut- und Augenfarbe, Nasen- und Ohrenform, Blutgruppenzugehörigkeit, Fingerleistenmuster und Eihautbefund. Außer diesen körperlichen Merkmalen können noch charakterliche Eigenschaften und geistige Fähigkeiten für einen Test mit herangezogen werden. Jedoch auch ohne Beachtung dieser Einzelmerkmale ist in den meisten Fällen die große Ähnlichkeit der eineiigen menschlichen Zwillinge offensichtlich, und oft können beide Geschwister selbst von ihren nächsten Bekannten schwer unterschieden werden. Es liegt in der Natur des Objektes, daß bei der Rübe eine einwandfrei sichere Diagnose gerade bei den eineiigen Zwillingen sehr schwierig zu stellen ist; auch der genaue Vergleich zahlreicher Einzelmerkmale kann oft die Frage nicht entscheiden, ob es sich tatsächlich um identische Zwillinge handelt. Für unsere Arbeiten werden besonders diejenigen Zwillingspaare geeignet sein, welche sich durch mehrere charakteristische, morphologische Merkmale deutlich aus der übrigen Population der Zwillinge herausheben. Vom Standpunkt unserer Untersuchungen aus betrachtet, wäre es natürlich angenehmer, wenn die Variabilität des verwendeten Rübenmaterials größer wäre, wie dies in den Anfängen der Zuckerrübenzüchtung zweifellos der Fall war.

In Tabelle 1 sind die bei *Beta*-Zwillingen zur Diagnostik verwendeten bzw. verwendbaren Merkmale und Eigenschaften zusammengestellt. Sie dürfen keinesfalls den oben aufgezählten Merkmalen der menschlichen Zwillingforschung gleichgesetzt werden, denn letztere sind außerordentlich umweltstabil, während die meisten Merkmale und Eigenschaften der Rübe mehr oder weniger stark vom Milieu beeinflusst werden können. (Wir kommen unten darauf zurück.) Bei unseren bisherigen Untersuchungen waren jedoch die Umweltbedingungen bei allen Zwillingspflanzen vollkommen gleich.

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, beschränken sich die Untersuchungen an unserem Objekt in der Hauptsache auf vegetative Organe. Die Blüte, welche bei vielen Zierpflanzen eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit in Form und Farbe aufweist, kann bei *Beta vulgaris* wegen ihrer Unscheinbarkeit für den Test nicht herangezogen werden. Neben dem Samenhautbefund, welcher bei einem Teil der Zwillinge schon von vornherein Eineiigkeit ausschließt (Gruppe b 3 der Abb. 1), erweist sich die Hypokotylfarbe der jungen Keimlinge als ein wertvolles Merkmal. So kommen bei den von uns verwendeten Sorten folgende Abstufungen vor: hellgrün, gelblichgrün, grün, zartrosa, bräunlichrosa und rosarot. Auf Grund dieses Farbmerkmals ist es möglich, eine Vorauslese zur Erfassung derjenigen Paare zu treffen, die später in die Gruppe b 1 (identische Zwillinge) einzuordnen sind, denn in diese Gruppe können nur solche Paare eingegliedert werden, deren beide Pflanzen jeweils in der Hypokotylfarbe vollkommen übereinstimmen. Größenunterschiede zwischen den jeweiligen Partnern junger Paare dürften nicht so stark ins Gewicht fallen, da, wie oben bereits erörtert wurde, sogar eineiige Zwillinge von ungleicher Größe sein können. Es ist

Tabelle 1. *Merkmale und Eigenschaften, die bei Beta vulgaris für den Zwillingstest verwendet wurden bzw. verwendbar sind.*

1. *Merkmale des Keimlings:*
Farbe des Hypokotyls.
2. *Blattmerkmale:*
Farbe (hell- bzw. dunkelgrün)
Umriß (länglich, dreieckig, eiförmig)
Oberfläche (glänzend, matt; eben, wellig; Neigung zur Blattrollung)
Rand (glatt, geschweift, wellig)
Größe
Dicke (derb, zart)
Spitze (spitz, stumpf, eingezogen)
Anordnung der Nerven
Länge des Stiels
Farbe des Stiels (mit oder ohne Pigment)
Übergang von der Spreite zum Stiel (allmählich, plötzlich).
3. *Merkmale und Eigenschaften des Rübenkörpers:*
Form
Größe und Gewicht
Trockensubstanzgehalt gravimetrisch
Trockensubstanzgehalt refraktometrisch
Zuckergehalt
Stickstoffgehalt
Aschegehalt.
4. *Gesamtbild der Pflanze:*
Konstitution (zart, kräftig; Feststellung des Gesamtgewichtes)
Ausbildung der Blattrosette
Bereitschaft zum Übergang in die reproduktive Phase („Trotzer“ und „Schosser“)
Neigung zum Austreiben von Blattachselknospen.
5. *Merkmale an der geschoßten Pflanze:*
Höhe des Samenträgers
Verzweigung des Samenträgers
Anordnung der Blüten bzw. Früchte (Ausbildung von großen bzw. kleinen Knäueln).

also sehr gut möglich, schon im Keimlingsstadium zahlreiche nicht identische Zwillingspaare mit Sicherheit zu erkennen, während bei den identischen Zwillingen eine einwandfreie Bestimmung auch in einem späteren Entwicklungsstadium oftmals noch recht schwierig ist. So kommt es ab und zu vor, daß sich Zwillingsgeschwister, die nach der Bildung der ersten Laubblätter noch eine außerordentlich große Ähnlichkeit besitzen, späterhin als nicht identisch erweisen. Weiterhin wichtig für die Beurteilung ist die Beschaffenheit des Blattes. Wie aus der Übersicht (Tabelle 1) hervorgeht, finden sich am Blatt sehr viele variable Merkmale. In Abb. 5 sind die Blattumrisse von 4 Zwillingspaaren, 2 identischen und 2 nicht identischen, aufgezeichnet worden. Die Blätter der jeweils zusammengehörenden beiden Zwillingspartner stehen sich einander gegenüber. Aus den Beispielen der eineiigen Zwillinge (Abb. 5a) ist ersichtlich, daß nicht nur die Blattform übereinstimmt, sondern daß sich auch der Rhythmus der Blattbildung bei beiden Pflanzen eines Paares völlig gleicht; so ist es möglich, jeweils ein Blatt der einen Zwillingspflanze mit dem entsprechenden der anderen zu homologisieren.

Die im folgenden beschriebenen 7 Zwillingspaare der Sorte Bernburger N wurden aus einer Population von rd. 50 Zwillingspaaren ausgewählt. An diesen sieben Paaren, die auf Grund der Vordiagnose erbgleich sein könnten, soll untersucht werden, inwieweit es möglich ist, erbgleiche Paare mit mehr oder weniger großer Sicherheit aus der Gesamtheit des Zwillingen-

materials herauszufinden; denn, wie schon oben betont wurde, macht es keine Mühe, zahlreiche Zwillingspaare bereits in einem sehr jungen Stadium als „nicht identisch“ zu bestimmen, während die Einordnung der identischen Paare auf größere Schwierigkeiten stößt. Die 7 ausgewählten Paare befanden sich im Gewächshaus in sorgfältiger Pflege, wobei besonders darauf geachtet wurde, daß die Umweltbedingungen

geben mit der Bitte, aus einer Population von rund 100 gleichaltrigen Rüben die 5 darunter befindlichen Partner dieser Zwillingpflanzen herauszusuchen. Mit erstaunlicher Sicherheit und sogar ziemlich schnell gelang es in 4 Fällen, den entsprechenden Partner zu identifizieren. Nur bei einem Paar bestand eine ge-

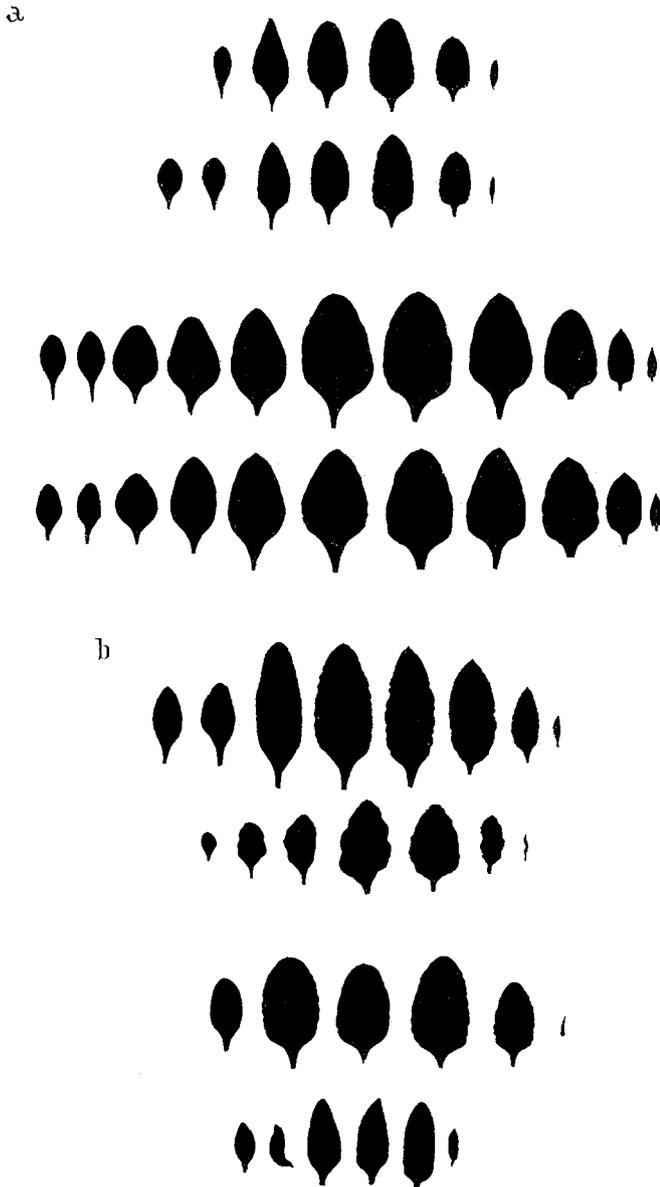


Abb. 5. Blattumrisse von Zwillingspaaren. Jede waagerechte Blattreihe spiegelt sämtliche Blätter einer Zwillingpflanze wider; links ist jeweils das älteste und rechts das jüngste Blatt abgebildet. — a) Identische (eineilige) Zwillingspaare (Zw. 112 unten und Zw. 113 oben). Das fehlende erste Blatt von Zwillingpflanze 113 a ist bereits abgestorben. Die beiden Zwillingspaare sind gleichaltrig. b) Nicht identische Zwillingspaare. Die unterschiedliche Blattform der jeweiligen Partner ist sehr auffallend. — Verkl. 6×.

bei allen Pflanzen gleich waren (gleiche Topfgröße, Temperatur, Wassermenge, Lichtverhältnisse). Da die Zwillinge im September ausgelesen wurden, erstreckten sich die Beobachtungen über das Winterhalbjahr (September bis Mai). Die Paare waren auf Grund der verschiedenartigen morphologischen Beschaffenheit der Blätter sehr gut voneinander zu unterscheiden, wie z. B. aus folgendem Experiment hervorgeht:

Einem Mitarbeiter aus einer anderen Abteilung des hiesigen Instituts wurden 5 Zwillingpflanzen über-

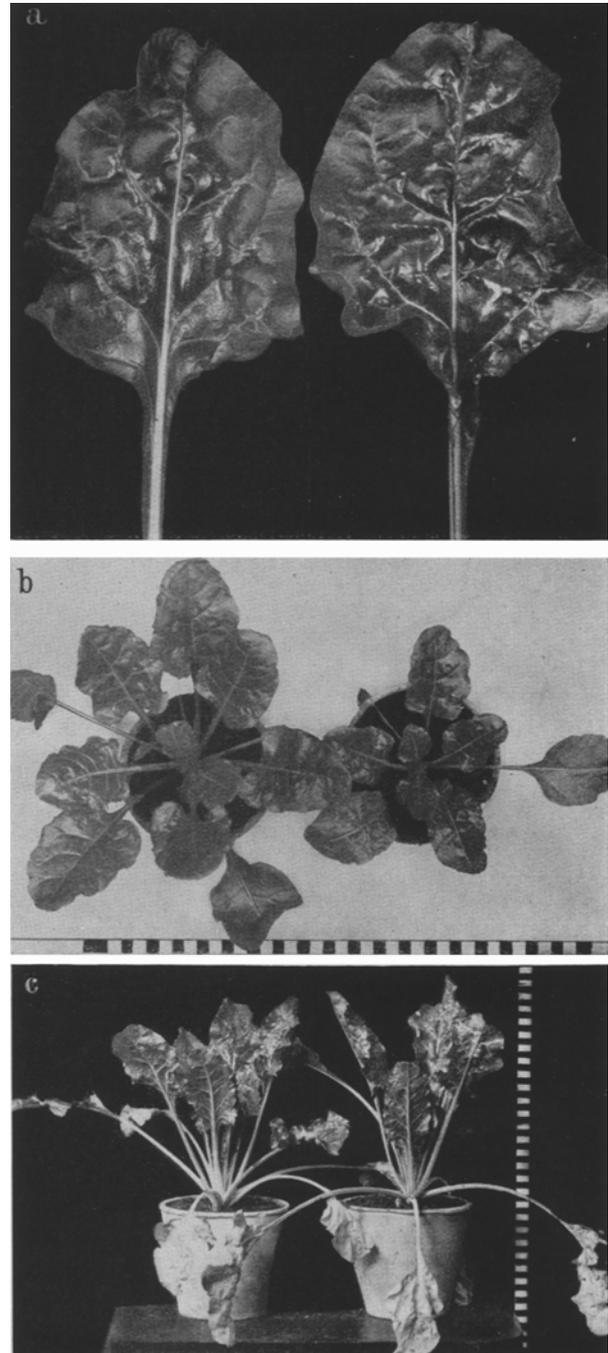


Abb. 6. Zw. 83. a) Je ein Blatt der beiden Pflanzen; b) das Paar im Alter von 4 Monaten und c) 7 Monaten.

wisse Unsicherheit; schließlich konnte die Aufgabe auch hier richtig gelöst werden.

Die nachfolgende Beschreibung der Zwillingspaare und die zahlreichen Fotos, welche an und für sich recht überzeugend wirken, können natürlich keineswegs den Eindruck vermitteln, welchen man bei einer direkten Untersuchung der Zwillinge bekommt; denn nur das Arbeiten am lebenden Objekt und die Er-

fahrung ermöglichen eine hinreichend zuverlässige Diagnose eines Zwillingspaars.

Zw.¹ 83. Beide Pflanzen hatten anfangs verhältnismäßig wenige Blätter, diese waren jedoch groß und kräftig entwickelt und besaßen eine wellige Oberfläche mit charakteristischen, schüsselförmigen Vertiefungen

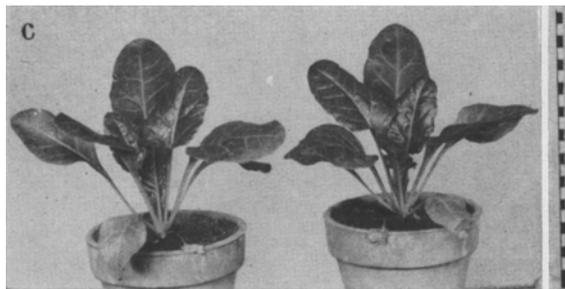
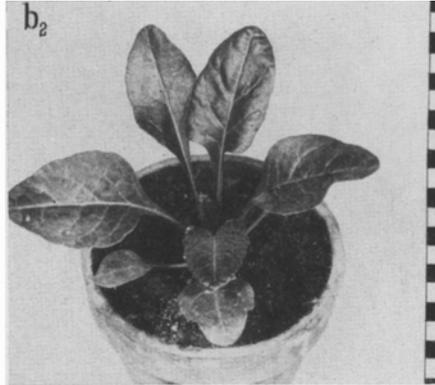
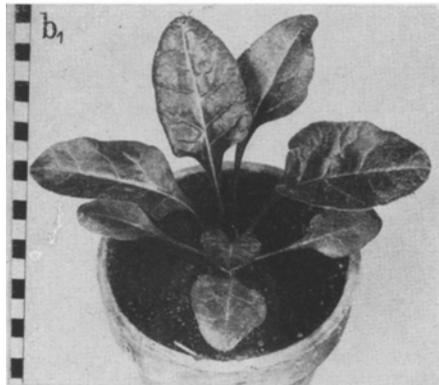
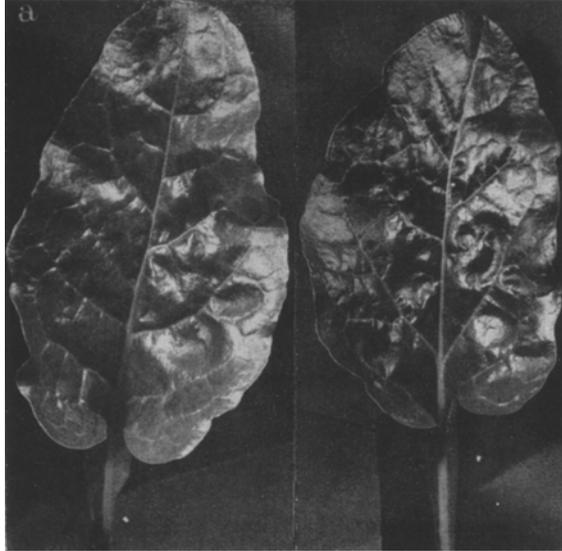


Abb. 7. Zw. 112. a) Je ein Blatt der beiden Pflanzen; b) das Paar im Alter von 2 Monaten; c) 3 Monaten; d) 6 Monaten und e) 7 Monaten.

(Abb. 6a). Die jungen Blätter wuchsen in „steifer“, senkrechter Stellung heran, während die ältesten Blätter ebenso „steif“ nach außen gebogen wurden und schließlich umknickten (Abb. 6c). Bemerkenswert ist, daß sich die beiden Pflanzen dieses Zwillingspaars anfangs nicht gleich kräftig entwickelten (Abb. 6b). Allmählich fand jedoch ein vollkommener Größenausgleich statt (siehe Tab. 2). Vielleicht ist die anfänglich ungleiche Größe der beiden Pflanzen darauf zurückzuführen, daß die Lage zum Nährgewebe bei der einen Pflanze günstiger war als bei der anderen. Ebenso wahrscheinlich ist jedoch auch die Alternative, daß die beiden, die Zwillingspflanzen bildenden embryonalen Zellkomplexe, welche aus der Eizelle hervorgegangen waren, verschiedene Größe besaßen. [Dies setzt voraus, daß die identischen Zwillinge von *Beta* auf diese Weise gebildet werden; vergleiche hierzu JOHANSEN (1950) S. 290.] Obwohl eine gleichmäßige Ausbildung des Rübenkörpers durch die Topfkultur erschwert wird, konnte auch dessen Form mit zur Diagnose herangezogen werden. Bei diesem Zwillingpaar waren die Rüben im Vergleich zu denen der anderen, weiter unten angeführten Paare verhältnismäßig kurz und breit.

Zw. 112. Die Blätter des Zwillingspaars, die Abb. 7a zeigt, wurden außerdem durch eine schematische Zeichnung (Abb. 5a unten) wiedergegeben.

Durch die bei beiden Partnern übereinstimmende Anordnung der Blätter glich sich dieses Zwillingpaar besonders augenfällig (Abb. 7b). Selbst das Absterben der alten Blätter verlief im gleichen Rhythmus; auf Abb. 7c sind deutlich die beiden sich entsprechenden, vertrockneten Blätter erkennbar, welche dem Topfrand aufliegen. Wenn man nun die beiden Pflanzen auf den Abb. 7b und 7c genau betrachtet, fällt deren spiegelbildliche Ähnlichkeit auf, die ihre Ursache darin hat, daß die Blattspiralen der beiden Pflanzen in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Wenn wir auf unserer Annahme, daß es sich hier um eineiige Zwillinge handelt, beharren, ist logischerweise aus diesem Befund abzuleiten, daß die Richtung der Blattspiralen nicht erb- sondern umweltbedingt ist, denn bei erblicher Bedingtheit müßten sie in gleicher Richtung verlaufen. Auf dieses „Rechts-Links-Problem“, das auch in der menschlichen

Zwillingforschung eine Rolle spielt, wird noch an anderer Stelle eingegangen werden. Während der Wintermonate bildeten dann beide Pflanzen eine dichte Rosette von zahlreichen kurzstieligen Blättern aus, und im Frühjahr erschienen kräftige,

¹ Zw = Zwillinge.

langgestielte Blätter, während die niedrigen „Winterblätter“ in einem gleichmäßigen Kranz die „Frühjahrsblätter“ umsäumten (sehr schön zu sehen bei der linken Zwillingpflanze auf Abb. 7d). Dieser „Trachtenwechsel“ war besonders zu der Zeit eindrucksvoll, als bei beiden Pflanzen gleichzeitig der Kranz der Winterblätter gelb wurde und abstarb. In Abb. 7e sind die vergilbten und teilweise bereits vertrockneten Winterblätter gut sichtbar. Bemerkenswert ist noch, daß die im 2. Vegetationsjahr gebildeten Blätter in der Form deutlich von den Blättern der jungen 2—3 Monate alten Pflanzen abwichen. Die im Vergleich zu den anderen Zwillingspaaren auffällig „schönen“ Blätter der jungen Pflanzen besaßen Eiform, waren am Rand nur ganz gering eingekerbt und hinsichtlich ihrer Oberflächengestaltung verhältnismäßig eben. Die sattgrüne Farbe der Blätter mit der auffallend hellen Aderung machte die beiden Pflanzen besonders charakteristisch. Die Frühjahrsblätter der mittlerweile 6—7 Monate alt gewordenen Zwillinge dagegen waren wellig und liefen basifugal etwas



Abb. 9. Zw. 114. Je ein Blatt der beiden Pflanzen.

spitzer aus. Eine Ähnlichkeit zwischen den jüngeren und älteren Blättern war nicht mehr festzustellen. Etwas besonders „Auffälliges“ wie in ihrer Jugend hatten die Pflanzen nicht mehr an sich. Dieser Wandel zeigt sehr deutlich, wie wichtig es ist, die Entwicklung der Pflanzen in ihrer Gesamtheit zu erfassen.

Zw. 113. Dieses Zwillingpaar machte einen schwächlichen Eindruck. Die Blätter, welche auf Abb. 5a oben und 8a gezeigt werden, waren verhältnismäßig klein. Trotz guter Pflege blieben die beiden Pflanzen im Wachstum stets deutlich hinter den meisten anderen Zwillingspflanzen zurück (vgl. Tab. 2). Besonders bei einem Vergleich mit den Zwillingspaaren 83 und 112 kommt sehr schön zum Ausdruck, wie groß die genotypische Variabilität innerhalb einer Sorte ist! Auch dieses Paar war sich spiegelbildlich ähnlich (Abb. 8b). Die Rübenkörper blieben klein und schmal.

Zw. 114. Beide Pflanzen des Paares hatten an den „Winterblättern“ charakteristische „Nasen“ (nach oben gebogene Blattspitzen; siehe Abb. 9) ausgebildet. Diese waren jedoch bei der einen Pflanze bedeutend stärker ausgeprägt und öfter vorhanden als bei der anderen. An den „Sommerblättern“ verschwanden sie gänzlich. Auch sonst wiesen die beiden Pflanzen untereinander im ausgewachsenen Zustande einige Verschiedenheiten auf, die vor allem die Blätter betrafen (z. B. Ungleichheit in der Blattgröße, Blattaderung und Länge der Blattstiele). Auf Grund dieser Unterschiede war es fraglich, ob es sich bei diesem Paar wirklich um eineiige Zwillinge handelte. Da bei der späterhin am Rübenkörper vorgenommenen Bestimmung des Trockensubstanzgehaltes ebenfalls Differenzen zwischen den beiden Pflanzen auftraten (siehe Tabelle 2), lautet das Urteil bei der Enddiagnose: „nicht identisch“.

Zw. 116. Die Blätter dieses Zwillingspaars waren langgestreckt (Abb. 10a). Leider wurde eine Pflanze von dem Mosaikvirus infiziert und blieb deshalb lange Zeit etwas kleiner als ihr Zwillingspartner (Abb. 10b). Die kürzeren Blattstiele und die etwas unnatürlich wirkende Kräuselung der Blattoberfläche der kranken Pflanze (Abb. 10a) dürften wohl ebenfalls auf das Mosaikvirus zurückzuführen sein. Späterhin wurde jedoch auch der Partner viruskrank, und es kam wieder zu einem Größenausgleich zwischen den beiden Pflanzen. Die Blätter der älteren Pflanzen neigten zur Einrollung.

Zw. 132. Die Blätter des Paares neigten sehr stark zur Einrollung (Abb. 11) und besaßen auf der welligen

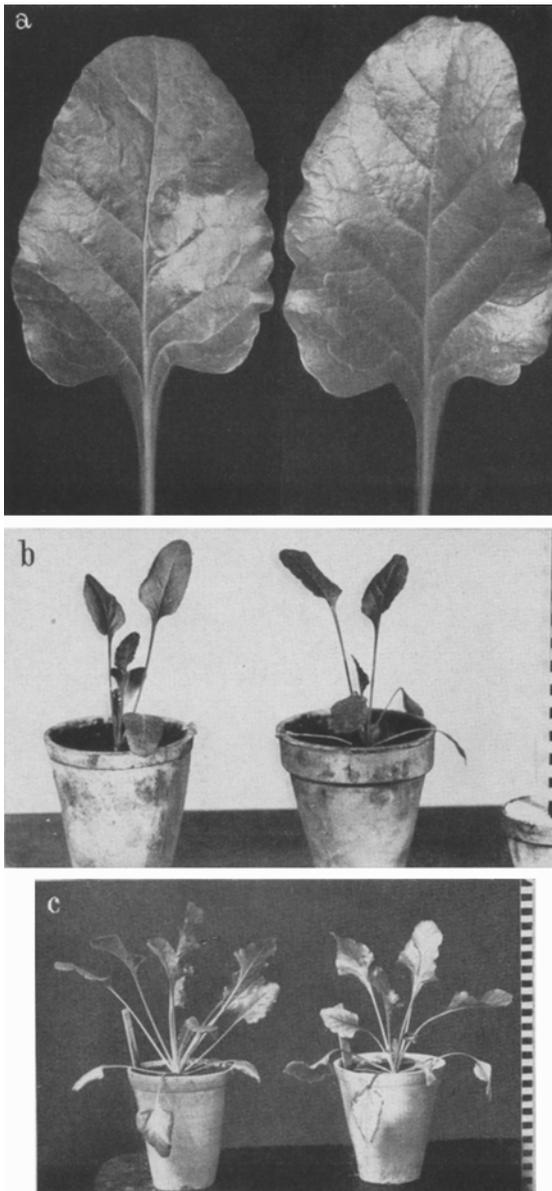


Abb. 8. Zw. 113. a) Je ein Blatt der beiden Pflanzen; b) das Paar im Alter von 2 Monaten und c) 6 Monaten.

Oberfläche Vertiefungen, wie sie auch bei dem Zwillingpaar 83 auftraten. Die beiden Pflanzen standen mit weiteren rund 150 gleichaltrigen Zwillingen und Pseudozwillingen im geheizten Gewächshaus und bildeten Ende Februar als einziges Zwillingpaar Schosser aus, ohne ein hinreichendes Jarowisationsstadium durchlaufen zu haben. Dieser frühzeitig erfolgte Übergang von der vegetativen zur reproduktiven Phase muß somit genetisch bedingt gewesen sein. Anfangs hatte es den Anschein, als wollten sich nur sterile „Blattschosser“ entwickeln (Schosser, die keine Blüten ansetzen), doch schließlich wurden bei

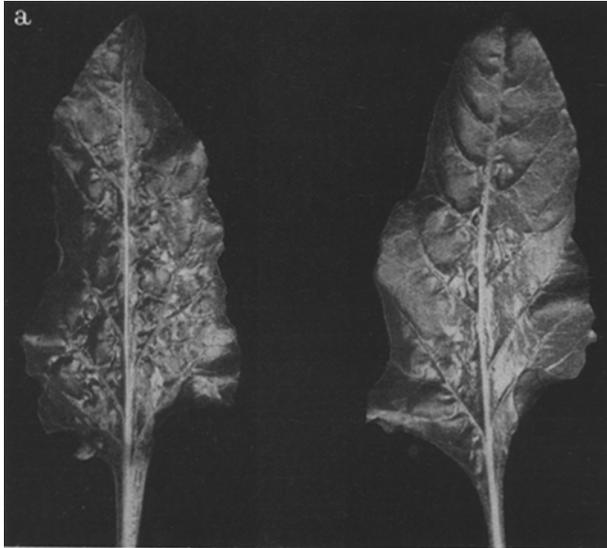


Abb. 10. Zw. 116. a) Je ein Blatt der beiden Pflanzen; b) das Paar im Alter von 7 Monaten; linke Pflanze viruskrank.

beiden Pflanzen an den oberen Verzweigungen reichlich Blüten gebildet. Obgleich der Samenträger der einen Zwillingspflanze zuerst etwas schneller emporwuchs, erreichten beide Pflanzen schließlich die bemerkenswerte Höhe von mehr als 2 m. Jeder Samenträger besaß unterhalb der Ansatzstelle des untersten Stengelblattes einen charakteristischen roten Pigmentfleck. Man ersieht daraus, daß auch bei kleinen, unscheinbaren Merkmalen völlige Übereinstimmung herrschen kann.

Zw. 134. Beide Pflanzen besaßen verhältnismäßig kleine, lederartige Blätter (Abb. 12a). Das Paar fiel im Winter besonders durch die flach ausgebreiteten Rosetten auf, deren Blätter der Erde dicht auflagen. Die jungen Pflanzen zeichneten sich durch große

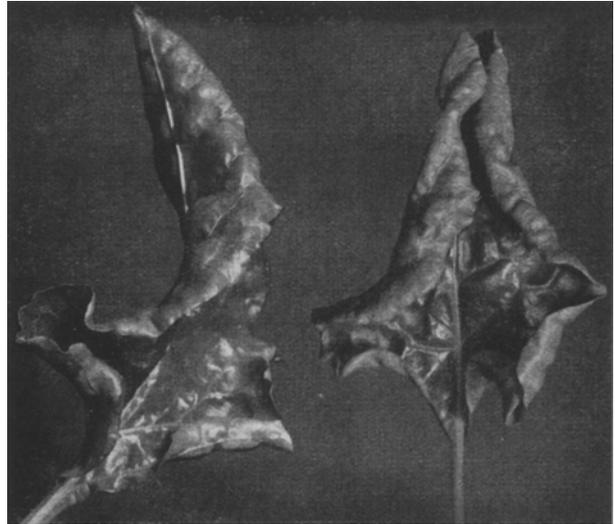


Abb. 11. Zw. 132. Je ein Blatt der beiden Pflanzen.

Ähnlichkeit aus, so daß sie lange Zeit für ein eineiiges Paar gehalten wurden (Abb. 12b). Es zeigten sich jedoch späterhin Unterschiede. So waren die Blätter der einen Pflanze dunkelgrün und etwas gewellt, während die andere hellgrüne und verhältnismäßig glatte Blätter besaß. Auch die Blattaderungen und die Längen der Blattstiele differierten. Ebenso wie bei dem Paar 114 fielen die Bestimmungen des Trockensubstanzgehaltes recht unterschiedlich aus (Tab. 2), so daß es sich wohl bei diesem Paare ebenfalls nicht um identische Zwillinge handeln dürfte.



Abb. 12. Zw. 134. a) Je ein Blatt der beiden Pflanzen; b) das Paar im Alter von 4 Monaten.

Fassen wir die Ergebnisse der sich über 8 Monate erstreckenden Beobachtungen zusammen: Während die Zwillingsgeschwister von 5 Paaren in allen untersuchten Merkmalen eine gute Übereinstimmung zeigen und daher eineiig sein dürften, müssen die Paare 114 und 134 sehr wahrscheinlich den nicht identischen Zwillingen zugeordnet werden, da die Zwillingsgeschwister in einigen Merkmalen differieren.

Zur Vervollständigung der bisherigen Ergebnisse wurden die rund 8 Monate alten Zwillingspaare, mit Ausnahme der geschoßten Zwillinge 132, aus der Erde genommen, um noch einige Messungen vornehmen zu können. Die ermittelten Werte sind in der Tabelle 2 zusammengestellt.

nicht sehr exakt sein dürften und möglicherweise etwas zu hoch ausgefallen sind. Trotz dieser Abweichungen bestanden keine Bedenken, die beiden im übrigen sehr ähnlichen Pflanzen den eineiigen Zwillingen zuzuordnen.

Neben der Untersuchung der einzelnen Merkmale und Eigenschaften ist die Erfassung des gesamten Individualzyklus der Pflanzen von großer Bedeutung, denn erst dadurch wird es möglich, sich ein naturgetreues, objektives Bild von einem Zwillingpaar zu machen. So wurde z. B. bei der Beschreibung des Zwillingspaars 112 erwähnt, daß die „Tracht“ der Pflanze einem starken Wandel unterworfen sein kann. Daher war es notwendig, durch ständige, tägliche Bonituren den Lebenszyklus der Pflanzen in seinem

Tabelle 2. Die meßbaren Testergebnisse der Zwillinguntersuchungen.¹

Zwillingpaar Nr.	1		2		3		4		5		Enddiagnose
	Gewicht		Wurzellänge		Wurzeldurchm. max.		Trockensubst. refrakt.		Trockensubst. grav.		
	Wurzel u. Blatt in g	Diff. in g	cm	Diff. cm	cm	Diff. cm	%	Diff. %	%	Diff. %	
83a	450	10	7,0	0,0	7,5	0,4	16,8	0,0	18,7	0,3	EZ
83b	460		7,0		7,1		16,8		18,4		
112a	370	60	16,0	0,0	5,6	1,6	17,4	0,0	19,2	0,4	EZ
112b	430		16,0		7,2		17,4		18,8		
113a	150	30	3,5	1,0	3,4	0,3	26,0	1,0	27,1	2,3	EZ
113b	120		4,5		3,1		27,0		29,4		
114a	145	10	8,7	0,1	4,7	0,2	25,0	1,4	27,2	1,3	VZ
114b	155		8,8		4,5		26,4		28,5		
116a	290	5	7,7	1,3	4,7	0,7	17,6	0,4	18,9	1,2	EZ
116b	285		9,0		5,4		18,0		20,1		
134a	235	65	8,0	1,0	6,5	0,0	18,2	1,4	20,7	1,8	VZ
134b	300		9,0		6,5		19,6		22,5		

Trockensubst. grav. = gravimetrische Bestimmung des Trockensubstanzgehaltes des Rübenkörpers.
Trockensubst. refrakt. = refraktometrische Bestimmung des Trockensubstanzgehaltes aus dem Rübensaft.
EZ = Erbgleiche (eineiige, identische) Zwillinge.
VZ = Erbverschiedene (nicht identische) Zwillinge.

¹ Herrn WÖHLERT gilt mein besonderer Dank für die Ermittlung der Ergebnisse, die in Tabelle 2 zusammengestellt sind.

An Hand der Meßergebnisse von Spalten 1 bis 3 der Tabelle 2 ist es nicht möglich, Unterschiede zwischen den für identisch und nicht identisch gehaltenen Paaren zu finden. Das ist auch nicht zu erwarten, denn die Werte des Rübenmessers und vor allem der Rübenlänge sind wahrscheinlich teilweise durch die Topfkultur beeinflußt worden. Keinesfalls dürfen wir uns allzusehr von den zum Teil recht gut übereinstimmenden Werten der vermutlich erbungleichen Zwillinge 114 und 134 beeindrucken lassen, da nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit auch die beiden Zwillingsgeschwister mancher nicht identischer Paare in vielen morphologischen Merkmalen sehr gut übereinstimmen. Die immerhin recht auffällige Diskordanz der besonders wichtigen Werte der Spalten 4 und 5 (Tabelle 2) zeigt jedoch, daß es durchaus berechtigt war, diese beiden Paare den nicht identischen Zwillingen zuzuordnen.

Unter den als identisch getesteten Zwillingen fällt das Paar 113 durch seine unterschiedlichen Meßergebnisse der Spalten 4 und 5 auf. Bei diesem Paar war jedoch die Feststellung des Trockensubstanzgehaltes wegen der geringen Dimensionen des Rübenkörpers besonders schwierig, so daß die Resultate

zeitlichen Ablauf festzuhalten, denn für eine einigermaßen sichere Zwillingdiagnose ist die Beurteilung der einzelnen Lebensphasen unerlässlich. Ein Nachteil bei den pflanzlichen Zwillinguntersuchungen ist, daß die Anzahl der Organe, z. B. der Blätter, nicht im Bauplan der Pflanze festliegt, wie dies bei den Organen der höher organisierten Tiere der Fall ist, sondern durch die Umwelt mitbestimmt wird. Form und Größe des Rübenkörpers sowie des Wurzelsystems werden bei *Beta* durch Bodenart und Feuchtigkeit beeinflusst. Auch das ständige Umpflanzen unserer Zwillinge in entsprechend größere Töpfe stört die Ausbildung der Wurzel, was sich auf die Morphologie des Rübenkörpers auswirkt. Ebenfalls kann die Bildung der reproduktiven Organe z. B. durch Temperatur- und Lichtfaktoren beeinflusst werden. Die Ausprägung des Phaenotypus ist also sehr stark von der Umwelt abhängig, woraus sich ergibt, daß eine erfolgreiche Zwillingdiagnostik die Schaffung von gleichen Umweltbedingungen für die zu untersuchenden Zwillingsgeschwister voraussetzt.

Den zwillingdiagnostischen Untersuchungen kommt in erster Linie theoretische Bedeutung zu, jedoch auch der Züchter kann in der Tabelle 2 wertvolle Hinweise finden. Vermag er doch an Hand der

Zahlen Rückschlüsse zu ziehen, in welchem Maße die bei der Auslese beurteilten Merkmale trotz gleicher Umweltbedingungen variieren, denn für den Züchter ist nur die erbliche Variabilität von Bedeutung. Das hier vorgebrachte Zahlenmaterial ist zwar noch sehr klein, doch ermutigen die recht eindrucksvollen Ergebnisse dazu, diesbezügliche Untersuchungen in noch größerem Maßstabe fortzusetzen und nach Möglichkeit auch auf die nicht identischen Zwillingspaare auszudehnen, um an Hand eines dann wesentlich umfangreicheren Zahlenmaterials sichere Schlüsse ziehen zu können. Entsprechende Untersuchungen nach Tabelle 2 wurden bereits bei einigen Zwillingspaaren durchgeführt, die mit Sicherheit nicht

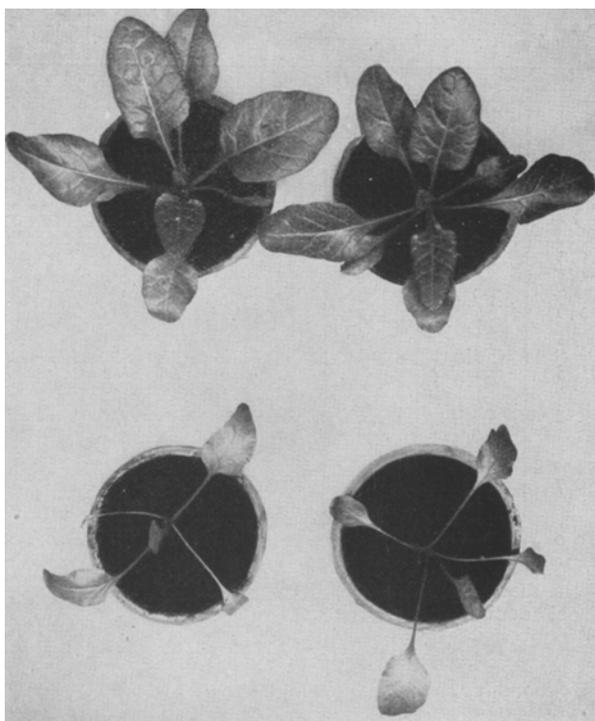


Abb. 13. Die Zwillingspaare 112 (oben) und 113 (unten).

identisch waren. Erwartungsgemäß ergaben sich hierbei verhältnismäßig große Abweichungen zwischen den beiden Pflanzen eines Paares. Leider können die Ergebnisse nicht mit den Zahlen der Tabelle 2 verglichen werden, da in diesen Fällen kein Wert auf gleiche Umweltbedingungen gelegt wurde; es ist zu berücksichtigen, daß die Zwillingauslese ursprünglich nur zur beschleunigten Herstellung von homozygoten Rübenstämmen über haploide Zwillingpflanzen dienen sollte und andere Fragen anfangs keine Beachtung fanden.

Im Zusammenhange hiermit wäre zu überlegen, ob es überhaupt zweckmäßig ist, erbungleiche Paare in die zwillingsdiagnostischen Untersuchungen einzubeziehen. Man könnte der Auffassung sein, daß dies nicht notwendig sei, da man bei den vergleichenden Diagnosen von erbgleichen- und erbverschiedenen Zwillingspaaren nicht unbedingt auf die letzteren angewiesen ist. Im Grunde genommen können doch alle zur gleichen Zeit erzeugten Nachkommen einer Pflanze als erbverschiedene Mehrlinge bezeichnet und zum Vergleich herangezogen werden. Aber dieser Gedankengang ist insofern unkorrekt, als wir bei *Beta* Grund zu der Annahme haben, daß einige Zwillingpflanzen der nicht identischen Zwillingspaare durch die Entwicklung von unbefruchteten Synergiden oder anderen haploiden Zellen entstehen können. Erbver-

schiedene Zwillinge, welche auf diese Weise gebildet worden sind, dürfen jedoch nicht den zweieiigen Zwillingen gleichgestellt werden. Man ersieht daraus, daß es nicht möglich ist, die beim Menschen vorliegenden Verhältnisse direkt auf eine Pflanze zu übertragen. Bei der Rübe können weiterhin die Nachkommen einer Mutterpflanze, ebenso wie auch die zweieiigen Zwillingspaare (Gruppe b3 der Abb. 1), von verschiedenen Vaterpflanzen abstammen (soweit dies nicht durch sorgfältige Isolierungsmaßnahmen ausgeschlossen wird). Demgegenüber besitzen die zweieiigen Zwillinge beim Menschen nur einen Vater.

In diesem Zusammenhange taucht die Frage auf, inwieweit den zwillingsdiagnostischen Untersuchungen bei einem pflanzlichen Organismus überhaupt eine Bedeutung zukommt, und ob eine weitere Ausdehnung dieser Arbeit von theoretischem und praktischem Wert ist. Die Bedeutung der menschlichen ein- und zweieiigen Zwillinge für die Wissenschaft liegt darin, daß sie einen wertvollen Beitrag zur Klärung der Frage leisten können, welche gegenseitigen Wechselbeziehungen zwischen Genotypus und Umwelt bestehen. Mit Recht kann man gegen zwillingsdiagnostische Arbeiten bei Pflanzen ins Feld führen, daß für Untersuchungen über die Variationsbreite der Phaentypen von genotypisch gleichen Pflanzen unter verschiedenen Umweltbedingungen der viel bequemere Weg der vegetativen Vermehrung eingeschlagen werden könnte. Man denke z. B. an die Ausläufer mancher *Fragaria*-Arten und die Brutknospen und -knöllchen vieler anderer Pflanzen. Bei Tieren einer höheren Entwicklungsstufe steht uns dieser bequeme Weg nicht offen, wir sind vielmehr auf die eineiigen Zwillinge angewiesen. (Durch den günstigen Umstand, daß beim Menschen sowohl eineiige als auch zweieiige Zwillingspaare vorkommen, ist es uns sogar möglich, diese grundlegenden Fragen der Biologie am Menschen selbst zu analysieren.) Eine Rübe kann man dagegen jederzeit durch Klonung künstlich in „eineiige Mehrlinge“ verwandeln, so daß wir bei dieser Pflanze nicht auf die Zwillinge angewiesen sind.

Allerdings muß berücksichtigt werden, daß es recht schwierig ist, bei einem Schnitt durch die Rübe zwei gleichgroße und physiologisch vollkommen gleichwertige Hälften herzustellen — man denke nur an die Halbierung des primären Sproßvegetationspunktes und der Pfahlwurzel — und daß das Zerschneiden einen ersten Eingriff in die Entwicklung der Pflanze darstellt. Die dann späterhin aus den beiden Klonteilen ermittelten Werte, wie Trockensubstanz- und Zuckergehalt, dürften dabei an Zuverlässigkeit verlieren. Bei anderen züchterisch wertvollen Merkmalen, z. B. der Rübenform, wird man vielleicht überhaupt keine Aussagen mehr machen können, inwieweit entsprechende Veränderungen durch Umweltfaktoren bedingt wurden. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, könnte man den eineiigen *Beta*-Zwillingen zweifellos einen praktischen Wert beimessen, wenn sie in genügender Anzahl vorkommen würden. Im Zusammenhange hiermit wäre zu erwähnen, daß noch die Möglichkeit bestünde, durch Inzucht homozygote Stämme herzustellen, um an diesen die Wirkung verschiedener Umweltfaktoren auf gleiches Erbgut zu untersuchen. Leider ist jedoch dieser Weg sehr schwierig zu beschreiten, weil bei *Beta* die Herstellung von homozygoten Stämmen auf dem üblichen Wege wiederholter Selbstbefruchtung viel Zeit und Mühe erfordert. Bei der Gewinnung reiner Linien könnten uns jedoch haploide bzw. homozygote Zwillingpflanzen behilflich sein.

Es haben sich jedoch aus dem Studium der Zwillinge Probleme ergeben, die allein schon die bisher durchgeführten Untersuchungen rechtfertigen, es sei hier nur an das bei der Beschreibung des Zwillingspaars 112 erwähnte Rechts-Links-Problem (Dreh-

sinn der Blattspiralen) erinnert. Besonders interessant sind weiterhin die Gegenüberstellungen der eineiigen Zwillinge. Wenn man z. B. an Hand der Abb. 13 die Zwillingspaare 112 und 113 vergleicht (siehe auch Abb. 5a, 7 und 8) — sie sind genau gleichaltrig, wurden unter gleichen Umweltbedingungen gehalten und entstammen derselben Rübensorte —, so ist man von dem hohen Grad ihres genotypischen Unterschiedes überrascht. Die Zwillingspflanzen des Paares 112 brachten es, wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, auf das rund 3-fache Gewicht des Paares 113. Ein Praktiker, der im Feldbestand zweiso stark voneinander abweichende Pflanzen auffindet, würde derartige Schwankungen wahrscheinlich auf Einflüsse der Umwelt zurückführen. Die Zwillinge zeigen jedoch, daß dies nicht immer der Fall zu sein braucht, denn die jeweils verhältnismäßig gute Übereinstimmung der beiden Pflanzen eines Paares schließt zufällige, unkontrollierbare Einflüsse von Umweltfaktoren völlig aus.

Ferner konnten wir an unseren Zwillingen im Gewächshaus beobachten, daß sich im Sommerhalbjahr alle Pflanzen viel mehr ähnelten als im Winterhalbjahr, woraus wir folgern dürfen, daß die verschiedene genotypische Konstitution unter gleichen, jedoch verhältnismäßig ungünstigen Außenbedingungen offenbar besonders gut zu erkennen ist. Durch Einbeziehung des Winterhalbjahres in die Beobachtungsperiode werden somit die zwillingsdiagnostischen Untersuchungen erleichtert. Auch dürften gewisse ungünstige Einflüsse, denen eine Zwillingspflanze vorübergehend ausgesetzt ist, nicht immer von dauerndem Schaden sein, wie folgende Beobachtungen zeigen: Das Zwillingspaar 116 weist teilweise recht gut übereinstimmende Werte auf (siehe Tab. 2), obgleich die eine Pflanze bedeutend früher viruskrank wurde und als Folge davon zeitweise in der Entwicklung etwas zurückblieb (Abb. 10b). Die anfänglichen Größenunterschiede der beiden Pflanzen des Paares 83 (vgl. Abb. 6b) glichen sich späterhin ebenfalls aus (vgl. Tab. 2). Analoge Verhältnisse liegen bei den menschlichen eineiigen Zwillingen vor, deren Geburtsgewichtsdifferenzen sich im allgemeinen gleichfalls aufheben.

Weiterhin wäre es wichtig, die Partner eineiiger Zwillingspaare auch einmal verschiedenen Umweltbedingungen auszusetzen, um eine Vorstellung von der Variationsmöglichkeit der Phaentypen zu bekommen. Die phaenotypischen Verschiedenheiten der Geschwister eines identischen Paares dürften ja um so größer sein, je stärker die Milieufaktoren voneinander abweichen, denen die beiden Pflanzen ausgesetzt werden. Die Prüfung der phaenotypischen Variabilität beider Pflanzen eineiiger Zwillinge unter verschiedenen Umweltbedingungen setzt natürlich voraus, daß wir hierzu Paare auswählen, die auch bestimmt eineiig sind. Wie wir bereits oben sehen konnten, ist zur sicheren Feststellung der Eineiigkeit jedoch ebenfalls wieder eine längere Beobachtungszeit notwendig. Es dürfte wohl daher auf Grund der Schwierigkeit, eineiige Zwillinge sicher zu erkennen, und infolge des seltenen Auftretens dieser Zwillinggruppe überhaupt (auf rund 50 000 Rübenknäuel kommt ein eineiiges Zwillingspaar!) vorerst noch wenig

zweckmäßig sein, diesbezügliche Untersuchungen auf der Grundlage der eineiigen Zwillinge durchzuführen. Da man sich, wie oben bereits gesagt wurde, jederzeit aus kräftigen Rüben durch Klonung künstlich die erforderliche Anzahl erbgleicher „Mehrlinge“ herstellen kann, würde vielleicht — trotz der oben genannten Bedenken — die Prüfung von einzelnen Klonteilen einer Rübe unter verschiedenen Umweltbedingungen ebenfalls verwertbare Resultate ergeben. So sind z. B. am hiesigen Institut bereits diesbezügliche Versuche durchgeführt worden (unveröffentlicht), welche allerdings speziell darauf hinzielten, Saatgut einzelner Klonteile, die an klimatisch sehr verschiedenen Orten angebaut worden waren, auf Keimfähigkeit, Wurzeltrieb- und Saugkraft hin zu untersuchen. Dabei ergaben sich teilweise recht unterschiedliche Werte.

Für unsere Versuche wäre es günstiger, wenn die gesamte genotypische Variabilität von *Beta vulgaris* durch gegenseitiges Kreuzen von Zuckerrübe, Futterrübe, Mangold und roter Salatrübe in die Untersuchungen einbezogen werden könnte! Dies würde die Arbeit an Zwillingen in theoretischer Hinsicht wahrscheinlich noch viel interessanter gestalten als bisher, und auch die zwillingsdiagnostischen Untersuchungen ließen sich dann wesentlich leichter durchführen. Derartige Versuche werden von uns gegenwärtig in Angriff genommen.

Zusammenfassung

1. Bei *Beta vulgaris* kommen identische und nicht identische Zwillingspaare vor. Die Entstehung der nicht identischen Paare hat verschiedene Ursachen, wie aus der Lagerung der Embryonen im Samen und aus den Chromosomenverhältnissen geschlossen werden kann. So befinden sich im Samen gelegentlich zwei Perisperme mit je einer Zwillingspflanze (Zwillinggruppe b 3 der Abb. 1). In den meisten Fällen jedoch besitzen die beiden Pflanzen eines nicht identischen Paares ein Perisperm gemeinsam (Gruppe b 2). Zuweilen ist die eine Zwillingspflanze im Vergleich zu ihrem Partner sehr schwächlich entwickelt (Gruppe b 2b). Die große Ähnlichkeit der beiden Pflanzen mancher Paare berechtigt uns zu der Annahme, daß bei *Beta* identische (eineiige) Zwillinge vorkommen (Gruppe b 1). Außerdem weisen die zusammengewachsenen Paare auf Eineiigkeit hin.

2. Unter 232 Zwillingspflanzen der diploiden Rübensorten wurden 3 mit triploiden Chromosomenzahlen gefunden, während alle übrigen Pflanzen diploid waren. Überraschenderweise wurden bei tetraploiden Rübenstämmen unter 4 Paaren 3 tetra-diploide festgestellt. Das 4. Paar war di-diploid und eine weitere Zwillingspflanze aus diesem Stamm aneuploid. Vermutlich waren die diploiden Pflanzen der tetra-diploiden Paare parthenogenetisch entstanden, vielleicht aus einer nicht befruchteten Eizelle oder aus einer Synergide. Die sich aus obigen Befunden ergebende Frage, warum bei den diploiden Rübensorten keine diplohaploiden Paare gefunden wurden, wird diskutiert. Eine weitere Zwillingspflanze aus vorwiegend triploidem Material (hervorgegangen aus der Kreuzung: diploid \times tetraploid) erwies sich als pentaploid.

3. In den Nachkommenschaften zahlreicher Zwillinge traten Pflanzen auf, die morphologische Abnormitäten zeigten. Die möglichen Ursachen dieser Mißbildungen werden erörtert.

4. Im letzten Abschnitt der Arbeit wird versucht, durch eingehenden Vergleich der jeweiligen Partner von insgesamt 7 Zwillingspaaren Identität bzw. Nichtidentität festzustellen. Es werden Merkmale zusammengestellt, die für einen Zwillingstest bei *Beta* verwendet wurden bzw. verwendbar sind. Ferner wird ausführlich diskutiert, inwieweit zwillingsdiagnostischen Untersuchungen an einem pflanzlichen Objekt eine Bedeutung in theoretischer oder praktischer Hinsicht zugesprochen werden darf.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Dr. O. HEINISCH, der diese Untersuchungen zuerst selbst in Angriff nahm und mir dann das vorhandene, später von mir noch wesentlich ergänzte Zwillingmaterial überließ, für die stete Förderung der Arbeit an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen.

Zusatz bei der Korrektur: Bei der Fortführung unserer Zwillinguntersuchungen gelang es uns inzwischen, auch ein di-haploides Zwillingspaar aufzufinden.

Literatur

1. CAMERON, D. R.: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XXII. Investigations on multiple seedlings. *Amer. J. Bot.* **36**, 526—529 (1949). — 2. CHRISTENSEN, H. M. u. R. BAMFORD: Haploids in twin seedlings of pepper *Capsicum annuum* L. *Journ. Hered.* **34**, 99—104 (1943). — 3. COOPER, D. C.: Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana*. *Amer. J. Bot.* **30**, 408—413 (1943). — 4. DECoux, L. u. G. ROLAND: Betteraves anormales. *Publ. Inst. Belge Betterave* **3**, 207—225 (1935). — 5. DUDOK VAN HEEL, J. P.: Onderzoekingen over de ontwikkeling van de anthere, van den zaadknop en van het zaad bij *Beta vulgaris* L. *Diss. Delft* (1925). — 6. DUDOK VAN HEEL, J. P.: Die genetischen Faktoren für Anthocyanbildung bei Zuckerrüben. *Züchter* **3**, 302—304 (1931). — 7. EHRENBERGER, R.: Versuche zur Auslösung von Haploidie bei Blütenpflanzen. *Biol. Zentralblatt* **67**, 537—546 (1948). — 8. FISCHER, E.: Über die Polyembryonie beim Hanf. *Beitr. Biol. Pflanze* **27**, 372—391 (1944). — 9. FIRBAS, F.: Beitrag Spermatophyten in: *Lehrbuch der Botanik*. Fischer, Jena (1947). — 10. GATES, R. R. u. K. M. GOODWIN: A new haploid *Oenothera*, with some considerations on haploidy in plants and animals. *Journ. of Genetics* **23**, 123—156 (1930). — 11. GENTCHEFF, G.: Zytologische und embryologische Studien über einige *Hieracium*-Arten. *Planta* **27**, 165 bis 195 (1938). — 12. GENTCHEFF, G. u. A. GUSTAFSSON: The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I. Normal behaviour. *Hereditas* **25**, 349—358 (1939). — 13. GERASSIMOVA, H.: Experimentell erhaltene haploide Pflanze von *Crepis tectorum* L. *Planta* **25**, 696 bis 702 (1936). — 14. HABERLANDT, G.: Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. *Biol. Zentralbl.* **42**, 145—172 (1922). — 15. HARLAND, S. L.: Haploids in polyembryonic seeds of sea Island cotton. *Jour. Hered.* **27**, 229—231 (1936). — 16. IVANOV, M. A.: Experimental production of haploids in *Nicotiana rustica* L. (And a discussion of haploidy in flowering plants.) *Genetica* **20**, 295—397 (1938). — 17. JOHANSEN, D. A.: *Plant Embryology*. Waltham, Massachusetts USA. (1950). — 18. JØRGENSEN, M. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *J. Genet.* **19**, 133—212 (1928). — 19. KAPPERT, H.: Erbliche Polyembryonie bei *Linum usitatissimum*. *Biol. Zentralbl.* **53**, 276—307 (1933). — 20. KAPPERT, H.: Botanische Untersuchungen zur Erblichkeit der Polyembryonie. *Moderne Biologie*, 180 bis 194 (1950). — 21. KATAYAMA, Y.: Studies on the haploidy in relation to plant breeding. II. Offsprings from haploid individuals of rice. *Cytologia* **19**, 152—156 (1954). — 22. KELLER, W.: Inheritance of some major color types in beets. *Journ. Agric. Research* **52**, 27—38 (1936). — 23. KOSTOFF, D.: Frequency of polyembryony and chlorophyll deficiency in rye. *Comp. Rend. Ac. Sci. URSS* **24**, 479—482 (1939). — 24. LEVAN, A.: The effect of chromosomal variation in sugar beets. *Hereditas* **28**, 345—399 (1942). — 25. LEVAN, A.: On the normal occurrence of chromosome doublings in second-year root tips of sugar beets. *Hereditas* **30**, 161—164 (1944). — 26. LEVAN, A.: A haploid sugar beet after colchicine treatment. *Hereditas* **31**, 399—410 (1945). — 27. MORGAN, D. T. u. R. D. RAPPLEYE: Twin and triplet pepper seedlings. *J. Her.* **41**, 91—95 (1950). — 28. MUNERATI, O.: Les anomalies chez la betterave. *Publ. Inst. Belge Betterave* **17**, 31—36 (1949). — 29. MÜNTZING, A.: Polyploidy from twin seedlings. *Cytologia. Fujii Jubilee Volume*. 211—227 (1937). — 30. MÜNTZING, A.: Note on heteroploid twin plants from eleven genera. *Hereditas* **24**, 487—491 (1938). — 31. MÜNTZING, A.: Characteristics of two haploid twins in *Dactylis glomerata*. *Hereditas* **29**, 134—140 (1943). — 32. NAMIKAWA, S. u. J. KAWAKAMI: On the occurrence of the haploid, triploid and tetraploid plants in twin seedlings of common wheat. *Proc. Imp. Acad. Japan (Tokyo)* **10**, 668—671 (1934). — 33. RANDALL, T. E. u. C. M. RICK: A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis* L. *Am. J. Bot.* **32**, 560—569 (1945). — 34. REDINGER, K.: Über die Entstehung diploider Embryonen aus unbefruchteten, mit gattungsfremdem Pollen bestäubten Samenanlagen von *Petunia nyctaginiflora*. *Biol. Zbl.* **58**, 142—151 (1938). — 35. ROSENBERG, O.: Apogamie und Parthenogenese bei Pflanzen in BAUR u. HARTMANN, *Handb. d. Vererbungswissenschaft*. Band II, Bornträger Berlin (1930). — 36. SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen in LINSBAUER, *Handb. d. Pflanzenanatomie*, Band X, 2, Bornträger Berlin (1929). — 37. SENGBUSCH, R. v.: Polyploider Roggen. *Züchter* **12**, 185—189 (1940). — 38. SHARMAN, B. C.: A twin seedling in *Zea mays* L. Twinning in the Gramineae. *New Phytol.* **41**, 125—129 (1942). — 39. SILOW, R. A. u. S. G. STEPHANS: „Twinning“ in cotton. *J. Her.* **35**, 76—78 (1944). — 40. SKOVSTED, A.: Cytological studies in twin plants. *Compt. rend. Labor. Carlsberg ser. Physiolog.* **22**, 427—446 (1939). — 41. STEHLÍK, V.: Incidence du sectionnement de la betterave sur la formation des collets. *Publ. Inst. Belge Betterave* **15**, 109—112 (1947). — 42. TISCHLER, G.: *Allgemeine Pflanzenkaryologie*. Ergänzungsbd.: *Angewandte Pflanzenkaryologie* in LINSBAUER, *Handb. d. Pflanzenanatomie* Band II, Bornträger Berlin (1953). — 43. WEBBER, J. M.: Cytological features of *Nicotiana glutinosa* haploids. *Jour. Agr. Res.* **47**, 845—867 (1933). — 44. WEBBER, J. M.: Polyembryony. *Bot. Rev.* **6**, 575—598 (1940). — 45. WRICKE, G.: Die Manifestierung der erblich bedingten Polyembryonie beim Lein in ihrer Abhängigkeit von Außenfaktoren. *Biol. Zentralbl.* **73**, 49—88 (1954). — 46. ZIMMERMANN, K.: Zwillingauslese als Möglichkeit zur Züchtung von Fremdbefruchtern. *Züchter* **21**, 253—255 (1951). — 47. ZIMMERMANN, K.: Verwendung haploider Pflanzen in der Züchtung. *Berichte d. Deutschen Bot. Gesellsch.* **66**, (28)—(30) (1953).