

# DER ZÜCHTER

27. BAND

1957

HEFT 5

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Technischen Universität Berlin-Charlottenburg  
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. H. KAPPERT)

## Erblichkeitsverhältnisse bei einer tetraploiden „immerspaltenden“ Levkoje

Von WALTRAUD FIEDLER

Mit 1 Textabbildung

Das Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei diploiden immerspaltenden *Matthiola* wurde 1937 von KAPPERT durch den Nachweis gelöst, daß der von GOLDSCHMIDT (1913) und FROST (1915) vermutete Letaleffekt des Einfachgens auf den Pollen durch einen mit dem S-Faktor gekoppelten, selbständigen und austauschbaren gonischen Letalfaktor hervorgerufen wird. Durch die Funktionsuntüchtigkeit der ihn enthaltenden männlichen Gonen müssen einfache und gefüllte Pflanzen im Verhältnis 1:1 entstehen, wie sich aus den Keimzellenkombinationen:

$$\text{♀ (let S und +s)} \times \text{♂ (+s)}$$

ergibt. Infolge einer subvitalen Wirkung des Letalfaktors auf die ihn enthaltenden Eizellen und Zygoten kommt es jedoch in der Regel zu einer Verschiebung des Verhältnisses um einige Prozent zugunsten der gefüllten. Auf Grund ihrer verschiedenen Austauschverhältnisse wies KAPPERT im ganzen drei Letalfaktoren mit unterschiedlicher subvitaler Wirkung auch auf Eizelle und Zygote nach, die zu Schwankungen des Prozentsatzes gefüllter Pflanzen von 49% bis 58,4% zwischen den einzelnen Linien führte. Die subvitale Wirkung des Letalfaktors auf einfach blühende Pflanzen kann außerdem durch widrige Kulturverhältnisse verschärft werden und dadurch Nachkommenschaften mit 59,8% bis 78% gefüllten entstehen lassen.

Von abweichenden Füllungszahlen berichtete FROST (1927, 1928, 1931) bei trisomen „immerspaltenden“ *Matthiola* der Sorte „Snowflake“. Derartige durch besonders lange und schmale Blätter ausgezeichnete Pflanzen gaben bei Selbstung unter ihren zu etwa zwei Drittel aus normalen Individuen bestehenden Nachkommen 86% gefüllte Pflanzen, während die trisomen nur zu einem Viertel gefüllt blühten. Diese abweichenden Spaltungsverhältnisse führte FROST auf eine trisome Vererbung der Blütenform mit Funktionsfähigkeit des disomen Pollens, von dem auch der den Letalfaktor führende let S/+s-Pollen zur Befruchtung kommen sollte, zurück. Zur Erklärung der gefundenen Spaltungszahlen, die aus den Veröffentlichungen von 1928 und 1931 zusammengestellt worden sind, 146 normal einfach:918 normal gefüllt:376 trisom einfach:126 trisom gefüllt, reichen aber diese nach seiner Ansicht auch durch die Kreuzung normal  $\times$  trisom gestützten Annahmen nicht aus.

Die Ergebnisse der Rückkreuzungen, zusammengestellt aus den genannten Veröffentlichungen, mit 271 normal einfach auf 342 gefüllt und 58 trisom einfach auf 24 gefüllt, waren von FROST als 1:1 bzw. 3:1 Verhältnisse gedeutet worden, wie sie bei Funktionsfähigkeit des let S/+s und des +s/+s Pollens und bei Letalwirkung der let S/let S/+s Kombinationen zu erwarten wären.

Die bei trisomem Erbgang nach Selbstbestäubung einer let S/+s/+s Pflanze zu erwartenden Verhältnisse, die bei zufälliger Kombination der trisomen Partnerchromosomen bei der Meiosis zur Entstehung von 2 let S/+s und 1 +s/+s und 1 let S und 2 +s Keimzellen führen müßten, ließen bei Funktionsunfähigkeit der monosomen let S im Pollen und bei Ausfall der tetrasomen Zygoten 11 einfach trisome auf 4 gefüllte trisome neben 2 einfach normalen und 4 gefüllte normalen erwarten. Bei Letalität der let S/let S/+s Kombinationen reduzierte sich die Zahl der einfach trisomen von 11 auf 9. Entsprechend diesen Verhältnissen wären unter Berücksichtigung der verminderten Konkurrenzfähigkeit disomer Keimzellen und trisomer Zygoten zu erwarten gewesen:

	trisom	normal
statt	376 einf. : 126 gef.	146 einf. : 918 gef.
entsprechend d. Verhältnis ideal	9 : 4 347,5 : 154,5	2 : 4 354,7 : 709,3

Der Gegensatz zwischen Befund und Erwartung ist augenscheinlich, FROST versucht daher, seine Selbstungsergebnisse mit dem Vorkommen nichtzufälliger Paarung und selektiver Eliminierung sowie in manchen Fällen mit starkem Austausch zu erklären. Auf Grund dieser Ergebnisse kann jedoch die trisome Vererbung in bezug auf das S bzw. s Chromosom sowie der Nachweis eines funktionsfähigen disomen Pollens, der ein Chromosom mit Letalfaktor enthält, nicht als mit Sicherheit erwiesen anerkannt werden, noch dazu BLAKESLEE an trisomer *Datura* (cit. nach KAPPERT 1953) nachweisen konnte, daß disome Pollen in Konkurrenz mit normalen, monosomen Pollen nicht zur Befruchtung kommen.

Für eine Funktionsfähigkeit von let S/+s Pollen sprechen aber Ergebnisse von DALBRO (1950), die in der Nachkommenschaft von experimentell tetraploid gemachten immerspaltenden *Matthiola* eine Aufspaltung von 83 einfach : 3 gefüllt beobachtete, woraus sie auf eine Funktionstüchtigkeit disomer Pollen mit einem Letalfaktor schloß.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Versuch unternommen, überzeugende Beweise für eine derartige Annahme zu erbringen. Dabei ergab sich ferner die Möglichkeit, Untersuchungen über die Beziehung zwischen Gendosis und Merkmalsausprägung bei den Faktoren für Blütenfüllung und Blattfarbe anzustellen, die für den Chlorophyllfaktor zur Aufstellung einer Gendosiseffektkurve führten. Außerdem wurde die Austauschhäufigkeit zwischen den Genen S/s und C/c unter tetraploiden Verhältnissen festgestellt.

### Material und Methodik

Als immerspaltendes diploides Ausgangsmaterial wurde die Linie 707 verwendet, bei der es gelungen war (KAPPERT 1940), in das s-Chromosom einen rezessiven Chlorophyllfaktor für helle Laubblattfarbe einzulagern, während das S-Chromosom das Normalallel für dunkle Blattfärbung enthält. Dieser Grünfaktor hat als Markierungsgen für die Blütenform Bedeutung erlangt, da er es ermöglicht, schon im Keimlingsstadium dunkel einfache und hell gefüllte Pflanzen zu unterscheiden. Die drei Gene, der Letalfaktor *let*+/+, der Faktor für die Blütenform *S*/*s* und der für die Blattfarbe *C*/*c* sind eng gekoppelt. Der Austausch zwischen *let* *S* und *+* *s* beträgt ungefähr 2% und der zwischen *SC* und *sc* 0,8% (KAPPERT unveröffentlicht). Die Aufspaltung der Nr. 707 in einfache und gefüllte bringt 52,57% homozygote rezessive Pflanzen. Die Variabilität in bezug auf die Füllung dieser Linie ist gering und bleibt innerhalb des Zufallsbereiches, wie ein Homogenitätstest unter 86 Nachkommenschaften durch ein  $\chi^2 = 74,69$  und einen P-Wert von 80% beweist.

Aus diesem diploiden Ausgangsmaterial wurden durch Colchicinbehandlung von Blattachselknospen einfach blühender Pflanzen tetraploide Seitentriebe und Nachkommen erhalten.

Die durchtreibenden Blattachselknospen einfach blühender *let SC*+/+ *sc* Pflanzen wurden fünf Tage lang unter Wattebüschen gehalten, die mit 0,1 bzw. 0,5% iger Colchicininlösung getränkt waren. Nach Vorselektion auf Grund der Pollengröße konnte mit den Samen von Trieben dreier Pflanzen weiter gearbeitet werden. Die Chromosomenzahl der davon erhaltenen Pflanzen mußte aber durch mikroskopische Untersuchungen für jede einzelne Pflanze festgestellt werden, da mit einer Chimärenatur der behandelten Sprosse zu rechnen war. In den folgenden Generationen durchgeführte Stichproben ließen keine Abregulationen der tetraploiden Chromosomenzahl  $2n = 28$  erkennen.

Die Kulturansprüche der tetraploiden *Matthiola* erwiesen sich als von denen der diploiden stark abweichend. Bei normaler Feldkultur mit Aussaat im Februar, einmaligem Pikieren und dem Auspflanzen im April war der Samenertrag ganz minimal, 24,8 Samen pro Pflanze, während er bei den diploiden bei ca. 1214 Samen pro Pflanze lag; ein großer Teil der Schoten war im Herbst noch grün und faulte, die reifen Schoten waren nur wenig besetzt. Daß sich hier weniger Sterilitätserscheinungen sondern vorwiegend veränderte Lebensansprüche auf den Samenertrag auswirken, bewies die Anzucht in einem Klimahaus unter völlig veränderten Wachstumsbedingungen mit 30 bis 40 Grad Celsius bei größter Lufttrockenheit während der Blüte- und Reifezeit. Der durchschnittliche Ertrag pro Pflanze steigerte sich hier auf 462,8 Samen. In einem normalen kalten Gewächshaus erhielt man dagegen nur durchschnittlich 86,2 Samen pro Pflanze.

Eine mehrjährige Kultur mit mehreren Samen-ernten der tetraploiden *Matthiola* erwies sich als möglich, diploide Pflanzen starben dagegen nach einem Jahr ab.

Um ein möglichst umfangreiches Material bearbeiten zu können, wurde die Zahl der gefüllt blühenden mit Hilfe des Markierungsgens bereits in der Saatschale bestimmt.

Die durch das Markierungsgen (*C* = dunkelgrün, *c* = hellgrün) bedingten Farbunterschiede der Keim-

pflanzen zeigten sich im Januar und Februar sehr deutlich, da die Bedingungen hierzu: Kurztag und niedrige Temperaturen im kalten Gewächshaus optimal erfüllt waren. Im März und April erfolgte die Anzucht im kalten Frühbeetkasten, durch Verdunklung wurde Kurztagwirkung erzielt. Im Sommer erhielt man nur dann klare Unterschiede zwischen den Farbtypen, wenn die Aussaatschalen in einer Klimakammer standen bei künstlicher Belichtung für die Dauer von acht Stunden und bei einer Temperatur von etwa 12 Grad Celsius.

Die durch Auszählung der hellgrünen ermittelten Spaltungsverhältnisse erfordern aber eine Korrektur, denn aus den diploiden Linien ist bekannt, daß nach Austausch zwischen *S* und *C* (KAPPERT unveröffentlicht) nur die gefüllten Neukombinationen entstehen, während die entsprechenden einfachen hellen in Verbindung mit dem Letalfaktor nicht auftreten. Bei den zur Blütenbonitierung ausgepflanzten tetraploiden Nachkommenschaften wurde das gleiche Phänomen beobachtet. Der vermutliche Ursprung einer als hellgrün und einfach blühend bonitierten Pflanze infolge von doppeltem Austausch, wie KAPPERT 1937 für diploides Material feststellte, muß noch geprüft werden. Zur Durchführung der Korrektur wurde ein Teil des in der *C*<sub>2</sub>- und *C*<sub>3</sub>-Generation geernteten Samenmaterials (die mit Colchicin behandelten Seitentriebe werden hier als *C*<sub>1</sub> bezeichnet) angebaut und zur Blütezeit ausgezählt.

Die Blütentypen: einfach bzw. gefüllt sind bei den tetraploiden ebenso wie bei den diploiden Pflanzen markant verschieden und jederzeit gut zu erkennen.

Die Ergebnisse sind, nach den offensichtlich verschiedenen Spaltungstypen geordnet, in Tab. 1 wieder gegeben.

Tabelle 1. Auftreten von Austauschtypen.

Spaltungstyp	Gene-ration	einf. dunkel	einf. hell	gef. dunkel	gef. hell	Sa.
Simplex	<i>C</i> <sub>3</sub>	2530	1 ?	104	1075	3710
Simplex	<i>C</i> <sub>4</sub>	612	—	27	298	937
Duplex	<i>C</i> <sub>3</sub>	5778	—	36	184	5998

Indem man die Anzahl der dunkelgrünen gefüllten Austauschpflanzen in Prozent der hellgrünen ausdrückt, wird es möglich, aus dem Spaltungsverhältnis der dunkel- und hellgrünen auch die Zahl der einfachen und gefüllten Pflanzen für die verschiedenen Spaltungstypen zu bestimmen. Beide Spaltungen, die beobachtete Spaltung nach der Farbe der Keimblätter und die berechnete in bezug auf die Blütenform, sind in den diesbezüglichen Tabellen nebeneinander angeführt.

### Ergebnisse

#### I. Das Verhältnis einfach zu gefüllt

Die durch die Colchicinbehandlung tetraploid gewordenen Seitentriebe (*C*<sub>1</sub>-Generation) einer immerspaltenden Levkoje müssen von der Konstitution *let S*/*let S*+/+ *s*/*s* sein. Bei Außerachtlassen der durch den *let*-Faktor möglicherweise bedingten Besonderheiten gäbe ein derartiger Duplex-Typ die im nachstehenden Schema abgeleiteten Genotypenverhältnisse:

Keimzellen	1 SS	4 Ss	1 ss
1 SS	1 S <sub>4</sub>	4 S <sub>3</sub>	1 S <sub>2</sub>
4 Ss	4 S <sub>3</sub>	16 S <sub>2</sub>	4 S <sub>1</sub>
1 ss	1 S <sub>2</sub>	4 S <sub>1</sub>	1 S <sub>0</sub>

Bei völliger Funktionsunfähigkeit aller männlichen Gonen mit Letalfaktor würde die C<sub>2</sub>-Generation mindestens zu 1/6 aus gefüllten Typen bestehen und bei Wirkung auch auf weibliche Gonen würde ihre Zahl noch steigen. Umgekehrt würde bei Funktionsfähigkeit aller Gonen die C<sub>2</sub>-Generation nur zu 1/36 aus gefüllten bestehen. Tatsächlich brachten die drei C<sub>2</sub>-Nachkommenschaften 229 einfache und 10 gefüllte Pflanzen; das ist ein Prozentsatz von 4,18 gefüllten. Danach ist aber die Funktionsfähigkeit wenigstens der let S/+ s-Pollen offensichtlich.

Eine Bestätigung erfährt dieses Ergebnis durch die gleichartigen Spaltungen von Duplex-Nachkommenschaften in der C<sub>3</sub>- und der C<sub>4</sub>-Generation, die in Tabelle 2 angeführt worden sind. Mit einem durchschnittlichen Prozentsatz von 3,33 gefüllten entsprechen die erhaltenen Zahlen den bei Funktionsfähigkeit der heteroallelen Pollen zu erwartenden Verhältnissen.

Tabelle 2. Spaltungsverhältnisse einfach: gefüllt bei Duplex-Typen.

Generation	Zahl der Nachkommenschaften	Sa.	Spaltungsergebnisse		Gefüllte in % d. Sa.	Homogenitätstest zwischen den Nachkommenschaften	
			beobachtete Zahlen dunkel: hell	berechnetes Verhältnis einf.: gef.		χ <sup>2</sup>	P%
C <sub>3</sub>	26	13042	12673:369	12601:441	3,38	159,39	<0,1
C <sub>4</sub>	146	16629	16171:458	16081:548	3,30	141,79	57,9
Sa.	172	29671	28844:827	28682:989	3,33		

Auch die Ergebnisse der Simplex-Spaltung in der C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Generation bestätigen die Annahme der Funktionstüchtigkeit der heteroallelen Pollen. Bei einem Ausfall der let S/+ s-Gonen im männlichen Geschlecht hätte ein let S/+ s/+ s/+ s-Genotyp bei Befruchtung der let S/+ s- und der + s/+ s-Eizellen ausschließlich durch + s/+ s-Pollen einfache und gefüllte in ungefähr gleicher Zahl geben müssen, während, wie es aus Tab. 3 hervorgeht, angenähert ein 3 : 1 Verhältnis entsprechend dem Schema

Keimzellen		
1 Ss	1 S <sub>2</sub>	1 S <sub>1</sub>
1 Ss	1 S <sub>2</sub>	1 S <sub>1</sub>
1 Ss	1 S <sub>1</sub>	1 S <sub>0</sub>

erhalten wurde. Auf das Defizit an einfachen soll später noch eingegangen werden.

Tabelle 3. Spaltungsverhältnisse einfach: gefüllt bei Simplex-Typen.

Generation	Zahl der Nachkommenschaften	Sa.	Spaltungsergebnisse		Gefüllte in % d. Sa.	Homogenitätstest zwischen den Nachkommenschaften	
			beobachtete Zahlen dunkel: hell	berechnete Verhältnisse einf.: gef.		χ <sup>2</sup>	P%
C <sub>3</sub>	16	6845	4982:1863	4802:2043	29,85	38,42	0,08
C <sub>4</sub>	38	2145	1591:554	1541:604	28,16	68,70	0,13
Sa.	54	8990	6573:2417	6343:2647	29,14		

Die Möglichkeit der Funktionstüchtigkeit der Pollen mit zwei Letalfaktoren bei den tetraploiden hätte bei dem Ausfall der let S-Pollen in den diploiden Immer-spaltern von vornherein nichts Wahrscheinliches. Auch die Nachkommenschaftsprüfungen von Einzelpflanzen der C<sub>2</sub>-Generation schließen mit dem Auftreten von nur 2 S<sub>3</sub>-Genotypen bei einer Anzahl von 26 S<sub>2</sub> und 16 S<sub>1</sub> eine Funktionsfähigkeit von let S/let S-Pollen aus.

Die Frage, ob die Samenanlagen mit let S/let S funktionstüchtig bleiben, wird durch das Auftreten von nichtspaltenden S<sub>3</sub>-Genotypen innerhalb von Duplex-Spaltungsgenerationen, die nur aus der Be-

Tabelle 4. Nachkommenschaften von Triplex-Typen.

Generation	No.	Su	dunkel	hell
C <sub>3</sub>	53.707	DX 122	122	—
		DT 300	299	1
C <sub>4</sub>	54.707	E 96	96	—
		Q 84	84	—
		R 90	90	—
		AC 77	77	—
		GP 123	123	—
		GD 134	134	—
		FC 118	118	—
		FR 129	129	—
		KQ 106	106	—
		LQ 106	106	—
		MK 83	83	—
MP 107	107	—		
MZ 73	73	—		

fruchtung von let S/let S-Eizellen durch let S/+ s-Pollen hervorgehen können, in positivem Sinne unterschieden. Tab. 4 zeigt einzelne Nachkommenschaften der Triplex-Genotypen.

Bei dem seltenen Auftreten von rezessiven Merkmalsträgern in Nachkommenschaften von Duplex-Typen könnte allerdings bei einigen C<sub>4</sub>-Familien das Nichtspalten die Folge ihrer zu geringen Nachkommenschaftsgröße sein. Um die diesem Typ entsprechende Spaltung erkennen zu können, ist bei einer vorgegebenen Grenzwahrscheinlichkeit von 5% die erforderliche Nachkommenschaftsgröße 89<sup>1</sup>. Von den untersuchten 15 Nachkommenschaften enthalten aber 10 mehr als 89 Individuen, ohne eine Spaltung zu zeigen. Sie sind also mit einer Wahrscheinlichkeit von mehr als 95% als Triplex-Genotypen anzusprechen.

Das Auftreten einer hellen, d. h. gefüllten Ausnahmepflanze in der Triplex-Nachkommenschaft 53.707 DT deutet auch nicht auf einen Duplex-Genotyp des Elters. Dafür wäre die Abweichung von den erwarteten Zahlen 290:10 statt der gefundenen 299:1 viel zu groß. Die Entstehung dieses Ausnahmetypus ist vielmehr auf einen Chromatidenaustausch, der aus SSSs-Genotypen außer normalen SS- und Ss- auch gelegentlich eine ss-Keimzelle entstehen läßt, zurückzuführen.

Die Vitalität der Triplex-Zygoten, die drei Letalfaktoren enthalten, ist jedoch geschwächt, wie es ein Vergleich der Anzahl von Triplex- und Duplex-Nachkommenschaften in der C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Generation beweist. Die jeweiligen Verhältnisse von 2 S<sub>3</sub>:26 S<sub>2</sub>

<sup>1</sup> Die Berechnung der notwendigen Nachkommenschaftsgröße erfolgte nach der von KAPPERT (1953, S. 117) angegebenen Formel:

$$W = \frac{a^x}{(a+b)^x}; \quad x = \frac{\log W}{\log \left( \frac{a}{a+b} \right)}$$

dabei ist:

- x die erforderliche Individuenzahl
- W die Grenzwahrscheinlichkeit für ein nur zufälliges Ausbleiben
- a die relative Zahl der dominierenden Phänotypen in einer Duplexspaltung
- (a + b) die Kombinationszahl der Duplexspaltung.

und 13  $S_3$ :146  $S_2$  dürfen auf Grund des Homogenitätstestes, der ein  $\chi^2$  von 0,034 und einen P-Wert von 85% ergibt, zu einem Gesamtmaterial von 15 $S_3$ :172  $S_2$  zusammengefaßt werden. Bei einem Genotypenverhältnis von 4  $S_3$ :17  $S_2$  (vergleiche das Schema S. 7 nach Ausschaltung der SS-Pollen) wären aber 36  $S_3$ - und 151  $S_2$ -Typen zu erwarten gewesen. Eine derartige Abweichung zwischen Befund und Erwartung ist aber nicht mehr zufällig, doch soll einstweilen dahingestellt bleiben, ob die Differenz gegenüber der Erwartung auf Ausfälle im Embryonalstadium oder auf solche im Laufe der weiteren Entwicklung zurückzuführen ist.

## II. Gendosiswirkungen

### a) Änderung des Manifestationsgrades des S-Allels in Simplex-Genotypen

Bei den tetraploiden *Matthiola* ist der Unterschied zwischen den gefüllten und den einfachen Pflanzen ebenso markant wie bei den diploiden. Gefüllt sind nur Blüten, die ausschließlich rezessive Füllungsgene enthalten, Pflanzen mit einem oder mehreren dominanten Faktoren blühen einfach. Innerhalb der einfachen zeigen sich aber Pflanzen mit Anomalien im Blütenbau. Diese betreffen:

1. eine Deformation der Antheren, von denen alle oder einzelne statt vier nur die beiden inneren Pollensäcke und auch diese nur unvollständig ausgebildet zeigen; die Spitze der Antheren ist weiß. Es können auch einzelne bis alle Antheren eine oder beide Theken zu einer weißen Fahne werden lassen, die die Höhe der Antheren nicht überschreitet.

2. die Ausbildung von 1—2 überzähligen Blütenblättern, die mit einer Sterilität des Androeceums Hand in Hand geht.

Alle diese Abweichungen vom normalen Blütenbau können im Verlauf der Blüte an ein und derselben Pflanze auftreten.

Nachkommenschaftsprüfungen ergaben, daß es sich bei allen Pflanzen mit Anomalien im Blütenbau um Simplex-Typen handelt; von 135 geprüften Pflanzen war nur eine vom Typ  $S_2$ , eine Ausnahme, die auf einen Irrtum bei der Aufnahme zurückgeführt wird. 198 Pflanzen mit normalen einfachen Blüten erwiesen sich alle als Duplex- und Triplex-Typen, so daß das Auftreten von Anomalien der beschriebenen Art mit Sicherheit auf einen Simplex-Typ schließen läßt.

Dem in dreifacher Dosis vorhandenen Füllungsgen s ist es also möglich geworden, sich zu manifestieren und die Wirkung des dominierenden Einfachgens abzuschwächen.

Mit Hilfe der den Simplex-Typ charakterisierenden Unregelmäßigkeiten im Blütenbau ist es möglich geworden, bei der Aufnahme von Nachkommenschaften nicht nur einfach und gefüllt zu unterscheiden, sondern auch unter den einfachen die Simplex von den Duplex und Triplex zu trennen. Zu diesem Zweck wurden größere Nachkommenschaften im Freiland auf Blütenanomalien untersucht. Es zeigte sich aber, daß hier die Unregelmäßigkeiten nicht immer so einwandfrei wie im Gewächshaus zu erkennen waren. Außerdem war zur Zeit der Bearbeitung gegen Ende der Blütezeit mit Ausfällen unter den  $S_3$ -, eventuell auch unter den  $S_2$ -Typen zu rechnen.

Von den Simplex-Nachkommenschaften wurden 14 auf Blütendeformationen getestet. Sie ergaben ein Verhältnis von 621 normal:1238 unregelmäßig; ein Homogenitätstest beweist, daß die Ergebnisse aus zwei Jahren vergleichbar sind mit  $\chi^2 = 1,656$  und P von 20% (siehe Tab. 5).

Tabelle 5. Spaltung in bezug auf Blütenanomalien bei Simplex-Nachkommen.

Jahr	Zahl der Nachkommenschaften	Blütenbau normal : anomal		Summe
1954	2	118	267	385
1955	12	503	971	1474
Summe	14	621	1238	1859

Der Befund deutet auf ein 1:2 Verhältnis der  $S_2$ - und  $S_1$ -Genotypen bei Simplex-Nachkommenschaften.

Unter den Nachkommen von Duplex-Typen wurden bei 13 Nummern die einfachen Pflanzen auf Anomalien im Blütenbau untersucht. Die in Tabelle 6 zusammengestellten Ergebnisse aus den Versuchsjahren 1954/1955 lassen sich auf Grund des Homogenitätstestes mit einem  $\chi^2$  von 0,107 und einem P-Wert von 74% vereinigen und ergeben ein Gesamtergebnis von 1956 normalen:934 anomalen Individuen.

Tabelle 6. Spaltung in bezug auf Blütenanomalien bei Duplex-Nachkommen.

Jahr	Zahl der Nachkommenschaften	Blütenbau normal : anomal		Summe
1954	5	1196	577	1773
1955	8	760	357	1117
Summe	13	1956	934	2890

Dieses Ergebnis ist nur dann als Verhältnis der  $S_2$ - und  $S_3$ -Genotypen zu den  $S_1$  zu erklären, wenn man den durch subvitale Wirkung dreier Letalfaktoren angenommenen Ausfall der  $S_3$ -Zygoten während der Vegetationszeit in die Berechnung einbezieht, die hier zu einer signifikanten Abweichung von dem erwarteten Verhältnis 21 normale auf 8 Individuen mit Blütenanomalien führt.

Als Folge der Unregelmäßigkeiten im Blütenbau, welche die Antheren zum großen Teil deformieren und daher ihre Funktionsfähigkeit beeinträchtigen, ist die Tatsache zu erklären, daß Simplex-Typen einen geringeren Samenansatz aufweisen als Duplex-Typen. Geprüft wurden die unterschiedlichen Samen erträge an Pflanzen, die an drei für die Samenproduktion verschiedenen günstigen Standorten kultiviert waren. Wie in Tab. 7 angeführt worden ist, zeigten sich in allen Fällen die  $S_1$ - den  $S_2$ -Typen unterlegen, zweimal sind die Differenzen mit  $P < 1\%$  signifikant, nur

Tabelle 7. Samenzahl von Simplex- und Duplex-Typen.

Standort	Genotyp	$\bar{x}$	n	$\pm m$	Diff.	$m_D$	t	P%
un- günstig	$S_1$	44,4	57	5,40	23,1	13,25	1,74	>5
	$S_2$	67,5	60	12,10				
günstig	$S_1$	67,4	154	1,35	27,00	1,57	17,20	<0,1
	$S_2$	94,4	237	0,80				
sehr günstig	$S_1$	310,4	15	49,47	256,6	79,89	3,21	<1
	$S_2$	567,0	26	62,73				

unter den ungünstigen Bedingungen der Kultur im freien Land läßt sich der Minderertrag statistisch nicht sichern.

b) Die dosisabhängige Wirkung des Chlorophyllfaktors

Bei einer diploiden *Matthiola* bewirkt der Chlorophyllfaktor in homozygot rezessiver Form unter entsprechenden Anzuchtbedingungen (niedrige Temperatur oder Kurztag) eine hell- bis gelbgrüne Blattfärbung, während die Heterozygote dunkelgrüne Laubblätter hat.

Unter den vorliegenden tetraploiden Verhältnissen haben wir mit vier Genotypen zu rechnen. Der vierfach rezessiven Form stehen drei verschiedene Heterozygote gegenüber mit ein, zwei und drei dominanten Grünfaktoren. Die Trennung des ersten Genotyps von den drei anderen bereitet keine Schwierigkeiten, da die hellen Pflanzen deutlich von einer grünen Gesamtheit zu unterscheiden sind. Die Aufnahmen ergaben die eingangs angeführten Spaltungsverhältnisse.

Innerhalb der grünen Gesamtheit sind jedoch unterschiedliche Farbintensitäten festzustellen. Durch Ausdehnung der Kurztagbehandlung bis zur Bildung des ersten Laubblattpaares und Durchführung einer gemäßigten Hungerkultur gelang es, zwei grüne Farbstufen verschiedener Intensität zu unterscheiden, von denen „mittelgrün“ den Genotyp mit einem dominanten Allel repräsentiert, während „dunkelgrün“ in Simplex-Nachkommenschaften den  $C_2$ -Typ darstellt und bei Duplex-Nachkommenschaften die visuell nicht zu trennenden Genotypen  $C_2$  und  $C_3$  umfaßt, wie die Nachkommenschaftsuntersuchungen ergaben. Unter 198 als dunkelgrün bezeichneten Pflanzen gab es nur zwei falsche vom Genotyp  $S_1$ , das sind 1,01% Fehlbonitierungen. Bei den als mittelgrün erfaßten Pflanzen waren fünf von 162 nicht Simplex- sondern Duplex-Typen, was einem Prozentsatz von 3,09 entspricht. Diese Prozentsätze sind so gering, daß sie die folgenden Spaltungsergebnisse nicht entscheidend verändern würden. Sie wurden deshalb nicht berücksichtigt.

Tabelle 8 bringt die Werte der Simplex-Nachkommenschaften aus zwei Jahren. Sie können auf Grund eines Homogenitätstestes mit  $\chi^2 = 1,16$  und einem P-Wert von 56% zu einer Gesamtheit von 296 dunkelgrün:666 mittelgrün:392 hellgrün zusammengefaßt werden. Das Verhältnis der dunkel- zu den mittelgrünen Typen läßt sich ebenso wie die Ergebnisse bei der Erfassung der Blütenanomalien durch ein Verhältnis von 1  $S_2$ -:2  $S_1$ -Genotypen unter den Simplex-Nachkommen erklären; die Abweichung der idealen Aufspaltung von 320,7 dunkelgrün:641,4 mittelgrün kann mit einem  $\chi^2 = 2,85$  und einem P-Wert von 9% als zufallsbedingt angesehen werden. Auf den gegenüber einem erwarteten 3:1 Verhältnis schon einmal gefundenen Überschuß an  $S_0$ -Typen soll später eingegangen werden.

Tabelle 8. Blattfarbenspaltung bei Simplex-Nachkommen.

Jahr	Zahl der Nachkommenschaften	dunkelgrün	mittelgrün	hellgrün	Summe
1953	3	144	347	195	686
1954	6	152	319	197	668
Summe	9	296	666	392	1354

Die Aufspaltung der Nachkommenschaften von Duplex-Typen geht aus der Tab. 9 hervor. Ein Homogenitätstest mit den Ergebnissen der beiden Jahre ergibt ein  $\chi^2$  von 2,79 und einen P-Wert von 25%. Er gestattet die Zusammenfassung der Werte zu dem Spaltungsverhältnis 880 dunkelgrün : 357 mittelgrün : 41 hellgrün, deren Abweichung von der idealen Verteilung von 894,6 : 340,8 : 42,6 (Erwartung = 21  $C_2$  und  $C_3$  : 8  $C_1$  : 1  $C_0$ ) nicht signifikant ist.

Tabelle 9. Blattfarbenspaltung bei Duplex-Nachkommen.

Jahr	Zahl der Nachkommenschaften	dunkelgrün	mittelgrün	hellgrün	Summe
1953	3	703	296	36	1035
1954	2	177	61	5	243
Summe	5	880	357	41	1278

Um die Unterschiede der einzelnen Genotypen in der Farbausprägung quantitativ erfassen und vergleichen zu können, wurden kolorimetrische Messungen auf Grund des Chlorophyllgehaltes an Einzelpflanzen vorgenommen, deren Genotyp in Nachkommenschaftsprüfungen getestet werden konnte.

Zur Feststellung der Intensität der Grünfärbung verschiedener Genotypen wurden kolorimetrische Messungen durchgeführt. Dazu wurden gleichgroße Flächen aus der Blattspitze mit einem Korkbohrer ausgestanzt, mit siedendem Wasser unter Zusatz von  $CaCO_3$  gebrüht und im Mörser zerrieben. Durch Zusatz von 14 ccm Aceton wurde eine Rohchlorophylllösung hergestellt, deren prozentuale Absorption im Universal-Kolorimeter der Firma Dr. Lange, Berlin, in Verbindung mit einem Multiflex-Galvanometer der gleichen Firma gemessen wurde. Der Absorptionswert galt als Maß für den Farbwert der verschiedenen Genotypen.

Wie Tabelle 10 zeigt, liegt der Durchschnittswert der prozentualen Absorption von  $C_0$  bei 1,8, von  $C_1$  bei 13,4, von  $C_2$  bei 16,4 und von  $C_3$  bei 17,4. Die Differenzen zwischen den Genotypen  $C_0$ ,  $C_1$  und  $C_2$  sind mit einem P kleiner als 0,1% statistisch gesichert. Mit steigender Zahl von Grünfaktoren erhalten wir also höhere Absorptionswerte. Für den Typ  $C_3$  läßt sich feststellen, daß der Mittelwert zwar über dem des Typ  $C_2$  liegt, die Differenz zwischen beiden ist jedoch nicht signifikant, da die Variabilität des Genotyps  $C_3$ , der nur mit 13 Individuen vertreten ist, zu groß ist.

Tabelle 10. Kolorimetrische Messungen an Einzelpflanzen.

Genotyp	n	Farbwert		Diff.	$m_D$	t	P%
		$\bar{x}$	$\pm m$				
$C_3$	13	17,4	0,74	1,0	0,80	1,25	19,3
$C_2$	304	16,4	0,30	3,0	0,56	5,36	<0,1
$C_1$	29	13,4	0,47	11,6	0,52	22,31	<0,1
$C_0$	13	1,8	0,21				

Die Annahme einer Zunahme des Farbwertes auch noch im  $C_3$ -Typ wird aber durch die in Tab. 11 dargestellten Versuche gestützt. Statt Einzelpflanzen mit nur geringer Blattmasse zu verwenden, wurde hier größeres Material aus den Klassen entnommen, und zwar wurde von je 10 Pflanzen eine gleichgroße Blattfläche mit dem Korkbohrer ausgestanzt. Es sollte festgestellt werden, ob der Farbwert der dunkelgrünen Klasse der Duplex-Nachkommenschaften, die aus  $C_2$ - und  $C_3$ -Typen bestehen, gegenüber der nur  $C_2$ -Typen enthaltenden dunklen Gruppe einer Simplex-

Nachkommenschaft einen Unterschied zeigt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen gibt die Tab. 11 wieder. Ein direkter Vergleich der dunkelgrünen Klasse aus den Duplex-Nachkommen mit denen aus Simplex ist hier allerdings nicht möglich, da durch Einwirkung irgendwelcher äußerer oder innerer Faktoren die Wirkung eines C-Faktors in den tetraploiden Simplex- und Duplex-Nachkommenschaften verschieden sein könnte. Es lassen sich daher nur die Unterschiede zwischen den dunkelgrünen und mittelgrünen Nachkommen aus Duplex und aus Simplex mit ein-

Es läßt sich also aus dem Vergleich von diploiden und tetraploiden Farbwerten feststellen, daß die Kombination von einem dominanten und einem rezessiven Grünfaktor, wie sie bei diploid vorliegt, der tetraploiden Kombination von zwei dominanten und zwei rezessiven Faktoren entspricht, während das Zusammenwirken von einem dominanten und drei rezessiven Faktoren im Simplex-Typ zu einer helleren Blattfärbung führt.

Tabelle 11. Kolorimetrische Klassenuntersuchungen; Farbwerte.

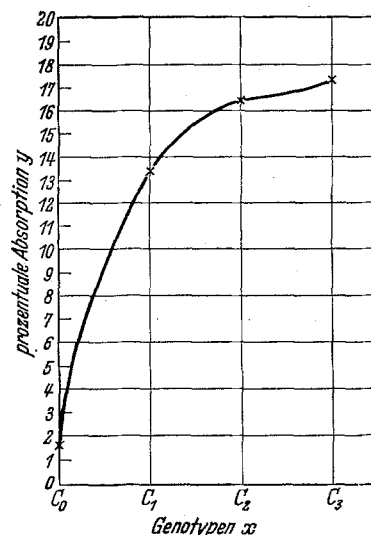
	Duplex-Nachkommenschaften			Simplex-Nachkommenschaften			diploide Nachkommenschaften	
	C <sub>2</sub> u. C <sub>2</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>0</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>0</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>0</sub>
14. IV. I. Laubblattpaar	155,5	110,5	37,4	98,3	81,9	32,0	139,5	41,5
	123,0	86,9	—	113,0	63,0	27,1	102,6	24,5
	166,8	110,0	33,4	145,3	109,8	35,0	137,5	32,1
	112,0	80,0	34,2	98,0	84,5	30,2	114,0	31,3
$\bar{x}$	139,3	96,9	35,0	113,7	84,8	31,1	123,4	32,4
$\pm m$	13,0	7,86	1,22	11,12	9,61	1,65	9,03	3,49
27. IV. 2. Laubblattpaar	153,0	128,0	55,7	111,0	93,3	50,3	128,0	41,0
	157,0	115,0	—	113,0	91,5	57,5	135,0	58,0
	159,0	125,0	46,0	133,0	115,0	47,0	130,0	44,0
	158,0	120,0	65,0	129,0	119,0	53,2	140,0	40,5
$\bar{x}$	156,8	122,0	55,6	121,5	104,7	52,0	133,3	45,9
$\pm m$	1,32	2,86	5,48	5,56	7,16	2,23	2,69	4,11

ander vergleichen. Für diese Differenz wurde nun tatsächlich bei den Duplex-Nachkommen der größere Wert erhalten und zwar sowohl im ersten wie im zweiten Laubblattpaar, wie dies eine Gegenüberstellung zeigt:

	bei Duplex-Nachkommen	bei Simplex-Nachkommen	Diff.
I. Blattpaar: dunkelgr./mittelgr.	42,4	28,9	13,5
II. Blattpaar: dunkelgr./mittelgr.	34,8	16,8	18,0

Danach könnte es also scheinen, daß die Gruppe der dunkelgrünen Pflanzen einer Duplex-Nachkommenschaft infolge der Anwesenheit von C<sub>3</sub>-Typen im Durchschnitt chlorophyllreicher sei als die der C<sub>3</sub>-freien Simplex-Nachkommenschaften. Einen schlüssigen Beweis können die Ergebnisse aber noch nicht erbringen, da, abgesehen von den starken Schwankungen aller Werte, eine verschiedene Reaktion von C<sub>2</sub>- und C<sub>1</sub>-Genotypen auf die unbekannt Faktoren, die den Chlorophyllgehalt beeinflussen, durchaus möglich wäre.

Beachtenswert ist das Verhalten der diploiden Klassen. Die C<sub>0</sub>-Klassen aus diploid verhalten sich ebenso wie die C<sub>0</sub> aus tetraploid in beiden Laubblattpaaren. Die diploiden C<sub>1</sub>-Typen sind mit P-Werten von 2,40 und 1,13% signifikant dunkler als der Durchschnitt der tetraploiden C<sub>1</sub>; sie sind aber nicht zu trennen von den tetraploiden C<sub>2</sub>-Typen. Die Differenz zwischen dem diploiden C<sub>1</sub>-Typ und dem tetraploiden C<sub>2</sub>-Typ liegt bei beiden Laubblattpaaren mit P = 50,9% und P = 10,7% innerhalb des Zufallsbereiches. Die prozentuale Absorption der C<sub>3</sub> + C<sub>2</sub>-Klasse des zweiten Laubblattpaares ist jedoch mit einem P-Wert kleiner als 0,1% signifikant stärker als die der diploiden C<sub>1</sub>-Klasse.



Figur 1. Einzelpflanzenmessungen der vier verschiedenen Genotypen dargestellt als kubische Funktion  
 $y = 1,802 + 18,242x - 7,712x^2 + 1,123x^3$ .

Auf Grund der in Tab. 10 angeführten Werte für die einzelnen Genotypen ist es möglich, eine Gendosis-effektkurve aufzustellen; denn die Werte der Tabelle zeigen, daß mit zunehmender Genzahl (x) eine Zunahme der Farbtintensität (y) verbunden ist. y ist also eine Funktion von x. Nach dem bei YULE and KENDALL (1953, S. 340—365) beschriebenen Verfahren der Kurvenanpassung mit Hilfe der Methode der kleinsten Quadrate entspricht die kubische Funktion am besten den gefundenen Werten. Die nach ihr berechnete Kurve für die Genwirkung ist in Figur 1 dargestellt worden.

III. Die Austauschverhältnisse zwischen den Faktoren S und C bei den tetraploiden Typen

Auf Grund der in Tab. 1 angeführten Werte ist es möglich, die Höhe des Austausches zwischen den Faktoren S/s und C/c festzustellen. Da bei *Matthiola* wegen der Sterilität der homozygot Rezessiven keine Rückkreuzung durchgeführt werden kann, muß mit Selbstungsnachkommenschaften gearbeitet werden. Die Berechnung erfolgt wegen des Ausfalls der einfach blühenden Neukombinationsklasse und der zu erwartenden Dezimierung der einfachen durch die Wirkung des Letalfaktors nur innerhalb der gefüllten, eine Methode, wie sie KAPPERT 1937 bei diploiden immerspaltenden *Matthiola* schon anwandte.

Für Simplex-Typen entspricht die Gametenaufstellung zur Berechnung des Austausches nach Selbstung der einer diploiden F<sub>1</sub>-Generation (nach DEWINTON und HALDANE 1931), in p Fällen werden Neukombinationsgameten Sc/sc und sC/sc gebildet, während die ursprünglichen Kombinationen SC/sc und sc/sc mit der Häufigkeit 1—p auftreten. Wie aus Schema 1 ersichtlich, treten die dunkel-gefüllten Austauschpflanzen mit der Häufigkeit 2p—p<sup>2</sup> auf,

Schema 1. Austausch beim Simplex-Typ SC/sc/sc/sc.

	1-p SC/sc	p Sc/sc	p sC/sc	1-p sc/sc
1-p SC/sc				
p Sc/sc				
p sC/sc			p <sup>2</sup>	p - p <sup>2</sup>
1-p sc/sc			p - p <sup>2</sup>	(1 - p) <sup>2</sup>

und die Zahl aller gefüllten, die sich aus den homozygot Rezessiven mit (1 - p)<sup>2</sup> und den dunkel-gefüllten Neukombinationen zusammensetzt, beträgt 1. Setzt man erstere in Beziehung zur Anzahl aller gefüllten, so läßt sich der Wert für p aus der Gleichung

$$\frac{2p - p^2}{1} = \frac{\text{dunkel} - \text{gefüllt}}{\text{gesamtgefüllt}}$$

berechnen. Dabei soll angenommen werden, daß der Austausch im weiblichen und männlichen Geschlecht gleich groß ist. Das erscheint vertretbar, da DE WINTON und HALDANE 1931 zeigten, daß selbst große Differenzen bei diploiden *Primula sinensis* bei auto-tetraploiden Pflanzen nicht mehr bedeutend waren.

Die Ergebnisse aus den Berechnungen sind in Tab. 12 angeführt. Für die C<sub>3</sub>-Generation wurde ein Austausch von 4,51% erhalten und für die C<sub>4</sub>-Generation ein Wert von 4,24%. Die Differenz zwischen den beiden Werten liegt im Rahmen zufälliger Schwankungen, wie ein Homogenitätstest mit den Verhältnissen von dunkel-gefüllt : hell-gefüllt in den beiden Generationen zeigt:  $\chi^2 = 0,0845$  und P = 77%.

Tabelle 12. Austausch bei Simplex- und Duplex-Typen.

Gene-ration	dunkel-gefüllt	hell-gefüllt	gesamt-gefüllt	Austausch in %	Genotyp
C <sub>3</sub>	104	1075	1179	4,513	Simplex
C <sub>4</sub>	27	298	325	4,244	
Summe	131	1373	1504	4,45	
C <sub>3</sub>	36	184	220	4,37	Duplex

Die Berechnung des Austausches bei Duplex erfolgt ebenso wie bei Simplex nur auf Grund der Zahl der gefüllten Pflanzen. Aus der Gametenaufstellung nach DE WINTON und HALDANE (1931) für zwei gekoppelte Faktoren des Duplex-Typ

$$(1 - 2p + p^2)SC/SC : (2p - 2p^2) SC/Sc : p^2Sc/Sc : (4 - 4p + 2p^2) SC/sc : 2p^2Sc/sC : (2p - 2p^2) SC/sC : (2p - 2p^2) Sc/sc : p^2sC/sC : (2p - 2p^2)sC/sc : (1 - 2p + p^2)sc/sc$$

ergibt sich für die dunkel-gefüllten Austauschpflanzen eine Häufigkeit von  $2p(2 - 3p + 2p^2 - 0,5p^3)$ . Setzt man diese in Beziehung zu der Zahl aller gefüllten, so erhält man aus der Gleichung

$$\frac{2p(2 - 3p + 2p^2 - 0,5p^3)}{1} = \frac{\text{dunkel-gefüllt}}{\text{gesamtgefüllt}}$$

den Wert für p. Das Ergebnis von 4,37% (siehe Tab. 12) zeigt eine gute Übereinstimmung mit den für Simplex gefundenen Werten, obwohl die Zahl der Neukombinationen: 36 von 220 = 16,36% in den Duplex-Spaltungen fast doppelt so hoch wird wie in den Simplex-Nachkommenschaften (131:1504 = 8,71%).

Für die ausgefallenen hell-einfachen Austauschpflanzen läge die zu erwartende Häufigkeit bei Simplex in gleicher Höhe wie die gefundene Austauschklasse, bei Duplex liegt sie wegen der Letalität der Pollen mit zwei Letalfaktoren etwas niedriger, und zwar bei  $2p(2 - 3,5p + 2p^2 - 0,5p^3)$ .

Die eine hell-einfache Pflanze aus den Simplex-Nachkommenschaften muß durch Nachkommenschaftsuntersuchungen geprüft werden, ob sie den Letalfaktor enthält oder ob es sich, wie KAPPERT 1937 für diploide *Matthiola* angibt, um eine Pflanze aus doppeltem Austausch handelt, die den Letalfaktor verloren hat und die die Konstitution + Sc/+ sc/+ sc/+ sc besitzen müßte.

### Diskussion

#### a) Die Wirkung des Letalfaktors auf die Spaltungsverhältnisse

Die bisher erhaltenen Versuchsergebnisse entsprechen im allgemeinen den Verhältnissen, wie sie unter der Annahme der Funktionsfähigkeit von let S/+ s-Pollen zu erwarten sind. Daraus wäre zu entnehmen, daß der in seiner Wirkung auf das männliche Geschlecht begrenzte gonische Letalfaktor, dessen Wirkung in einfacher und zweifacher Dosis bei Pollen diploider bzw. tetraploider Pflanzen absolut letal ist, durch die Anwesenheit des Normalallels wirkungslos wird. Es scheint sich also um einen rezessiven Letaleffekt zu handeln, dessen Ursache in einer Defizienz liegen könnte, wie KAPPERT (1937) annimmt.

Auffallend an dem Versuchsmaterial ist die sowohl bei Duplex- wie Simplex-Typen beobachtete Inhomogenität, das Defizit an Triplex-Typen und der Überschuß an rezessiven Pflanzen bei den Simplex-Typen. Diese drei Punkte sollen im folgenden besprochen werden.

Das Zuviel an homozygot rezessiven Genotypen bei tetraploiden Individuen kann seine Ursache in einer zufälligen Verteilung der Chromatiden haben. Das würde bei Simplex-Nachkommenschaften statt einer Anzahl von 25% gefüllten dann 28,70% gefüllte und bei Ausfall der Pollen mit zwei Letalfaktoren sogar eine Anzahl von 29,76% gefüllten erwarten lassen, was dem Befund von 29,44% sehr gut entspräche.

Die rein theoretische Annahme der zufälligen Verteilung der acht Chromatiden von HALDANE (1930) versucht MATHER (1935) auf Grund des cytologischen Verhaltens solcher Organismen zu erklären, und zwar auf Grund von double-reduction, das ist Austausch und genetische non-disjunction<sup>1</sup> in der ersten meiotischen Teilung, so daß letztlich zwei Allele, die vom gleichen Chromosom stammen, in einer Gamete erscheinen. Diese „double-reduction“ ist abhängig von der genetischen Entfernung des Locus vom Centromer und von der Häufigkeit der non-disjunction und führt daher zu einem bestimmten Grad der Chromatidenspaltung. Da dieses Verhalten aber von den Besonderheiten der betreffenden Chromosomen abhängt, müßte angenommen werden, daß zumindest im Simplex- und im Triplex-Typ die gleiche Häufigkeit der Chromatidenspaltung festzustellen wäre, während bei Duplex (nach MATHER 1936) die Erscheinung des

<sup>1</sup> MATHER bezeichnet als genetische non-disjunction die Tatsache, daß Chromosomen, die Austausch gezeigt haben, zum gleichen Pol wandern.

Partnerwechsels ein im Verhältnis größeres Anwachsen des Rezessivenüberschusses bedingen sollte.

Diese Forderungen werden von den vorliegenden Spaltungsverhältnissen bei tetraploiden *Matthiola* nicht erfüllt. Bei der Voraussetzung von völlig zufälliger Verteilung der Chromatiden, wie sie zur Erklärung der Verhältnisse bei Simplex nötig wäre, ergibt sich für Duplex eine Erwartung von 4,59% gefüllter Pflanzen unter der Voraussetzung der Funktionstüchtigkeit aller Gonen und eine Erwartung von 5,84% unter Annahme des Ausfalls der Pollen mit zwei Letalfaktoren. Der Befund von 3,33% entspricht diesen Erwartungen aber in keiner Weise. Bei den Triplex ist das Auftreten von einer ausnahmegefüllten Pflanze unter 15 Nachkommenschaften mit einer Gesamtzahl von 1747 einfachen ein seltenes Ereignis und spricht durchaus gegen eine völlig zufällige Verteilung der Chromatiden. Es erscheint also die Annahme berechtigt, daß den bei tetraploiden „immerspaltenden“ *Matthiola* beobachteten Spaltungsverhältnissen eine Chromosomenspaltung zugrunde liegt, und nur ausnahmsweise Chromatidenspaltung auftritt.

Eine Erklärung des Überschusses an gefüllten und damit des Defizits an einfachen bei Simplex-Nachkommenschaften wäre nun durch die Annahme einer subvitalen Wirkung des Letalfaktors in heteroallelen Gameten in Abhängigkeit vom genetischen Milieu möglich. Diese muß sich dann in Duplex-Typen, bei denen sich ein Ausfall der Gonen let/+ nicht statistisch nachweisen läßt, anders äußern als bei Simplex-Typen. Während im Duplex-Typ zwei rezessiven ss-Faktoren zwei dominante SS-Allele gegenüberstehen und eine vollständige Dominanz bedingen, ist im Simplex-Typ das Verhältnis der Allele zugunsten der Rezessiven verschoben. Diese kommen bei dreifacher Anzahl zu einer deutlich erkennbaren Wirkung, so daß das einzelne Einfachgen nur noch unvollständig dominiert. Die Wirkung des rezessiven Gens s, die nach KAPPERT (1955) primär in der Unterdrückung der generativen Blütenorgane besteht und sekundär dann zur Blütenfüllung führt, äußert sich im Simplex-Typ in den auf S. 196 beschriebenen Anomalien im Blütenbau, die successive zu Sterilität führen. Unter diesen der Entwicklung der Gonen offenbar abträglichen Verhältnissen wäre es möglich, daß die subvitalen Wirkung des Faktors let auf die ihn enthaltenden Gonen zur Auswirkung kommt, so daß das Defizit an einfachen in Simplex-Nachkommenschaften auf einer verminderten Funktionstüchtigkeit der weiblichen und männlichen Gonen mit Letalfaktor gegenüber den theoretisch in gleicher Anzahl erwarteten ohne Letalfaktor beruhen würde. Unter Annahme eines Verlustes von 15% auf beiden Seiten würde sich die theoretische Erwartung von 2,42 einfach:1 gefüllt ergeben, die der beobachteten Spaltung der Simplex-Typen von 6343:2647 (Tab. 3) mit einem P-Wert von 0,68 entspricht. Auch das beobachtete Verhältnis von S<sub>2</sub>-:S<sub>1</sub>-Genotypen läge im Bereich dieser Erwartung. Die Höhe des Verlustes entspricht größtenteils dem Ausfall der einfachen bei diploiden Immerspaltern, wenn man das von JOHNSON (1954) als Durchschnitt angegebene Verhältnis von 46 einfach:54 gefüllt (= 0,852:1) zu Grunde legt. Ein Ausfall von weiblichen Gonen mit Letalfaktor läßt sich auch bei diploiden Pflanzen nach Ergebnissen von KAPPERT (1951) aus der Zahl der unentwickelten Samenanlagen

der let S/+s gegenüber +S/+s Genotypen wahrscheinlich machen, so daß die subvitalen Wirkung des Letalfaktors auf die Gameten bei diploiden und tetraploiden Pflanzen etwa gleich groß zu sein scheint. Auch über die Abhängigkeit der Wirkung des Letalfaktors von der übrigen genetischen Konstitution liegen diploide Parallelen vor in dem Nichtauftreten von Austauschtypen, die neben dem Letalfaktor andere rezessive Faktoren, wie die gelbe Blütenfarbe, enthalten (KAPPERT 1940).

Das Auftreten von zu wenig Triplex-Nachkommenschaften ist sehr wahrscheinlich ebenfalls durch subvitalen Wirkung des Letalfaktors, und zwar auf die ihn dreimal enthaltende Zygote zu erklären. Da aber auf Grund von Auszählungen bei Keimpflanzen aus Duplex-Nachkommenschaften noch nicht auf einen Ausfall von Triplex-Genotypen zu schließen ist, ist anzunehmen, daß diese erst im Laufe einer späteren Entwicklung zu Grunde gehen. Typen, in denen der Faktor nur zweimal und einmal vorhanden ist, scheinen durch die gleichgroße bzw. größere Anzahl der Normalallele vor dem Einfluß des Letalfaktors geschützt zu sein.

Die subvitalen Wirkung des gonischen Letalfaktors auf die diploiden Heterozygoten ist mehrfacher Art. Bei Vergleichen von einfachen Pflanzen mit und ohne Letalfaktor zeigte sich, daß erstere eine verringerte Schotenlänge aufweisen (KAPPERT 1937) und ihr Samenertrag beachtlich reduziert ist (JOHNSON 1954). Ferner konnte KAPPERT (1951) nachweisen, daß die Keimblätter von Genotypen mit Letalfaktor kleiner und leichter sind als die ohne Letalfaktor.

Als Folge von Austauschvorgängen zwischen den Blütenformallelen und dem Letalfaktor kann sehr wahrscheinlich die Inhomogenität<sup>1</sup> innerhalb der Simplex- und Duplex-Nachkommenschaften der C<sub>3</sub>- und C<sub>4</sub>-Generationen (siehe Tab. 2 und 3) erklärt werden, die bei einer guten Übereinstimmung der Gesamtergebnisse mit den erwarteten Spaltungszahlen ganz augenfällig ist. Durch einen Austausch zwischen den Faktoren S/let und s/+ müßten nämlich Genotypen entstehen, die abweichende Spaltungsverhältnisse in ihren Nachkommenschaften geben würden, wie die Schemata 2—4 für die häufigsten Typen erkennen lassen. So können unter den Duplex-Typen gewisse Spaltungen auf der Grundlage eines Verhält-

Schema 2. Austauschtyp let S/let S/let s/+ s.

	1 let S/let S	2 let S/let s	2 let S/+ s	1 let s/+ s
1 let S/let S	—	—	2 S <sub>3</sub>	1 S <sub>2</sub>
2 let S/let s	—	—	4 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>
2 let S/+ s	—	—	4 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>
1 let s/+ s	—	—	2 S <sub>1</sub>	1 S <sub>0</sub>
			= 17 einfach:1 gefüllt	

Schema 3. Austauschtyp let S/+S/+s/+s.

	1 let S/+ S	2 let S/+ s	2 + S/+ s	1 + s/+ s
1 let S/+ S	1 S <sub>4</sub>	2 S <sub>3</sub>	2 S <sub>3</sub>	1 S <sub>2</sub>
2 let S/+ s	2 S <sub>3</sub>	4 S <sub>2</sub>	4 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>
2 + S/+ s	2 S <sub>3</sub>	4 S <sub>2</sub>	4 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>
1 + s/+ s	1 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>	2 S <sub>1</sub>	1 S <sub>0</sub>
			= 35 einfach:1 gefüllt	

<sup>1</sup> Die Homogenitätsteste wurden nach der BRANDT-SNEDECOR-Formel (FISHER 1950) durchgeführt.



nisses von 17:1 und 35:1 erklärt werden, die jetzt als starke Abweicher das Material inhomogen machen.

Ähnliches gilt für Simplex-Typen. Neben der Grundannahme einer 3:1 Spaltung sind Austausch-typen zu erwarten, die Ausnahmespaltungen von  $21:9 = 2,3:1$  erklären können. Ein zweiter Austausch-typ, der keinen Letalfaktor enthielte  $+S/+s/+s/+s$ , würde wieder ein 3:1 Verhältnis ergeben.

Schema 4. Austauschotyp  $let\ S/let\ s/+s/+s$ .

	1 let S/lets	2 let S/+s	2 let s/+s	1 +s/+s
1 let S/let s	—	2 S <sub>2</sub>	2 S <sub>1</sub>	1 S <sub>1</sub>
2 let S/+s	—	4 S <sub>2</sub>	4 S <sub>1</sub>	2 S <sub>1</sub>
2 let s/+s	—	4 S <sub>1</sub>	4 S <sub>0</sub>	2 S <sub>0</sub>
1 +s/+s	—	2 S <sub>1</sub>	2 S <sub>0</sub>	1 S <sub>0</sub>

= 21 einfach:9 gefüllt  
(= 2,33 „ :1 „ )

Die Austauschhäufigkeit zwischen S und let ist wegen der geringen Zahl der Nachkommenschaften jedoch nicht zu ermitteln, so daß es bisher nicht möglich ist, die Grenzen zwischen abweichenden und normalen Spaltungsverhältnissen zu bestimmen.

#### b) Die Beziehung zwischen Genzahl und Merkmalsausprägung

Von dem Vererbungsmodus bei diploiden Individuen ist bekannt, daß die vollständige Wirkung dominanter Allele entweder schon in einfacher Dosis in der Heterozygote oder erst in zweifacher Dosis in der Homozygote zum Ausdruck kommt. Man unterscheidet danach dominanten und intermediären Erbgang, bei welchem aber die Heterozygote nicht immer eine genaue Mittelstellung zwischen den beiden Homozygoten einzunehmen braucht.

Diese Abhängigkeit der Merkmalsausprägung von der Zahl der dominanten Gene ändert sich unter Umständen bei Tetraploidie. Es ist anzunehmen, daß die Ursache hierfür in dem wechselnden Verhältnis der dominierenden zu den rezessiven Genen liegt, wie es bei tetraploiden Heterozygoten gegenüber der diploiden Ausgangsform zu verzeichnen ist.

Vergleiche zwischen diploiden und tetraploiden Dominanzverhältnissen ermöglichen die Arbeiten von SÖMME (1930) und DE WINTON und HALDANE (1931) an *Primula sinensis* und von SANSOME (1931) an *Solanum lycopersicum*. Eine Merkmalsänderung schon bei der Anwesenheit eines dominanten Allels, also vollständige Dominanz, liegt diploid in allen beschriebenen Fällen vor, während dieses Ereignis tetraploid nur bei dem Merkmal Kurzgriffligkeit bei der Primel auftritt. Die anderen beschriebenen Eigenschaften, wie die Blütenfarbe und die Fruchtknotenfärbung, ferner bei *Solanum lycopersicum* der Habitus, die Fruchtfleischfarbe und die Beschaffenheit der Fruchthaut, treten erst im Duplex-Typ auf, bei zweifacher Anwesenheit des dominanten Allels. Im Simplex-Typ zeigt sich in diesen Fällen unvollständige Dominanz mit einer intermediären Ausprägung des Merkmals. Entsprechende Ergebnisse erhielten auch LITTLE (1945) an *Antirrhinum majus* und LAWRENCE und SCOT-MONCRIEFF (1935) an allootoploiden *Dahlia variabilis*.

Eine Steigerung der Merkmalsausprägung, und zwar des Chlorophyllgehaltes bis zur Anzahl von drei dominierenden Faktoren, stellte WRICKE (1955) bei tetraploiden *Arabidopsis thaliana* mit Hilfe von kolo-

rimetrischen Messungen fest. Da er einen Abfall des Chlorophyllgehaltes im Quadruplex-Typ nachweisen konnte, charakterisierte er diesen Fall als Superdominanz. Zunehmenden Chlorophyllgehalt von Nullplex bis Triplex, aber gleichen Farbwert bei dreifacher und vierfacher Anwesenheit des dominanten Faktors, geben BRIX und QUADT (1953) für autotetraploide *Dactylis glomerata chlorina* auf Grund visueller Bonitierung an. Kolorimetrisch ließen sich diese Unterschiede infolge zu großer Variabilität der Einzelmessungen nicht nachweisen (BRIX 1955).

Die Beobachtungen an tetraploiden *Matthiola* ergeben bei dem Faktor für einfache Blüte vollständige Dominanz erst im Duplex-Typ, während im Simplex-Typ diese durch die gegensätzliche Tendenz der drei rezessiven Allele nicht zur Geltung kommen kann.

Auf rein quantitative Zusammenhänge zwischen der Dosis des dominanten Allels und seiner Wirkung könnte man auf Grund der Untersuchung der verschiedenen Intensitätsstufen des Chlorophyllfaktors in den tetraploiden Genotypen C<sub>0</sub> bis C<sub>3</sub> schließen, denn mit steigender Zahl der dominanten Allele erhält man eine Zunahme der Farbintensität. Daß es sich hier aber nicht um additive Genwirkung handelt, die nur durch eine lineare Funktion darzustellen ist, beweist der Verlauf der Kurve, die einer Funktion dritten Grades folgt. Auf Grund der Ergebnisse läßt sich über die Gendosiswirkung des Chlorophyllfaktors sagen, daß mit zunehmender Zahl der Gene eine abnehmende Wirkung des Einzelgens zu verzeichnen ist.

Die Annahme einer ausschließlichen Abhängigkeit der Wirkungsintensität von der Dosis des dominierenden Allels läßt sich jedoch nicht mehr vertreten, wenn man die tetraploiden Farbwerte mit den diploiden vergleicht. Es ergibt sich dabei keine Übereinstimmung der Dosiswirkung, sondern als ausschlaggebend für gleiche Merkmalsausprägung erweist sich das Verhältnis der dominanten zu den rezessiven Allelen. Der Farbwert der tetraploiden Duplex-Typen mit zwei dominanten und zwei rezessiven Allelen entspricht etwa dem der diploiden Heterozygote, während der tetraploide Simplex-Typ, der ebensoviel dominierende Faktoren enthält wie die diploide Heterozygote, zwischen der letzteren und den beiden gleichwertigen homozygot rezessiven Typen steht. Untersuchungen von SEYFFERT (1957) über die Pigmentkonzentration in den Blüten verschiedener Genotypen diploider und tetraploider *Antirrhinum majus* zeigen die gleichen Verhältnisse, so daß es nahe liegt, die Merkmalsausprägung als Resultat einer Wechselwirkung zwischen den dominierenden und entgegengesetzt wirkenden rezessiven Allelen anzusehen, vorausgesetzt allerdings, daß nicht ein anderes, nicht alles Gen mit dosisabhängiger Wirkung der C-Wirkung in tetraploiden Typen eine gegen diploid verstärkte Hemmung entgegengesetzt, eine Möglichkeit, für die jedoch bisher keine Beobachtungen sprechen.

#### c) Die Austauschverhältnisse bei Autotetraploiden

Über vergleichende Austauschberechnungen bei polyploiden und diploiden Pflanzen liegen in der Literatur wenig Angaben vor.

Ein in bezug auf das diploide Ausgangsmaterial sehr ähnliches Austauschverhalten wurde für experimentell hergestellte autotetraploide *Primula sinensis*

und auch für *Solanum lycopersicum* festgestellt. DE WINTON und HALDANE (1931) untersuchten bei der Primel drei Koppelungsgruppen. Der bei den diploiden Typen festgestellte unterschiedliche Austausch im weiblichen und männlichen Geschlecht war bei den tetraploiden Formen zwar nicht festzustellen, jedoch lagen die gefundenen Austauschzahlen zwischen den beiden verschiedenen diploiden Werten. Bei tetraploiden *Solanum lycopersicum* kamen SANSOME (1933) und MATHER (1936) ebenfalls zu Austauschwerten, die auf der Höhe der diploiden Ergebnisse liegen.

Die Feststellung von ungleich hohen Austauschwerten im Vergleich von diploiden und polyploiden Individuen wurde bei Untersuchungen an triploiden *Drosophila melanogaster* gemacht. BRIDGES und ANDERSON (1925) beobachteten den Austausch zwischen mehreren Genen auf den X-Chromosomen und stellten beachtliche regionale Unterschiede fest. REDFIELD bekam (1930 und 1932) bei dem gleichen Objekt ähnliche Variabilität auf dem III. und II. Chromosom. Eine Korrelation dieser Erscheinung mit der Entfernung vom Centromer liegt nicht vor, wie REDFIELD auf Grund von Vergleichen ihrer Ergebnisse mit denen von BRIDGES und ANDERSON feststellte. Es war ihr jedoch möglich, eine andere Beziehung der Variationen auf allen drei Chromosomen aufzustellen. Der triploide Austausch hat nämlich in den Sektionen, die cytologisch länger sind als die Chromosomenkarte anzeigt, eine Tendenz zur Zunahme der Austauschhäufigkeit gegenüber diploid, während eine Tendenz zur Abnahme gegenüber diploid in den Regionen vorhanden ist, die cytologisch kürzer sind.

Die berechneten Austauschwerte zwischen dem Blütenformgen S bzw. s und dem Blattfarbgen C bzw. c bei *Matthiola* zeigen bei den tetraploiden Individuen ebenfalls eine Erhöhung gegenüber den diploiden, und zwar um mehr als das 5fache.

### Zusammenfassung

1. Tetraploide *Matthiola* wurden durch Colchicin-Behandlung von Pflanzen aus diploiden immerspaltenden Linien erhalten und ihre Aufspaltung geprüft. Durch Verwendung einer allgefüllten Linie ist es möglich gewesen, das Verhältnis einfach:gefüllt bei einem großen Teil des Materials auf Grund der Keimblattfarbe dunkel zu hell unter Berücksichtigung der durch den Austausch bedingten Abweichungen aufzustellen.

2. Es zeigte sich, daß Pollen, der neben dem Letalfaktor noch ein Normalallel trägt, funktionstüchtig ist. Subvitale Wirkung des Letalfaktors äußert sich bei heteroallelen Gonen unter der Einwirkung eines bestimmten, partielle Sterilität hervorrufenden genetischen Milieus durch verminderte Konkurrenzfähigkeit. Die sich durch das verschiedene Verhalten des Letalfaktors ergebenden Spaltungsverhältnisse können für Duplex als 29:1 und für Simplex mit 2,4:1 charakterisiert werden. Unter den verschiedenen Heterozygoten ist nur bei dem Triplex-Typ mit drei Letalfaktoren eine verminderte Vitalität festzustellen.

3. Die Wirkung des Füllungsfaktors kann sich gegenüber dem dominierenden Allel für einfache Blüte im Simplex-Typ mit schwankender Expressivität manifestieren und äußert sich in einer verschiedenen starken Reduzierung der generativen Blütenorgane. Eine geringere Samenproduktion von Simplex gegen-

über Duplex wird auf diese Sterilitätserscheinungen zurückgeführt.

4. Das Verhalten des Chlorophyllfaktors ist durch kolorimetrische Messungen erfaßt worden, auf Grund derer für die tetraploiden Genotypen von C<sub>0</sub> bis C<sub>3</sub> eine Gendosiseffektkurve aufgestellt werden konnte. Die Werte der diploiden homozygot rezessiven und der heterozygoten Klasse entsprechen dem tetraploiden Nulliplex- und Duplex-Typ.

5. Die Häufigkeit des Austausches zwischen SC und sc ist unter tetraploiden Verhältnissen größer als unter diploiden.

6. Die Abhängigkeit der Merkmalsausprägung von der Anzahl wird diskutiert und auf ein Zusammenwirken rezessiver und dominanter Allele geschlossen.

Herrn Professor KAPPERT danke ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas und für viele anregende Diskussionen. Mein Dank gilt außerdem Herrn ROBERT LIPP, der mir bei den cytologischen Untersuchungen geholfen hat.

### Literatur

- BRIDGES, C. B. and E. G. ANDERSON: Crossing-over in the chromosomes of triploid females of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 10, 418—441 (1925). — 2. BRIX, K.: Quantitative Untersuchungen an chlorophylldefekten und normalen diploiden und tetraploiden Pflanzen. *Züchter* 25, 246—252 (1955). — 3. BRIX, K. and F. QUADT: Experimentell genetische Untersuchungen über die Natur einer natürlichen Polyploidie. *Z. Pflanzenzüchtung* 32, 407—420 (1953). — 4. DALBRO, K.: Colchicin-induced chromosomedoubling in horticultural plants. *Den Kongl. Vet.-og Landbokøjskole Årsskrift* 1950, 204—230. — 5. DE WINTON, D. and J. B. S. HALDANE: Linkage in the tetraploid *Primula sinensis*. *J. Genetics* 24, 121—144 (1931). — 6. FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. II. Auflage. London 1950. — 7. FISHER, Sir R. A. and F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 4. Auflage. London 1953. — 8. FROST, H. B.: The inheritance of doubleness in *Matthiola* and *Petunia*. I. The hypothesis. *Amer. Nat.* 49, 621—636 (1915). — 9. FROST, H. B.: Chromosome-mutant types in stocks. I. Characters due to extra chromosomes. *J. Heredity* 18, 475—486 (1927). — 10. FROST, H. B.: Chromosome-mutant types in stocks. II. Putting a tramp chromosome to work. *J. Heredity* 19, 105—111 (1928). — 11. FROST, H. B.: Trisomic inheritance of doubleness, complicated by lethals, in *Matthiola incana*. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.* 17, 499—509 (1931). — 12. GOLDSCHMIDT, R.: Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkojensippen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung. *Z. Vererbungslehre* 10, 74—98 (1913). — 13. HALDANE, J. B. S.: Theoretical genetics of autopolyploids. *J. Genetics* 22, 359—372 (1930). — 14. JOHNSON, B. L.: Effect of crossover and other genetic phenomena on deterioration in percentage of doubles in eversporting lines of *Matthiola incana* (L.). *R. Br. Proc. of the Amer. Society for Horticult. Science* 64, 503—518 (1954). — 15. KAPPERT, H.: Die Genetik der immerspaltenden Levkojen. *Z. Vererbungslehre* 73, 233—281 (1937). — 16. KAPPERT, H.: Die Vererbungslehre in der gärtnerischen Pflanzenzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Blumenzüchtung. *Forschungsdienst* 10, 533—545 (1940). — 17. KAPPERT, H.: Untersuchungen über den Mechanismus des Immerspaltens bei der Kulturlevkoje (*Matthiola incana*). *Züchter* 21, 205—211 (1951). — 18. KAPPERT, H.: Die vererbungslehre Grundlagen der Züchtung. 2. Auflage. Berlin 1953. — 19. KAPPERT, H.: Einige für Evolutionsfragen interessante Mutationen bei *Matthiola*. *Ber. der Dtsch. Bot. Gesellsch.* 68, 413—422 (1955). — 20. LAWRENCE, W. J. C. and R. SCOTT-MONCRIEFF: The genetics and chemistry of flower colour in *Dahlia*: A new theory of specific pigmentation. *J. Genetics* 30, 155—226 (1935). — 21. LITTLE, T. M.: Gene segregation

in autotetraploids. Bot. Rev. 11, 60—85 (1945). — 22. MATHER, K.: Reductional and equational separation of the chromosomes in bivalents and multivalents. J. Genetics 30, 53—78 (1935). — 23. MATHER, K.: Segregation and linkage in autotetraploids. J. Genetics 32, 287—314 (1936). — 24. REDFIELD, H.: Crossing over in the third chromosomes of triploids of *Drosophila melanogaster*. Genetics 15, 205—252 (1930). — 25. REDFIELD, H.: A comparison of triploid and diploid crossing over for chromosome III of *Drosophila melanogaster*. Genetics 17, 137—152 (1932). — 26. SANSOME, F. W.: Chromatid segregation in *Solanum lycopersicum*. J. Ge-

netics 27, 105—132 (1933). — 27. SEYFFERT, W.: Untersuchungen über inter-allele Wechselwirkungen I. i Unvollständige Dominanz des El-Faktors von *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungslehre 88, 56—77 (1957). — 28. SÖMME, A. S.: Genetics and cytology of the tetraploid form of *Primula sinensis*. J. Genetics 23, 447—505 (1930). — 29. WRICKE, G.: Ein Fall von Superdominanz bei einer experimentell hergestellten Autotetraploiden von *Arabidopsis thaliana*. Z. Vererbungslehre 87, 47—64 (1955). — 30. YULE, G. U. and M. G. KENDALL: An introduction to the theory of statistics. 14. Auflage. London 1953.

(Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften in Gatersleben)

## Versuch einer morphologisch-systematischen Gliederung der Art *Beta vulgaris* L.

Von JOHANNES HELM

Mit 4 Textabbildungen

Bei dem Versuch, die Formenmannigfaltigkeit der Art *Beta vulgaris* L. zu erfassen und morphologisch-systematisch zu gliedern, traten wiederholt Unklarheiten und Widersprüche in der Benennung intraspezifischer Sippen seitens früherer Autoren zutage, die auf mangelhafter, irrtümlicher oder fehlender Bezugnahme älterer Angaben beruhten und eine Änderung der Namen der jeweiligen Rangstufen bedingen. E. O. VON LIPPMANN machte in seiner „Geschichte der Rübe (Beta) als Kulturpflanze“ (1925, 144 Anm. 4) bzgl. eines der grundlegenden systematischen Werke über die Gattung *Beta*, die Chenopodiaceen-Monographie von MOQUIN-TANDON (1840), folgende, die Situation treffend charakterisierende Bemerkung: „Gerade dieses Werk, dessen Einfluß Jahrzehnte hindurch vorhielt, ist ein Muster völlig unkritischer und daher unfruchtbarer Systematik.“ Diese Sachlage wird weiterhin dadurch kompliziert, daß eine konsequente Durchführung der „Typenmethode“ in einigen Fällen eine neuerliche Namensänderung erforderlich macht.

Es erschien daher angebracht, den bisherigen Gliederungen der Art in möglichst lückenloser Folge nachzugehen, die Nomenklatur kritisch zu überprüfen und mit den heute geltenden, international anerkannten Nomenklaturregeln abzustimmen. Nur auf diese Weise ist es möglich, einmal zu gültigen Namen zu gelangen. Was die einzelnen hier aufgestellten systematischen Einheiten anbelangt, die auf einer gestaffelten Bewertung morphologischer Eigenschaften beruhen, so wurde eine Gliederung bis hinab zu den jeweils zuzuordnenden Sorten als notwendig erachtet. Spiegelt sich doch gerade in der Vielfalt der Sorten — entstanden unter der lenkenden,  $\pm$  auch beschränkenden Hand des Züchters — die gesamte Variationsbreite der Art zu einem großen Teile und in einer relativ leicht zugänglichen Form wider. Für einige noch  $\pm$  strittige Sippen erwies es sich als nützlich, auch die vorlinnéische Literatur — vornehmlich die Kräuterbücher und Indices des 16. und 17. Jh. — heranzuziehen, um die Geschichte der Kultur dieser Sippen klarzulegen und Hinweise für ihre Nomenklatur zu erlangen. Durch ausdrückliche Angabe der Gründe, die zur Änderung bisher geläufiger Benennungen bei einzelnen Sippen von *Beta vulgaris* zwangen, ist versucht worden, das Unpopuläre eines derartigen Vorgehens verständlich zu machen.

*Beta vulgaris* L., Spec. pl. (1753) 222. — *B. maritima* et *B. vulgaris* L., Spec. pl. ed. 2 (1762) 322; *B. maritima*, *B. cicla* et *B. vulgaris* L., Syst. nat. ed. XII, II (1767) 195/96.

Ein-, zweijährige oder ausdauernde, im Habitus sehr veränderliche, oft  $\pm$  rot bis purpurn überlaufene, kahle Pflanzen mit spindelförmiger, kaum verdickter (stengelstarker), zäher und völlig in der Erde wachsender Wurzel oder kegel-, kugel- oder tonnenförmiger, stark fleischig verdickter,  $\pm$  aus der Erde hervorragender Rübe. Stengel 60—120 cm hoch, in Ein- oder Mehrzahl,  $\pm$  niederliegend und schwach rillig-kantig oder starr aufrecht und  $\pm$  stark rillig-kantig gefurcht sowie ästig verzweigt. Grundblätter anfangs rosettenartig angeordnet, lang gestielt, mit länglich-eiförmiger, glatter, mitunter  $\pm$  krauser Spreite und ganzem, meist etwas welligem Rande. Stengelblätter eiförmig-deltoidisch bis länglich-lanzettlich, am Grunde lang keilförmig-stielartig verschmälert, zugespitzt bis stachelspitzig,  $\pm$  wellig, weißhäutig umrandet. Blüten zwittrig, fast sitzend, mit 2 kleinen, krautartigen, zuweilen fehlenden Vorblättern, einzeln oder zu 2—4(—8) zu Blütenknäueln verwachsen in der Achsel von großen, elliptisch-eiförmigen oder kleinen, linealen Tragblättern in ährigen oder rispigen Blütenständen.

Blütenhülle 5-teilig, mit bleichgrünen, freien, dreieckigen, löffel- bis spatelförmigen oder linealen, meist ganzrandigen,  $\pm$  gekielten Zipfeln, z. T. am Grunde knorpelig verhärtend und dreieckig verbreitert, mit herablaufendem Kiel, zur Fruchtzeit zusammenneigend und die Samen als Scheinfrucht einschließend. Unterer Teil der Blütenhülle verwachsen und verholzend. Staubblätter 5, am Grunde zu einem drüsigen Ringwall vereinigt. Fruchtknoten eingesenkt, halbunterständig, mit 2—3(—5) Narben, einsamig. Samen kugelig bis nierenförmig, entsprechend den Blüten zu Knäueln vereinigt („Polygermsaat“). Oberfläche der Samenschalen mit feinem, eingegrabenem Liniengeflecht (Puzzlegeflecht).

Verbreitung: Das Wildareal erstreckt sich entlang den Randzonen des Mittelmeergebietes von Südrußland, Syrien und Mesopotamien bis zu den Kanarischen Inseln und Madeira sowie entlang den vom Golfstrom umspülten atlantischen Küsten Europas. Das mediterranvorderasiatische Gebiet gilt als Hauptareal, während das atlantische ein Teilareal darstellt. Ver-