

quences. 20th Biol. Symp., Cold Spring Harbor, 111—126 (1955c). — 18. HASKELL, G.: Heterosis in seedling plants. Proc. Roy. Soc. B, 144, 22 (1955d). — 19. HASKELL, G.: Stamen numbers in cultivated fruits. 46th Ann. Rept., John Innes Hort. Inst., pp. 10—11 (1956). — 20. HASKELL, G.: Breeding behaviour of sub-sexual *Rubus* species. Heredity 11, 427 (1957). — 21. HASKELL, G.: Selection, correlated responses and speciation in subsexual *Rubus*. Genetica 30, 240—260 (1959). — 22. HASKELL, G.: The raspberry wild in Britain. Watsonia 4, 238—255 (1960a). — 23. HASKELL, G.: Biometrical characters and selection in cultivated raspberry. Euphytica 9, 17—34 (1960b). — 24. HASKELL, G.: Role of the male parent in crosses involving apomictic *Rubus* species. Heredity 14, 101—113 (1960c). — 25. HASKELL, G.: Phenoploidy and the distribution of European and British blackberries (*Rubus fruticosus*

agg.) Heredity 14, 221 (1960d). — 26. HASKELL, G.: Genetics and the distribution of British *Rubi* Genetica 32, 118—132 (1961). — 27. HASKELL, G., and P. Dow: The stamen patterns of cultivated plums. Ann. Bot. 199, 467—484 (1955). — 28. HASKELL, G., and H. WILLIAMS: Biometrical variation in flowers of a polyploid series of strawberries. J. Genet. 52, 620—630 (1954). — 29. HRUBY, K.: The cytology of tetraploid cherries. Stud. Bot. Cecho 11, 87—97 (1950). — 30. LIDFORSS, B.: Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Z.i.A.V. 12, 1—13 (1914). — 31. MARKHAM, E.: Raspberries and Kindred Fruits. London 1936. — 32. WATSON, W. C. R.: Handbook of the Rubi of Great Britain. Cambridge 1958. — 33. WIGAN, L. G., and K. MATHER: Correlated response to the selection of polygenic characters. Ann. Eugen. 11, 354—364 (1942).

Institut für Pflanzenzüchtung Kleinwanzleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Über Vorkommen und Bedeutung verschiedener Genomstufen bei *Beta vulgaris* L.

Von HANS EBERHARD FISCHER

Mit 7 Abbildungen

Einleitung

Beta vulgaris L. besitzt $2x = 18$ Chromosomen. Diese Chromosomenzahl ist für die meisten Arten der Gattung *Beta* typisch. Nur wenige Arten weisen mehr Genome auf. Die höchste Chromosomenzahl hat *Beta trigyna* erreicht; sie besitzt $6x = 54$ Chromosomen.

Die Entdeckung der polyploidisierenden Wirkung des Colchicins ermöglicht es, auch von diploiden bzw. niedrigchromosomigen Pflanzenarten polyploide bzw. höherchromosomige Formen zu erzeugen. Bei *Beta vulgaris* wurde diese Möglichkeit frühzeitig genutzt; bereits 1938 erschien eine Arbeit über die Gewinnung tetraploider Zuckerrüben (SCHWANITZ 1938). Die künstlich hergestellten polyploiden Zuckerrübenstämme haben inzwischen ihre Brauchbarkeit und Leistungsfähigkeit unter Beweis gestellt.

Dabei hat sich gezeigt, daß nicht nur die tetraploiden, sondern auch die triploiden *Beta*-Rüben, Kreuzungsprodukte zwischen di- und tetraploiden Pflanzen, sehr leistungsfähig sind, ja die Leistungsfähigkeit der di- und tetraploiden Pflanzen häufig sogar erheblich übertreffen.

Daneben finden sich gelegentlich auch *Beta*-Rüben anderer Ploidiestufen, die entweder spontan auftreten oder experimentell erzeugt werden. Sie besitzen im Vergleich zu den Pflanzen der di-, tri- und tetraploiden Stufe keinen praktischen Wert. Dennoch ist es theoretisch möglich, daß auch sie Bedeutung erlangen können. Dies gilt besonders von haploiden Individuen. Zwar sind sie für den Züchter nicht als solche, jedoch in dem künstlich hervorgerufenen diploiden Zustand interessant und wertvoll; stellen sie doch völlig homozygote Pflanzen dar, die das Ausgangsmaterial für „reine Linien“ sind.

Die haploide Stufe

Haploide Individuen konnten bereits bei zahlreichen Pflanzenarten gefunden werden. *Beta*-Rüben mit neun Chromosomen wurden in der Literatur bisher sieben genannt. LEVAN (1945), ZIMMER-

MANN (1953) und FISCHER (1956) fanden je eine, BUTTERFASS (1959) erwähnt vier. An unserem Institut sind in den letzten Jahren sechs weitere Haploide gefunden worden, so daß sich die Anzahl der nunmehr bekannten haploiden *Beta*-Rüben auf dreizehn erhöht¹. Da neun Chromosomen die Basiszahl der Gattung *Beta* ist, spricht man auch von monohaploiden oder monoploiden Pflanzen.

Die Verwendung von homozygoten Pflanzentstämmen, die aus Haploiden gewonnen werden, hat in der Züchtung nur dann einen Sinn, wenn haploide Pflanzen in größerer Anzahl bereitgestellt werden können; denn sicherlich wird sich nur ein Bruchteil dieser Pflanzen für praktische Zwecke eignen. So ist es z. B. notwendig, daß die aus ihnen gewonnenen diploiden Pflanzen nicht selbststeril sind, daß sie eine gute Vitalität besitzen und daß ihr Leistungsabfall, mit dem bei homozygoten Fremdbefruchtern zu rechnen ist, in erträglichen Grenzen bleibt. Sind diese Bedingungen erfüllt, so sind theoretisch die wichtigsten Voraussetzungen für eine Heterosiszüchtung gegeben. Dieser Weg zur Homozygotie ist offenbar eleganter als eine wiederholte Selbstung, die erheblichen technischen Aufwand und mehrere Jahre Zeit erfordern würde, eleganter zumindest dann, wenn eine Quelle gefunden werden könnte, die genügend Haploide liefert.

Gegen die Verwendung von völlig homozygotem Pflanzenmaterial in der Züchtung lassen sich Einwände vorbringen, wie den, daß sich bei der *Beta*-Rübe völlige Homozygotie sicherlich nachteilig auswirke, während eine leichte, noch nicht zur völligen Homozygotie führende Inzucht, wie sie in dem üblichen Züchtungsgang gehandhabt wird, für die Heterosiszüchtung durchaus vorteilhaft sei. Dieser Einwand ist nicht ganz unberechtigt; bekanntlich treten im allgemeinen mehr oder weniger deutliche Inzuchtdepressionen auf, sobald man durch mehrmaliges Selbsten einen bestimmten Grad der Homozygotie erreicht hat. BECKER (1960) weist ausdrücklich auf den großen Wert der Heterozygotie hin und macht in diesem Zusammenhang auf die Verarmung an Allelen aufmerksam, mit der die Homozygotie erkauft wird. Theoretisch wäre jedoch denkbar, daß bisweilen

¹ KRUSE (1961) fand weitere Haploide (siehe Nachtrag S. 47).

auch homozygote Pflanzen zu finden sind, die keine stärkeren Ertragsdepressionen zeigen. Schon aus diesem Grunde ist es notwendig, ein größeres Ausgangsmaterial für die Auslese zur Verfügung zu haben. Wie immer wird auch hier das Experiment über den Wert der Methode entscheiden.

Die Bedeutung der haploiden Pflanzen nicht nur für die Grundlagenforschung, sondern auch für die Pflanzenzüchtung hat man in den vergangenen Jahren wiederholt unterstrichen (KOSTOFF 1941), und auch in der Gegenwart wird immer wieder auf die Haploiden hingewiesen (MELCHERS 1960). Diese Veröffentlichungen stellen unter Beweis, daß die Haploiden nicht nur für die Heterosis-Züchtung Wert besitzen können; homozygote Rübenstämme lassen sich z. B. auch zur Testung von physiologischen Rassen der pathogenen Pilze und Viren (Gelb- und Mosaikvirus) heranziehen. Die Bedeutung des homozygoten Materials für phytopathologische Zwecke ist nicht zu unterschätzen, hat sich doch gezeigt, daß die in zahlreiche physiologische Rassen aufgespaltenen Pilze und Viren meist nur auseinanderzuhalten sind, wenn sie mit Hilfe von genetisch einheitlichem Material untersucht werden; denn verschiedene Genotypen der Rübe reagieren unterschiedlich auf die Krankheitserreger. Damit läge der Nutzen der homozygoten Stämme auch dann auf der Hand, wenn sich im übrigen herausstellen würde, daß bei der Züchtung von *Beta*-Rüben die Homozygotie keine Vorteile bringt. Reine Linien dürften weiterhin für Arbeiten von Nutzen sein, die zur Klärung der Wirkung und Wechselwirkung von genetisch bedingten Leistungsfaktoren durchgeführt werden (RYSER, STOUT, ULRICH u. OWEN 1959; OWEN, STOUT, MURPHY, SMITH u. RYSER 1960).

Zur Gewinnung von haploiden Rübenpflanzen wurden an unserem Institut zwei Methoden ausprobiert:

1. *Zwillingsmethode*: Angekeimtes Rübensaatgut wurde nach Zwillingen durchsucht (FISCHER 1956).

2. *Reizfruchtung mit bestrahltem Rote-Bete-Pollen*: Pollensterile Zuckerrübenpflanzen wurden mit Rote-Bete-Pollen bestäubt, welcher zuvor mit hohen Röntgendosen bestrahlt worden war (12 kr). Infolge der hohen Dosis mußten die Spermakerne des Pollens als hochgradig geschädigt und als nicht mehr befruchtungsfähig gelten. Die sich zum Teil noch bildenden Pollenschläuche sollten zur parthenogenetischen Entwicklung anreizen.

Die Zwillingsmethode wurde mehrere Jahre hintereinander durchgeführt. Es konnte jedoch unter 345 zytologisch untersuchten Zwillingspflanzen nur eine einzige Haploide entdeckt werden (Abb. 1). Die weitaus größte Anzahl der Zwillingspflanzen erwies sich als diploid, es waren aber auch vier Triploide darunter (siehe unten). Außerdem gelang es bei einer Zwillingsauslese aus polyploiden Rübenstämmen, neben den zu erwartenden tetraploiden Individuen auch diploide und eine pentaploide Pflanze zu finden (FISCHER 1956). In den Abbildungen 2 und 7 werden die Chromosomen der haploiden und der pentaploiden Zwillingspflanze gezeigt. Die diploiden Zwillingspflanzen aus tetraploiden Stämmen — es wurden insgesamt nur vier Zwillingspaare des Tetra-Stammes untersucht, von denen drei Paare je einen diploiden und einen tetraploiden Partner aufzuweisen hatten — müssen, von der

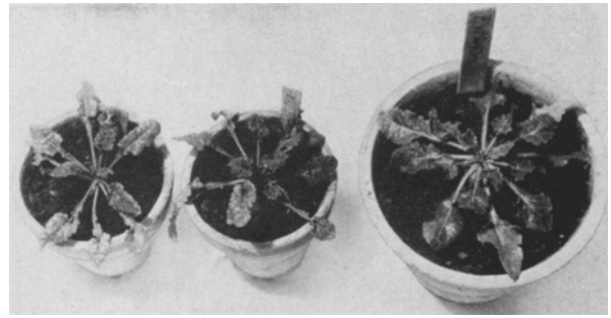


Abb. 1. Das haploide-diploide Zwillingspaar. In den kleinen Töpfen links befinden sich die zwei Klonteile der haploiden Pflanze. Rechts der diploide Zwillingspartner.

tetraploiden Mutterpflanze aus gesehen, als „haploid“ (dihaploid; $2x = 1n$) gelten.

Es taucht hier die Frage auf, warum unter den diploiden Stämmen nur so außerordentlich selten im engeren Sinne Haploide (Monohaploide) zu finden sind. Wir haben unter anderem angenommen, daß haploide Embryonen sich nicht als stabil erweisen und selbständig zu diploiden aufregulieren. Dies würde bedeuten, daß unter den diploiden Zwillingspflanzen Homozygote sein müßten. Ausreichendes Beweismaterial für diese Interpretation liegt noch nicht vor. Es wäre jedoch auch denkbar, daß sich diploide Eizellen leichter parthenogenetisch entwickeln als haploide. Schließlich muß man damit rechnen, daß diploide parthenogenetisch entstandene Embryonen vitaler sind als haploide, so daß sich bei ersteren die Voraussetzungen zur Entstehung gut lebensfähiger Pflanzen als besser erweisen. Diese Möglichkeit hat besonders viel für sich, wenn man berücksichtigt, daß das diploide Stadium im Vergleich mit dem haploiden das stabilere sein dürfte und daß wir in diesen parthenogenetisch entstandenen diploiden Pflanzen heterozygote Typen vor uns haben, während sekundär zum diploiden Stadium aufregulierte haploide Embryonen homozygot sind.

Wir haben zahlreiche diploide Zwillingspflanzen geselbstet und die Nachkommenschaften auf genetische Einheitlichkeit hin bonitiert; denn sollte eine selbständige Aufregulierung vorkommen, so müßte das an der völligen Einheitlichkeit der Nachkommenschaften zu erkennen sein. Tatsächlich fanden wir Nachkommenschaften, deren Pflanzen untereinander auffallend einheitlich waren. Dennoch ist das kein sicherer Beweis, daß die Mutterpflanze homozygot war, hat sich doch gezeigt, daß auch die durch Selbstung entstandenen Nachkommenschaften normaler, als heterozygot anzusprechender diploider Pflanzen morphologisch recht einheitlich ausfallen können. Zudem ist meist nicht festzustellen, ob zutage tretende Unterschiede auf die Variabilität des gleichen Genotyps infolge Milieudifferenzen zurückzuführen sind oder ob eine genetische Variabilität vorliegt, wobei man wiederum nicht weiß, ob infolge technischer Mängel einzelne Fremdbestäubungen stattgefunden haben. Derartige Zweifel lassen sich nurausschließen, wenn man sehr heterozygoten Material verwendet, das man sich durch gegenseitige Kreuzung von Roten Rüben, Mangold, Futter- und Zuckerrüben herstellen kann. Die durch Selbst-



Abb. 2. Die neun Chromosomen der haploiden Zwillingspflanze.



Abb. 3. Pflanzen verschiedener Genomstufen aus ein und derselben Nachkommenschaftspopulation. Die Mutterpflanze war mit Acenaphthen behandelt worden. Von rechts nach links: haploide, diploide, triploide und tetraploide Pflanze.

stung entstandenen Nachkommen eines homozygoten diploiden Vierfachbastards, der sich evtl. unter den Zwillingspflanzen aus der Nachkommenschaft dieser Kreuzungen befindet, müßten durch ihre Einheitlichkeit sofort auffallen.

Wir haben mit unseren Zwillingslinien Heterosiskreuzungen durchgeführt. Die Ergebnisse sind in einigen Fällen recht beachtlich. Die Frage, ob es sich bei diesen Zwillingslinien um völlig homozygoten Material handelt, läßt sich aus den oben genannten Gründen nicht beantworten. Homozygot könnten sie nur dann sein, wenn deren Stammpflanzen selbständig von dem haploiden in den diploiden Zustand aufregulierte Zwillingspflanzen gewesen wären. Dies trifft zweifellos nicht immer zu. Immerhin liegt hier ein beachtlicher Heterosiseffekt vor, dem zumindest eine Inzucht vorausgegangen war; denn die Zwillingspflanzen mußten ja zunächst durch Selbstung vermehrt werden (siehe auch MURPHY, RYSER, SMITH u. OWEN 1950; FILUTOWICZ 1957).

Die Reizfruchtungsart in der oben beschriebenen Weise wurde 1958 und 1959 angewendet, nachdem 1957 Vorversuche über die für diese Versuche richtige Bestrahlungsdosis durchgeführt worden waren. 1958 wurden insgesamt 20 Triebe gebeutelt, davon 16 mit bestrahltem und 4 mit normalem Rote-Bete-Pollen bestäubt. 15 Triebe der erstgenannten hatten Samenansatz. Es gingen jedoch nur insgesamt 24 Pflanzen auf, von denen 9 ein intensiv karminrot gefärbtes Hypokotyl besaßen. Dies zeigt, daß trotz der hohen Bestrahlungsdosis noch vereinzelt Rote-Bete-Pollenkörner die Befruchtung ausführen. Die übrigen 15 Pflanzen müssen parthenogenetisch entstanden sein, falls nicht durch technische Fehler unerwünschte Fremdbestäubungen aufgetreten sind oder die Pflanzen, trotz der plasmatisch bedingten Pollensterilität, unerwarteterweise einige normale Pollenkörner ausgebildet hatten. Die zytologische Untersuchung der Pflanzen ergab 13 diploide. Lediglich zwei Pflanzen zeigten abweichende Chromosomenzahlen: eine war

tri-, die andere tetraploid — Ergebnisse, die schwierig zu erklären sind. Vielleicht spielen hier unreduzierte Gameten eine Rolle (siehe unten). Haploide wurden überhaupt nicht gefunden. Die vier Kontrollen erbrachten insgesamt 95 Pflanzen, die die intensive Farbe der Vaterpflanzen zeigten, lediglich bei einer Kontrollpflanze traten neben 17 intensiv roten noch fünf andere diploide Pflanzen auf.

Im Jahre 1959 wurden die Versuche in größerem Rahmen wiederholt. Von 146 gebeutelten Trieben wurden 75 mit bestrahltem, 35 mit unbestrahltem Pollen, 36 überhaupt nicht bestäubt. Wohl auf Grund der außerordentlichen Hitze und Trockenheit des Sommers 1959 war der Samenansatz äußerst gering. Die wenigen Nachkommen brachten keine besonderen Ergebnisse.

Gehen wir nun auf die Entstehungsweise der übrigen Haploiden ein. Eine fand sich in der Nachkommenschaft einer mit Acenaphthen polyplodisierten Pflanze. Die übrige Nachkommenschaft setzte sich aus di-, tri- und tetraploiden Individuen zusammen. Die Haploide war an der relativ hohen Blattzahl sowie an ihrem zarten Habitus leicht herauszufinden. Eine weitere haploide Pflanze konnten wir in einer anderen Population auffinden. Die von LEVAN (1945) beschriebene Haploide stammt aus der Nachkommenschaft einer mit Colchicin behandelten Pflanze, ist also ähnlichen Ursprungs wie die von uns eben genannte Haploide. ZIMMERMANN (1953) fand seine Haploide unter Zwillingen. BUTTERFASS (1959) erwähnt vier haploide Pflanzen, von denen drei spontan entstanden waren. Über die vierte Pflanze, die der Autor selbst nicht fand, werden keine diesbezüglichen Angaben gemacht. Drei dieser Pflanzen stammten, wie alle bisher beschriebenen, aus Zuckerrübenmaterial, die restliche war eine Futterrübenpflanze.

Die übrigen vier haploiden Pflanzen fanden wir in pollensterilen Populationen. Nach unseren bisherigen noch nicht sehr umfangreichen Beobachtungen treten haploide Pflanzen unter den Pollensterilen in der Größenordnung von etwa 0,1% auf. Damit steht uns eine Quelle zur Verfügung, aus der relativ einfach Haploide geschöpft werden können. Haploide zeichnen sich allgemein durch ihre zarte Beschaffenheit aus; die Blätter sind verhältnismäßig schmal, die Blüten auffallend klein (s. LEVAN Abb. 2). Auf Abb. 3 sind je eine ha-, di-, tri- und tetraploide Pflanze aus der oben erwähnten Nachkommenschaft einer mit Acenaphthen behandelten Zuckerrübenpflanze zu sehen. In dieser Population trat die allgemein zu beobachtende morphologische Veränderung bei zunehmender Ploidiestufe deutlich zutage; die Blätter wurden zunehmend breiter und die Pflanze gedrungen, je mehr die Pflanze Genome aufzuweisen hatte.

LEVAN hat die Morphologie und Zytologie seiner haploiden Pflanze eingehender beschrieben: Die Pollengröße entsprach annähernd der der diploiden Pflanzen, der größte Teil der Pollenkörner war, zumindest auf frühen Stadien, fertil. Samenansatz konnte aber nicht erzielt werden. Aufregulierungen des haploiden Chromosomensatzes auf den diploiden erfolgten in den Wurzeln der etwas älteren Pflanze häufig. Den selbständigen Übergang zum normalen diploiden Zustand konnten auch wir an unserer haploiden Zwillingspflanze bestätigen. In den Antheren fanden sich im Gegensatz zu der von LEVAN beschriebenen lediglich Schrumpfpollen in der Art, wie sie z. B. bei pollen-

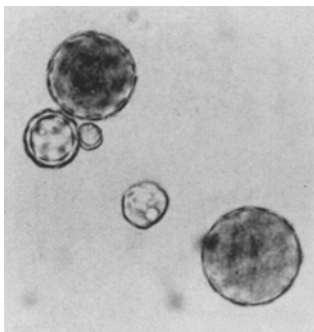


Abb. 4. Pollen aus einer Anthere einer haploiden Pflanze mit normalen und toten Pollenkörnern.

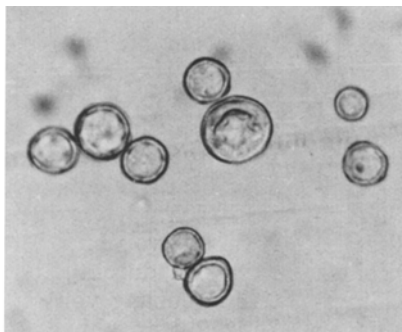


Abb. 5. Pollen aus einer Anthere derselben haploiden Pflanze mit ausschließlich totem Pollen.

sterilen Rüben häufig anzutreffen sind (BANDLOW 1958, Abb. 7a). Samenansatz konnte nicht erzielt werden.

Die zweite unserer haploiden Pflanzen wurde geklont und einzelne Sproßteile der schossenden Pflanze zwecks Überführung in den diploiden Zustand mit Colchicin und Acenaphthen behandelt. Nach der Behandlung waren die Sprosse zum Teil diploid, einer hoch polyploid. Samen konnten weder von den behandelten noch von den unbehandelten Sprossen gewonnen werden. Der Pollen war sowohl bei diesen als auch bei jenen in überwiegendem Maße tot und erreichte nicht den normalen Durchmesser. Ein geringer Teil des Pollens erwies sich jedoch als normal ausgebildet. Bemerkenswert ist, daß sich gerade unter denjenigen Sprossen, die mit keinem Polyploidisierungsmittel behandelt worden waren, sehr vereinzelt Antheren fanden, die etwa 50% normal ausgebildeten Pollen aufwiesen! In den Abbildungen 4 und 5 wird der Pollen einer offenbar relativ gut fertilen Anthere und einer hochgradig sterilen gezeigt. Besonders interessant erwies sich der Meioseablauf; auf diesen soll in einer späteren Veröffentlichung eingegangen werden.

Die dritte haploide Pflanze ist, ebenso wie die vorher beschriebene, verhältnismäßig zart und besitzt schmale und relativ viele Blätter (Abb. 6.). Von den vier übrigen haploiden Pflanzen, die während der Frühjahrsmonate 1960 in unserem pollensterilen Material festgestellt wurden, konnte eine einzige herangezogen werden. Sie gleicht in ihrer morphologischen Beschaffenheit der vorigen (Abb. 6).

Auf die diploide Valenzstufe soll in diesem Zusammenhang nicht eingegangen werden. Sie stellt die Ausgangsbasis aller anderen Stufen dar, ganz gleich, ob diese spontan auftreten oder experimentell erzeugt werden. Sie ist es auch, die als Vergleichsbasis dient, wenn man von züchterischer Seite die anderen wirtschaftlich genutzten Ploidiestufen beurteilt.

Die triploide und die tetraploide Stufe

Die triploide Stufe steht auf Grund der guten Erfahrungen, die mit ihr gemacht wurden, im Mittelpunkt des Interesses. Entwicklungsgeschichtlich geht der triploiden die tetraploide Valenzstufe voraus; denn zuerst mußte sie erzeugt werden, bevor man die triploide durch Kreuzung mit der diploiden Ausgangsform gewinnen konnte.

Als im Jahre 1937 die Veröffentlichung von BLAKESLEE über die Bedeutung des Colchicins zur Gewinnung polyploider Pflanzen herauskam, gingen die Pflanzenzüchter sofort daran, polyploide Stämme zu erzeugen. Die Auffassungen über den Wert jener Stämme waren von vornherein geteilt; Skeptiker machten sich keine großen Hoffnungen, Optimisten dagegen versprachen sich sehr viel von ihnen. Beide Seiten sollten Unrecht behalten; die allzu großen Hoffnungen auf die neuen Polyploiden erfüllten sich zunächst nicht. Die Skeptiker wiederum waren zu pessimistisch. So wurden aus der für praktische Zwecke zunächst unbrauchbaren tetraploiden *Beta*-Rübe im Laufe der Jahre sehr leistungsfähige polyploide Stämme erzeugt, und zwar nicht nur triploide; auch die tetraploiden weisen heute z. T. Leistungen auf, die sich mit denen der diploiden durchaus messen können.

Welche Gesichtspunkte hatten nun den Züchter veranlaßt, Polyploide herzustellen? Es war wohl vor allem der theoretisch gut fundierte Gedanke, daß durch die Verdoppelung des Gen-Bestandes die Variabilität und die Kombinationsmöglichkeiten erhöht werden. Daß sich polyploide Pflanzen auch in der Natur durchsetzen können, davon zeugen die vielen natürlichen polyploiden Pflanzenarten.

Die Gründe für das allgemeine Versagen der künstlich erzeugten polyploiden Pflanzen (der „Rohpolyploiden“ sowie einiger Nachfolgegenerationen) sind verschiedener Art: In erster Linie müssen hier Fertilitätsstörungen genannt werden, die vor allem bei Körnerfrüchten ins Gewicht fallen. Aber auch der Ertrag der Pflanzen, bei denen die vegetativen Organe genutzt werden, reicht in vielen Fällen zunächst nicht an den der Ausgangsformen heran. Hier muß man berücksichtigen, daß durch die Polyploidisierung das genetische und damit auch physiologische Gleichgewicht der Zelle gestört wird und erst durch Kreuzung und Auslese ausbalancierte Gen-Kombinationen zu schaffen sind, die diesen Mangel kompensieren.

Bei der *Beta*-Rübe zeugen viele tetraploide Stämme davon, daß dieses Ziel bereits erreicht wurde (MATSUMURA und MOCHIZUKI 1953, FILUTOWICZ 1957, FÜRSTE 1957, KLOEN und SPECKMANN 1959). Praktische Erfolge waren der polyploiden Rübe aber erst beschieden, als man dazu übergang, durch Kreuzung von di- und tetraploiden Stämmen triploide Pflanzen zu erzeugen.

Man kann die gute Leistung der triploiden *Beta*-Rüben verschieden begründen. So läßt sich die Auffassung vertreten, man hätte eine Heterosiswirkung

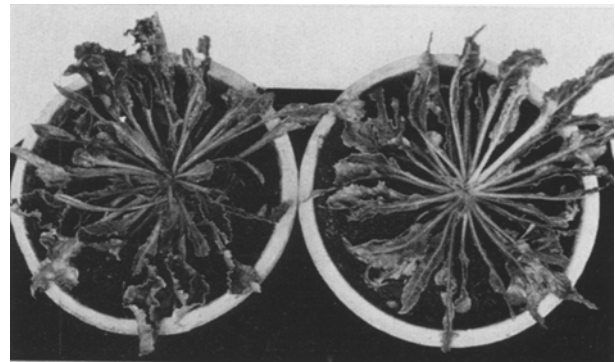


Abb. 6. Zwei haploide Pflanzen.

vor sich, wie sie bei Kreuzungen von zwei voneinander verschiedenen Populationen ohne weiteres erwartet werden kann. Es wird aber auch die Meinung vertreten, der Ploidiestufe an und für sich sei eine Bedeutung beizumessen. Daß der Triploidenleistung eine Art Heterosiseffekt zugrunde liegt, daran dürfte kaum zu zweifeln sein. Reicht aber die Heterosiswirkung allein als Erklärung für die gute Leistung der Triploiden aus? KNAPP (1956 und 1958) erklärt die Leistung aus dem Zusammenwirken einer nicht zu hohen, noch nahe der optimalen Genomzahl liegenden Ploidiestufe und einem günstigen genetischen Kombinationseffekt (Heterosiseffekt). Dieser vermag sich bei den Tetraploiden infolge der durch die Genomzahl gesetzten Leistungsgrenze nicht voll auszuwirken, trotz der Tatsache, daß er aus theoretischen Erwägungen heraus auf tetraploider Basis im Durchschnitt höher veranschlagt werden darf als auf di- und triploider (KNAPP 1958, Abb. 44). Jedoch kann man zuweilen der Auffassung beugen — und sie wird durch Zahlenmaterial unter Beweis gestellt —, die Tetraploide sei durchaus noch weiter entwicklungsfähig. So schließen KLOEN und SPECKMANN (1959) aus ihren Ergebnissen, „that breeding for tetraploidy offers better prospects than was assumed at first“. Auch KNAPP selbst ist der Überzeugung, daß im Laufe der Jahre leistungsfähige tetraploide Stämme entwickelt werden können. Dies liefe theoretisch

darauf hinaus, daß die tetraploide Valenzstufe noch nicht oder noch nicht bedeutend jenseits des Optimums der physiologischen Leistung liegt und es daher noch gelingt, auf Grund der Heterosismehrleistung die durch die Genomzahl bedingte Minderleistung völlig auszugleichen und darüber hinaus sogar einen Mehrertrag zu erzielen. Der Leistungsabfall, der nach KNAPPS Gedankengängen auftreten müßte, würde sich demnach erst auf einer Valenzstufe bemerkbar machen, die jenseits der tetraploiden zu suchen ist.

Eine Hypothese, wie sie KNAPP aufgestellt und in Kurvenform demonstriert hat, birgt gewisse Gefahren in sich, so bestechend sie auf den ersten Blick auch sein mag. Es werden aus einem komplizierten biologischen Zusammenhang gewisse Tendenzen herausgeschält, die sich in Form einer gesetzmäßigen oder quasi gesetzmäßigen Weise mehr oder weniger deutlich bemerkbar machen. Naturgesetze treten nun aber, wie wir wissen, in der Realität nicht in unverhüllter, „reiner“ Form auf; stets spielen sich miteinander zusammenhängende Prozesse ab, die verschiedenen Gesetzmäßigkeiten unterliegen, so daß es zur gegenseitigen Beeinflussung, Überdeckung und „Störung“ der Gesetze kommt. Dies gilt bereits im physikalischen Bereich, um so mehr jedoch im biologischen. Hier sind z. B. die genetische Zusammensetzung, die physiologische Leistung und das Milieu einer Zelle gar nicht völlig voneinander zu trennen.

Als eine der Ursachen für einen Leistungsabfall bei zunehmender Genomzahl darf wohl die zunehmende Größe der Zellen angesehen werden. Zwar läßt sich die Zellgröße genetisch beeinflussen, so daß man die Tendenz der Zellvergrößerung bis zu einem gewissen Grade unterdrücken kann. Aber das hat seine natürliche Schranke, d. h. mit zunehmender Ploidiestufe wird sich eine allgemeine Zellvergrößerung auf die Dauer nicht unterdrücken lassen. Die Zellvergrößerung kann nun aus physiologischen Gründen nicht über ein gewisses Maß hinausgehen; der Stoffaustausch wird erschwert, die Atmungsaktivität beeinträchtigt.¹ Die genetische Variabilität dürfte nun zwar auch der vergrößerten Zelle reale Möglichkeiten einer Anpassung bieten, jedoch auch hier müssen Grenzen bestehen.

Ein besonderes Gesicht erhält das Problem dann, wenn man verschiedene Umweltverhältnisse in Betracht zieht. Sehen wir einmal von dem genetischen Gesichtspunkt ab, so mag eine kleine, diploide Zelle in der einen Umwelt eine optimale physiologische Leistungsfähigkeit zeigen, eine große, polyploide dagegen, die in dieser Umwelt im Nachteil ist, könnte in einer anderen Umwelt optimale Bedingungen vorfinden.

Weiterhin dürfte niemand auf den Gedanken kommen, die haploiden Zellen müßten infolge ihrer niedrigen Chromosomenzahl oder ihres kleinen Zellvolumens im Vorteil sein. Offenbar versagt zumindest im Bereiche kleinerer Genomzahlen die Hypothese über die abnehmende Leistung mit zunehmender Ploidiestufe. Man könnte wohl mit dem gleichen Recht zunächst auch einen leichten Anstieg der Leistung — bei der *Beta*-Rübe von der haploiden bis etwa zur triploiden Stufe — annehmen, bevor man an einen durch die Genomzahl selbst verursachten Abfall denkt.

Ähnliche Auffassungen wie KNAPP vertritt BECKER (1960), wenn er sagt, daß man mit zunehmender Genomstufe grundsätzlich größere Kombinationseffekte erzielen kann; es müßte lediglich darauf geachtet werden, daß die Population genügend heterozygot sei. Die Bedeutung der Genomstufe tritt bei BECKER jedoch etwas in den Hintergrund. So meint er, daß

die Leistung triploider Pflanzen mit der Ansicht, die Triploidie sei die optimale Valenzstufe für Rüben, nichts zu tun hätte. Hiermit will BECKER nun keineswegs sagen, daß der Polyploidie (speziell der Triploidie) überhaupt keine Bedeutung beizumessen sei, sondern nur, daß ihr kein unmittelbarer Wert zukommt; sie ist vielmehr nur Mittel zum Zweck, das lediglich dann sinnvoll angewendet wird, wenn man gleichzeitig für möglichst stark heterozygotes Pflanzmaterial sorgt. Nur so erhält man nämlich die theoretisch zu erwartenden günstigen Kombinationseffekte.

Ob man hier für das Wort „Kombinationseffekt“ den Terminus „Heterosiseffekt“ einsetzen darf, ist eine Sache der Auffassung und Definition. Heterosiseffekte sind bestimmte günstige Kombinationseffekte, nicht jeder Kombinationseffekt aber ist ein Heterosiseffekt. Auf die Triploidenleistung bei Zuckerrüben dürfte der Begriff „Heterosis“, wenn man ihn nicht zu eng faßt, ohne weiteres anwendbar sein.

In der Auffassung BECKERS ist die begrenzende Wirkung einer höheren Genomzahl unberücksichtigt geblieben, die sich zweifellos auf irgendeiner Valenzstufe — auf welcher, sei dahingestellt — bemerkbar machen muß. Stellen wir die Theorie von KNAPP mit in Rechnung, so dürfen wir vielleicht sagen, daß sich die in dem tetraploiden Stamm durch die Züchtung angehäuften wertvollen genetischen Merkmale auf der triploiden Valenzstufe gleichsam vom „Druck“ der tetraploiden Valenzstufe „befreien“ und darüber hinaus in Verbindung mit dem genetischen Material der diploiden Stufe eine neue, vorteilhafte Verbindung eingehen. Der populationsgenetische Aspekt, den BECKER vertritt, kommt hier zweifellos voll zur Auswirkung, ein Aspekt, der von den Rübenzüchtern — bewußt oder unbewußt — seit jeher Berücksichtigung fand, dagegen nach BECKER von vielen genetisch orientierten Züchtern zugunsten einer zu einseitigen Faktorengenetik vernachlässigt wurde.

Mit der Problematik, die sich um die Populationsgenetik auftut, wollen wir uns hier nicht befassen; gesagt sei nur soviel, daß man in der Populationsgenetik alle in einer Population vorhandenen Potenzen und deren kompliziertes Zusammenspiel untereinander und mit der Umwelt berücksichtigt, Potenzen, die insgesamt das Geschehen in der belebten Natur (die Evolution) bestimmen und die von dem Züchter, seinen Zielen gemäß, gelenkt werden.

Die Tragweite der Gedankengänge von BECKER und KNAPP ist evident. Ihr Gültigkeitsbereich steckt die Möglichkeiten ab, die bei der *Beta*-Rübenzüchtung auf polyploider Basis in naher oder ferner Reichweite liegen. Sollte sich die Hypothese von KNAPP erst auf höherer Valenzstufe negativ auswirken bzw. dort überhaupt erst sinnvoll anwendbar sein, sollte also die di-, tri- und tetraploide Genomstufe in physiologischer Hinsicht keinen entscheidenden Einfluß auf die Leistung besitzen, so würde das heißen, daß man grundsätzlich die Züchtung auf rein tetraploider Basis weiterführen kann. Kreuzungen von tetraploiden Populationen mit hinreichend verschiedenem Genotypus müßten gleiche oder vielleicht sogar bessere Heterosiseffekte ergeben als die Bastarde zwischen Di- und Tetraploiden. Bedingung hierfür wäre nur, daß man genügend heterogenes tetraploides Material besitzt. Dieses kann man sich aber durch Polyploidisierung verschiedener diploider Stämme jederzeit erzeugen.

¹ Allerdings stehen die Ergebnisse von BEYSEL (1957) in einem gewissen Gegensatz hierzu. Dieser Autor wies nach, daß die von ihm untersuchten tetraploiden Zuckerrüben zumindest bei optimaler Wasserversorgung eine höhere Atmungs- und Assimilationsleistung zeigen als die di- und die triploiden. Für neuerzeugte tetraploide Stämme gilt dies jedoch nicht.

Auf diesem Wege könnte man beweisen, daß der Genomstufe in diesem Falle keine entscheidende Bedeutung beizumessen ist.

Im Augenblick scheint aber die Triploidie noch die meisten Zukunftsaussichten zu besitzen. Der Züchter kann daher auf die hier zu erwartenden unmittelbaren Erfolge nicht verzichten. Er wird jedoch beide Wege gehen; er wird sowohl versuchen, auf rein tetraploider Basis vorwärtszukommen, als auch weiterhin Triploide erzeugen, zumal ihm durch die Verwendung von pollensterilen Linien Möglichkeiten in die Hand gegeben sind, den Prozentsatz der Triploiden auf 100 zu erhöhen. Allerdings hat sich bisher gezeigt, daß 100% Triploide praktisch nicht zu erreichen sind; denn einerseits führt das gelegentliche Vorkommen unreduzierter Gameten bei den Pollensterilen zur Entstehung einiger Tetraploider, andererseits erzeugen bestimmte halbpollensterile Samenträger zum Teil keimfähigen Blütenstaub und damit diploide Nachkommen (BANDLOW 1958, ELLERTON u. HENDRIKSEN 1959).

Vielleicht ist für die Leistung der gegenwärtigen polyploiden Sorten auch die Tatsache mit in Rechnung zu stellen, daß sie ein Gemisch aus Di-, Tri- und Tetraploiden sind. Dies stellt für eine „Sorte“ im engeren Sinne des Wortes etwas durchaus Neuartiges, aber unter dem populationsgenetischen Aspekt gesehen sicherlich etwas sehr Wertvolles und Begrüßenswertes dar.¹ Derartige Gemische dürften unter den verschiedensten Umweltbedingungen gute Durchschnittsleistungen bringen, weil die verschiedenen Genotypen und Valenzstufen auf verschiedene Milieuverhältnisse unterschiedlich ansprechen. Berücksichtigt man weiterhin, daß einerseits der Fortschritt des Züchters häufig mit erhöhtem technischen Aufwand erkauft werden muß, andererseits aber besonders intensiv durchgezüchtete Pflanzen im allgemeinen hohe Ansprüche stellen, wenn sie Maximales leisten sollen, so wird uns der Wert der Diploiden und Triploiden deutlich. Hat es doch bisweilen sogar den Anschein, als ob hochleistungsfähige Tetraploide, die im Zuchtgarten glänzend abschneiden, unter den oft recht unvollkommenen Bedingungen der Praxis nicht mehr das zeigen, was sie zuerst versprochen!

Die Leistungsfähigkeit der Anisoploiden mit überwiegend triploidem Anteil veranlaßt manchen Züchter, von einer „Brechung der negativen Korrelation zwischen Zuckergehalt und Rübenenertrag“ zu sprechen. KNAPP (1958) betont, daß die Zuckerrübenzüchtung ganz allgemein im wesentlichen darauf hinzielt, entweder den Ertrag bei gleichbleibendem Zuckergehalt oder den Zuckergehalt bei gleichbleibendem Ertrag zu steigern. Läge eine strenge negative Korrelation zwischen Ertrag und Zuckergehalt vor, so wäre jeder Versuch, züchterisch voranzukommen, illusorisch. Wenn wir daher diese Behauptung einerseits ablehnen müssen, so ist die Formulierung andererseits durchaus verständlich. Man muß hier berücksichtigen, daß zeitweilig die Auffassung vertreten wurde, in der Rübenzüchtung sei man bereits am höchsten Punkt angelangt, über den hinaus es keine Steigerung mehr gibt. Die Leistung der Anisoploiden zeigt nun, daß offenbar doch noch eine erhebliche Leistungssteigerung zu erzielen ist, wobei man bisweilen mit einem gewissen Recht darauf hinweist, daß

„der Zuckergehalt der Z-Rübe mit dem Ertrag der N-Rübe vereinigt wurde“. Dies führte zu der Annahme einer „Brechung der negativen Korrelation“, die nur cum grano salis verstanden werden darf und zum Ausdruck bringt, daß es gelang, einen relativ guten Ertrag mit einer relativ guten Polarisierung zu vereinigen.

Beachtenswert sind die Zuckererträge von triploiden Zucker-Futtermübenbastarden. Wie MATSUMURA, MOCHIZUKI und SUZUKA (1950) sowie BARTL (1961) feststellen konnten, läßt sich durch eine Kreuzung von tetraploiden Zuckerrüben mit diploiden Futtermüben ein triploider Bastard erzielen, der bis zu 15% Mehrerträge an Zucker bringt. Nach SCHLÖSSER (1949) sollen sogar über 30% und 40% Mehrerträge zu erzielen sein! Der den Massenzucht fördernde Genbestand des im Bastard vorhandenen Futtermüben-genoms schafft hier gleichsam die Voraussetzung dafür, daß eine relativ große, jedoch vorwiegend durch die beiden Zuckerrüben-genome bestimmte Bastardrübe zur Ausbildung kommt, deren relativ niedrige Polarisierung durch den beachtlichen Zuwachs an Masse mehr als wettgemacht wird.

Nach Ansicht von BECKER (1959 und 1960) und Mitarbeiter (SKIEBE 1956 und 1958) zeigen sich natürlich entstandene Polyploide den künstlich hergestellten überlegen. Von diesem Gesichtspunkt aus gesehen, kann man Zwillingsspflanzen mit mehr als zwei Genomen eine gewisse Bedeutung beimessen. Daß unter Zwillingssrüben gelegentlich Triploide aufzufinden sind, hatten wir bereits erwähnt. Die Möglichkeiten ihrer Entstehung diskutiert FISCHER (1956). Bei der Entwicklung der natürlichen Polyploiden dürften im allgemeinen unreduzierte Gameten beteiligt sein. Diese sowie die Zygoten haben nach BECKER bereits eine natürliche Selektion durchgemacht und stellen daher eine relativ günstige Kombination dar. Unreduzierte Gameten treten nach ELLERTON und HENDRIKSEN (1959) bei pollensterilen *Beta*-Rüben in erhöhtem Maße auf. Nur so ist es nämlich zu erklären, daß die Autoren unter der von der pollensterilen 2x-Pflanze geernteten triploiden Nachkommenschaft, die aus einer Kreuzung von pollensterilen Diploiden mit normalen Tetraploiden hervorgegangen war, nicht selten Tetraploide fanden und bei Kreuzung von diploiden Pollensterilen mit normalen Diploiden in entsprechender Weise Triploide erhielten. Diese Ergebnisse werden durch Beobachtungen an unserem Institut bestätigt (BANDLOW, K. FÜRST und SCHNEIDER, unveröffentlicht). Unter Berücksichtigung dieser Tatsache wird auch unser Resultat der Reizfruchtungsversuche mit bestrahltem Pollen verständlich: Die reinen Zuckerrübenpflanzen können durch Entwicklung unreduzierter unbefruchteter Gameten entstanden sein. Wie es bei der *Beta*-Rübe zur Entstehung unreduzierter Gameten kommt, ist noch unbekannt. Vielleicht treten bereits bei der Makrosporenbildung Störungen auf, was zu einem diploiden oder tetraploiden Embryosack führt. Im letzten Falle könnte theoretisch sogar eine tetraploide Pflanze parthenogenetisch entstehen, und tatsächlich haben wir auch eine solche gefunden (siehe oben). Andererseits ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß die bei den Reizfruchtungsversuchen entstandene Tri- und Tetraploide, aber auch die Diploiden, ihre Existenz unerwünschten Pollen-

¹ HEINISCH (1960) schlägt für Sorten, in denen Individuen verschiedener Genomstufen vertreten sind, den Terminus „anisoploide Sorten“ vor, im Gegensatz zu „isoploiden Sorten“, die nur Pflanzen einer einzigen Genomstufe enthalten.

körnern verdanken, die während der kurzen Zeitdauer der künstlichen Bestäubung Gelegenheit zur Ausführung der Befruchtung fanden. Alles in allem dürften die pollensterilen Pflanzen nach den bisherigen Feststellungen (es sei hier auch nochmals auf das spontane Auftreten der Haploiden erinnert) nicht nur züchterisch wertvoll sein, sondern auch ein interessantes und dankbares Objekt der Grundlagenforschung darstellen.

Pflanzen mit kompletten Chromosomensätzen kann man auch in der Nachkommenschaft Triploider oder bei Kreuzung von Triploiden mit Diploiden auffinden (LEVAN 1942), ja, Rekombinationen zu ganzen Sätzen treten sogar häufiger auf, als bei einer zufallsgemäßen Verteilung der Chromosomen zu erwarten wäre. Mit natürlichen Polyploiden kann man diese aber wohl kaum vergleichen; denn einerseits war die triploide Ausgangspflanze selbst eine künstliche Polyploide, und außerdem müssen sich auf Grund einer zufallsgemäßen Verteilung der Chromosomen zwangsläufig komplette Chromosomensätze ergeben, die sich grundsätzlich nicht durch besonders günstige Kombinationen auszeichnen müssen. Allenfalls kann man aus der Tatsache, daß ganze Chromosomensätze häufiger auftreten, als es nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten wäre, auf Vorgänge schließen, die auf ein gerichtetes Geschehen hindeuten. Es sei aber darauf hingewiesen, daß durchaus nicht alle Pflanzen aus der Nachkommenschaft Triploider, die euploide Chromosomenzahlen zeigen, tatsächlich Euploide sind; denn die annähernd gleiche Größe aller *Beta*-Chromosomen läßt uns völlig im Ungewissen darüber, ob es sich bei jedem Chromosomensatz tatsächlich um die neun verschiedenen Chromosomen des Satzes handelt. Es widerspräche dem Gesetz des Zufalls, wenn alle in der Triploidennachkommenschaft befindlichen Pflanzen mit 18, 27 oder 36 Chromosomen tatsächlich echte Di-, Tri- oder Tetraploide wären. Auf diese wichtige Tatsache sei hier ausdrücklich hingewiesen. LEVAN (1942) sagt hierzu: „It is easily understandable that the chromosome number per se is no guaranty of a complete and balanced gene complement.“ Allerdings gibt es Anhaltspunkte, die echten Euploiden herauszufinden; aus der Arbeit LEVANS wissen wir, daß euploide Pflanzen wüchsiger sind als aneuploide. Durch morphologische Vergleiche kann man hier sicherlich eine Auslese treffen. Außerdem können meiotische Untersuchungen zur Identifizierung der echten Euploiden beitragen.

Zum Abschluß des Problems der natürlichen Polyploiden sei noch hervorgehoben, daß diese, selbst wenn sie bei ihrer Entstehung bereits einer Selektion unterworfen waren, noch keinesfalls mit den in der Natur vorkommenden natürlichen polyploiden Rassen und Arten zu vergleichen sind; muß man doch stets bedenken, daß letztgenannte den Kampf ums Dasein bereits erfolgreich bestanden haben, während die meisten der in der Natur spontan Neuentstandenen früher oder später dem Untergang preisgegeben sein dürften. Dennoch liegen die Vorteile der spontan neuauftretenden natürlichen Polyploiden auf der Hand, sind sie doch auf Grund ihrer Entstehungsweise in stärkerem Maße heterozygot als solche polyploide Pflanzen, die mittels Colchicin erzeugt werden (BECKER 1959). Nur dürfte in zahlreichen Fällen unbekannt sein, worauf das Ausbleiben der Reduktion zurückzuführen ist. Falls bestimmte idiotypische Störungen des Meioseablaufs zugrunde liegen, besteht überdies die Gefahr, daß sie sich auch in den Folgegenerationen bemerkbar machen. Häufig mag aber z. B. auch eine extreme Umweltbedingung (Kälte- oder Wärmeshock) oder gelegentlich sogar eine Artbastardierung die Reduktion unterbinden. Letzteres kann zu Allopolyploiden (Amphidiploiden) führen, die im allgemeinen

fertil sind. Bei den pollensterilen *Beta*-Rüben dürfte wohl eine idiotypische „Neigung“ zur Bildung unreduzierter Gameten vorliegen. Ob dieses Phänomen, ebenso wie die Neigung zur Haploidie, mit dem Faktor Pollensterilität zusammenhängt, bleibt dahingestellt, ist aber, da es sich ja in allen diesen Fällen um Störungen der generativen Vorgänge handelt, naheliegend.

Die höheren Ploidiestufen

Tetraploide Nachkommenschaften kann man schließlich auch dadurch erzielen, daß man diploide und hexaploide Rüben miteinander kreuzt. Hexaploide lassen sich mittels Colchicin oder Acenaphthen aus Triploiden herstellen. An unserem Institut durchgeführte Arbeiten (BARTL, unveröffentlicht) beweisen, daß sich auf diesem Wege tatsächlich Hexa- und Tetraploide gewinnen lassen. Jene können sogar einen normalen Meioseablauf zeigen und wieder hexaploide Nachkommen ergeben.

Ob die hexaploiden Pflanzen jedoch jemals züchterische Bedeutung erlangen, sei dahingestellt. Zumindest muß bezweifelt werden, daß bei Pflanzen, die mehr als vier Chromosomensätze besitzen, eine befriedigende züchterische Leistung zu erwarten ist. BUTTERFASS

(1959) erwähnt zwei Hexaploide, die durch Colchicinbehandlung entstanden waren. Wir fanden eine hexaploide Pflanze in einem tetraploiden Zuckerrübenstamm. Ihre Entstehungsweise ist am einfachsten so zu deuten, daß ein diploides Pollenkorn eine unreduzierte, tetraploide Eizelle befruchtet hat.

Während sich Hexaploide ohne weiteres von Triploiden ableiten lassen, indem man diese mittels Colchicin oder Acenaphthen aus jenen herstellt, macht die Ableitung der gefundenen Pentaploiden Schwierigkeiten. Daß sie gar nicht so selten vorkommen, beweist die Veröffentlichung von BUTTERFASS (1959). Dieser Autor nennt sechs Pentaploide. Auf ihre Entstehung wird nicht eingegangen; lediglich von einer Pentaploiden erwähnt er in einem anderen Zusammenhang (BUTTERFASS 1958), daß sie aus der polyploiden Sorte „Polybeta“ stammt. Am einfachsten läßt sich die Entstehung in diesem Falle so deuten, daß ein haploides Pollenkorn einer diploiden Pflanze auf eine unreduzierte Eizelle einer tetraploiden Pflanze traf. Auch unsere oben erwähnte pentaploide Zwillingspflanze (Abb. 7) — sie entstammte polyploidem (anisoploidem) Saatgut — ist möglichenfalls auf diese Weise entstanden. LEVAN (1942) fand sogar eine Pflanze mit 45 Chromosomen in der Nachkommenschaft Triploider. Ob es eine echte Pentaploide war, muß dahingestellt bleiben.

Heptaploide *Beta*-Pflanzen sind bisher nicht bekannt geworden. Oktoploide Individuen können gelegentlich nach Behandlung diploider Pflanzen mit Polyploidisierungsmitteln auftreten, lassen sich aber

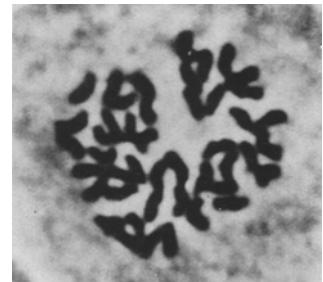


Abb. 7. Die 45 Chromosomen der pentaploiden Zwillingspflanze.

sicherlich noch leichter aus Tetraploiden herstellen. Wie alle Pflanzen der C_0 -Generation können sie nicht als völlig reine Oktoploide angesprochen werden; denn fast stets befinden sich innerhalb der oktoploiden Gewebe noch einzelne Zellen oder Zellgruppen anderer Ploidiestufen. Dies gilt auch für die oben genannten, mit Colchicin erzeugten Hexaploiden, so weit sie C_0 -Pflanzen sind. Wir haben durch die Behandlung diploider Pflanzen mit Polyploidisierungsmitteln zwei Pflanzen erhalten, die in den oberirdischen Organen oktoploid waren, in den Wurzelorganen jedoch auf Grund der ausgewählten Behandlungsmethodik noch diploid sein mußten. BUTTERFASS erwähnt drei Oktoploide. Ob es C_0 -Pflanzen waren, wird nicht gesagt. ROSENTHAL (1957) erhielt zehn oktoploide C_0 -Pflanzen und untersuchte deren Meiose und Pollenbildung; normal ausgebildeter, jedoch entsprechend größerer Pollen wurde selten beobachtet. Schließlich bilden MATSUMURA und MOCHIZUKI (1953) große normalgeformte Pollenkörner einer oktoploiden C_0 -Pflanze ab. Über die Funktionsfähigkeit dieses Pollens wird nichts gesagt.

Es sei noch erwähnt, daß in den Wurzelspitzen tetraploider Pflanzen gar nicht so selten spontan entstandene oktoploide Zellgruppen angetroffen werden können. Analog hierzu finden sich bei Diploiden tetraploide und bei Triploiden hexaploide Zellgruppen.

Die Möglichkeit der Gewinnung von Ploidie-reihen, die von der haploiden bis zur oktoploiden Valenzstufe reichen, reizt zu entsprechenden botanischen Untersuchungen. So konnte BUTTERFASS (1959) zeigen, daß die Anzahl der Chloroplasten pro Schließzellenpaar mit wachsender Genomzahl fast linear ansteigt.

Zum Abschluß sei erwähnt, daß wir in einer Population von C_0 -Pflanzen sechs Individuen fanden, die Riesenpollen ausgebildet hatten. Dieser Pollen entstand durch Ausbleiben der Zytokinese nach vollendeter Meiose, während die Meiose selbst meist völlig normal ablief. Alle vier Reduktionskerne gelangten in ein und dasselbe Pollenkorn, das im Vergleich zu dem normalen, haploiden Pollen den sieben- bis neunfachen Rauminhalt besaß. Der männliche Gametophyt ist also auf Grund seiner Entstehungsweise *cum grano salis* als oktoploid anzusprechen; denn in der Zelle waren de facto $4 \times$ zwei Chromosomensätze, wenn auch unverschmolzen, vorhanden.

Nachtrag

Nach Drucklegung des Manuskriptes haben wir Kenntnis von der Veröffentlichung KRUSE (1961) über haploide Zwillingspflanzen bei *Beta*-Rüben erhalten. KRUSE hat rund 2800 Zwillings- und Drillingspflanzen — die Pseudozwillinge (*false twins*; s. FISCHER 1956) sind in dieser Zahl mit enthalten — herangezogen und unter ihnen 14 Haploide (Monoploide) gefunden. Auf 200 Mehrlingspflanzen kam also eine Haploide. Da unter den nicht selten absterbenden schwächlichen Zwillingspflanzen Haploide häufiger vorkommen als unter den übrigen, kräftigen Zwillingspflanzen, dürfte sich nach Berechnungen des Verfassers eine Haploide unter 125 Zwillingspflanzen befinden. Bemerkenswert ist, daß auch kräftig entwickelte Zwillingspflanzen haploid sein

können. Daneben wurden Triploide festgestellt. KRUSE konnte unsere Beobachtung (FISCHER 1956) bestätigen, daß unter den aus tetraploiden Stämmen ausgelesenen Zwillingen relativ häufig Pflanzen mit 18 Chromosomen (dihaploide Pflanzen) auftreten. Er hält eine spontane Aufregulierung der monohaploiden Chromosomenzahl zur diploiden auf frühen Entwicklungsstufen für möglich. Für die Hypothese einer Aufregulierung auf frühen Embryonalstadien spricht auch das häufige Auftreten von diploiden Zellen bei seinen haploiden Pflanzen. — Weitere Hinweise auf *Beta*-Zwillinge siehe KRUSE (1960).

Nach brieflicher Mitteilung von Herrn KRUSE konnte die Anzahl der Monoploiden inzwischen auf 30 erhöht werden.

Zusammenfassung

Es wird über Vorkommen, Gewinnung und Bedeutung der bei *Beta vulgaris* bisher bekanntgewordenen Valenzstufen berichtet.

Haploide (monohaploide) Individuen finden sich in einem geringen Prozentsatz unter Zwillingen. Zwei haploide Pflanzen wurden in der ersten Nachkommenschaftsgeneration neu polyploidisierter Pflanzen entdeckt. In diploiden pollensterilen Beständen treten haploide Individuen offenbar signifikant häufiger auf als in normalen Populationen. Haploide Individuen können künstlich diploid gemacht werden. Die auf diese Weise gewonnenen diploiden homozygoten Pflanzen lassen sich evtl. für die Heterosiszüchtung verwenden. Außerdem sind homozygote Stämme zur Testung von physiologischen Rassen der pathogenen Pilze und Viren wertvoll.

Da unter Zwillingen haploide Pflanzen recht selten zu finden sind, kostet es viel Mühe, auf diese Weise zu einer größeren Anzahl von Haploiden gelangen zu wollen. Ob unter Zwillingspflanzen auch homozygote diploide Individuen vorkommen, ist noch nicht sicher gestellt, aber theoretisch durchaus möglich. Reizfruchtungsversuche mit durch Röntgenstrahlen geschädigtem *Beta*-Pollen erbrachten keine haploiden Individuen.

Triploide treten bisweilen unter Zwillingen auf. Außerdem kommen sie in pollensterilen Populationen auf Grund unreduzierter Gameten vor. Die leistungsfähigen Triploiden haben eine große wirtschaftliche Bedeutung erlangt; man gewinnt sie in bedeutenden Mengen aus Bestandeskreuzungen von diploiden mit tetraploiden Stämmen.

Tetraploide stellt man mittels Colchicin oder Acenaphthen aus Diploiden her. Die tetraploiden Stämme sind bereits so gut durchgezüchtet, daß sie häufig den diploiden gleichwertig sind, ja sogar bisweilen bessere Leistungen zeigen. Augenblicklich liegt die wirtschaftliche Hauptbedeutung dieser Stämme in ihrer Eignung als Kreuzungspartner für diploide Stämme zur Gewinnung der besonders leistungsfähigen Triploiden. Verwendet man pollensterile Diploide als Kreuzungspartner, so erhält man einen hohen Prozentsatz Triploider sowie kleinere Prozentsätze Tetraploider auf Grund unreduzierter Eizellen bei der pollensterilen Mutterpflanze und Diploider infolge halb-pollensteriler Individuen.

Bei der Leistung der Triploiden spielt neben dem infolge der Kreuzung zweier verschiedener Populationen zu erwartenden Heterosiseffekt noch die

Ploidiestufe eine Rolle insofern, als einerseits mit zunehmender Ploidiestufe die Heterosis- bzw. Kombinationseffekte grundsätzlich größer sein können, andererseits jedoch vielleicht mit zunehmender Valenzstufe, zumindest aber im Bereich höherer Genomzahlen, die Leistungsfähigkeit der Pflanze gemindert wird. Die Triploiden stellen hiernach offenbar eine besonders günstige Genomstufe dar. Das Für und Wider der verschiedenen Aspekte dieses Problems wird diskutiert. Da die Frage, ob die tetraploide Valenzstufe bereits jenseits der optimalen Genomstufe für *Beta*-Rüben liegt, noch offenbleiben muß, wird der Züchter auch weiterhin der rein Tetraploiden größte Aufmerksamkeit schenken.

Bisweilen treten auch Pentaploide auf. Bei ihrer Entstehung dürften unreduzierte Gameten beteiligt sein. Hexaploide lassen sich mit Polyploidisierungsmitteln aus Triploiden herstellen. Oktaploide befinden sich manchmal unter neu polyploidisierten diploiden Pflanzen.

Literatur

1. BANDLOW, G.: Die Pollensterilität der *Beta*-Rüben und ihre Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. Beiträge zur Rübenforschung 1, 52—68 (1958). — 2. BARTL, K.: Die züchterische Bedeutung von 3 x-Bastarden aus Kreuzungen zwischen 2 x- und 4 x-Provarietäten der Art *Beta vulgaris* L. Diss. Halle (1961). — 3. BECKER, G.: Rettich und Radies, Abschnitt IX, 3; Handb. Pflanzenzücht. B. 6 (1959). — 4. BECKER, G.: Darwin und die Pflanzenzüchtung. Berichte u. Vorträge der DAL zu Berlin IV/1959 (1960). — 5. BEYSEL, D.: Assimilations- und Atmungsmessungen an diploiden und polyploiden Zuckerrüben. Der Züchter 27, 261—272 (1957). — 6. BUTTERFASS, TH.: Die praktische Ermittlung des Ploidiegrades von Zuckerrüben durch Zählen der Schließzellen-Chloroplasten. Der Züchter 28, 309—314 (1958). — 7. BUTTERFASS, TH.: Ploidie und Chloroplastenzahlen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 72, 440—451 (1959). — 8. ELLERTON, S., and A. J. TH. HENDRIKSEN: Note on the probable cause of the occurrence of tetraploid plants in commercial triploid varieties of sugar beet. Euphytica 8, 99—103 (1959). — 9. FILUTOWICZ, A.: Zostawienie chowu wsobnego i heterozji w hodowli odmian buraka cukrowego kierunku surowego. (Zusammenfassung: The use of in-breeding and heterosis in breeding industrial beet varieties for sugar.) Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin 20, 79—81 (1957). — 10. FISCHER, H. E.: Untersuchungen an Zwillingen von *Beta vulgaris* L. Der Züchter 26, 136—152 (1956). — 11. FÜRSTE, W.: Anbauverfahren mit der polyploiden Zuckerrübensorte „Kleinwanzlebener Multa N^a“. Zuckerezeugung 1, 48—50 (1957). — 12. HEINISCH, O.: Zur Terminologie in der Zuckerrübenzüchtung. Tagungsber. der DAL zu Berlin Nr. 24, 71—74 (1960). — 13. KLOEN, D., and G. J. SPECKMANN: The yielding capacity of tetraploid sugar and fodder beets. Euphytica 8, 29—36 (1959). — 14. KNAPP, E.: The significance of polyploidy in sugar beet breeding. Proc. Int. Genetics Symposia Tokyo S. 300—304 (1956). — 15. KNAPP, E.: *Beta*-Rüben (bes. Zuckerrüben). Handbuch der Pflanzenzüchtung, Band 3 (1958). — 16. KOSTOFF, D.: The Problem of Haploidy. Bibliographia Genetica 13, 1; S. 1—148 (1941). — 17. KRUSE, A.: Polyembryony in *Brassica napus* v. *rapifera* L. and *Beta vulgaris* L. Royal Vet. and Agric. Coll., Copenhagen, Yearbook 1960, S. 37—46 (1960). — 18. KRUSE, A.: Haploids in Polyembryos of beet, *Beta vulgaris* L. Royal Vet. and Agric. Coll., Copenhagen, Yearbook 1961, S. 87—98 (1961). — 19. LEVAN, A.: A haploid sugar beet after colchicine treatment. Hereditas 31, 399—410 (1945). — 20. LEVAN, A.: The effect of chromosomal variation in sugar beets. Hereditas 28, 345—399 (1942). — 21. MATSUMURA, S., A. MOCHIZUKI und O. SUZUKA: Genetische und cytologische Untersuchungen an *Beta*-Arten. III. Über den Zuckergehalt bei den Varietätsbastarden und polyploiden Pflanzen. (Jap. mit dtsh. Zusammenfassung). Rep. Kihara Inst. Biol. Res. (Seiken Zihō) Nr. 4, 1—11 (1950). — 22. MATSUMURA, S., and A. MOCHIZUKI: Improvement of sugar beet by means of induced triploidy. Jap. J. of Genetics 28, 47—56 (1953). — 23. MELCHERS, G.: Haploide Blütenpflanzen als Material der Mutationszüchtung. Der Züchter 30, 129—134 (1960). — 24. MURPHY, A. M., G. K. RYSER, C. H. SMITH and F. V. OWEN: Performance of three male-sterile sugar-beet hybrids. Proc. Am. Soc. Sugar Beet Techn. 6, 184—186 (1950). — 25. OWEN, F. V., M. STOUT, A. M. MURPHY, C. H. SMITH, G. K. RYSER: Interaction of components of impurity and location in hybrids from inbred lines of sugar beets. Journal of the Am. Soc. Sugar Beet Techn. 11, 37—43 (1960). — 26. ROSENTHAL, CHR.: Beobachtungen über die Mikrosporenbildung oktaploider *Beta*-Rüben. Der Züchter 27, 280—284 (1957). — 27. RYSER, G. K., M. STOUT, A. ULRICH, F. V. OWEN: Some chemical and physiological characteristics of inbred lines of sugar beets. Journal of the Am. Soc. Sugar Beet Techn. 10, 525—543 (1959). — 28. SCHLÖSSER, L. A.: Über plasmatische Vererbung auf polyploiden Stufen. Planta 37, 535—564 (1949). — 29. SCHWANITZ, F.: Die Herstellung polyploider Rassen bei *Beta*-Rüben und Gemüsearten durch Behandlung mit Colchicin. Der Züchter 10, 278—279 (1938). — 30. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. Der Züchter 26, 353—363 (1956). — 31. SKIEBE, K.: Die Bedeutung von unreduzierten Gameten für die Polyploidiezüchtung bei der Fliederprimel. Der Züchter 28, 353—359 (1958). — 32. ZIMMERMANN, K.: Verwendung haploider Pflanzen in der Züchtung. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 66, S. (28)—(30) (1953).

KURZE MITTEILUNGEN

Tagungen der Arbeitsgemeinschaft Getreideforschung 1962

Die Arbeitsgemeinschaft Getreideforschung beabsichtigt, im Jahre 1962 folgende Tagungen durchzuführen:

1. Stärke-Tagung 25.—27. 4. 1962 — 2. Getreidechemiker-Tagung 15.—17. 5. 1962 —
3. Bäckerei-Tagung 4.—6. 9. 1962 — 4. Müllerei-Tagung 5.—7. 10. 1962.

Sämtliche Tagungen finden in Detmold, im Roemer-Haus der Arbeitsgemeinschaft Getreideforschung statt.