

Außer-karyotische Vererbung von Pollensterilität bei *Oenothera*

CARL-GEROLD ARNOLD

Botanisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg (BRD)

Extrakaryotic Inheritance of Pollen Sterility in *Oenothera*

Summary. In crossbreeding tests we obtained plants having the $B \cdot l$ genome of *Oenothera berteriana* and the extrakaryotic genes of *Oenothera blandina*. The plants showed complete male sterility. The fertility of the female sex also was extremely low. The condition of fertility remained unchanged after further crossbreeding tests with the genomes $B \cdot l$ ♂ and l ♂. According to these results the male sterility and the decreased fertility of the female sex is due to incompatible interaction between the karyotic genes of *Oenothera berteriana* and the extrakaryotic genes of *Oenothera blandina*.

Einleitung

Auf Grund der bei *Oenothera berteriana* vorliegenden Komplexheterozygotie ist es möglich, mit nur zwei Kreuzungsschritten das Genom dieser Art mit den außer-karyotischen Erbfaktoren anderer *Oenothera*-Arten zu kombinieren. In den vergangenen Jahren sind mehrere solche Kombinationen hergestellt worden. Dabei sollten diejenigen Merkmale erfaßt werden, die von den außer-karyotischen Faktoren codiert bzw. beeinflußt werden.

Die ersten Ergebnisse sind bereits an anderer Stelle kurz dargestellt worden (Arnold, 1967). Hier soll über die Pollensterilität berichtet werden, die aus der Kombination zwischen dem $B \cdot l$ -Genom der *Oenothera berteriana* und den plasmatischen Erbfaktoren der *Oenothera blandina* resultiert.

Ergebnisse

A) Die Gewinnung von Pflanzen mit karyotischen Genen der *Oenothera berteriana* und außer-karyotischen Genen der *Oenothera blandina*

Kreuzungen zwischen *Oenotheren* des Subgenus *Eu-Oenothera* und *Raimannia* gelingen in der Regel nur dann ohne Schwierigkeiten, wenn die *Raimannien* als ♀ Eltern fungieren. Die reziproken Kreuzungen ergeben oft gar keine oder nur wenige Nachkommen. Die Mehrzahl der Bastardpflanzen gehen auf embryonalen Stadien zugrunde, wohl auf Grund einer Unverträglichkeit zwischen Bastardgenom und den Plastomen der *Eu-Oenotheren* (Arnold, 1963; Stubbe, 1966). Hier entscheiden also außer-karyotische Erbfaktoren über die Lebensfähigkeit der *Eu-Oenothera/Raimannia*-Bastarde.

So erhielten wir im Jahre 1964 aus 15 Kreuzungsversuchen zwischen der homozygoten *Oenothera blandina* ♀ (*Eu-Oen.*) und der komplexheterozygoten *Oenothera berteriana* ♂ (*Raimannia-Oen.*) nur 15 Nachkommen. Die heterozygote *Oenothera berteriana* besitzt die beiden Genomkomplexe B und l (Schwemmler, 1938). Wenn wir das *blandina*-Genom mit b be-

zeichnen, dann müßte die F_1 -Generation theoretisch aus $b \cdot B$ - und $b \cdot l$ -Pflanzen bestehen. Die 15 Nachkommen hatten jedoch einheitlich die Konstitution $b \cdot B$.

Bei späteren Versuchen erhielten wir in seltenen Fällen auch Pflanzen, die offenbar die Konstitution $b \cdot l$ besaßen. Sie verblieben jedoch die ganze Vegetationsperiode hindurch im Rosettenstadium. Nach Überwinterung im Gewächshaus schossen sie nur mit kümmerlichen Trieben. Sämtliche Selbstungs- und Kreuzungsversuche blieben ohne Erfolg.

Die $b \cdot B$ -Pflanzen kamen bereits im ersten Jahr zur Blüte. Sie wurden mit den halbheterogamen und ebenfalls komplexheterozygoten *Oenothera*-Bastarden der Konstitution $l \cdot II$ gekreuzt, die im ♂ Geschlecht nur das Genom l übertragen (Schwemmler, 1938), also:

$$b \cdot B \times l.$$

Auch diese Kreuzungen waren wenig erfolgreich; aus 8 Kreuzungsversuchen erhielten wir nur 19 Pflanzen.

Unser Ziel bestand zunächst darin, aus den Aufzuchten dieser Kreuzung $b \cdot B \times l$ solche Pflanzen zu finden, die genau wie die normale *Oenothera berteriana* die Genomkonstitution $B \cdot l$ hatten. Wir suchten deshalb vier Pflanzen aus, die der *Oenothera berteriana* morphologisch am ähnlichsten waren. Da diese, genau wie alle anderen Pflanzen dieser Aufzucht, pollensteril waren, konnten sie nicht geselbstet werden, sie wurden deshalb erneut mit der normalen *Oenothera berteriana* ($= B \cdot l$) gekreuzt.

Auch diese Kreuzungen ergaben immer nur einen ganz geringen Samenansatz. Die wenigen normal ausgebildeten Samen keimten 1965 sehr unterschiedlich, in der Regel mit erheblicher Verzögerung. Die weitere Entwicklung verlief jedoch ohne Störungen. Die Nachkommen dieser vier Pflanzen waren jeweils einheitlich. Sie zeigten große Ähnlichkeiten mit der echten *Oenothera berteriana*, doch waren sie mit dieser nicht identisch. So hatten sie kürzere Hypanthien und Petalen, die obersten Brakteenspitzen waren stärker nach rückwärts gekrümmt und der Blüh-

beginn lag mindestens 8 Tage früher. Diejenigen Merkmale, die die vier Nachkommenschaften untereinander unterschieden, sind geringfügig. Wir wollen darauf nicht eingehen.

Das wesentlichste Merkmal war jedoch die absolute Pollensterilität. In den reifen Antheren war kein einziges intaktes Pollenkorn zu finden. Mikroskopische Untersuchungen ergaben, daß die Degeneration bereits vor der Ausbildung der Pollenmutterzellen, also vor den Reifungsteilungen, einsetzt. In den wenigen untersuchbaren Pollenmutterzellen zeigten die Chromosomen auffallende Anomalien. Dennoch konnten einige Diakinesebilder ausgewertet werden. Sie zeigten Chromosomenketten von unterschiedlicher Länge, wie zum Beispiel Ketten aus 7, 5 und 2 Chromosomen oder solche Chromosomenanordnungen wie $7 + 7$, $7 + 4 + 3$, $6 + 4 + 4$, $5 + 5 + 4$, $5 + 3 + 3 + 2 + 1$. Da diploide *Oenothera* immer nur Diakineseringe mit einer geradzahigen Chromosomenzahl bilden können, kann geschlossen werden, daß die Normalkonfiguration ein 14chromosomiger Ring ist. Bei den beobachteten Konfigurationen ist dieser Ring nur an zwei oder mehreren Stellen zerbrochen. Damit haben die untersuchten Pflanzen dieselbe Diakinesekonfiguration wie die *Oenothera berteriana*. Die homozygote *Oenothera blandina* hat in der Diakinese sieben Chromosomenpaare.

Damit ist erwiesen, daß in allen vier Kreuzungsnachkommenschaften die 14 Chromosomen der *Oenothera berteriana* vorliegen. Und da in den Kreuzungen die außerkaryotischen Gene in der Regel überwiegend über die Mutterpflanze vererbt werden, ist es wahrscheinlich, daß es im Zuge der Kreuzungsfolge:

$$b \cdot b \times B \cdot l \rightarrow b \cdot B \times l \rightarrow B \cdot l \times B \cdot l \rightarrow B \cdot l$$

gelingen ist, die 14 Chromosomen der *Oenothera berteriana* mit den außerkaryotischen Erbfaktoren der *Oenothera blandina* zu kombinieren.

Dennoch erscheint es zweifelhaft, ob dieses $B \cdot l$ -Genom mit dem der *Oenothera berteriana* völlig identisch ist. Es ist sogar wahrscheinlich, daß auf Grund von crossing over-Vorgängen im Bastard $b \cdot B$ einige chromosomale *blandina*-Faktoren vorhanden sind. Wir wollen deshalb das Genom jener vier Kreuzungsnachkommenschaften mit

$$B' \cdot l'$$

bezeichnen.

Ebenso ungewiß ist, ob die außerkaryotische Erbkonstitution der vier Kreuzungsnachkommenschaften mit der der *Oenothera blandina* identisch ist. Denn bei *Oenothera* werden gelegentlich auch die cytoplasmatischen Erbträger des ♂ Geschlechts vererbt. Besonders von den Spermazellen mit dem Genom B ist bekannt, daß sie in der Lage sind, *berteriana*-Plastiden zu übertragen (Haustein, 1938). Wenn aber die von der Vaterpflanze übertragenen plasmatischen Erbpartikel eine größere Teilungsgeschwindigkeit als die mütterlichen Erbpartikel besitzen, dann können bereits nach einigen Zellgenerationen sogar

Zellen entstehen, die nur noch die außerkaryotischen Gene der väterlichen Pflanze haben. Es muß deshalb zunächst geklärt werden, ob diese $B' \cdot l'$ -Pflanzen tatsächlich die außerkaryotischen Gene der *Oenothera blandina* besitzen.

Aus diesem Grunde wurden die $B' \cdot l'$ -Pflanzen mit homozygoten Pflanzen der Konstitution $I \cdot I$ gekreuzt. Diese $I \cdot I$ -Pflanzen leiten sich von der komplexheterozygoten *Oenothera odorata* ab, die die Genomkomplexe v und I besitzt. Die Genomkombination $I \cdot I$ ist jedoch im *odorata*-Plasma nicht lebensfähig, dagegen im Plasma der *Oenothera berteriana*.

Wenn nach zweimaligem Einkreuzen dieser $I \cdot I$ -Pflanzen mit *berteriana*-Plasma, also:

$$B' \cdot l' \times I \cdot I \rightarrow B' \cdot I \times I \cdot I \rightarrow I \cdot I$$

bzw.

$$B' \cdot l' \times I \cdot I \rightarrow l' \cdot I \times I \cdot I \rightarrow I \cdot I$$

solche $I \cdot I$ -Pflanzen nicht auftreten, dann ist gezeigt worden, daß bei den vier $B' \cdot l'$ -Typen die cytoplasmatischen Erbfaktoren der *Oenothera berteriana* nicht oder nicht in überwiegender Menge vorhanden sind.

Nach dem ersten Kreuzungsschritt erhielten wir im Jahre 1967 Pflanzen der gewünschten Konstitution $B' \cdot I$ bzw. $l' \cdot I$, wenn auch in einer sehr geringen Zahl (s. Tab. 1). Diese Pflanzen wurden erneut mit $I \cdot I$ gekreuzt, also:

$$B' \cdot I \quad \text{bzw.} \quad l' \cdot I \times I \cdot I.$$

In diesen Kreuzungsaufzuchten wurden 1968 wiederum nur $B' \cdot I$ - und $l' \cdot I$ -Pflanzen festgestellt. Es trat keine einzige $I \cdot I$ auf. $I \cdot I$ -Pflanzen sind offenbar auch im Plasma der *Oenothera blandina* nicht lebensfähig. Ihr Fehlen beweist, daß bei den $B' \cdot l'$ -Pflanzen die außerkaryotischen Erbfaktoren der *Oenothera blandina* zumindest überwiegen.

Wir können jedoch nach wie vor nicht behaupten, daß die außerkaryotische Erbkonstitution der $B' \cdot l'$ -Pflanzen mit der der *Oenothera blandina* absolut identisch ist. Das Vorliegen einzelner Erbpartikel der *Oenothera berteriana* kann nicht ausgeschlossen werden.

B) Die Pollensterilität, ein Resultat des Zusammenwirkens zwischen den karyotischen Genen der *Oenothera berteriana* und den außerkaryotischen Genen der *Oenothera blandina*

Unser Ziel bestand nunmehr darin, die bei den vier $B' \cdot l'$ -Typen ($B' \cdot l'$ 1 bis 4) festgestellte Pollensterilität genetisch zu analysieren. Wir versuchten deshalb, das $B' \cdot l'$ -Genom durch ein Genom zu ersetzen, das gar keine karyotischen *blandina*-Faktoren enthält. Aus diesem Grunde wurden die $B' \cdot l'$ -Pflanzen im Jahre 1966 mit den halbheterogamen Pflanzen der Konstitution $B \cdot II$ und $l \cdot II$ gekreuzt, die im ♂ Geschlecht stets nur den Komplex B oder l übertragen. Da in der Nachkommenschaft der heterozygoten *Oenothera berteriana* niemals die homozygoten Kombinationen $B \cdot B$ und $l \cdot l$ auftreten, kann man bereits

Tabelle 1. Ergebnisse der Kreuzungsaufzuchten des Jahres 1967 (die Bezeichnung $B' \cdot l'$ bei den Kreuzungen mit $B \cdot l$ ♂ ist unexakt, doch läßt sich nicht bestimmen, welche Genome an den Befruchtungen beteiligt waren)

♀	I · I ♂	B · II ♂	I · II ♂	B · I ♂
$B' \cdot l' 1$	$l' \cdot I 1$ (2 Pfl.)	$B \cdot l' 1$ (1 Pfl.)	—	—
$B' \cdot l' 2$	$B' \cdot I 2$ (7 Pfl.) $l' \cdot I 2$ (1 Pfl.)	—	$B' \cdot l 2$ (14 Pfl.)	$B' \cdot l' 2$ (25 Pfl.)
$B' \cdot l' 3$	—	—	$B' \cdot l 3$ (4 Pfl.)	$B' \cdot l' 3$ (14 Pfl.)
$B' \cdot l' 4$	$B' \cdot I 4$ (15 Pfl.) $l' \cdot I 4$ (2 Pfl.)	—	$B' \cdot l 4$ (16 Pfl.)	$B' \cdot l' 4$ (6 Pfl.)

nach zwei Kreuzungsfolgen Pflanzen erhalten, die ein *blandina*-freies $B \cdot l$ -Genom besitzen:

$$B' \cdot l' \times B \rightarrow B \cdot l' \times l \rightarrow B \cdot l$$

bzw.

$$B' \cdot l' \times l \rightarrow B' \cdot l \times B \rightarrow B \cdot l.$$

Selbstverständlich wurden alle vier $B' \cdot l'$ -Pflanzen immer wieder mit der normalen *Oenothera berteriana* (= $B \cdot l$) gekreuzt (s. Tab. 1).

In der Tabelle 1 sind die Ergebnisse des ersten Kreuzungsschrittes wiedergegeben. Aus ihr kann man entnehmen, daß viele Kreuzungen ganz erfolglos blieben, während die anderen nur eine zahlenmäßig sehr geringe Nachkommenschaft ergaben. Man darf daraus schließen, daß die Fertilität des ♀ Geschlechts bei den $B' \cdot l'$ -Pflanzen ebenfalls stark beeinträchtigt ist, wenn sie auch nicht das Stadium der absoluten Sterilität des ♂ Geschlechts erreicht. Die im Jahre 1967 aufgetretenen Pflanzentypen (s. Tab. 1) sind genau wie die $B' \cdot l'$ -Pflanzen vollständig pollensteril.

Die Ergebnisse der Kreuzungsaufzuchten des Jahres 1968 wollen wir nicht vollständig wiedergeben. Wir wollen uns auf die Darstellung derjenigen Resultate beschränken, die entscheidende Aussagen machen.

a) Im Jahre 1967 erhielten wir vier Pflanzen der Konstitution $B' \cdot l 3$ (s. Tab. 1). Sie wurden alle mehrfach mit $B \cdot II$ -Pflanzen gekreuzt, also:

$$B' \cdot l \times B.$$

Aus diesen Kreuzungen gingen nur drei Pflanzen hervor. Diese hatten erwartungsgemäß die Konstitution $B \cdot l$, sie besaßen also das normale Genom der *Oenothera berteriana*. Dennoch waren sie nach wie vor vollständig pollensteril.

b) 1967 erhielten wir 16 Pflanzen der Konstitution $B' \cdot l 4$ (s. Tab. 1). Diese wurden u. a. mit $B \cdot II$ -Pflanzen gekreuzt, also:

$$B' \cdot l \times B.$$

Aus dieser Kreuzung erhielten wir 1968 nur eine einzige Pflanze. Auch diese besaß nunmehr das $B \cdot l$ -Genom der *Oenothera berteriana*, war aber im Gegensatz zu dieser völlig pollensteril.

c) Die $B' \cdot l 4$ -Pflanzen (s. Tab. 1) sind 1967 auch mit einer „getupften“ *Oenothera berteriana* gekreuzt worden. Diese *berteriana*-Pflanzen haben auf dem l -Komplex den dominanten Faktor T , der bewirkt,

daß an der Petalenbasis ein roter Anthozyantupfen auftritt. Dieser Faktor T ist austauschgeschützt, er wird niemals durch crossing over übertragen. Da der l -Komplex der Mutterpflanze den rezessiven Faktor t besaß, kann man die Kreuzung folgendermaßen ausdrücken:

$$B' \cdot l_i \times B \cdot l_T.$$

Aus dieser Kreuzung sind zwei Typen zu erwarten: einmal getupfte Pflanzen der Genomkonstitution $B' \cdot l_T$, zum anderen ungetupfte Pflanzen mit der Komplexkombination $B \cdot l_i$, also:

$$B' \cdot l_i \times B \cdot l_T \rightarrow B' \cdot l_T + B \cdot l_i.$$

Es kommt jeweils darauf an, welche der beiden Genome der Vaterpflanze an der Befruchtung beteiligt waren. 1968 erhielten wir sieben Pflanzen der Konstitution $B' \cdot l_T$ und eine der Konstitution $B \cdot l_i$. Letztere besaß das Genom der ursprünglich verwendeten *Oenothera berteriana*. Sie war genau so wie die sieben Geschwisterpflanzen pollensteril.

d) Im Jahre 1967 erhielten wir auch ein Exemplar der Konstitution $l' \cdot I 2$. Diese Pflanze wurde mehrfach mit $B \cdot II$ -Pflanzen gekreuzt, also:

$$l' \cdot I \times B.$$

Aus dieser Kreuzung gingen zwei pollensterile Pflanzen der Konstitution $B \cdot I$ hervor. Auch hier ist das ursprüngliche $B' \cdot l'$ -Genom nicht mehr vorhanden.

Aus den Ergebnissen a bis d kann geschlossen werden, daß die Pollensterilität außerkaryotisch bedingt ist. Denn in jedem Fall war das $B' \cdot l'$ -Genom ersetzt worden, entweder durch $B \cdot l$ oder durch $B \cdot I$, ohne daß die Fertilitätsverhältnisse des ♂ Geschlechts weder qualitativ noch quantitativ eine Änderung erfahren hätten.

Die Pflanzen mit den Genomkonstitutionen $B \cdot l 3$, $B \cdot l 4$ und $B \cdot I 2$ (siehe Ergebnisse a bis d) wurden auch 1968 mehrfach gekreuzt. Wir erhielten daraus auch 1969 eine zahlenmäßig außerordentlich geringe Nachkommenschaft. Daraus läßt sich schließen, daß auch die sehr schwache Fertilität des ♀ Geschlechts, die in allen Generationen beobachtet wurde, außerkaryotisch bedingt sein muß.

Diskussion

Im Zuge unserer Darstellungen haben wir immer nur allgemein von außerkaryotischen Erbfaktoren

gesprochen. Es ist bekannt, daß diese in Plastom, Chondriom und vielleicht sogar noch in ein Cytoplasmon unterteilt werden müssen (Schötz, 1967). Im vorliegenden Fall war es bisher noch nicht möglich, eine genauere Analyse durchzuführen.

Außer-karyotisch bedingte Pollensterilität wurde schon öfter beobachtet, zum Beispiel bei *Zea mays* (Rhoades, 1933; Sharma und Singh, 1968; Singh und Laughnan, 1968), bei *Alfalia* (Bradner und Childers, 1968; Davies und Greenblatt, 1967), bei *Oryza* (Shingyo, 1969), bei *Desmodium* (McWhirter, 1969), bei *Petunia* (Frankel, 1962). Weitere Literatur muß der zusammenfassenden Darstellung von Edwardson (1956) entnommen werden.

Aber auch von *Oenothera* sind entsprechende Mitteilungen bekannt. So konnte Stubbe (1960) zeigen, daß in Gegenwart des Genoms *flavens* die Plastiden der *Oenothera parviflora* Pollenletalität hervorrufen. Des weiteren konnte Göpel (1970) zeigen, daß Pollensterilität nicht nur haplontisch determiniert ist, sondern daß auch die genetische Konstitution des Sporophyten eine Rolle spielt. In den zuletzt genannten Beispielen handelt es sich um Keimungsunfähigkeit morphologisch normal gestalteter Pollenkörner. In den von uns geschilderten Fällen setzen die Degenerationsscheinungen bereits in der Diplophase ein, weshalb in den Antheren gar keine Pollenkörner festgestellt werden können.

Da die hier beschriebene Pollensterilität auf Grund einer Wechselwirkung zwischen Kern und Cytoplasma verschiedener Arten entsteht, muß sie nach der Definition von Lacadena (1968) als alloplasmatische Pollensterilität bezeichnet werden.

Zusammenfassung

Nach Kreuzungsversuchen erhielten wir Pflanzen, bei denen das B · l-Genom der *Oenothera berteriana* mit den außer-karyotischen Erbfaktoren der *Oenothera blandina* kombiniert war. Diese Pflanzen waren vollständig pollensteril. Die Fertilität des weiblichen Geschlechts war ebenfalls außerordentlich schwach.

Auch nach erneuten Kreuzungsversuchen mit den Genomen B ♂ und l ♂ blieben die Fertilitätsverhältnisse unverändert.

Die Ergebnisse zeigen, daß die Pollensterilität und die geschwächte Fertilität des weiblichen Geschlechts aus dem offenbar gestörten Zusammenwirken zwischen *Oenothera berteriana*-Genom und den außer-karyotischen Erbfaktoren der *Oenothera blandina* resultieren.

Literatur

1. Arnold, C. G.: Versuch einer Homologisierung der Chromosomenenden von *Eu-Oenotheren* mit denen von *Raimannia*- und *Renneria*-*Oenotheren*. Chromosoma **14**, 31–44 (1963). — 2. Arnold, C. G.: Zur Plasmavererbung bei *Oenothera*. Ber. dtsh. bot. Ges. **80**, 124–127 (1967). — 3. Bradner, N. R., Childers, W. R.: Cytoplasmic male sterility in *Alfalia*. Can. J. Plant Sci. **48**, 111–112 (1968). — 4. Davies, W. H., Greenblatt, J. M.: Cytoplasmic male sterility in *Alfalia*. J. Hered. **58**, 301–309 (1967). — 5. Edwardson, I. R.: Cytoplasmic male sterility. Bot. Rev. **22**, 696–738 (1956). — 6. Frankel, R.: Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*. Genetics **47**, 641 bis 646 (1962). — 7. Göpel, G.: Plastomabhängige Pollensterilität bei *Oenothera*. Theor. Appl. Genetics **40**, 111–116 (1970). — 8. Hausteil, E.: Die Plastidenvererbung bei *Oenothera berteriana* und *Oenothera odorata*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre **75**, 661–689 (1938). — 9. Lacadena, I. R.: Cytoplasmic male sterility: a proposal on its terminology. Genet. Iber. **20**, 195–201 (1968). — 10. McWhirter, K. S.: Cytoplasmic male sterility in *Desmodium*. Austral. J. of Agricult. Res. **20**, 227–241 (1969). — 11. Rhoades, M. M.: The cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea Mays*. J. of Genetics **27**, 71–93 (1933). — 12. Schötz, F.: Extrachromosomale Vererbung. Ber. dtsh. bot. Ges. **80**, 523–538 (1967). — 13. Schwemmler, J.: Genetische und zytologische Untersuchungen an *Eu-Oenotheren*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre **75**, 358–660 (1938). — 14. Sharma, D., Singh, P.: Genotypic and environmental effects on cytoplasmic male sterility. Ind. J. of Genet. and Plant Breed. **28**, 166–170 (1968). — 15. Shingyo, C.: Cytoplasmic genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility. Jap. J. of Genetics **44**, 149–156 (1969). — 16. Singh, A., Laughnan, J. R.: Mutation of the S cytoplasmic element for male sterility in maize. Genetics **60**, 226 (1968). — 17. Stubbe, W.: Untersuchungen zur genetischen Analyse des Plastoms von *Oenothera*. Z. Bot. **48**, 191–218 (1960). — 18. Stubbe, W.: Die Plastiden als Erbträger. Aus: Sitte, Probleme der biologischen Reduplikation, 273–288. Berlin 1966.

Eingegangen 10. März 1970

Angenommen durch R. Hagemann

Prof. Dr. C.-G. Arnold
Botanisches Institut
Schloßgarten 4
852 Erlangen (BRL)