

K.; Aspects of the agricultural value of certain barley X-ray mutations produced and tested at the Swedish Seed Association, Svalöf, and its branch stations. *Acta Agr. Scand.* 4, 515–543 (1954). — 8. GUSTAFSSON, Å.: Mutationsforschung und Züchtung. *Züchter* 14, 57–64 (1942). — 9. GUSTAFSSON, Å.: Växtförädling och mutationer. (Plant breeding and mutations.) *Sveriges Utsädesfören. Tidskr.* 1946, 336–342 (1946). — 10. GUSTAFSSON, Å.: Mutations in agricultural plants. *Hereditas* 33, 1–100 (1947). — 11. GUSTAFSSON, Å.: Mutations, viability and population structure. *Acta Agr. Scand.* 4, 601–632 (1954). — 12. GUSTAFSSON, Å.: Productive mutations induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas* 50, 211–263 (1963). — 13. GUSTAFSSON, Å., and O. TEDIN: Plant breeding and mutations. *Acta Agr. Scand.* 4, 633–639 (1954). — 14. HAGBERG, A.: Cytogenetic analysis of erectoides mutations in barley. *Ibid.* 4, 472–490 (1954). — 15. HAGBERG, A.: Svalöfs kornsorter. (Svalöf's barley varieties.) *Katalog från Allmänna Svenska Utsädes-*

aktiebolaget 1963, 2–4 (1963). — 16. HUTCHINSON, J.: Genetics and the improvement of tropical crops. *Inaugural Lecture.* London: Cambridge University Press. 1958. 28 pp. — 17. STUBBE, H.: Advances and problems of research in mutations in the applied field. *Proc. Xth Intern. Congr. Genet. (Montreal)* 1, 247–260 (1958). — 18. THÖGERSEN, O.: Sortsforsøg med byg. (Variety trials in barley.) (1958–1965). In: „Beretning om Landboforeningernes Virksomhed for Planteavl på Sjælland“, København, Danmark. *Barley*: 1959: 228, 1960: 222–228, 1961: 237–244, 1962: 254–262, 1963: 260 bis 268, 1964: 270–278, Vol. 66, 281–290, Vol. 67, 259 bis 304 (1959, 1960a–1965a). — 19. THÖGERSEN, O.: Sortsog stammeforsøg. (Variety and race trials.) (1959–1964). In: „Beretning om faellesforsøg i Landbo- og Husmandsforeningerne“, Odense, Danmark. *Barley*: 1960: 62–74, 1961: 67–79, 1962: 67–81, 1963: 71–86, 1964: 101–118, 1965: 80–99 (1960b–1965b). — 20. WETTSTEIN, D. VON: Mutations and the intentional reconstruction of crop plants. *Hereditas* 43, 298–302 (1957).

Vergleichende Untersuchungen über die autotetraploiden Formen der Tomate*

J. MAKÓ, L. DANIEL und B. GYÖRFFY

Institut für Genetik der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Budapest

Comparative investigations on autotetraploid forms of the tomato

Summary. In experiments over some years observations were made on autotetraploid tomato lines involving *Lycopersicon peruvianum*, *L. pimpinellifolium*, five varieties of *L. esculentum* var. *cerasiforme* and var. *piriforme*, and six cultivated varieties, Resista, Aranyalma (Golden Apple), Bonny Best, Mikado, Bounty and San Marzano. The tetraploids of the self-incompatible *L. peruvianum* were not isogenic with the corresponding diploids and behaved inconsistently with the general trend of the autotetraploid lines in some instances.

The effect of tetraploidy on the cotyledons was to increase their width in all cases, their length in lines with relatively small cotyledons, but to reduce their length in lines with larger cotyledons. In agreement with the general features of the autotetraploids, however, the organs are wider and thicker than those of normal diploid plants. The width to length ratio was in all cases considerably higher in autotetraploid tomatoes than in diploids.

The fruit shape tended to be globular in all autotetraploid lines, their width-length index was higher than that of the diploid varieties with slightly elongated spherical or with elongated fruit and was lower than that of the corresponding diploids with flattened or oblate fruit. In neither case of the contrasting trends did it pass the value 1.00.

Tetraploidy was associated with increased pollen size and seed weight, and with reduced pollen viability (i.e. percentage of the stainable pollen grains), fruit weight and relative fertility (i.e. number of seeds per fruit); this agrees with data from publications on tomatoes.

Vor 50 Jahren hat H. WINKLER die erste experimentell erzeugte autotetraploide Pflanze in seinen klassischen Art-Pfropfungen zwischen *Lycopersicon* und *Solanum nigrum* erhalten. Seitdem sind von vielen Seiten autotetraploide Formen sehr verschiedener Tomatensorten und auch -arten, zuerst mit der verbesserten Dekapitierungsmethode von C. A. JÖRGENSEN und später fast ausschließlich mit der

Colchicinmethode, hergestellt worden (RICK und BUTLER, 1956). Die Untersuchungen erstreckten sich in den meisten Fällen auf Vergleiche weniger Eigenschaften in autotetraploiden Formen von Kultursorten. Größere vergleichende Untersuchungen von primitiven Formen und Kultursorten der Tomate mit statistisch bearbeiteten Resultaten sind uns nicht bekannt. Diese Tatsache hat den Anlaß gegeben, die Ergebnisse unserer über mehrere Jahre durchgeführten Versuche mit Kultursorten und Primitivformen sowie Wildarten zusammenfassend darzulegen. Es ist bekannt, daß in der Regel die tetraploiden Formen von den diploiden mit großer Sicherheit unterschieden werden können, aber wegen der polygenen Bedingtheit der phänotypischen Merkmale, die auch die statistische Bearbeitung der Daten erforderte, lassen sich die Unterschiede nicht leicht definieren (FABERGÉ, 1936).

Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden 13 Sippen mit verschiedener Herkunft verwendet, deren Charakterisierung in der Arbeit von LEHMANN (1955) zu finden ist. L-21 ist eine Linie der Wildart *Lycopersicon peruvianum* (L.) Miller und L-4 eine Linie der primitiven Art *L. pimpinellifolium* (Jusl.) Miller. Von den 4 primitiven Formen von *L. esculentum* Miller convar. *parvibaccatum* Lehmann gehört die rotfrüchtige Sippe C-6 zu var. *cerasiforme* (Dunal) Alefeld, die rotfrüchtige Linie P-2 und die gelbfrüchtige P-11 sowie unsere gelbfrüchtige Selektion mit farbloser Fruchthaut (E-A) zu var. *piriforme* (Dunal) Alefeld; die fünfte primitive Form C-11 mit sehr stark gegabeltem Wickel ist eine Sippe aus der convar. *scopigerum* Lehmann. Die verwendeten 6 Kultursorten von *L. esculentum* vertreten 5 verschiedene Provarietäten der convar. *infiniens* Lehmann, und zwar 'Aranyalma' (Goldener Apfel, E-13) die Provar. *flammatum* Lehmann, 'Resista' (E-12)

* Herrn Professor Dr. HANS STUBBE zum 65. Geburtstag gewidmet.

die Provar. *densifolium* Lehmann, 'San Marzano' (E-120) die Provar. *oviforme* (A. Voss) Lehmann, 'Bonner Beste' (E-41) die Provar. *commune* Bailey und 'Mikado' (E-69) die Provar. *mikadofolium* Lehmann, während die sechste Sorte 'Bounty' (E-72) die Provar. *speciosum* Lehmann aus der Convar. *fruticosum* Lehmann repräsentiert.

Mit Ausnahme der selbstunverträglichen Art *L. peruvianum* können alle anderen Sippen als reine Linien betrachtet werden; sie wurden mindestens vier Jahre vor Beginn der Versuche in unserem Institut erhalten. Zur Herstellung der autotetraploiden Formen wurden junge Pflanzen im Keimblattstadium kurz vor dem Erscheinen der ersten Laubblätter durch mit 0,1–0,2%iger Colchicininlösung getränkte Watte behandelt (GYÖRFFY, 1940) und in der ersten Samengeneration die autotetraploiden Individuen nach der Zahl der somatischen Chromosomen ausgelesen. Die „jungen“ Polyploiden wurden jährlich überprüft, aber eine Reversion zur diploiden Form wurde nie beobachtet.

Untersucht wurden mehrere Eigenschaften und, wenn möglich oder wenn notwendig, in mehreren Jahren, aus technischen Gründen konnte aber häufig nicht das ganze Material einbezogen werden (Tabelle 1 und 2).

Der Einfluß der Ploidie auf die Form der Keimblätter wurde an Stichproben von je zehn Pflänzchen, gepflanzt in Pikierkästen im Gewächshaus nach dem Erreichen der maximalen Größe der Keimblätter, untersucht. Von den abgeschnittenen Keimblättern wurde ein Schattenbild angefertigt und nach zehnfacher Vergrößerung die Länge und die Breite gemessen. Zu den übrigen Untersuchungen wurden die Samen in Petrischalen vorgekeimt, dann in Pikierkästen und Ende Mai im Zuchtgarten ausgepflanzt. Die Stichproben wurden von mehreren Pflanzen

zufallsmäßig genommen. Zur Feststellung der Pollenvitalität („Pollenfertilität“, vgl. FUNKE, 1956) der Autotetraploiden wurden Pollen der ersten Blütezeit mit Cottonblue gefärbt, die tauben Pollenkörner aus Proben je von 500 ausgezählt und je von 50 der Durchmesser mit einem Zeiss-Okularmikrometer bei einer Vergrößerung von 600 gemessen. Die Eigenschaften der Früchte beruhen auf Stichproben von je 50 Messungen. Das Tausendkorngewicht wurde an Samen nach einjähriger Lagerung in Zimmertemperatur bestimmt. Die Dauer der Experimente ist immer ein Jahr länger als der in der Varianztabelle gegebene Freiheitsgrad.

Die Varianzanalyse wurde in der üblichen Weise (BAILEY, 1959) durchgeführt, die Varianzen innerhalb der Stichproben auf Homogenität geprüft (BARTLETT-Test) und als Fehlervarianz benutzt. Bei dem Gewicht der Früchte mußte eine \log_{10} -Transformation durchgeführt werden (WRIGHT, 1952). Die in Prozenten angegebene Pollensterilität wurde einer angularen Transformation unterworfen. Bei den Eigenschaften Pollensterilität, Frucht- und Samengewicht, bei denen keine Varianz innerhalb der Stichproben zur Verfügung stand, wurde die Linien \times Ploidie \times Jahre-Interaktion als Fehlervarianz benutzt.

Bei den dreijährigen Versuchen fielen im ersten bzw. zweiten Versuchsjahr die Linien L-4, E-A und E-120 bzw. E-69 und E-72 bei der Bestimmung des Pollendurchmessers sowie die Linien L-4, E-A, E-69, E-120 bzw. E-69 bei der Bestimmung der Samenzahl/Frucht aus. Die fehlenden Werte sind nach dem Prinzip der minimalen Abweichungsquadrat für die Quadratsumme geschätzt und dementsprechend sind die Freiheitsgrade für Linien \times Jahre und Linien \times Ploidie \times Jahre 19 statt 24. Die linearen Regressionen der Autotetraploiden auf die Diploiden wurden auf

Tabelle 1. Die Form der Keimblätter bei diploiden Linien und ihren Autotetraploiden innerhalb der Gattung *Lycopersicon*.

(Bezeichnungen der Linien siehe bei Material und Methoden)

| Linien | Breite mm | | | Länge mm | | | Breite/Länge-Index | | |
|------------------------|-------------------|------|-------|-------------------|------|-------|--------------------|-------|-------|
| | 2x | 4x | 4x-2x | 2x | 4x | 4x-2x | 2x | 4x | 4x-2x |
| L-4 | 2,60 | 3,83 | +1,23 | 7,3 | 8,1 | +0,8 | 0,356 | 0,473 | 0,117 |
| C-6 | 4,76 | 5,68 | +0,92 | 12,8 | 14,1 | +1,3 | 0,372 | 0,403 | 0,031 |
| C-11 | 4,06 | 6,51 | +2,45 | 11,5 | 12,6 | +1,1 | 0,353 | 0,517 | 0,164 |
| P-2 | 3,83 | 4,50 | +0,67 | 11,3 | 11,5 | +0,2 | 0,339 | 0,391 | 0,052 |
| P-11 | 3,80 | 4,97 | +1,17 | 12,5 | 13,3 | +0,8 | 0,304 | 0,374 | 0,070 |
| E-A | 4,18 | 5,83 | +1,65 | 14,0 | 15,4 | +1,4 | 0,299 | 0,379 | 0,080 |
| E-12 | 5,01 | 6,00 | +0,99 | 15,6 | 12,5 | -3,1 | 0,321 | 0,480 | 0,159 |
| E-13 | 4,38 | 6,09 | +1,71 | 13,6 | 13,7 | +0,1 | 0,322 | 0,444 | 0,122 |
| E-41 | 4,20 | 6,02 | +1,82 | 12,1 | 14,0 | +1,9 | 0,347 | 0,430 | 0,083 |
| E-69 | 5,33 | 6,66 | +1,33 | 17,1 | 15,7 | -1,4 | 0,312 | 0,424 | 0,112 |
| E-72 | 5,69 | 7,28 | +1,59 | 19,0 | 18,0 | -1,0 | 0,299 | 0,404 | 0,105 |
| E-120 | 4,24 | 5,36 | +1,12 | 13,7 | 13,7 | 0,0 | 0,309 | 0,391 | 0,082 |
| Mittel | 4,34 | 5,73 | +1,39 | 13,4 | 13,6 | +0,18 | 0,328 | 0,426 | 0,098 |
| Regressionskoeffizient | 1,021 \pm 0,190 | | | 0,715 \pm 0,119 | | | 0,838 \pm 0,504 | | |

Varianzanalyse

| Varianzursache | Freiheitsgrade | Mittleres Abweichungsquadrat | | |
|-------------------------|----------------|------------------------------|-----------------------|-----------------------|
| | | Breite | Länge | Index |
| Linien | 11 | 14,43 ⁺⁺⁺ | 101,67 ⁺⁺⁺ | 0,0178 ⁺⁺⁺ |
| Ploidie | 1 | 115,51 ⁺⁺⁺ | 1,84 | 0,5416 ⁺⁺⁺ |
| Linien \times Ploidie | 11 | 1,17 ⁺⁺⁺ | 46,36 ⁺⁺⁺ | 0,0078 ⁺⁺⁺ |
| Rest (Fehler) | 216 | 0,15 | 1,50 | 0,0010 |

⁺⁺⁺ Signifikant bei Irrtumswahrscheinlichkeit 0,1%.

Tabelle 2. Vergleich von diploiden Linien und ihren Autotetraploiden bei *Lycopersicon*.
(Bezeichnungen der Linien siehe bei Material und Methoden)

| Merkmale | L-21 | L-4 | C-6 | C-11 | P-2 | P-11 | E-A | E-12 | E-13 | E-41 | E-69 | E-72 | E-120 | Mittel | Regressionskoeffizient |
|--------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|------------------------|
| Pollengröße (Durchmesser, μ) | 18,88 | 20,27 | 19,99 | 20,53 | 20,26 | 20,17 | 21,07 | 20,73 | 20,85 | 20,89 | 20,12 | 20,89 | 21,22 | 20,45 | $1,296 \pm 0,146$ |
| Pollenvitalität (% tauber Körner) | 22,29 | 24,03 | 23,56 | 24,34 | 24,44 | 24,38 | 25,18 | 24,94 | 24,62 | 24,55 | 24,17 | 25,62 | 25,34 | 24,42 | $0,787 \pm 0,416^x$ |
| Fruchtgewicht in g | 2,7 | 4,2 | 4,4 | 3,5 | 4,3 | 3,5 | 5,6 | 4,3 | 3,1 | 2,9 | 8,2 | 3,7 | 2,7 | 4,1 | $0,755 \pm 0,977^1$ |
| Fruchtform (B/L-Index) | 23,2 | 22,1 | 31,5 | 18,8 | 21,8 | 15,8 | 23,4 | 18,6 | 41,2 | 35,6 | 43,5 | 23,3 | 24,3 | 26,4 | $0,657 \pm 0,030$ |
| Samen/Frucht | — | — | 3,97 | 5,74 | 7,36 | 12,84 | 5,04 | 39,26 | 30,99 | 32,74 | — | 120,59 | 15,95 | 27,45 | $0,092 \pm 0,022$ |
| Samengewicht (1000 Samen in g) | — | — | 3,49 | 5,57 | 7,03 | 10,43 | 2,70 | 20,16 | 11,40 | 17,26 | — | 57,16 | 11,87 | 14,71 | $1,291 \pm 0,091$ |
| | 1,140 | 0,973 | 1,070 | 0,907 | 0,673 | 0,733 | 0,750 | 1,173 | 1,140 | 1,137 | 1,073 | 1,237 | 0,560 | 0,966 | |
| | 1,313 | 0,993 | 1,037 | 0,987 | 0,827 | 0,847 | 0,840 | 1,113 | 1,117 | 1,093 | 1,050 | 1,170 | 0,683 | 1,005 | |
| | 66,52 | 34,80 | 61,48 | 70,54 | 55,43 | 91,23 | 66,18 | 114,78 | 101,27 | 138,40 | 146,82 | 217,09 | 55,67 | 93,86 | |
| | 43,36 | 11,29 | 23,41 | 30,30 | 25,47 | 22,55 | 25,51 | 23,25 | 15,21 | 22,32 | 17,28 | 32,27 | 21,18 | 24,11 | |
| | 0,74 | 0,91 | 1,69 | 1,81 | 1,75 | 2,07 | 1,80 | 2,78 | 2,93 | 2,05 | — | 2,62 | 2,20 | 1,95 | |
| | 1,39 | 1,48 | 2,91 | 2,75 | 2,71 | 3,43 | 2,96 | 3,79 | 4,34 | 3,38 | — | 3,85 | 3,08 | 3,01 | |

Varianzanalyse

| Varianzursache | FG | Pollengröße MQ | Pollenvitalität x FG | Fruchtgewicht! MQ | Fruchtformindex FG | Samen/Frucht MQ | Samengewicht MQ |
|--|------|-------------------|-------------------------|----------------------|-----------------------|--------------------|--------------------|
| Linien | 12 | 137,91+++ | 62,84+++ | 9 | 11,0781+++ | 12 | 175373,0+++ |
| Ploidie | 1 | 13194,65+++ | 7198,08+++ | 1 | 1,4430+++ | 1 | 4104113,0+++ |
| Jahre | 2 | 58,82+++ | 33,78++ | 1 | 0,0632+++ | 2 | 17694,0+++ |
| Linien \times Ploidie | 12 | 7,67+++ | 43,92+++ | 9 | 0,02328+++ | 12 | 161052,8+++ |
| Linien \times Jahre | 19 | 1,99++ | 9,84 | 9 | 0,00944+++ | 19 | 5150,5+++ |
| Ploidie \times Jahre | 2 | 0,69 | 8,34 | 1 | 0,00478+++ | 2 | 8706,0+++ |
| Linien \times Ploidie \times Jahre | 19 | 3,62+++ | 5,89 | 9 | 0,00500+++ | 19 | 697,4 |
| Rest (Fehler) | 3332 | 0,70 | 1960 | 0,00040 | 3822 | 0,0044 | 920,2 |

+++ , ++ , + Signifikant bei Irrtumswahrscheinlichkeiten 0,1 , 1 bzw. 5% . — ! Log₁₀ Transformation.

Grund der Mittelwerte der einzelnen Linien nach der Gleichung $Y = a + bX$ (wobei $Y = 4x$ und $X = 2x$) gerechnet, außerdem der Standardfehler von b (Regressionskoeffizient) bestimmt.

Aus der Differenz der Mittelwerte der tetraploiden und diploiden Linien für Keimblätter Breite (B), Länge (L) und Breite/Länge-Index (I) wurde der Pfadkoeffizient (P) für den Index aufgebaut: $r_{LI} = P_{LI} + r_{BL} P_{BI}$, $r_{BI} = P_{BI} + r_{BL} P_{LI}$, $1 = P_{LI}^2 + P_{LI}^2 + P_{BI}^2 + 2 r_{BL} P_{LI} P_{BI}$; P_{LI} ist der unbekannten Faktoren zugeschriebene Anteil (LI, 1956).

Resultate

Keimblätter. Die Keimblätter sind bei der primitiven Art klein und vergrößern sich bei den Linien von *L. esculentum* in der Reihenfolge: var. *piriforme* \rightarrow var. *cerasiforme* \rightarrow Kultursorten; der Mittelwert der Oberfläche der Keimblätter von der Sorte Bounty (E-72) übertrifft mehr als fünfmal den von *L. pimpinellifolium* (L-4; Abb. 1, Tabelle 1).

Mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl wird die Breite der Keimblätter größer; die Differenz $4x - 2x$ zeigt zwar Schwankungen nach den Linien, aber im ganzen ist sie ziemlich regelmäßig. Im Gegensatz zu der Breite nimmt die Länge der Keimblätter bei den tetraploiden Formen der drei Linien mit den längsten Keimblättern ab und wächst bei den Linien mit kürzeren Keimblättern. Der Regressionskoeffizient von $4x$ auf $2x$ ist nur $+ 0,715 \pm 0,119$ und die Regressionsgerade schneidet die $4x = 2x (Y = X)$ -Gerade bei 14. Die Varianzanalyse zeigt eine stark gesicherte Linien \times Ploidie-Interaktion ohne gesicherten Ploidie-Effekt.

Der Breite/Länge-Index ist bei den $4x$ -Formen immer größer als bei den $2x$ -Ausgangsformen. Die Veränderungen sind durch die in gleicher Richtung wirkenden Breite-Veränderungen und die in entgegengesetzter Richtung wirkenden Länge-Veränderungen bestimmt; die Pfadkoeffizientenanalyse zeigt für den unbekannten Faktor nur 24% der Summe der absoluten Werte der drei Faktoren (Abb. 2).

Da mit der Polyploidisierung die Breite der Keimblätter in jedem Falle zunimmt, die Länge aber nur bei den kurzblättrigen Formen wächst und bei den langblättrigen sich verkürzt, wäre zu erwarten, daß die Breite/Länge-Indizes der langblättrigen Formen sich in einem stärkeren Maße erhöhen als die der kurzblättrigen. Trotzdem besitzt die Regression von $4x$ auf $2x$ einen Koeffizienten von $0,838$ mit dem Standardfehler $\pm 0,504$, so kann auch im besten Falle in diesem Material höchstens von einer ganz schwachen Tendenz die Rede sein.

Pollengröße. *L. peruvianum* besitzt weitaus den kleinsten Pollen, es scheint, als ob die primitiveren Formen kleinere Pollenkörner haben als die Kultursorten. Der diploide Pollen der Autotetraploiden ist immer größer als der haploide Pollen der betreffenden Ausgangsformen, in unserem Material übertrifft der kleinste 2 x Mittelwert (22, 29 μ) den Mittelwert des größten haploiden Pollens (21,22 μ). Der Effekt ist über Jahre konstant, während die Linien in verschiedenen Jahren gewisse Unterschiede zeigen; größere Pollenkörner reagieren etwas stärker als kleinere.

Pollenvitalität. Die haploiden Pollenkörner sind bei allen Linien ziemlich gut färbbar, die diploiden weisen hingegen 15,8 bis 43,5% taube Körner auf. Obwohl die Linien auf die Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht gleichmäßig reagieren und die Jahre eine relativ kleine Rolle spielen, kann zwischen der Qualität von haploiden und diploiden Pollen kein bestimmtes Verhältnis festgestellt werden, da der Standardfehler des Regressionskoeffizienten sehr groß ist.

Fruchtgewicht. Die Tetraploidisierung verursacht immer eine Abnahme der durchschnittlichen Fruchtgröße bei allen Linien trotz der erheblichen Unterschiede zwischen den Linien (4–120 g) und den zwei Versuchsjahren (Mittelwerte 15,43 und 10,05 g). Diese Verminderung des Gewichtes durch Genomverdoppelung ist aber nicht gleichmäßig, bei den untersuchten Primitivformen schwankt die Abnahme zwischen 2 und 23% mit einem Mittelwert von 11%, während bei den Kultursorten ein viel stärkerer Effekt auftritt und die Gewichtsabnahme bei den 4 x-Früchten zwischen 26 und 63%, mit einem Durchschnittswert von 47%, schwankt.

Fruchtformindex. Mit Ausnahme der kleinfrüchtigen selbstunverträglichen *L. peruvianum* nimmt der Index bei den länglichen Früchten zu und bei den abgeplatteten ab; die Regressionsgerade (ohne *L. peruvianum*) schneidet die 4 x = 2 x (Y = X)-Gerade bei 1,032; was von 1,00 trotz des kleinen Fehlers nicht signifikant abweicht (Abb. 3). Da die länglichen Typen — bei gleicher Anzahl — größere Abweichungen von der Kugelform aufweisen als die abgeplatteten Formen, ist die Ploidie-Hauptwirkung neben der Linien x Ploidie-Wechselwirkung auch stark gesichert; die Tetraploiden haben einen größeren Mittelwert als die Diploiden.

Samen/Frucht. Die Samenzahl je Frucht als Ausdruck der relativen Fertilität wird durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl um 88 und 35% verringert, und zwar viel stärker bei Linien mit großen Früchten und vielen Samen als bei solchen mit kleinen Früchten und weniger Samen. Der Regressionskoeffizient ist dementsprechend auch ohne *L. peruvianum* (L-21) sehr klein (Abb. 3).

Samengewicht. Die Samen der Wildart sind beträchtlich kleiner als die der primitiven Formen, die durchschnittlich wieder etwas kleiner sind als die Samen der Kultursorten. Durch Tetraploidisierung wird in unserem Material das Samengewicht unabhängig von der Ausgangsform immer gesteigert mit der Tendenz, daß die größeren Samen etwas mehr zunehmen als die kleineren ($b = 1,291 \pm 0,091$), aber auf die relativen Werte bezogen ändert sich dies und die kleinsamigen Wild- und Primitivformen zeigen die größere Steigerung.

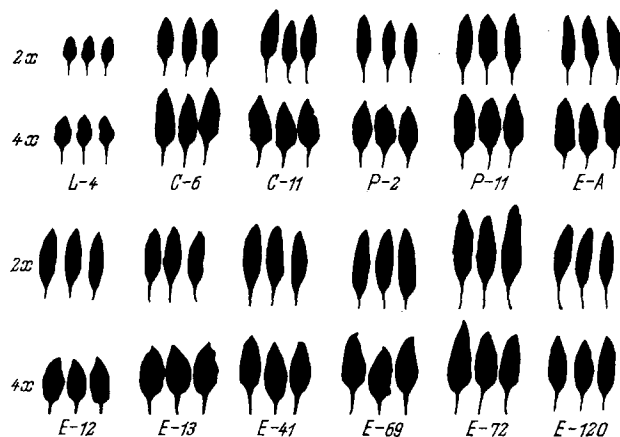


Abb. 1. Form der Keimblätter bei diploiden und autotetraploiden Tomatenlinien (Bezeichnungen der Linien siehe bei Material und Methoden).

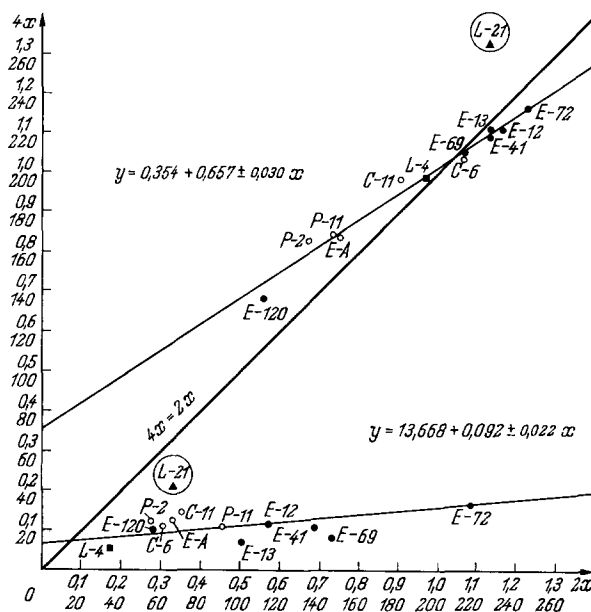
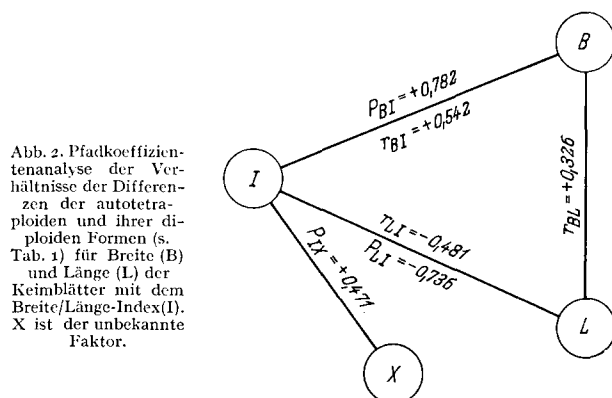


Abb. 3. Regression der Fruchtindizes (oberer Teil) und Samenzahl/Frucht (unterer Teil) der Autotetraploiden auf ihre diploiden Formen bei 12 *Lycopersicon*-Linien. Die selbstunverträgliche *L. peruvianum* (L-21) bildet eine Ausnahme und ist in die Analysen nicht einbezogen (Bezeichnungen der Linien siehe bei Material und Methoden).

Diskussion

Die zu den Versuchen herangezogenen Tomatenlinien von einer wilden und einer primitiven Art (*Lycopersicon peruvianum* bzw. *L. pimpinellifolium*), von 5 Primitivformen (*L. esculentum* var. *cerasiforme* und var. *piriforme*) sowie von 6 Kultursorten repräsentieren eine genügende Mannigfaltigkeit der Geno-

typen. Deswegen bietet der Vergleich und die Gegenüberstellung unserer Autotetraploiden mit ihren diploiden Ausgangsformen in den mehrjährigen, wiederholten Versuchen und die statistische Bearbeitung der erhaltenen Daten eine annehmbare Grundlage zur gewissen Verallgemeinerung. Das Verhalten von *L. peruvianum* weicht allerdings in mehreren Fällen durch nicht völlige Homozygotie und Selbstinkompatibilität ab.

Im allgemeinen kann festgestellt werden, daß die Unterschiede bei den untersuchten Eigenschaften der Autotetraploiden und Diploiden mit den in der Literatur nicht nur für Tomaten, sondern auch für andere Pflanzen gemachten Angaben weitgehend übereinstimmen. Wir beschränken uns daher nur auf die wichtigeren Resultate.

In Übereinstimmung mit KUŹDOWITZ (1960) und im Gegensatz zu QUADT (1955) konnten wir bei unseren Autotetraploiden keine Herabregulierung beobachten. Die tetraploide Form kann von der diploiden schon nach äußeren Merkmalen gut unterschieden werden, und dieser Unterschied fällt bei den primitiveren Formen stärker auf als bei den Kultursorten mit viel mehr rezessiven Merkmalen, was auch KUŹDOWITZ (1960) erwähnt hat.

Unsere Feststellungen zur Pollengröße und Pollenvitalität wie zum Samengewicht haben zu den aus der Literatur bereits bekannten Ergebnissen nichts wesentlich Neues gebracht. Die relative Fertilität, d. h. Samen/Frucht, nimmt bei den Autotetraploiden immer ab und ändert sich auch in späteren Generationen nicht. Übereinstimmend mit dieser Beobachtung ist es auch KUŹDOWITZ (1960) nicht gelungen, durch Selektion die relative Fertilität der autotetraploiden Linien zu verbessern, auch QUADT (1955) und NILSSON (1950) konnten den Samenansatz nur durch Kreuzung der tetraploiden Formen verschiedener Sorten erhöhen.

Das durchschnittliche Gewicht der einzelnen Früchte ist bekanntlich bei den Tetraploiden immer kleiner, und zwar besonders bei Tetraploiden von Kultursorten; diese Gewichtsverminderung ist vor allem bei Linien mit großen Früchten ausgeprägt. KUŹDOWITZ (1960) hat zwar durch Tetraploidisierung eine starke Vergrößerung der Frucht von *L. pimpinellifolium* erzielt, bei unserer autotetraploiden Linie von *L. pimpinellifolium* bleibt aber das Fruchtgewicht annähernd dem der diploiden Form gleich (Daten hierüber sind hier nicht enthalten).

Im allgemeinen sind die tetraploiden Pflanzen durch eine relativ breitere bzw. dickere Beschaffenheit der verschiedenen Organe charakterisiert. In unseren Versuchen zeigten die Formen mit über 15 mm langen Keimblättern eine Verkürzung und die mit kurzen Keimblättern eine Verlängerung der Keimblätter durch die Genomverdoppelung. Die Breite der Keimblätter der 4 x Formen übertrifft aber immer jene der 2 x Ausgangsformen, dementsprechend ist nicht nur der durchschnittliche Breite/Länge-Index der Autotetraploiden, sondern auch die Indizes der einzelnen 4 x-Linien sind größer als die der Diploiden. Die Differenz zwischen dem kleinsten und dem größten Index der Tetraploiden ist auch größer; die Index-Werte und die 4 x — 2 x-Differenzen zeigen aber keinen feststellbaren Zusammenhang.

Der die Fruchtform charakterisierende Breite/Länge-Index nähert sich durch die Ploidisierung, unabhängig von den Werten der diploiden Formen, eindeutig dem Werte 1,0, d. h. sowohl die länglichen als auch die abgeplatteten Fruchtformen der Diploiden werden bei ihren Autotetraploiden kugelförmiger. Bei der länglichen Fruchtform ist diese Tendenz bei der Veränderung des Breite/Länge-Indexes allgemein bekannt. So ist die Frucht der tetraploiden *Citrullus vulgaris* immer kugelförmiger als die der diploiden (KIYARA, 1951; GREEN und STEVENSON 1962). Obwohl SINNOTT, BLAKESLEE und WARMKE (1939) berichteten, daß bei *Cucurbitaceae* die sphäroide Fruchtform von Diploiden bei den Autotetraploiden noch platter wurde, konnten wir in unserem Tomatenmaterial, das eine große Mannigfaltigkeit der Fruchtform aufwies, immer eindeutig feststellen, daß die tetraploide Form einer länglichen Diploiden nur mehr sphäroid werden kann, ohne in eine abgeplattete Form überzugehen, und daß umgekehrt eine abgeplattete Fruchtform bei Diploiden bei den Autotetraploiden immer mehr sphäroid wird, ohne eine längliche Form anzunehmen.

L. peruvianum zeigt zwar eine Ausnahme, aber, wie schon erwähnt, haben wir keine reine Linie dieser selbstunverträglichen Art und so wurden bei der Polyploidisierung nur bestimmte Genotypen ausgelesen. Solche Umstände gestatten eine Trennung der Wirkungen von Selektion und von Genomverdoppelung nicht, und deswegen müssen die mit dieser Wildart erhaltenen Ergebnisse mit Vorbehalt betrachtet werden.

Zusammenfassung

Bei *Lycopersicon peruvianum*, *L. pimpinellifolium*, *L. esculentum* var. *cerasiforme* (2 Linien), *L. esculentum* var. *piriforme* (3 Linien) und bei den Sorten 'Resista', 'Aranyalma', 'Bonner Beste', 'Mikado', 'Bounty' und 'San Marzano' wurden mit der Colchicinsmethode autotetraploide Formen hergestellt und die Wirkung der Genomverdoppelung untersucht.

Die Breite der Keimblätter nimmt bei jeder Linie nach der Tetraploidisierung zu. Die Länge der Keimblätter nimmt bei den meisten Linien ebenfalls zu; bei den Linien mit den längsten Keimblättern nimmt sie jedoch ab. Die relative Zunahme der Breite ist aber in allen Fällen so groß, daß der Breite/Länge-Index bei allen 4 x-Linien eine Vergrößerung zeigt.

Die Fruchtform nähert sich immer der Kugelform, der Breite/Länge-Index nimmt bei den länglichen Früchten zu und vermindert sich bei den abgeplatteten Formen, ohne in beiden Fällen den Wert 1,00 zu überschreiten.

Übereinstimmend mit den Angaben in der Literatur wird die Pollengröße und das Samengewicht erhöht; vermindert wird die Pollenvitalität (erhöhte Zahl von tauben Pollenkörnern), das Gewicht der Frucht und die relative Fertilität (Samenzahl/Frucht).

Literatur

1. BAILEY, N. J.: Statistical methods in biology. London: Engl. Univ. Press 1959. — 2. FABERGÉ, A. C.: The physiological consequences of polyploidy. I.—II. J. Genet. **33**, 365—405 (1936). — 3. FUNKE, C.: Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen am Pollen diploider und autotetraploider Kulturpflanzen. Z. Pflanzenzüchtg. **36**, 165—196 (1956). —

4. GREEN, C. H., and E. C. STEVENSON: Effects of ploidy differences on horticultural characteristics in watermelons. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **80**, 550–555 (1962). — 5. GYÖRFFY, B.: Die Colchicinmethode zur Erzeugung polyploider Pflanzen. *Züchter* **12**, 139–149 (1940). — 6. KIHARA, H.: Triploid watermelons. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **58**, 217–230 (1951). — 7. KUŹDOWICZ, A.: Das Problem der Fertilität und der Ertragsfähigkeit von Autotetraploiden der Gattung *Lycopersicon* Mill. *Züchter* **30**, 6–11 (1960). — 8. LEHMANN, CHR. O.: Das morphologische System der Kulturtomaten. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. — 9. LI, C. C.: The concept of path coefficient and its impact on population

genetics. *Biometrics* **12**, 190–210 (1956). — 10. NILSSON, E.: Some experiments with tetraploid tomatoes. *Hereditas* **36**, 181–204 (1950). — 11. QUADT, F.: Beobachtungen an den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde. *Züchter* **25**, 241–245 (1955). — 12. RICK, C. M., and L. BUTLER: Cytogenetics of the tomato. *Advances in Genetics* **8**, 267–382 (1956). — 13. SINNOTT, E. W., A. F. BLAKESLEE and H. E. WARMKE: The effect of colchicine-induced polyploidy on fruit shape in cucurbits. *Genetics* **24**, 84–85 (1939). — 14. WRIGHT, G.: The genetics of quantitative variability. In: E. REEVE and C. H. WADDINGTON, *Quantitative Inheritance*, p. 5–41. London: H.M.S.O. 1952.

Die Entwicklung des sogenannten „Fadenapparates“ im Embryosack von *Petunia hybrida**

J. VAN WENT und H. F. LINSKENS

Botanisches Institut der Universität Nijmegen

The development of the so-called „filiform apparatus“ in the embryo sac of *Petunia hybrida*

Summary. A reinvestigation of the embryo sac of *Petunia* by electron microscopy shows the existence of a so-called filiform apparatus in the micropylar region of the synergids. It is a thickened cellulose wall with two layers which can be distinguished by electron density. The „filiform“ structure is built up very quickly during anthesis but is suddenly broken down in the synergid cell when the pollen tube tip enters it.

The cytoplasm of the synergids has complex structure with strongly polarized distribution of a large number of mitochondria, dictyosomes and highly developed ER in parallel arrangement. It can be concluded that the synergid cell exhibits high metabolic activity with a maximum immediately after anthesis when pollen tubes arrive at the tip of the embryo sac. The pollen tube does not open until the tube tip comes in contact with the synergid plasma. The circular structure of the plasma can be interpreted as caused by injection under pressure of the pollen tube contents.

The physiological function of the filiform structure seems to be twofold: (1) it functions as an attraction center for the chemotropical orientation of the pollen tubes and (2) it functions as a system for opening the pollen tube tip and for the effusion of the male material.

Einleitung

Über die Struktur des Embryosackes besteht eine sehr umfangreiche Literatur, die auf lichtmikroskopischen Beobachtungen beruht (MAHESHWARI 1950, 1963). Seit einigen Jahren sind mit Hilfe der Elektronenmikroskopie neue Befunde über die submikroskopische Struktur hinzugekommen (JENSEN 1963, 1964, 1965a, b; VAN DER PLUIJM 1963; DIBOLL u. LARSON 1966).

Unter den Strukturen des Embryosackes, die durch die Anwendung der submikroskopischen Analyse einer erneuten Untersuchung zugänglich werden, ist besonders der sogenannte „Fadenapparat“ zu nennen. Am akropetalen Ende der Synergiden der meisten Angiospermen befindet sich eine stark lichtbrechende Struktur (MAHESHWARI 1950), die zuerst durch SCHACHT (1856) wahrgenommen und später als „Fadenapparat“ beschrieben worden ist: „Der

obere Teil der Keimkörperchen erscheint scharf umgrenzt, mit einer zarten Längsstreifung versehen und bricht das Licht in hohem Grade. Mit einer Nadel zerrissen, zeigt sich der obere gestreifte Teil aus einer Menge zarter Fäden zusammengesetzt.“ Die Längsstreifen hat HOFMEISTER (1861) als echte Verdickungen der Embryosackwand gedeutet. STRASBURGER (1877) nennt die Struktur „Synergidenkappe“ und schließt aus der Färbbarkeit mit Chlorzinkjod auf die Anwesenheit von Zellulose. Beide Begriffe wurden zunächst synonym gebraucht. Später ist diese „Zelluloseanhäufung am mikropylaren Ende der Synergiden“ als Fadenapparat oder filiformous structure in die Literatur eingegangen (STRASBURGER 1884, SCHNARF 1929, STEFFEN 1951).

Die Frage der Natur der Streifen bleibt ungeklärt. HABERMANN (1906) nimmt keine fädigen Strukturen, sondern eher eine wabenförmige wahr. Bei *Anchusa officinalis* sowie bei einigen anderen Boraginaceen stellt SVENSSON (1925) einen Übergang des Fadenapparates in Synergiden-Kappe fest, ein Prozeß, der von der Synergidenspitze zur Basis verläuft. Die Streifung des ersteren soll eine Folge der durch das Cytoplasma gebildeten Zellulosefäden sein. Der Zellulose- und Pektin-Gehalt wird von verschiedenen Autoren bestätigt (TISCHLER 1899, ISHIKAWA 1918, WEST 1930). STEFFEN (1951) schließt sich der Auffassung von SVENSSON an und erachtet die Unterscheidung zwischen Fadenapparat und Synergidenkappe als fragwürdig. Neuerdings wird allerdings von VAZART (1958) wieder Nachdruck auf die Verschiedenheit der beiden Strukturen gelegt: Als Fadenapparat wird eine plasmatische Struktur aus feinen, konvergierenden Tubuli, die eine Membran bilden, definiert; die Synergidenkappe soll hingegen eine zellulosehaltige Struktur an der Spitze der Synergiden sein.

Die skizzierte Polemik wurde erst durch elektronenmikroskopische Beobachtungen (VAN DER PLUIJM 1963, JENSEN 1964, 1965a, DIBOLL u. LARSON 1966) in eine neue Richtung gelenkt: offensichtlich ist die Struktur an der Spitze des Embryosackes artspezifisch verschieden; es werden sowohl glattrandige als auch stark gelappte und zerfaserte Fadenapparate gefunden (Abb. 1). Der „Faden-Eindruck“ kann

* Herrn Prof. Dr. HANS STUBBE zu seinem 65. Geburtstag gewidmet.