

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg i. M.)

Speltoid- und Fatuoidmutationen.

Von **Ernst Oehler.**

In den letzten Jahren sind hauptsächlich von schwedischen und dänischen Forschern, wie NILSSON-EHLE, LINDHARD, ÅKERMAN und KAJANUS, eigenartige Mutationserscheinungen bei Weizen beschrieben worden. Sowohl in Nachkommenschaften reiner Linien von *Triticum vulgare*, wie z. B. Panzerweizen, Extrasquarehead II, Tystofter Standweizen u. a., als auch von Rassen und Artkreuzungen, wie Panzer \times Fylgia, Iduna \times Sammetweizen oder Iduna \times *Tr. turgidum* u. a., konnten hier und da einzelne von der normalen Ausgangsrasse deutlich abweichende Individuen aufgefunden werden. Diese abweichenden Pflanzen wurden, da sie verschiedene Merkmale von *Triticum Spelta* aufwiesen, von NILSSON-EHLE *Speltoidmutationen* oder *Speltoide* genannt. Solche Mutanten unterscheiden sich in der Regel von den normalen *vulgare*-Pflanzen durch längere Halme und längere, lockerere Ähren; ihre Hüllspelzen sind kürzer als bei den *vulgare*-Formen, oben quer abgestutzt und zeigen stark hervortretende Nerven; zudem ist der Spelzenschluß fester als bei den Ausgangssorten (siehe Abb. 1: Fig. 2, 4, 7).

Die Zahl der erstmalig in *vulgare*-Linien aufgetretenen Speltoiden ist im Vergleich zu den Normalpflanzen sehr gering. Eine bestimmte Linie in der einmal eine Speltoide erschienen war, zeigte öfters in den folgenden Jahren erneutes Auftreten einer oder mehrerer gleicher Mutanten. LINDHARD, der im Jahre 1914 bei Tystofter Standweizen unter 46 Pflanzen eine Speltoide entdeckte, fand in 7 Jahren unter 14300 beobachteten Pflanzen weitere 27 Mutanten, also 0,2%. Bei KAJANUS, dessen Speltoiden in der F_2 von Rassen und Artkreuzungen erstmalig aufgetreten waren, betrug die Zahl der Mutanten 0,3—1,9%.

Alle Forscher, die sich mit Speltoiden beschäftigen, interessierten sich in erster Linie für die Vererbungsverhältnisse der primär in *vulgare*-Linien entstandenen Mutanten. Ausnahmslos zeigten alle Untersuchungen, daß diese Mutanten nicht konstant waren, sondern in der folgenden Generation aufspalteten. Die Art der Aufspaltung und die Zahl der erhaltenen Typen ist aber

bei den einzelnen Individuen ganz verschieden. Es sind wohl die primär aufgetretenen Speltoiden, trotzdem sie phaenotypisch ähnlich sind, genotypisch ganz verschieden.

In der Regel treten in der Nachkommenschaft einer solchen Mutante drei Typen auf: 1. Pflanzen, die wie die ursprünglichen *vulgare*-Formen aussehen (Normalpflanzen); 2. Pflanzen, die den Elternpflanzen, also der primär erhaltenen Mutante gleichen und 3. neue Mutanten, die noch mehr Aussehen von *Triticum Spelta* haben. Die Normalpflanzen sowie die neuen Mutanten bleiben bei weiterem Anbau konstant, die der ursprünglichen Mutante gleichenden Pflanzen spalten weiterhin normalerweise in die gleichen Typen auf (Tab. 1). Es sind also die in der Nachkommenschaft der ursprünglichen Mutante erhaltenen neuen Mutanten homozygotisch, die ursprüngliche Mutante selber heterozygotisch in bezug auf das Speltoidmerkmal. Man bezeichnet auch deshalb die beiden Mutanten als *Speltoidheterozygote* und *Speltoidhomozygote*.

Die Speltoidhomozygoten sind meistens schwächer und kleiner als die Normalpflanzen und Heterozygoten. Messungen von ÅKERMAN an je 50 Individuen ergaben bei den drei Typen eine durchschnittliche Halmlänge von Norm. $940 \pm 8,4$ mm, Het. $999 \pm 9,0$ mm und Hom. $850 \pm 10,7$ mm. Die Ähren der Homozygoten sind in der Regel noch länger und lockerer als die der Heterozygoten (siehe Abb. 1: Fig. 5 und 8), nach ÅKERMAN beträgt die Ährendichte bei Norm. $42 \pm 0,37$, Het. $50 \pm 0,60$ und Hom. $57 \pm 0,50$. Die Hüllspelzen sind ähnlich den Heterozygoten, oben quer abgestutzt, der Spelzenschluß wie bei *Tr. Spelta* sehr fest und die Spindel leicht brüchig. Die Körner sind meist kleiner und glasiger wie bei der entsprechenden *vulgare*-Form. Die Homozygoten aus verschiedenen Linien sind auch phaenotypisch sehr verschieden. Neben den eben beschriebenen finden sich öfters ganz kleine niedere schwächliche Pflanzen mit kurzen wenig fertilen bis ganz sterilen Ähren.

Wenn sich die Speltoiden von den Normalpflanzen nur in einem Faktor unterscheiden, wie

dies augenscheinlich der Fall zu sein scheint, müssen in der Nachkommenschaft der Speltheterozygote die drei Typen Normal: Heterozygot: Homozygot im Verhältnis 1:2:1 erscheinen. Dies Verhältnis wird aber nur sehr selten gefunden. In der Regel kommen größere und kleinere Abweichungen von diesem Typus vor, derart, daß bald die Heterozygoten, bald die Normalen zu zahl-



Abb. 1. Fig. 1 und 2 Speltoidmutation beim Sommerweizen o8or; 1 Normaltypus (Squarehead), 2 Speltoidheterozygote, Speltoidhomozygote fehlt. Fig. 3—5 Speltoidmutation beim Winterweizen Extra-Squarehead II, 3 Normaltypus, 4 Speltoidheterozygote, 5 unbegrannte Speltoidhomozygote. Fig. 6—8 Speltoidmutation beim Winterweizen Panzer, 6 Normaltypus, 7 Speltoidheterozygote, 8 begrannte Speltoidhomozygote. (Nach NILSSON-EHLE, Botaniska Notiser, 1917, S. 307).

reich sind, die Homozygoten in zu geringer Zahl vorkommen oder auch ganz fehlen. NILSSON-EHLE, LINDHARD und KAJANUS haben jeder für sich die bei ihren Versuchen erhaltenen Spaltungsmodi in verschiedene Gruppen eingeteilt. Da sich die Gruppen der drei Autoren zum Teil decken, kennen wir heute folgende Fälle der Aufspaltung der Speltoidheterozygoten:

1. Es treten in der Nachkommenschaft der Speltoidheterozygoten nur Normalpflanzen und Speltoidheterozygoten auf.

a) Normale und Speltoidheterozygoten im Verhältnis 1:1.

b) Normale und Speltoidheterozygoten im Verhältnis 1:n. In Versuchen LINDHARDS betrug n teils 4, teils 8.

2. Es treten in der Nachkommenschaft der Speltoidheterozygoten Normale, Speltoidheterozygoten und Speltoidhomozygoten auf.

a) Normale: Speltoidheterozygoten: Speltoidhomozygoten im Verhältnis 1:2:1.

b) Die Zahl der Speltoidheterozygoten beträgt immer 50%, die beiden Homozygoten zusammen ergeben ebenfalls 50%. Normale kommen immer mehr, Homozygoten weniger als 25% vor. Im Extremfall kann die Zahl der Normalen auf 50% ansteigen, wobei Homozygote fehlen (identisch mit 1a).

c) Die Zahl der Heterozygoten ist mehrmals so groß wie die der Normalpflanzen. Homozygoten sind selten. In einem Fall von LINDHARD waren die entsprechenden Zahlen 8:33:4. Im Extremfall bei völligem Fehlen der Homozygoten erhalten wir das unter 1b beschriebene Verhältnis.

d) Die Zahl der Normalen ist größer als die der Heterozygoten, Homozygoten sind auch hier selten.

Die Zahlenverhältnisse innerhalb einer bestimmten Reihe sind nicht immer die gleichen. Es kommt vor, daß ein bestimmter Spaltungsmodus, z. B. mehr Normale als Speltoidheterozygoten, nicht immer beibehalten wird, sondern umschlägt und die Spaltung nach einem andern Modus (mehr Speltoidheterozygoten als Normale) weitergeht.

Die Rassen von *Triticum vulgare*, aus denen Speltoidheterozygoten entstanden, waren wie die Heterozygoten selber unbegrannt. Die Homozygoten dagegen sind in der Regel *begrannt* (siehe Abb. 1, Fig. 8). Nur in wenigen Fällen traten unbegrannte Homozygoten (siehe Abb. 1, Fig. 5) noch seltener begrannte Heterozygoten auf. Die begrannten Heterozygoten, deren erste bei LINDHARD aus der Nachkommenschaft der unbegrannten Heterozygote erhalten wurde, spalteten ganz analog den unbegrannten nun aber in begrannte Normale, begrannte Heterozygoten und begrannte Homozygoten in verschiedenen Zahlenverhältnissen auf. Auf 18000 beobachtete Normalpflanzen erhielt LINDHARD 4 begrannte Heterozygoten.

Neben den eben beschriebenen können aber in der Nachkommenschaft von Speltoidheterozygoten noch verschiedene weitere Typen auftreten. NILSSON-EHLE, LINDHARD wie ÅKERMAN fanden hier und da einige Pflanzen mit kürzeren Halmen und dichteren Ähren, die etwas an Formen von *Triticum compactum* erinnerten. Sie werden auch *compactum*-Mutationen, *subcompactum*-Formen oder Compactoiden genannt. Diese Compactoiden traten nur spärlich und nur

in einigen Speltoidenreihen auf. In LINDHARDS Material betrug die Zahl der Compactum-Mutationen, bezogen auf die in gleicher Zeit erhaltenen Normalpflanzen, 0,05%. Die Compactoiden erschienen nie direkt als Ausspaltungen von Normalpflanzen, sondern immer in Nachkommenschaften von Speltoidheterozygoten. Aus unbegrenzten Heterozygoten entstanden unbegrannte, aus begrenzten Heterozygoten begrannte Compactum-Pflanzen.

Diese primär aufgetretenen Compactoiden waren selber auch heterozygotisch. Ihre sehr komplizierte Aufspaltung ist in erster Linie von LINDHARD genau untersucht worden. Nach LINDHARD spalten die Compactumheterozygoten teils nur in Normalpflanzen und Compactum im Verhältnis 1:1, teils in Normalpflanzen, Speltoidheterozygoten, Compactum, die mit den primären übereinstimmen (Normalcompactum) (siehe Abb. 2c), und weiteren ganz kurzen neuen Compactum (Kurzcompactum) (siehe Abb. 2d), im Verhältnis 8:4:8:1 oder ähnlichen Zahlen. Die sogenannten Kurzcompactum sind sehr wenig fruchtbar und scheinen selber zwei Genotypen, einen konstanten und einen noch weiter spaltenden zu umfassen. Den konstanten Kurzcompactum nennt LINDHARD Zwergcompactum. Die spaltenden geben teils Normalpflanzen, Normalcompactum und Kurzcompactum im Verhältnis 2:1:1 oder 1:1:1, teils nur Normalcompactum und Kurzcompactum im Verhältnis 1:1 (Tab. 1). Interessant ist bei diesen Aufspaltungen, daß aus Compactum wieder Speltoidheterozygoten entstehen können, sich also die beiden Typen gegenseitig ausspalten.

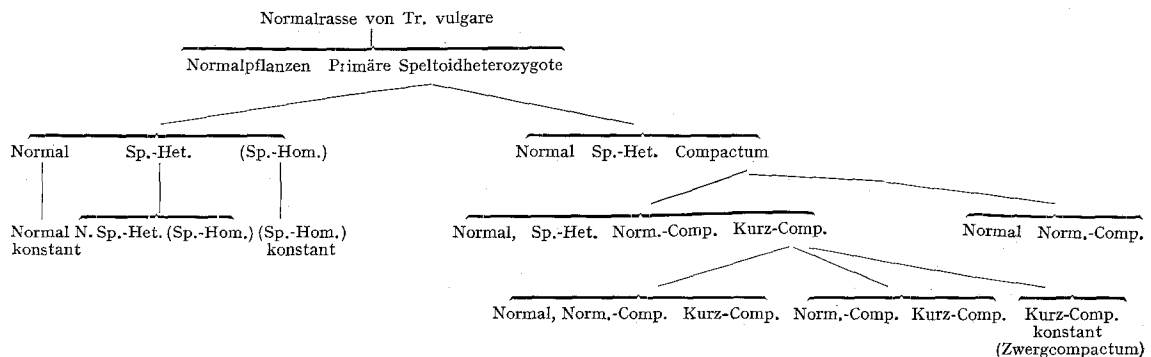
Als weitere Formen traten in Nachkommenschaften der Compactoiden neben Normalpflanzen sog. heterozygotische Normalpflanzen auf. Sie sind etwas niedriger und dichtähriger als die Normalpflanzen, erinnern an Normalcompactum, weichen aber viel weniger von der Ausgangsform ab wie diese; ihre Aufspaltung ist eine sehr komplizierte.

In Nachkommenschaften von Speltoidheterozygoten kamen seltener halbsterile und Zwergspeltoidheterozygoten, in solchen von Compactum Zwerg- und Spätkolben und sog. Perennis-



Abb. 2. a Normalpflanze (Tystoffer Standweizen), b Speltoidheterozygote, c Normalcompactum und d Kurzcompactum. (Nach LINDHARD).

typen vor. Die Zwergkolben, die sich durch niederen Wuchs und das Vorkommen von zahlreichen schwachen Halmen mit lockeren, kolbenartigen Ähren von den Normalen unterscheiden, schoßten 4 Wochen später als die Normalpflanzen



und waren wenig fertil. Sie spalteten selber in Normalpflanzen und Zwergkolben auf. Die Spätkolben, die den Zwergkolben sehr ähnlich sehen, spalten in Zwergkolben, Spätkolben und Perennistypen. Letztere entwickeln ihre Ähren, die in den Scheiden zum Blühen kommen, etwa 10 Wochen später als normal und sind meist unfruchtbar.

Es wurden auch chimärenartige Pflanzen aufgefunden, bei denen die Ähren bzw. Ährchen auf der einen Seite normal, auf der andern speltoid oder speltoid und compactum waren. Die Körner aus den Blüten mit normalem, wie speltoidem Bau gaben größtenteils nur normale Pflanzen. Nur von einer Pflanze mit vorwiegend speltoider Ähre ergab die Nachkommenschaft Speltoidheterozygoten und Normalpflanzen. Nach ÅKERMAN können diese Pflanzen, deren Körner nur wieder Normale geben, als Chimären aufgefaßt werden, bei denen nur die Epidermis speltoiden Charakter besitzt, die subepidermale Schicht, aus der die Geschlechtszellen entstehen, aber normal wäre. Entstehen auch Speltoiden, so wäre auch die subepidermale Schicht völlig oder teilweise mutativ verändert.

Wie kann man sich nun das Entstehen der Speltoidmutationen und ihre komplizierte Aufspaltung erklären? KAJANUS, der seine Speltoidmutanten nur in Nachkommenschaften von Rassen und Artkreuzungen erhalten hatte, ist der Ansicht, daß alle primär entstandenen Speltoid-Heterozygoten auf Spaltungen beruhen. NILSSON-EHLE begründete als erster die Auffassung, daß die Speltoiden Mutationen seien. Der auffällige Zusammenhang zwischen Speltoidentypus und Begrannung führt ihn dazu, anzunehmen, daß es sich hier um Komplexmutationen handelt, also um Mutationen, die mehrere Erbfaktoren gleichzeitig treffen. Wenn A Normaltypus, a Speltoidentypus, B unbegrannnt und b begrannnt bedeutet, so mutiert in der Normalpflanze gleichzeitig AB zu ab . Durch normale Befruchtung einer ab -Gamete mit AB entsteht die Speltoidheterozygote $AaBb$. Sie ist also heterozygotisch für Speltoidentypus wie für Begrannung. Infolge hoher Koppelung zwischen A und B bildet die Heterozygote hauptsächlich oderausschließlich die Gameten AB und ab . Daraus entstehen bei Selbstbestäubung $AABB$ unbegrannnte Normalpflanze, $AaBb$ unbegrannnte Speltoidheterozygote und $aabb$ begrannnte Speltoidhomozygote. Ist die Koppelung nicht vollständig, so daß auch die Gameten Ab und aB zur Befruchtung kommen, werden auch $AAbb$ begrannnter Normaltypus, $Aabb$ begrannnte Heterozygote und $aabb$ unbegrannnte Homozygote entstehen

können, Typen, die auch alle in NILSSON-EHLES Material aufgetreten sind. In der F_2 einer Kreuzung von begrannntem Normaltypus $AAbb$ mit unbegrannnter Speltoidhomozygote $aabb$ kommen nach NILSSON-EHLE alle sechs möglichen Kombinationen vor: sowohl begrannnte wie unbegrannnte Normalpflanzen, Speltoidheterozygoten und Speltoidhomozygoten. Es ist also bei der Verbindung $Ab \times aB$ die Koppelung nur teilweise und Überkreuzung möglich.

Die Theorie der Komplexmutationen kann wohl das Auftreten der Speltoiden, nicht aber ihre verschiedenartige Aufspaltung erklären. NILSSON-EHLE hat als erster angenommen, daß das zu geringe Auftreten der Speltoidhomozygoten dadurch erklärt werden kann, daß der Teil der Pollenkörner, der die Speltoidenanlage a enthält, minderwertiger sei als der die Normalanlage A tragende. Es würden also viel weniger a -Pollenkörner zur Befruchtung kommen als A -Pollen und infolgedessen, da die A - wie a -Eizellen gleichwertig sind, viel weniger aa -Pflanzen entstehen (Fall 2 b, Tab. 2, Schema II). Ist die Elimination der ♂ Speltoidgameten vollständig, so daß nur A -Pollen vorhanden ist, werden nur Normalpflanzen und Heterozygoten gebildet (Fall 1 a, Tab. 2, Schema I). Die Annahme der physiologischen Minderwertigkeit des a -Pollens kann auch dadurch indirekt bestätigt werden, daß die Speltoidhomozygoten immer sehr schlechten Pollen haben und leicht durch A -Pollen befruchtet werden. Es wird auch ein Absterben von aa -Zygoten in frühen Stadien zu erwarten sein, viele Homozygoten sind ja sehr kümmerlich entwickelt. Im allgemeinen wird die Elimination der ♂ Speltoidgameten um so größer sein, je mehr die Mutation vom Normaltypus abweicht.

Das verschiedene Verhältnis der Normalpflanzen zu den Speltoidheterozygoten kann aber auch durch bloße Annahme der Elimination ♂ Speltoidgameten nicht erklärt werden. Es gibt nun auch Reihen, in denen auch die Eizellen mit Normal und Speltoidanlage nicht im Verhältnis 1:1 gebildet werden, sondern die ♀ Speltoidgameten a in größerer Zahl als die Normalgameten A vorkommen. Das Verhältnis der A : a -Eizellen ist verschieden je nach den Linien. LINDHARD fand Zahlen wie 1:4 und 1:8, d. h. vier- bzw. achtmal soviel Eizellen übertragen die Anlage a als A . Wirkt nun diese Reduplikation der ♀ Speltoidgameten zusammen mit der vorhin erwähnten Elimination ♂ Speltoidgameten, so können die tatsächlich gefundenen Zahlen leicht erklärt werden (Fall 2 c, Tab. 2, Schema IV). Ist in einem solchen Fall die Eli-

mination ♂ Speltoidgameten vollständig, so erhalten wir gar keine Speltoidhomozygoten, dafür Normale und Heterozygoten im Verhältnis 1:n (Fall 1b, Tab. 2, Schema III).

Es bleibt nun nur noch der Fall 2d zu erklären, wo die Zahl der Normalen die der Heterozygoten übertrifft. Er könnte so zustande gekommen sein, daß gleichzeitig mehr *A*-Eizellen wie Pollen vorkämen und dazu *aa*-Zygoten absterben, oder daß bei gleicher Zahl *A*- und *a*-Eizellen mehr *A*-Pollen vorhanden wäre, aber sowohl *Aa*- wie *aa*-Zygoten eliminiert würden.

Diese sogenannten Heterogamieerscheinungen konnten durch reziproke Kreuzungen verifiziert werden. Die Verbindung Normal ♀ × Spelthet. ♂ ergab bei LINDHARD in F_1 ausnahmslos Normalpflanzen. Die reziproke Kreuzung Spelthet. ♀ × Normal ♂ Normalpflanzen und Spelthet.

I.			II.			III.			IV.		
♂ ♀	1 <i>A</i>	1 <i>a</i>	♂ ♀	1 <i>A</i>	1 <i>a</i>	♂ ♀	1 <i>A</i>	4 <i>a</i>	♂ ♀	1 <i>A</i>	4 <i>a</i>
1 <i>A</i>	1 <i>AA</i>	1 <i>Aa</i>	8 <i>A</i>	8 <i>AA</i>	8 <i>Aa</i>	1 <i>A</i>	1 <i>AA</i>	4 <i>Aa</i>	8 <i>A</i>	8 <i>AA</i>	32 <i>Aa</i>
0 <i>a</i>	0 <i>Aa</i>	0 <i>aa</i>	1 <i>a</i>	1 <i>Aa</i>	1 <i>aa</i>	0 <i>a</i>	0 <i>Aa</i>	0 <i>aa</i>	1 <i>a</i>	1 <i>Aa</i>	4 <i>aa</i>
1 <i>AA</i> : 1 <i>Aa</i>			8 <i>AA</i> : 9 <i>Aa</i> : 1 <i>aa</i>			1 <i>AA</i> : 4 <i>Aa</i>			8 <i>AA</i> : 33 <i>Aa</i> : 4 <i>aa</i>		

Tab. 2. Schemata I–IV, die die verschiedenen Aufspaltungen der Speltoidheterozygote bei Annahme von Elimination männlicher und Reduplication weiblicher Speltoidgameten darstellen.

- I. Vollständige Elimination von männlichen Speltoidgameten, nur *A*-Pollen. *A* und *a* Eizellen im Verhältnis 1:1.
 II. Elimination von männlichen Speltoidgameten auf $\frac{1}{8}$, *A* und *a* Pollen im Verhältnis 8:1. *A* und *a* Eizellen im Verhältnis 1:1.
 III. Vollständige Elimination von männlichen Speltoidgameten, nur *A*-Pollen, dazu vierfache Reduplication von weiblichen Speltoidgameten. *A* und *a* Eizellen im Verhältnis 1:4.
 IV. Elimination von männlichen Speltoidgameten auf $\frac{1}{8}$, verbunden mit vierfacher Reduplication von weiblichen Speltoidgameten. *A* und *a* Pollen im Verhältnis 8:1, *A* und *a* Eizellen im Verhältnis 1:4.

im Verhältnis 1:9 bis 1:14. Danach übertrag in diesem Falle die Speltoidheterozygote mit Pollen nur *A*, und umgekehrt waren 8–14mal soviel *a*- wie *A*-Eizellen vorhanden.

Das Auftreten der Compactoiden soll nach NILSSON-EHLE zur regelmäßigen Spaltung gehören. Es hätte hier die Komplexmutation noch auf einen dritten Faktor *C* eingewirkt, der mit *A* und *B* gekoppelt wäre; die ursprüngliche Mutation wäre dann *abc*. Da die Koppelung mit *C* nicht vollständig wäre, könnte die Verbindung *ABc*=compactum entstehen. In Reihen, in denen die Compactoiden nicht auftreten, hat die Mutation diesen *C*-Faktor nicht ergriffen. LINDHARD glaubt, daß es sich um eine zweite Mutation handelt. Die Tatsache, daß die Compactumheterozygoten in ihrer Nachkommenschaft neben Normalpflanzen und Compactoiden auch Speltoidheterozygoten ausspalten, führt zum Schluß, daß Compactum auch den Speltoidenkomplex enthält. Aus Kreuzungen mit Compactum als Vater geht hervor, daß der Speltoidenfaktor mit dem Compactumfaktor mit ♂ Gameten häufiger als bei den Speltoidheterozygoten übertragen wird.

In letzter Zeit ist nun auch versucht worden,

die Entstehung und Aufspaltung der Speltoiden auf Grund cytologischer Untersuchungen zu erklären. Die verschiedenen Typen der Speltoidenreihe LINDHARDS sind von WINGE, diejenigen von NILSSON-EHLE und ÅKERMANN von HUSKINS cytologisch untersucht worden. Wenn wir von der Überlegung ausgehen, daß *Triticum vulgare* mit einer Chromosomenzahl von $2n = 42$ als polyploide Art von *Triticum monococcum* $2n = 14$ aufgefaßt werden kann, so muß bei *Triticum vulgare* jedes Chromosom nicht nur ein, sondern fünf Homologe haben. Es bilden also hier immer sechs Chromosomen zusammen eine Gruppe homologer Chromosomen. Normalerweise konjugiert aber innerhalb dieser Gruppe, die mit $\frac{ABC}{ABC}$ bezeichnet werden kann, nur immer *A* mit *A*, *B* mit *B* und *C* mit *C*. Durch gelegentliche

Fehlkonjugation kann es aber vorkommen, daß einmal eine ♀ Gamete gebildet wird, die nicht $\frac{ABC}{ABC}$, sondern $\frac{ABB}{ABC}$ ist. Durch normale Befruchtung mit $\frac{ABC}{ABC}$ -Pollern entsteht dann die Form $\frac{ABB}{ABC}$, die nach WINGE die Speltoidheterozygote darstellt. Sie besitzt die normale Chromosomenzahl von $2n = 42$. Das Chromosom *B* enthält nach WINGE den ährenverlängernden und Grannen-, *C* einen ährenverkürzenden und grannenhemmenden Faktor. Beim Normaltypus besteht ein Gleichgewicht zwischen *B* und *C* Chromosomen. Ein Übergewicht von *B* über *C*, wie es beim Speltoidheterozygoten der Fall ist, bewirkt die längere, lockerere Ähre. Bei der Reduktionsteilung der Speltoidheterozygote können *B* mit *B*, *B* mit *C* oder alle 3 *B* miteinander konjugieren und das *C*-Chromosom ohne Partner bleiben. Beides ist möglich und konnte cytologisch nachgewiesen werden. Man trifft nämlich häufig neben den normalen 21 Chromosomenpaaren nur deren 19, dazu aber ein trivalentes (3 *B*) und ein univalentes (*C*) Chromosom. Die Gameten der Speltoidheterozygote können demnach $\frac{ABC}{ABC}$, $\frac{ABB}{ABC}$ oder auch $\frac{ABO}{ABC}$ sein, wenn das *C*-Chromosom nicht in die Tochterkerne aufge-

nommen wurde. Aus der Überlegung, daß nicht alle Gameten gleich lebensfähig sein werden, z. B. werden ABB und ABo -Pollen weniger funktionsfähig sein als ABC , dagegen mehr ABB und ABo -Eizellen als ABC gebildet werden, läßt sich die Elimination männlicher und die Reduplikation weiblicher Speltoidgameten erklären.

Speltoidhomozygoten haben die Formel $\frac{ABB}{ABB}$, besitzen die normale Chromosomenzahl, aber kein C -Chromosom. Sie sind infolgedessen begrannt und ihre Ähre ist noch länger als die der Speltoidheterozygoten (4 B). In der Reduktionsteilung der Speltoidhomozygoten ist auch öfters eine Gruppe von vier Chromosomen zu erkennen.

HUSKINS fand, daß die von WINGE aufgestellte Formel nur für Speltoidheterozygoten, die nach Fall 2b spalten, Geltung hat. Alle Speltoidheterozygoten, die in ihrer Nachkommenschaft mehr Speltoidheterozygoten als Normale geben, haben nur 41 Chromosomen und die schon von WINGE möglich gehaltene Formel $\frac{ABo}{ABC}$. In der

Reduktionsteilung bilden sich 20 Chromosomenpaare und ein Einzelchromosom (C); die Gameten erhalten 20 und 21 Chromosomen. Wenn man annimmt, daß 21 chromosomige Gameten wie auch 40 chromosomige Zygoten weniger lebensfähig sein werden, können die Spaltungsresultate dieser Reihen erklärt werden. Die zu dieser Reihe gehörigen Speltoidhomozygoten haben 40 Chromosomen und die Formel $\frac{ABo}{ABo}$. Es sind dies

meist schwache nur wenig fertile Pflanzen; die kräftigeren Formen dieser Reihe besitzen 41 Chromosomen und die Formel $\frac{ABo}{ABB}$. Endlich fand

HUSKINS bei den Speltoidheterozygoten, die mehr Normale als Speltoidheterozygoten, geben, 43 Chromosomen mit der Formel $\frac{ABBC}{ABC}$. Sie bilden

Gameten mit 21 und 22 Chromosomen, letztere werden weniger lebensfähig sein, so daß zu verstehen ist, weshalb in der Nachkommenschaft mehr 42 chromosomige Normalpflanzen entstehen. Die Speltoidhomozygoten dieser Reihe haben $\frac{ABBC}{ABBC}$, also 44 Chromosomen, ähnlich den Homozygoten der vorhin erwähnten Reihe sind auch diese Pflanzen zwergig und wenig fertil, kräftigere Individuen haben 43 Chromosomen und die Formel $\frac{ABB}{ABBC}$.

Die Compactoiden endlich, die ein Übergewicht von C - über B -Chromosomen haben,

können $\frac{ACC}{ABC}$ oder $\frac{AoC}{ABC}$ sein mit 42 und 41 Chromosomen. Die Reduktionsteilung zeigt öfters ein ausgestoßenes (B) Chromosom, so daß die Gameten nur 20 und 21 Chromosomen enthalten.

Die Gameten einer $\frac{AoC}{ABC}$ -Pflanze können ABC , AoC , ACC und ABo sein, von denen im ♀ Geschlecht alle, im ♂ nur ABC und AoC funktionieren. Aus diesen Gameten entstehen neben Normalpflanzen und Compactumheterozygoten auch $\frac{AoC}{AoC}$ oder $\frac{ACC}{AoC}$ die Kurzcompactum mit 40

und 41 Chromosomen, ferner $\frac{ABo}{ABC}$ -Speltoidheterozygoten und $\frac{ABo}{AoC}$ die sog. heterozygotischen Normalen. Bei letzteren besteht wieder ein Gleichgewicht von B - und C -Chromosomen; eine solche Pflanze mit 41 Chromosomen hatte die Formel $\frac{ABo}{AB(BC)}$, wobei (BC) ein durch Überkreuzung gebildetes neutrales Chromosom darstellt.

VON NILSSON-EHLE und verschiedenen amerikanischen Forschern sind schon vor langer Zeit beim *Hafer* ebenfalls mutationsartige Formen beschrieben worden. In verschiedenen Haferlinien von *Avena sativa*, *Av. byzantina* und *Av. nuda* konnten hier und da Typen aufgefunden werden, die gewisse Merkmale von Flughäfer, *Avena fatua* besaßen. NILSSON-EHLE traf auf 10000 *sativa*-Individuen ein abweichendes. In Analogie mit den Speltoiden werden diese Formen Fatuoiden genannt. Die primär aufgetretenen Pflanzen erwiesen sich als heterozygotisch und spalteten in normale *sativa*-Pflanzen, Fatuoidheterozygoten und Fatuoidhomozygoten.

Die Fatuoiden unterscheiden sich in drei Merkmalen von den typischen *sativa*-Pflanzen: in Begrannung der Deckspelzen, Behaarung am Grunde der Spelzen und des Stielchens und in der Ausbildung eines Ablösungswulstes. Bei den Heterozygoten ist die Intensität der Begrannung verschieden je nach der Begrannung der *sativa*-Ausgangsform. Im allgemeinen besitzen die Fatuoidheterozygoten an allen untersten Blüten sämtlicher Ährchen stärkere, im untern Teil gedrehte, oben gekniete Grannen und sind am Grunde der Spelzen etwas behaart. Die Homozygoten besitzen an allen Blüten jedes Ährchens starke unten gedrehte oder gekniete Grannen. Die Spelzen sind am Grunde und auch die Stielchen sehr stark behaart (Abb. 3). Deutlich sind homozygote Pflanzen immer daran zu erkennen, daß bei der Reife die Ährchen ausfallen wie bei

Avena fatua, ein Merkmal, das bei den Heterozygoten gar nicht oder nur sehr schwach ausgeprägt ist.

In allen übrigen Merkmalen, wie Habitus der Pflanze, Typus der Rispe, Farbe der Spelzen, Ausbildung und Form der Körner usw. stimmen diese Fatuoiden genau mit den Ausgangsrassen von *Avena sativa* überein. NILSSON-EHLES Pflanzen unterschieden sich im übrigen noch durch völlig glatte Spelzen von Formen von *Avena fatua*.

Wie schon erwähnt, spalten die primär erhaltenen Fatuoidheterozygoten in den meisten Fällen in normale *sativa*, Fatuoidheterozygoten und Fatuoidhomozygoten im Verhältnis 1:2:1 auf. Die normalen *sativa*, wie die Fatuoidhomozygoten sind nach NILSSON-EHLE konstant, die Heterozygoten spalten in gleicher Weise weiter. STANTON, COFFMAN und WIEBE teilten die Nachkommenschaft der Heterozygoten in vier Gruppen auf: Homozygote und heterozygote Kulturform, von denen letztere mit den Fatuoidheterozygoten NILSSON-EHLES identisch sind und homozygote und heterozygote Fatuoiden. Die beiden homozygoten Gruppen sind konstant, die heterozygoten spalten weiterhin in die vier Gruppen auf. HUSKINS fand, analog den Speltoiden neben den Fatuoidenreihen mit normaler 1:2:1-Aufspaltung teils solche, bei denen die Zahl der Heterozygoten mehrmals größer als die der Normalen war, teils solche, bei denen die Normalen die Heterozygoten an Zahl übertrafen. In beiden Reihen kamen nur wenige zwergige meist sterile Homozygoten vor.

NILSSON-EHLE sprach als erster die Ansicht aus, daß die Fatuoiden, ähnlich den Speltoiden, Mutationen seien. In den normalen *sativa*-Pflanzen *AA* wäre *A* zu *a* mutiert, woraus nach Befruchtung einer mutierten Gamete mit einer normalen die Heterozygote *Aa* gebildet wird. Sie bildet normale Gameten *A* und *a*, aus denen 1 *AA*, 2 *Aa* und 1 *aa* (Fatuoidhomozygote) gebildet werden. Unter diesem Faktor haben wir uns wohl auch einen Komplex gekoppelter Faktoren vorzustellen, da ja Begrennung, Behaarung und Ablösung der Ährchen gleichzeitig betroffen werden. Es wären demnach die Fatuoiden, ähnlich den Speltoiden, Komplexmutationen. NILSSON-EHLE stellt sich vor, daß dieser Faktor bzw. Faktorkomplex ein Hemmungsfaktor sei, der gewissermaßen im dominanten Zustande die Ausbildung der Fatuoidenmerkmale hemmt.

Der Auffassung der Fatuoiden als Mutationen steht die von ZADE, TSCHERMAK und CRÉPIN entgegen, die in den Fatuoiden nur Aufspaltungen von Kreuzungen zwischen *Avena sativa*

und *Avena fatua* sehen. NILSSON-EHLE lehnt die Kreuzungstheorie für seine Fatuoiden ab, da im ganzen Gebiete von Svalöf kein Flughäfer vorkommt und da ja seine Fatuoiden außer in den drei Merkmalen genau mit den Ausgangsrassen übereinstimmen.

Nach TSCHERMAK, der viele Kreuzungen zwischen *Avena sativa* und *Avena fatua* untersucht hat, stimmen die F_1 -Pflanzen aus natürlichen Kreuzungen mit den primären Fatuoidheterozygoten überein. In der F_2 findet bei TSCHERMAK bifaktorielle Aufspaltung im Verhältnis 3 *sativa* : 9 *intermediär* : 4 *fatua* statt. Wildform (*fatua*) hat nach TSCHERMAK die Formel *AA BB CC*, Kulturform (*sativa*) *aabb CC*. *AA* bedingt Wildform, *BB* (*Bb*) neben *Aa* Intermediärform und *CC*

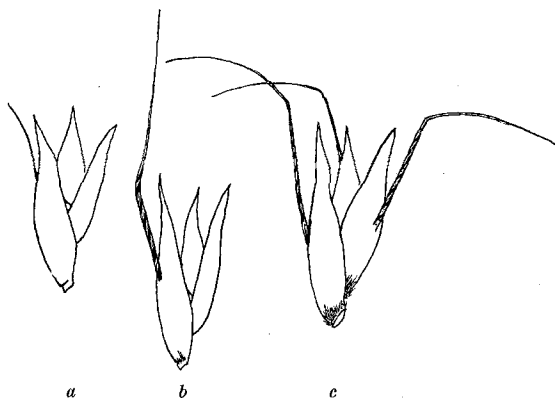


Abb. 3. Ährchen von normalem *sativa* (a), Fatuoidheterozygote (b) und Fatuoidhomozygote (c). (Nach NILSSON-EHLE.)

neben *Aa*, *aa* und *bb* Kulturform. Alle in der F_2 erhaltenen Wildformen (*AA*) sind weiterhin konstant. 4 Intermediäre (*AaBbCC*) spalten im gleichen Verhältnis 3:9:4 auf, 2 Intermediäre (*AaBBCC*) spalten in 3 Int. : 1 Wildform, 2 weitere Intermediäre (*aaBbCC*) in 3 Int. : 1 Kulturform und eine Intermediärform (*aaBBCC*) ist konstant. Von den Kulturformen spalten 2 (*AabbCC*) in 3 Kulturform : 1 Wildform, eine (*aabbCC*) ist konstant. Wichtig ist, daß unter den Intermediären TSCHERMAKS, die die Fatuoiden darstellen, spaltende (Fatuoidheterozygoten) und konstante (Fatuoidhomozygoten) zu finden sind. NILSSON-EHLES Fatuoiden sind im Gegensatz zu TSCHERMAKS Intermediärformen immerglattspeizig, so daß TSCHERMAK vermutet, daß die NILSSON-EHLESchen Fatuoiden auf weit zurückliegende Kreuzungen zwischen glatten, grauen oder gelben *Avena fatua* mit *Avena sativa* zurückzuführen sind. Die Frage, ob die Fatuoiden Mutationen oder Spaltungsprodukte aus Artkreuzungen darstellen, ist heute noch nicht endgültig entschieden.

HUSKINS kommt auf Grund seiner cytologischen Untersuchungen zu der Ansicht, daß die Fatuoiden, ganz ähnlich wie die Speltoiden durch Chromosomenaberrationen zustande gekommen seien. *Avena sativa* mit $2n=42$ Chromosomen kann wie *Triticum vulgare* als eine polyploide Art aufgefaßt werden. Wie *Triticum vulgare* besitzt *Avena sativa* Gruppen von 6 homologen Chromosomen. Durch Fehlkonjugation zwischen 2 Chromosomen einer solchen Gruppe wären auch die Fatuoidheterozygoten gebildet worden. Wir können die gleichen Schemata wie für die Speltoiden auch hier anwenden. $\frac{ABC}{ABC}$ wäre eine Gruppe von 6 homologen Chromosomen der normalen *sativa*-Pflanzen, $\frac{ABB}{ABC}$ die Fatuoidheterozygote und $\frac{ABB}{ABB}$ die Fatuoidhomozygote. Cytologische Untersuchungen der dem gewöhnlichen Schema 1:2:1 folgenden Aufspaltung zeigen für die Heterozygoten wie Homozygoten $2n=42$ Chromosomen. Die Heterozygote zeigt häufig neben 21 Gemini nur 19, dafür ein trivalentes (3 B) und ein univalentes (C), die Homozygote entsprechend öfters ein quadrivalentes (4 B).

In Serien, in denen die Heterozygoten zahlreicher sind als die Normalen, findet HUSKINS wie bei den entsprechenden Speltoidenreihen 41 Chromosomen für die Heterozygote und 40 für die Homozygote. Bei der dritten Gruppe endlich, bei der die Normalen die Heterozygoten an Zahl übertreffen, besitzen die Heterozygoten 43, die Homozygoten 44 Chromosomen. Die Verteilung der Chromosomen auf die Gameten und die Formeln für die entsprechenden Pflanzen sind genau die gleichen wie für die entsprechenden Speltoidenreihen und brauchen hier nicht wiederholt zu werden.

Wie wir sehen, haben die Speltoiden und Fatuoiden Veranlassung zu einer Reihe interessanter Arbeiten gegeben, durch die trotz der verschiedenen Erklärungsversuche doch noch nicht alle Fragen restlos gelöst zu sein scheinen. Wenn auch über diese Mutationerscheinungen nur rein theoretische Untersuchungen gemacht worden sind, so sind sie für den praktischen Züchter doch nicht belanglos. Es zeigen die Untersuchungen, wie solche Mutationerscheinungen aufzufassen und zu erklären sind, und besteht schon die Tatsache, daß bei Getreidearten auf bestimmte Art und Weise Mutationen entstehen können, so ist es nicht ausgeschlossen, daß erneut durch Faktorenmutationen oder Chromosomenaberration Formen auftreten können, die auch für den Züchter wertvollere Eigenschaften gegenüber den Ausgangsrassen besitzen.

Literaturverzeichnis.

a) Über Speltoiden.

ÅKERMAN, Å.: Speltlike Bud-sports in common Wheat. *Hereditas* 1, 116—127 (1920).

ÅKERMAN, Å.: Beiträge zur Kenntnis der Speltoidmutationen des Weizens. *Hereditas* 4, 111 bis 124 (1923).

ÅKERMAN, Å.: Weitere Studien über Speltoidchimären bei *Triticum vulgare*. *Hereditas* 9, 321 bis 334 (1927).

HUSKINS, C. L.: On the Cytology of Speltoid Wheats in Relation to their Origin and Genetic Behaviour. *J. Genet.* 20, 103—122 (1928).

HUSKINS, C. L.: Genetical and Cytological Studies of Fatuoid Oats and Speltoid Wheats. *Verh. V. internat. Kongr. f. Vererbwiss.* Berlin 1927, 2. S. 907—916 (1928).

KAJANUS, B.: Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei Nachkommenschaften von Speltoid-Heterozygoten. *Hereditas* 4, 10—16 (1923).

KAJANUS, B.: Genetische Untersuchungen an Weizen. *Bibl. genetica* 5 (1923).

KAJANUS, B.: Die Ergebnisse der genetischen Weizenforschung. *Bibliogr. genetica* 3, 217—228 (1927).

LATHOUWERS, V.: Variations speltoides dans les lignes pures de Froment et dans une population d'épeautre. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 53, (1920).

LATHOUWERS, V.: Etude génétique de deux variations speltoides. *Bull. Soc. Roy. Bot. de Belgique*. 57. S. 79—106. (1924).

LATHOUWERS, V.: Variations speltoides apparues dans les lignées pures de froment et d'épeautre. *Congrès Assoc. Franc. Avanc. Aci. Liège*. 1924.

LATHOUWERS Étude de certaines Variations speltoides apparues dans des Lignées pures de Froment. *Verh. V. internat. Kongr. f. Vererbwiss.* Berlin 1927, 2, 953—954 (1928).

LEIGHTY, C. E., u. S. BOSNAKIAN: Genetic behavior of the spelt form in crosses between *Triticum Spelta* and *Triticum sativum*. *J. agricult. Res.* 22 (1921).

LINDHARD, E.: Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoidmutanten. *Hereditas* 3, 1—90 (1922).

LINDHARD, E.: Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. Begrannungskomplikationen bei Compactum-Heterozygoten. *Hereditas* 4, 206—220 (1923).

LINDHARD, E.: Über Ährendichte und Spaltungsmodi der Speltoidheterozygoten. *Den kgl. Veterinær og Landbohøjskoles Aarskrift. Kbhvn.* 1—37. (1927).

NILSSON-EHLE, H.: Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen I. *Botaniska Notiser* 1917, 305—329.

NILSSON-EHLE, H.: Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen II.) *Hereditas* 1, 277—311 (1920).

NILSSON-EHLE, H.: Über mutmaßliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III.) *Hereditas* 2, 25—76 (1921).

NILSSON-EHLE, H.: Das Verhalten partieller Speltoidmutationen bei Kreuzung untereinander.

(Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen IV.) *Hereditas* 9, 369—379 (1927).

PHILIPTSCHENKO, J.: Ein neuer Fall von Speltoidmutationen beim Weizen. *Z. Abstammungslehre* 52, 406—413 (1929).

VASILJEV: On the cytology of speltoids. *Bull. of the Bureau of Genetics Leningrad* No 7, 1929 (Russisch mit englischem Resumé).

VERSTERGAARD, N. A. B.: Jagttagelser vedrorende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. *Tidsskr. Planteavl* 1920, 502—509.

WINGE, O.: Cytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. *Hereditas* 5, 241—286 (1924).

b) Über Fatuoiden.

CRÉPIN, C.: Sur un hybride naturel entre *Avena fatua* et *Avena sativa* a glumelles jaunes. *Ann. Ecole Natl. Agr. Grignon* 7, 143—154 (1920).

CRÉPIN, C.: Les fausses Folles Avoines; Mutations ou Hybrides? *Verh. V. internat. Kongr. f. Vererbwiss.* Berlin 1927, 1, 568—575 (1928).

CRIDDLE, N.: The So-called White Wild Oats and What They Are. *Ottawa Nat.* 23, 127—128 (1909).

CRIDDLE, N.: The Status of False Wild Oats. *Canad. Seed Growers Assoc. Ann. Rpt.* 6, 104—105 (1910).

CRIDDLE, N.: Wild Oats and False Wild Oats. Their Nature and distinctive Characters. *Dom. Canada Dept. Agr. Seed Branch, Bul.* 1912, 7—11.

Dow, G.: The status of the False Wild Oats. *Canad. Seed Growers Assoc. Ann. Rpt.* 6, 105—107 (1910).

GANTE, T.: Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-Heterozygoten. *Hereditas* 2, 410—415 (1921).

GARBER, R. J.: Origin of false Wild Oats. *J. Hered.* 13, 40—48 (1922).

GARBER, R. J., and K. S. QUISENBERRY: Delayed Germination and the Origin of False Wild Oats. *J. Hered.* 14, 267—274 (1923).

HUSKINS, C. L.: Genetical and Cytological studies of the origin of false wild oats. *Sci. Agric. (Ottawa)* 6, 303—313 (1926).

HUSKINS, C. L.: On the genetics and cytology of fatuoid or false wild oats. *J. Genet.* 18, 315—364 (1927).

HUSKINS, C. L.: Genetical and Cytological Studies of Fatuoid Oats and Speltoid Wheats. *Verh. V. internat. Kongr. f. Vererbwiss.* Berlin 1927, 2, 907—916 (1928).

HUSKINS, C. L., and J. R. FRYER: The origin of false wild oats. *Sci. Agric. (Ottawa)* 6, 1—13 (1925).

NEWMAN, L. H.: Origin of False Wild Oats. *Sci. Agric.* 3, 169—170 (1912).

NILSSON-EHLE, H.: Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. *Z. Abstammungslehre* 5, 1—37 (1911).

NILSSON-EHLE, H.: Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer. *Hereditas* 2, 401—409 (1921).

PARKER, J. H.: A genetic study of aberrant and false wild types in Kanota oats. *Agr. Exp. Sta. Manhattan, Kansas, Directors Report* 1924, 38—41.

RAUM, H., u. L. A. HUBER: Untersuchungen über Fatuoidmutationen bei Hafer. *Z. Abstammungslehre* 44, 272—282 (1927).

STANTON, T. R., F. A. COFFMAN and G. A. WIEBE: Fatuoid or false wild forms in Fulghum and other oat varieties. *J. Hered.* 17, 153—165 u. 211—226 (1926).

STANTON, T. R., and F. A. COFFMAN: Yellowkerneled fatuoid oats. *Jour. of Heredity* 20, 67—70 (1929).

SURFACE, F. M.: Studies on Oat Breeding. III. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua* × *A. sativa* var. Kherson. *Genetics* 1, 252—286 (1916).

TSCHERMAK, E.: Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. *Z. Pflanzenzüchtg* 2, 308—311 (1914).

TSCHERMAK, E.: Beobachtungen bei Bastardierung zwischen Kulturhafer und Wildhafer. *Z. Pflanzenzüchtg* 6, 207—209 (1918).

TSCHERMAK, E.: Kultur- und Wildhaferbastarde und ihre Beziehungen zu den sogenannten Fatuoiden. *Z. Abstammungslehre* 51, 450—481 (1929).

ZADE, A.: Der Flughäfer (*Avena fatua*). *Arb. dtsh. Landw. ges.* H. 229, 91 S. Berlin 1912.

ZADE, A.: Die Zwischenformen vom Flughäfer (*Avena fatua*) und Kulturhafer (*Avena sativa*). *Fühl. Landw. Ztg* 61, 369—384 (1912).

ZADE, A.: Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. 355 S. 1918.

Inzuchterscheinungen bei gärtnerischen Kulturpflanzen.

Von E. Böhnert, Oranienburg-Luisenhof.

Die Sexualverhältnisse der meisten gärtnerischen Gewächse sind bisher nur wenig erforscht. Es entzieht sich gewöhnlich unserer Kenntnis, ob und wie weit Selbstbestäubung und Selbstbefruchtung möglich sind. Die Arbeiten DARWINs, die in seinem Werke „Die Wirkungen der Selbst- und Kreuzbefruchtung im Pflanzenreich“ veröffentlicht sind, lassen ferner annehmen, daß ein großer Teil autogamer Pflanzen bei dauernder Selbstbefruchtung stark zur Ausbildung von Inzuchterscheinungen neigen wird.

Die Klärung dieser Fragen ist daher für den Pflanzenzüchter zum Teil recht notwendig, mindestens aber nicht uninteressant. Verfasser hat im Laufe der letzten Jahre versucht, einen Teil gärtnerischer Kulturpflanzen auf ihre Sexualverhältnisse hin zu prüfen. Dieser Arbeit waren drei Fragen zugrunde gelegt:

1. Ist auf Grund der morphologischen bzw. physiologischen Blütenverhältnisse Selbststerilität oder Selbstfertilität bei gärtnerischen Kulturpflanzen die Regel?