

- (Ref.: Z. Wirtsch.-Gr. Zuckerind. 93, 258, 1943). — Inst. Belge Améliorat. Betterave 10, 229—253 (1942) 10. FUCHS, W. H., u. K. v. ROSENSTIEL: Ertragssicherheit. In: Hdb. Pflanzenzücht., 2. Aufl., Bd. 1, 365—442; Berlin und Hamburg 1956. — 11. HEINISCH, O.: Probleme des Rübensamenbaues. Dt. Landwirtsch. 2, 193—199 (1951). — 12. HEINISCH, O.: Über Jarowisation von Futter- und Zuckerrüben. Dt. Landwirtsch. 2, 458—461 (1951). — 13. HEINISCH, O.: Rübensaatgutbau durch Feldüberwinterung von Stecklingssaaten. Z. Zuckerind. 3, 225—228 (1953). — 14. HEINISCH, O.: Vordringliche Zuchziele bei Zucker- und Futterrüben. Der land- u. forstwirtsch. Betr. 5, 125—128 (1956). — 15. HOFFMANN, M.: Meteorologische und experimentelle Beobachtungen über Schoßrüben. Bl. Zuckerrübenbau 8, 1—7 (1901). — 16. HOFFMANN, M.: Züchtung einjähriger Samenträger und Schoßrübenvererblichkeit bei der Zuckerrübe. Bl. Zuckerrübenbau 9, 243—247 (1902). — 17. KNAPP, E.: Beta-Rüben. Bes. Zuckerrüben. In: Hdb. Pflanzenzücht., 2. Aufl., Bd. 3, 196—284; Berlin und Hamburg 1958. — 18. KÖNNECKE, G.: Einige neue Gesichtspunkte zur Steigerung der Rübenproduktion. Dt. Landwirtsch. 9, 173—175 (1958). — 19. KRAUSE, L. A.: Darstellung der Fabrication des Zuckers aus Runkelrüben, in ihrem gesamten Umfange. 2. Aufl. Wien 1838. — 20. KRESS, H.: Züchtung einer Wintersaatzuckerrübe. Vortrag anlässlich der Sitzung der Sektion III der Deutschen Akademie der Landwissenschaften zu Berlin am 20. November 1958 in Berlin. — 21. McFARLANE, J. S., CH. PRICE and F. V. OWEN: Strains of Sugar Beets Extremely Resistant to Bolting. Proc. 5th gen. Meet. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 151—153 (1948). — 22. MUNERATI, O.: Die Dauer des Wachstumszyklus von *Beta vulgaris* L. Internat. Landwirtsch. Rdsch. III. Agrartechn. (Rom) 33, 169—205 (1942). — 23. NÉMETH, B.: Bemerkungen zu dem Artikel des Herrn Direktor V. Bartoš: Winterrübe. Z. Zuckerind. ČSR 57, 55—56 (1932). — 24. RATH, G. v.: Neuerungen im Anbau von Rübenstecklingen und Rüben- samen. Bl. Zuckerrübenbau 18, 344—347 (1911) und: Landwirtsch. Wochenschr. Prov. Sachsen 13, 355—356 (1911). — 25. ROEMER, TH.: 50 dz Rohzucker statt 40 dz pro Hektar! Zuckerrübenbau 9, 13—15, 24—27, 69—75 u. 151—154 (1927). — 26. ROEMER, TH.: Die Schosserbildung als Sorteneigenschaft. Zuckerrübenbau 13, 169 bis 173 (1931). — 27. ROSE, A. DONÁ DALLE: Bieticolatura Meridionale. Nota II: Ulteriori considerazioni sulla coltura autunnoverna della barbabietola e sui criteri di miglioramento dei tipi adatti al Mezzogiorno. [Rübenbau im Süden. II. Weitere Betrachtungen über den Winteranbau der Zuckerrübe und über die Kriterien zur Verbesserung der für den Süden geeigneten Formen.] Übersetzer Auszug aus: Agricoltura delle Venezie, Juni 1956. — 28. RÖSTEL, H.-J.: Ursachen der Wurzelverzweigung bei Zuckerrüben und die Möglichkeit des Umpflanzens. Zuckererzeug. 2, 229—233 (1958). — 29. RÖSTEL, H.-J.: Verlängerung der Vegetationszeit von Zuckerrüben durch Senkung des Keimtemperaturminimums auf züchterischem Wege. Wiss. Abh. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss. Berlin Nr. 48; Beitr. Rübenforsch. Nr. 5, 57—73, Berlin 1960. — 30. S., G.: Hirse, Winterrübe und Alkoholerzeugung in Gebieten mit heißem, trockenem Klima. Internat. Landwirtsch. Rdsch. III. Agrartechn. (Rom) 33, 164—165 (1942). — 31. SALANI, R.: Erfahrungen in der Sommer-Winter-Kultur der Zuckerrüben bei der Zuckerfabrik Littoria in den verflossenen Jahrgängen 1938/39 und 1939/40. Ind. Sacc. Ital. 41—44 (1942) (Ref.: Cbl. Zuckerind. 50, 415, 1942). — 32. SCHNEIDER, F.: Die Züchtung von Winterzuckerrüben. Zuckerrübenbau 17, 125—130 (1935). — 33. SCHNEIDER, F.: Züchtung der Beta-Rüben. In: Hdb. Pflanzenzücht., 1. Aufl., Bd. 4, 1—95. Berlin und Hamburg 1939. — 34. SENFF, G.: Beitrag zur Frage der Saatguterzeugung von Beta-Rüben nach Feldüberwinterung der Jungpflanzen. Diss. Leipzig 1958. — 35. WENZL, H., u. R. KREXNER: Über Hohlraumbildung in Beta-Wurzeln. Pflanzenschutzber. 20, 179 bis 197 (1958).

Aus der Landwirtschaftlichen Hochschule in Krakow

## Die Heterosiserscheinung als Folge der Wechselwirkung zwischen Genom und Plasmon

(Eine theoretische Studie)

Von TADEUSZ RUEBENBAUER

Mit 1 Abbildung

Die Rolle der Wechselwirkung zwischen Plasmon und Genom bei der Heterosiserscheinung ist bis jetzt nicht vollständig erforscht. Von vielen möglichen Lösungen dieser Frage werden in vorliegender Arbeit nur die wichtigsten besprochen.

Interessante Angaben über die Rolle des Plasmons sind der Arbeit von E. MALINOWSKI (1) entnommen: die in der Tabelle 1 angegebenen Internodienlängen der verschiedenen *Petunia*-Formen weisen darauf hin, daß das Genom der Hybride im Zytoplasma von „Admiration“ einen größeren Heterosiseffekt veranlaßt, als wenn es in das Zytoplasma von „Vilmorin“ eingelagert ist, obgleich die Internodienlängen der Elternformen das umgekehrte Verhältnis aufweisen. Wenn wir nun das günstige Plasmon mit  $\Delta$  bezeichnen und das Plasmon, welches die geringere Internodienlänge bewirkt, mit  $\delta$ , können wir in die letzte Rubrik der Tabelle 1 die Formeln der Ausgangsformen und Hybriden eintragen.

Wenn wir weiter den Unterschied zwischen der mittleren Länge aller Internodien beider reziproker Kreuzungen mit  $D_1$  bezeichnen und mit  $D_2$  den analogen Unterschied in der zweiten Generation, so

können wir die Abnahme des Heterosiseffektes in beiden sukzessiven Generationen beobachten.

Zwar können zwischen den beiden  $F_2$ -Populationen aus den reziproken Kreuzungen infolge von Spaltungen Unterschiede der Internodienlängen entstehen, man kann aber, wie das die Abb. 1 zeigt, ziemlich deutliche Unterschiede zwischen der Individuen-Variabilität in den beiden Populationen wahrnehmen, die der Wirkung des Plasmons zugeschrieben werden können. In unserem Falle macht das Verhältnis  $D_2:D_1$ , welches wir mit  $\alpha$  benennen, 0,24 aus.

Tabelle 1. Internodien bei *Petunia*  
(nach MALINOWSKI 1950).

| Bestimmung der Ausgangsform oder der Hybride | mittl. Länge aller Internodien | Formeln für Ausgangsformen und Hybriden |
|--|--------------------------------|---|
| Vilmorin                                     | 44,14                          | GG $\delta\delta$                       |
| Admiration                                   | 20,50                          | gg $\Delta\Delta$                       |
| $F_1$ Vilmorin $\times$ Admiration           | 362,65                         | Gg $\delta\Delta$                       |
| $F_1$ Admiration $\times$ Vilmorin           | 596,86                         | Gg $\Delta\delta$                       |
| $F_2$ Vilmorin $\times$ Admiration           | 204,50                         | Spaltungen                              |
| $F_2$ Admiration $\times$ Vilmorin           | 260,30                         | Spaltungen                              |
| Differenz zwischen $F_1$ -Hybriden           | 234,21                         | $D_1$                                   |
| Differenz zwischen $F_2$ -Hybriden           | 55,80                          | $D_2$                                   |

Falls sich dieses Verhältnis in weiteren Generationen als konstant erweisen sollte, dürften die Reziprokenunterschiede zwischen den Internodienlängen in der  $F_{\infty}$  nur auf die Weise entstehen, daß das Genom mit Zytoplasm  $\delta$  kürzere Internodien bewirken würde als das analoge Genom mit Zytoplasm  $\varnothing$ .

Die Abnahme des zytoplasmatischen Heterosiseffektes kann man nun auf Grund der Plasmaunterschiede der einzelnen Generationen erklären, denn in

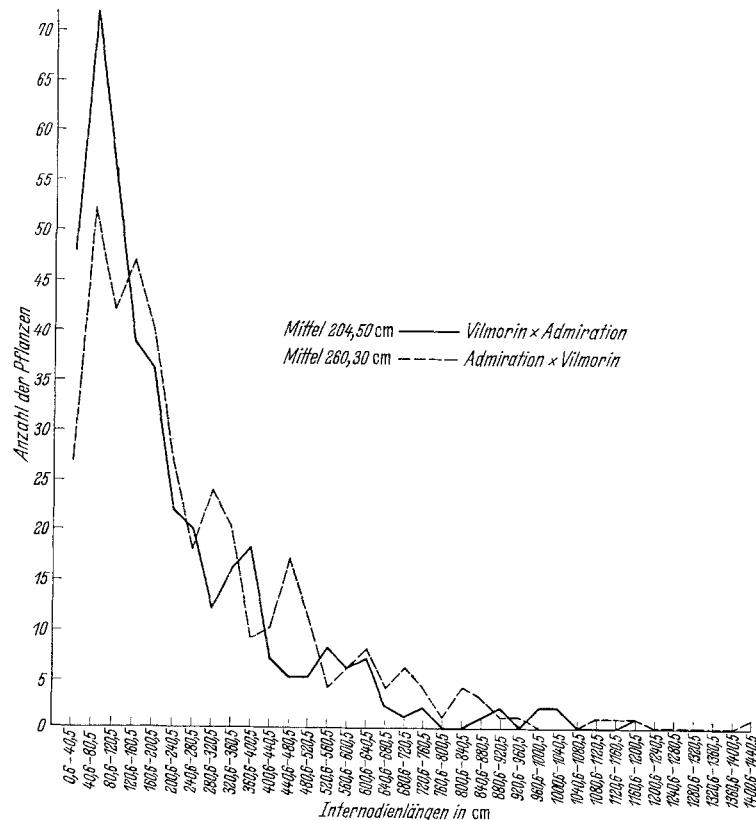


Abb. 1. Die Häufigkeitsverteilung der Internodienlängen in den  $F_1$ -Populationen aus reziproken Kreuzungen zwischen den *Petunia*-Sorten *Admiration* und *Vilmorin*.

jeder Generation sind beide Genome identisch. Die Rolle des Zytoplasmas ist noch nicht genügend bekannt, und die Mehrheit der gut erforschten Fälle betrifft Matroklie, d. h. die Vererbung eines beliebigen Merkmals seitens der Mutter auf Grund der sogenannten Plasmagynogamie. Man nimmt an, daß nach der Befruchtung das väterliche Zytoplasm durch den mütterlichen Organismus aufgesaugt wird und deshalb keine wesentliche Rolle spielt, der Komplex von zytoplasmatischen Faktoren also immer durch die Mutter geliefert wird.

Es sind andererseits Fälle der Plasmagynogamie bekannt, wo die Plasmagene von beiden Eltern geliefert werden. Wenn sich aber beide Eltern in der Qualität des Plasmons nicht unterscheiden, dann spielt das Zytoplasm auch im Falle der Plasmagynogamie keine Rolle. Wenn wir nun das mütterliche Plasmon mit einem Kreis und das väterliche mit einem Strich bezeichnen, so ist es gleichgültig, ob wir  $\varnothing \times \varnothing$  und  $\varnothing \times \varnothing$  oder umgekehrt kreuzen; dagegen ist die Kreuzungsrichtung nicht gleichgültig, wenn Plasmaunterschiede zwischen beiden Kreuzungspartnern vorkommen, d. h.  $\varnothing \times \varnothing$  wird unterschiedlich von  $\varnothing \times \varnothing$

sein. Wenn wir die partielle Plasmagynogamie voraussetzen, so können wir die Stimulationswirkungsabnahme des Zytoplasmas  $\varnothing$  („Admiration“) verstehen.

Im gegebenen Falle bewirkte eine unbeträchtliche Beimischung des Zytoplasmas  $\delta$  an das  $\varnothing$  das Stimulationsoptimum.

Die Kombination  $\varnothing \delta$  erwies sich als die günstigste, dagegen war die Wirkung der Kombination  $\delta \varnothing$  weniger vorteilhaft. In der nachfolgenden Generation beobachten wir an der Population mit dem Zytoplasm  $(\varnothing \delta)$ , das in der  $F_1$  die größere stimulierende Wirkung hatte, eine stärkere Abnahme der Internodienlängen als in der Population mit dem Zytoplasm  $(\delta \varnothing)$ , das weniger stimulierend wirkte.

Wenn wir die Gesamtheit der Plasmagene des mütterlichen Organismus mit einem beliebigen  $\delta$  bezeichnen und die des väterlichen mit  $\varnothing$ , so wird das Verhältnis

zwischen beiden Größen:  $\alpha = \frac{\varnothing}{\delta}$  Werte zwischen ungefähr 0 (im Falle der vollständigen Plasmagynogamie) und beinahe 1 (im Falle der vollständigen Plasmagynogamie) annehmen, daher  $0 \leq \alpha \leq 1$ . Natürlich setzen wir voraus, daß  $\varnothing = \varnothing_1 + \varnothing_2 + \dots + \varnothing_n$  und entsprechend  $\delta = \delta_1 + \delta_2 + \dots + \delta_k$  ist, so daß die Gesamtheit väterlicher wie mütterlicher Plasmagene aus einzelnen Plasmagenen besteht, deren allgemeine Zahl gleich „ $k$ “ ist. Man darf annehmen, daß sich das Verhältnis am häufigsten der 0 nähern wird, was nicht bedeutet, daß es keinen Einfluß auf das Genmilieu ausübt, besonders wenn es sich um ein von mehreren Plasmagenen bedingtes Merkmal handelt, wie es bei der Heterosiserscheinung vorkommen mag.

Für ein bestimmtes Plasmagen ist das Verhältnis  $\alpha_h$  praktisch gleich Null, was den Effekt der vollständigen Plasmagynogamie verursachen kann. Wenn im allgemeinen der Heterosiseffekt durch „ $h$ “ Plasmagene bedingt wird, wobei  $h < k$ , und wenn  $\alpha$  größer als Null ist, so wird auch  $\alpha_h$  größer als Null sein.

Das Stimulationsmaximum wird dann entstehen, wenn die einzelnen Plasmagene die Tätigkeit der Gene in heterozygotem Zustand ergänzen und überdies zwischen den mütterlichen und väterlichen Plasmagenen einige Unterschiede bestehen.

Den interessanten Fall der Abhängigkeit des Heterosiseffektes von der Beschaffenheit des Plasmons werden wir später besprechen, gegenwärtig präzisieren wir den Begriff des Maßes der zytoplasmatischen Stimulation.

Wenn es sich um einen durch Plasmataktigkeit bedingten Heterosiseffekt handelt, so ist der Wert  $\alpha$  bzw.  $\alpha_h$  nicht gleichbedeutend mit dieser Ertragsgröße, welche durch Zytoplasmastimulation bedingt ist. Je größer der Wert  $\alpha_h$  ist, desto kleiner ist die Abnahme des zytoplasmatischen Heterosiseffektes in den weiteren Kreuzungsgenerationen, was jedoch nicht bedeutet, daß dieser Effekt groß ist.

Andererseits müssen wir bei einem kleinen Wert von  $\alpha_h$  eine ziemlich beträchtliche zytoplasmatische Stimulation in der ersten Generation vermuten. Natürlich können wir bei bestimmten Kreuzungen einer Abhängigkeit  $\alpha_h$  vom Stimulationsmaß begegnen, aber diese Begriffe muß man getrennt betrachten.

Wenn wir als Stimulationsmaß den Effekt der zytoplasmatischen Tätigkeit in der ersten Generation annehmen, so können wir  $M \alpha_h$  als Verhältnis des durch zytoplasmatische Tätigkeit stimulierten Ertrages zu dem grundsätzlichen (nicht stimulierten) Ertrag betrachten, also zu  $F_\infty$ .

Wenn wir weiter diesen Ertragsteil, welcher durch zytoplasmatische Stimulation bedingt ist, mit  $x$  bezeichnen, so ist

$$M \alpha_h = \frac{F_\infty + x}{F_\infty}. \quad (1)$$

Es ist klar, daß der durch zytoplasmatische Stimulation bedingte Ertragsteil  $x$  nicht gleich dem Unterschied  $F_1 - F_\infty$  ist, denn dieser ist auch durch Stimulationswirkung des Genoms (G) verursacht. Angesichts des Bestehens der Größe „G“ lassen wir vorübergehend das Problem der Bestimmung der Größe  $x$  außer Acht und stellen fest, daß laut Formel (1) das Stimulationsmaß 1 ausmachen wird, wenn es keine Stimulation gibt, dagegen mehr als 1 ( $M \alpha_h > 1$ ), wenn die stimulierende Tätigkeit des Zytosplasmas auftritt. Daraus folgt, daß es für  $M \alpha_h = 1$  gleichgültig ist, in welcher Richtung die Kreuzung zweier Linien erfolgt, denn es ist allgemein bekannt, daß die Konstitution des Genoms der Hybride nicht von der Kreuzungsrichtung abhängt.

Zwar müssen wir bei Benutzung von Früchten als Saatgut mit den Unterschieden im Endosperm wie auch in der Frucht- und Samenschale, welche von dem mütterlichen Gewebe stammt, rechnen, obwohl zahlreiche Versuche hinsichtlich Pflanzung des Embryos auf fremdes Endosperm keinen wesentlichen Einfluß dieser genetisch unterschiedlichen Teile festgestellt haben.

Wenn wir nun die Unterschiede des Heterosiseffektes, welche infolge der Änderung der Kreuzungsrichtung auftreten, erklären wollen, so müssen wir eine verschiedene Beschaffenheit des Zytosplasmas der beiden Elternformen voraussetzen.

### Heterogenität des Zytosplasmas

Man kann die Ertragsunterschiede bei reziproken Bastarden, die in der ersten Generation am deutlichsten auftreten und in den weiteren Generationen sich auf einem bestimmten niedrigeren Niveau halten, den Besonderheiten des Zytosplasmas der Elternformen zuschreiben. Wenn aber diese Unterschiede in weiteren Hybridgenerationen verschwinden, so bleibt uns nichts übrig als vorauszusetzen, daß die stimulierende Tätigkeit des Zytosplasmas gleichzeitig mit der Abnahme seiner Heterogenität aufhört. Daher ist in diesem Falle die Stimulation nicht mit den Verschiedenheiten des Plasmas, sondern mit dessen Heterogenität verbunden, welche in einzelnen Individuen zufällig und in Populationen auf eine durch den Befruchtungstypus genau bestimmte Weise verteilt ist.

Vorausgesetzt aber, daß  $\alpha \neq 0$ , müssen wir die Heterogenität eines Zytosplasma-Teiles annehmen, so weit natürlich sich einzelne Plasmagene in ihrer Tätigkeit unterscheiden.

Wenn nun die Zytosplasmen zweier Elternformen hinsichtlich der Wirkung ihrer Plasmagene, welche Heterosis bedingt, identisch sind oder wenn  $\alpha$  sich 1 nähert, dann beobachten wir denselben Heterosiseffekt, gleichgültig, welche Kreuzungskomponente als Mutter oder als Vater dient. Wenn aber  $\alpha$  gleich 1 ist, so müssen wir trotz Ermangelung eines Unterschiedes bei reziproken Kreuzungen mit der Stimulationserscheinung des Heterosiseffektes rechnen, welcher durch die Heterogenität des Plasmons ( $\Delta \delta$  oder  $\delta \Delta$ ) bedingt ist. Da aber bei der Voraussetzung  $\alpha = 1$  die Zytosplasmen  $\delta$  und  $\Delta$  in beiden reziproken Kreuzungen dasselbe Plasmon bedingen, können in  $F_1$  keine Unterschiede des Heterosiseffektes hervortreten, obwohl die Stimulation dank des großen Heterogenitätsgrades sehr hoch ist.

### Die Trennung der durch Zytosplasma stimulierten von der durch Genomstimulation bedingten Ertragsgröße

Wie schon erwähnt wurde, ist die Voraussetzung, daß der Ertrag der Hybride der ersten Generation nur aus  $F_\infty + x$  besteht, nicht richtig, denn in der Tat ist  $F_1 = F_\infty + x + G$ , so daß der Ertrag auch von dem Genom abhängig ist. Gegenwärtig betrachten wir die Folgerungen der Voraussetzung, daß die durch Heterosis bedingte Größe des gegebenen Merkmals sich in der  $F_1$  aus der Tätigkeit sowohl des heterogenen Zytosplasmas wie auch des Genoms ergibt. Der Vereinfachung wegen setzen wir überdies voraus, daß es keine Koppelungen zwischen einzelnen Genpaaren gibt, welche einen Heterosiseffekt verursachen können.

In solchem Falle kann man die in der  $F_2$  beginnende Ertragsabnahme der Auslöschung des Effektes des heterogenen Zytosplasmas zuschreiben, denn wegen Koppelungsmangel setzt sich das genetische Gleichgewicht schon in der  $F_2$  fest. Wenn wir die Generation, in welcher sich infolge der Heterogenitätsabnahme des Zytosplasmas die Heterosis praktisch genommen aufhebt, mit  $F_\infty$  bezeichnen, ergibt sich für beliebige  $F_n$  (wenn  $n > 1$ ):  $F_n = F_\infty + x \alpha^n$  (2), wobei  $x$  den Plasmoneffekt darstellt. Da in der  $F_1$  noch die Tätigkeit des Genoms dazu kommt ( $G$ ), ist:  $x = F_1 - (F_\infty + G) \dots$  (3), denn  $\alpha^0 = 1$ . Zur Bestimmung der notwendigen Heterosisparameter muß man in Feldversuchen das Saatgut der  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  und  $F_4$  gleichzeitig aussäen. Diese vier Generationen ermöglichen uns die Bestimmung der Größen  $x$ ,  $F_\infty$  und  $G$  laut folgender Gleichungen:

$$(2) \quad F_\infty + x \alpha^1 = F_2 \dots \dots \dots \dots \quad (4)$$

$$(2) \quad F_\infty + x \alpha^2 = F_3 \dots \dots \dots \dots \quad (5)$$

$$(2) \quad F_\infty + x \alpha^3 = F_4 \dots \dots \dots \dots \quad (6)$$

$$(4, 5) \quad F_3 - F_2 = x (\alpha^2 - \alpha) \dots \dots \dots \dots \quad (7)$$

$$(5, 6) \quad F_4 - F_3 = x (\alpha^3 - \alpha^2) \dots \dots \dots \dots \quad (8)$$

$$(7, 8) \quad \alpha = \frac{F_4 - F_3}{F_3 - F_2} \dots \dots \dots \dots \quad (9)$$

$$(4, 5) \quad \alpha = \frac{F_3 - F_\infty}{F_2 - F_\infty} \dots \dots \dots \dots \quad (10)$$

$$(9, 10) \quad F_\infty = \frac{F_4 F_2 - F_3^2}{F_2 - 2 F_3 + F_4} \dots \dots \dots \dots \quad (11)$$

$$(4, 9, 11) \quad x = \frac{(F_3 - F_2)^3}{(F_2 - 2 F_3 + F_4) (F_4 - F_3)} \dots \dots \quad (12)$$

In Anbetracht dessen, daß die Heterosis in der  $F_1$  auch durch das Genom bedingt ist, muß man den Grundgleichungen noch den Wert  $G$  hinzufügen; so ergibt sich die Gleichung:  $F_\infty + \alpha^\circ x + G = F_1$  (13) und folglich erhält man den Wert des Genoms:

$$G = F_1 - (F_\infty + x), \text{ denn } \alpha^\circ = 1 \quad (14).$$

Wenn man die entsprechenden Werte in die Gleichung (14) einfügt, ergibt sich:

$$G = F_1 - \left[ \frac{1}{F_2 - 2F_3 + F_4} \left[ F_2 F_4 - F_3^2 + \frac{(F_3 - F_2)^3}{F_4 - F_3} \right] \right] \quad (15)$$

### Die Errechnung des Stimulationsmaßes des Plasmons auf Grund des Ertrages der sukzessiven Generationen

Das Bestehen der Heterogenität des Zytosplasmas voraussetzend und die Koppelungstätigkeit außer acht lassend, können wir das Maß der zytosplastischen Stimulation nach dem Auslösungsgrade des Heterosiseffektes in drei sukzessiven Generationen, welche der ersten folgen, wie folgt ausrechnen: wenn wir in die Gleichung (1) die Werte für  $F_\infty$  und  $x$  aus den Gleichungen (11) und (12) einfügen, dann ergibt sich:

$$M \alpha_h = 1 + \frac{(F_3 - F_2)^3}{(F_2 F_4 - F_3^2)(F_4 - F_3)}. \quad (16)$$

Da  $\alpha$  gewöhnlich oberhalb Null und unterhalb Eins liegt, müssen wir mit Stimulationsunterschieden in den Kombinationen  $\Delta \delta$  und  $\delta \Delta$  rechnen. Wenn  $\alpha$  sehr nahe Null liegt, mag die Kombination  $\Delta \Delta$  der  $\Delta \delta$  gleich sein und die Kombination  $\delta \delta$  der  $\delta \Delta$ .

Wenn wir überdies den Koppelungseinfluß eliminieren wollen, können wir die genauen Stimulationswerte der vier Zytosplasmaformen auf Grund der Ertragsunterschiede zweier reziproker Kreuzungen der ersten und weiteren Generationen bestimmen. Zu diesem Zwecke sollten wir in einem Feldversuch die folgenden 14 Hybridkombinationen gleichzeitig aussäen:

für die  $F_1$ : 1.  $A \times B$ ; 2.  $B \times A$

für die  $F_2$ : 3.  $(A \times B) \times (A \times B)$ ; 4.  $(B \times A) \times (B \times A)$ ;  
5.  $(A \times B) \times (B \times A)$ ; 6.  $(B \times A) \times (A \times B)$ ;

für die  $F_3$ :

7.  $\{(A \times B) \times (A \times B)\} \times \{(A \times B) \times (A \times B)\}$ ;  
8.  $\{(B \times A) \times (B \times A)\} \times \{(B \times A) \times (B \times A)\}$ ;  
9.  $\{(A \times B) \times (B \times A)\} \times \{(B \times A) \times (B \times A)\}$ ;  
10.  $\{(B \times A) \times (A \times B)\} \times \{(A \times B) \times (A \times B)\}$ ;

und für die  $F_4$  sich der Kombinationen 7 und 8 als Pollenkomponenten bedienen. Auf diese Weise stellen die Kombinationen 11 bis 14 weitere Wiederholungen der vier grundsätzlichen Kreuzungselemente dar.

Wenn wir uns der Gleichung 16 bedienen wollen, so können wir das Stimulationsmaß aus den Ertragsunterschieden aller vier Kombinationen des Zytosplasmas berechnen, was uns die Aufklärung der Plasmagenrolle im Heterosiseffekt ermöglicht.

Falls ein solcher Versuch wegen mangelnder Samenvitalität schwer durchführbar wäre, kann man sich auf die Aussaat von sechs Kombinationen aus zwei Nachkommenschaften ( $F_1$  und  $F_2$ ) in einem Ver-

gleichsversuch beschränken. Die Ergebnisse eines solchen Versuches erlauben uns die Feststellung folgender Gesetzmäßigkeiten:

1. Es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kombinationen 3 und 5 sowie zwischen 4 und 6, dagegen bestehen Unterschiede zwischen den Kombinationen 3 und 4 sowie 5 und 6. Diese Tatsache entspricht der Voraussetzung, daß entweder  $\alpha = 0$ , oder  $\Delta \delta = \Delta \Delta$  sowie  $\delta \Delta = \delta \delta$  ist.

2. Es bestehen signifikante Unterschiede zwischen den Kombinationen 3 und 5 sowie 4 und 6, die man ausschließlich der Differenz der Zytosplasmaheterogenität zuschreiben kann, da sowohl Genome als auch Koppelungen bei allen  $F_2$ -Kombinationen die gleichen sind. Da die Zytosplasmaheterogenität der fünften Kombination der ersten und die der sechsten der zweiten Kombination entspricht, muß man die Unterschiede zwischen den Kombinationen 1 und 5 sowie 2 und 6 der Tätigkeit des Genoms, dagegen die Unterschiede zwischen den Kombinationen 1 und 2, ferner zwischen 4 und 3, 5 und 3 sowie 6 und 5 der verschiedenen Plasmonkombinationen zuschreiben.

### Der Einfluß der Koppelungen auf die Auslösung der Plasmonstimulation

So ermöglichen uns die Angaben aus vier Generationen, die Tätigkeit des Genoms sowie des Plasmons in der ersten Nachkommenschaft laut Gleichung (12) und (15) zu bestimmen. Wir können auch die Werte  $\alpha$  und  $M \alpha_h$  mittels annähernder Schätzung des  $F_\infty$ -Ertrages laut Gleichung (11) festsetzen.

Diese Angelegenheit erweist sich aber als komplizierter, wenn wir jenen erlöschenden Heterosisanteil bestimmen wollen, der mit den Koppelungerscheinungen verbunden ist. Denn ausschließlich die Art der Abnahme des Heterosiseffektes kann in einem gewissen Grade bezeugen, daß im gegebenen Falle die langsame, von Generation zu Generation fortschreitende Ertragsabnahme eher durch Koppelungen als durch Auslösung der Zytosplasmaheterogenität bedingt ist.

Aus der Tab. 2 kann man die wesentliche Abnahme der Heterozygotenzahl erkennen, die um so größer je kleiner die Koppelung ist.

Tabelle 2. Auslösung der Tätigkeit

| Genera-<br>tionen         | der Koppelung für zwei Genpaare |        |        | des heterotischen Zytosplasmas |        |  |
|---------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------------------------------|--------|--|
|                           | Crossing-over Prozent           |        |        | Koeffizientengröße             |        |  |
|                           | 98                              | 80     | 60     | 0,7                            | 0,6    | 0,5  |
| Prozent der Heterozygoten |                                 |        |        |                                |        | Prozent des zytosplastischen Heterosiseffektes |
| $F_1$                     | 100,00                          | 100,00 | 100,00 | 100,00                         | 100,00 | 100,00   |
| $F_2$                     | 48,04                           | 34,00  | 26,00  | 70,00                          | 60,00  | 50,00  |
| $F_3$                     | 47,14                           | 31,36  | 25,56  | 49,00                          | 36,00  | 25,00  |
| $F_4$                     | 46,32                           | 29,84  | 25,40  | 34,30                          | 21,60  | 12,50  |
| $F_5$                     | 45,52                           | 29,00  | 25,32  | 24,01                          | 12,96  | 6,25   |
| $F_6$                     | 44,80                           | 28,48  | 25,28  | 16,81                          | 7,78   | 3,12   |

Die in der ersten Rubrik der Tabelle 2 angegebenen Zahlen haben keine praktische Bedeutung, da sie der größtmöglichen Koppelung zweier Heterosis hervorrunder Genpaare entsprechen. In der Praxis, wo wir mit der Tätigkeit einer größeren Quantität der Gene rechnen müssen, würden sich diese Zahlen

wesentlich vermindern, die Koppelungsauslöschung wäre auch unwesentlich.

Nun können wir annehmen, daß in diesem Falle die Tätigkeit der Koppelungen eine untergeordnete Rolle spielt, und man könnte, unter Berücksichtigung des Gesetzes von WEINBERG-HARDY nicht die Auslöschung des Heterosiseffektes in den weiteren Generationen damit erklären. Die langsame Auslöschung des Heterosiseffektes läßt sich dagegen besser erklären, wenn wir die Hypothese der Heterogenität des Zytoplasmas annehmen, was die angegebenen Zahlen in den drei letzten Rubriken der Tab. 2 illustrieren. Abgesehen vom Einfluß der Koppelungsgröße auf den Auslösungsgrad des Heterosiseffektes, können wir ihre Tätigkeit eliminieren, wenn wir uns des Feldversuches bedienen, welcher schon früher bei der Errechnung der Plasmonstimulation auf Grund des Ertrages der sukzessiven Generationen erwähnt wurde.

Falls in einer von den vier Kreuzungskombinationen das Maß der zytoplasmatischen Stimulation 1 wäre, hätten wir bei der Annahme, daß diese Kombination keine zytoplasmatische Stimulation auf den Ertrag ausübt, eine Möglichkeit zur Bestimmung, welcher Heterosisteil von den Koppelungen abhängt. Dieser Zustand entspricht den Versuchsergebnissen, wenn  $F_2 = F_3$ , da in diesem Falle sich aus der Gleichung (16) ergibt:  $M \alpha_h = 1$ , und die Koppelungen in der dritten Generation, wenn sie noch irgendeine Rolle spielen, müßten in allen vier Generationen analog ausfallen.

### Die zytoplasmatische Vererbung der einzelnen Gene

Bei den Kulturpflanzen ist die Vererbung der Plasmagene, welche die Pollensterilität bedingen, verhältnismäßig am besten bekannt. Es wird angenommen, daß dieses Merkmal vollständig von der Mutter vererbt wird, was der Voraussetzung  $\alpha = 0$  entspricht. Da wir aber gleichzeitig zur Erklärung einiger Erscheinungen, welche die Heterosis begleiten,  $\alpha > 0$  angenommen haben, scheint ein Widerspruch zu bestehen. Dieser Widerspruch ist aber nur scheinbar, da man annehmen muß, daß die zytoplasmatische Pollensterilität gewöhnlich nur ein Plasmagen  $T_x$  (oder ein anderes, aber immer nur eins im gegebenen Zytoplasma) bedingt, im Falle der Heterosis dagegen hätten wir es mit einer größeren Zahl von Plasmagenen zu tun.

Die Wahrscheinlichkeit, daß wir nun bei Kreuzung  $\delta_s$ , welche  $T_x$  entspricht, mit  $\bar{\delta}_N$ , welche der Pflanze mit normalem Zytoplasma entspricht, ein  $\delta_s \bar{\delta}_N$  Individuum mit normalen Pollen erhalten würden, ist verhältnismäßig klein. Das heißt aber nicht, daß zwischen den Nachkommenschaften zytoplasmatisch pollenersteriler Pflanzen, welche mit Pollen von Pflanzen mit normalem Zytoplasma und rezessiven

Genen  $N_{msms}$  (diese Formel bezieht sich auf den Texas-Typus, welcher beim Mais vorkommt) bestäubt wurden, keine vollständig oder teilweise fertilen Pflanzen beobachtet werden können.

Bis jetzt wurde allgemein angenommen, daß diese Erscheinung den Modifikationen sowie modifikativen Genen oder evtl. Mutationen  $m_s \rightarrow M_s$  zuzuschreiben ist. Den letzten Fall kann man aber leicht mittels Pflanzenselbstung und darauffolgende Aussaat der erhaltenen Samen bestimmen. Im Falle der Mutation oder zufälliger Bestäubung mit Pollen, welche das

Tabelle 3a. Individuenanzahl mit verschiedenem Pollensterilitätsgrade bei der Kreuzung zweier zytoplasmatisch pollenersteriler Linien mit der Linie 2222121 in der dritten Rückkreuzungsgeneration.

| zytoplasmatisch<br>pollenersterile<br>Linien | pollensterile<br>Pflanzen |         | teilweise pollensterile<br>Pflanzen |         | fertile Pflanzen |         | Insgesamt |         |
|--|---------------------------|---------|-------------------------------------|---------|------------------|---------|-----------|---------|
|  | Anzahl                    | Prozent | Anzahl                              | Prozent | Anzahl           | Prozent | Anzahl    | Prozent |
| P 69 <sup>1</sup>                            | 920                       | 87,4    | 31                                  | 2,9     | 102              | 9,7     | 1053      | 100,00  |
| KC 3 <sup>2</sup>                            | 645                       | 97,3    | 6                                   | 0,9     | 12               | 1,8     | 663       | 100,00  |

Bemerkung: <sup>1</sup> Von der Sorte Małopolska stammende Linie, aufgefunden durch Z. KRÓLIKOWSKI in Smolice

<sup>2</sup> Von dem Hybrid KC 3 stammende Linie, aufgefunden durch Z. KRÓLIKOWSKI in Smolice

Tabelle 3b. Theoretischer Individuenanteil mit verschiedenem Pollensterilitätsgrade (Voraussetzung: keine Differenzen zwischen den Mutterformen).

| zytoplasmatisch<br>pollenersterile<br>Linien | pollensterile<br>Pflanzen |                 | teilweise pollensterile<br>Pflanzen |                 | fertile Pflanzen |                 | Insgesamt |  |
|--|---------------------------|-----------------|-------------------------------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------|--|
|  | Anzahl                    | Ab-<br>weichung | Anzahl                              | Ab-<br>weichung | Anzahl           | Ab-<br>weichung | Anzahl    |  |
| P 69   | 960                       | —40             | 23                                  | + 8             | 70               | + 32            | 1053      |  |
| KC 3   | 605                       | + 40            | 14                                  | —8              | 44               | —32             | 663       |  |
| Insgesamt                                    |                           | 1565            | 37                                  |                 | 114              |                 | 1716      |  |

$\chi^2$  praktisch = 49,56

$\chi^2$  theoretisch = 2,571 bei  $P = 5\%$

Tabelle 3c. Theoretischer Individuenanteil in der Gruppe

der teilweise oder vollständig fertilen Pflanzen.

| zytoplasmatisch<br>pollenersterile<br>Linien | teilweise pollensterile<br>Pflanzen |  | fertile Pflanzen |            | Insgesamt |  |
|--|-------------------------------------|--|------------------|------------|-----------|--|
|  | th. Anzahl                          | Abweichung                                 | th. Anzahl       | Abweichung | Anzahl    |  |
| P 69   | 32,6                                | — 1,6                                      | 100,4            | + 1,6      | 133,00    |  |
| KC 3   | 4,4                                 | + 1,6                                      | 13,6             | — 1,6      | 18,00     |  |
| $\chi^2$ praktisch = 0,874                   |                                     | $\chi^2$ theoretisch = 3,182 bei $P = 5\%$ |                  |            |           |  |

Gen  $M_s$  tragen, sollten sich Zahlenverhältnisse ergeben, welche für mono- sowie dimere Spaltungen charakteristisch sind. Zur besseren Erklärung der oben erwähnten Tatsache hat man in der Tabelle 3 Zahlen zusammengefaßt, welche die Frequenz des Vorkommens vollständig oder teilweise fertiler Pflanzen zweier Inzuchtlinien P 69 und KC 3 mit Texas-Plasmagenen darstellen. Diese Zahlen stammen aus der Zuchtstation des Institutes für Pflanzenzüchtung Smolice.

Diese Linien wurden mit Pollen der Linie 2222121, welche ein normales Plasma besitzt, bestäubt. Im Jahre 1961, dem dritten der Rückkreuzung, wurden eingehende Beobachtungen hinsichtlich Pflanzenfertilität durchgeführt, wobei keine Abhängigkeit zwischen Fertilitätstypus und Pflanzenaussehen festgestellt wurde. Diese Tatsache trägt zur Ausschließung der Möglichkeit nichtkontrollierbarer Bestäubung bei. Auch die unbeträchtliche Frequenz der Gene, welche die Pollensterilität der in Smolice angebauten Maispflanzen aufgehoben haben, spricht gegen die Fertilitätswiederherstellung mittels Kassationsfaktoren.

Die Anwendung des  $\chi^2$ -Kriteriums hat uns die Feststellung des Vorkommens quantitativer Differenzen zwischen den Linien P 69 und KC 3 zweifellos ermöglicht. Beide Linien tragen wahrscheinlich das identische Gen, welches die zytoplasmatische Pollensterilität bedingt, dagegen unterscheiden sie sich untereinander durch das Verhältnis des Auftretens von fertilen und sterilen Individuen in der dritten Generation der Rückkreuzung. Doch die nichtsignifikante Differenz zwischen Vorkommen fertiler und teilweise fertiler Individuen erlaubt uns in dieser Hinsicht, die beiden Linien als identisch zu betrachten. Da ferner beide Linien unter analogen Bedingungen wuchsen, kann man vermuten, daß die partielle Fertilität durch ähnliche genetische Grundlagen bedingt ist, wie die vollständige Fertilität und deren reziprokeres Verhältnis von den Umweltbedingungen abhängt. So also ergibt sich wahrscheinlich der Unterschied in der Fertilitätsfrequenz zwischen bei-

den Linien aus dem Verhältnis  $\frac{\bar{A}}{\delta}$ , das heißt  $\alpha$ . Da aber  $\bar{A}$  in beiden Fällen gleich ist, können wir annehmen, daß entweder der weibliche Zytoplasmanteil in beiden Linien verschieden ist, oder daß eine Qualitätsdifferenz zwischen beiden Quellen besteht. Bei anderen Typen zytoplasmatischer Pollensterilität stoßen die Versuche der Erklärung der Fertilitätswiederherstellung mittels Wechselwirkung zwischen Genen und einheitlichem Zytoplasma auf noch größere Schwierigkeiten.

Insbesondere ist es viel leichter, die Fertilitätswiederherstellung durch Heterogenität des Zytosplasmas zu erklären, als durch die Tätigkeit des Unterdrückungsgenens  $S^{Ga}$ . Für die Erklärung der Unterdrückungsfähigkeit dieses Pollensterilitätstyps, die alle Linien außer der Linie Kys, die aus ihnen durch SCHWARTZ (2) ausgelesen wurde, besitzen, bedient sich dieser der Konzeption selektiver

Befruchtung, infolge welcher bei der Kreuzung zytoplasmatisch pollensteriler mit normalen Pflanzen ( $\square M_s M_s s^{ga} s^{ga} \times N m_s m_s S^{Ga} s^{ga}$ ) männliche Gameten, die das Gen  $s^{ga}$  tragen, nicht zur Befruchtung mit den weiblichen  $s^{ga}$ -Trägern gelangen, sondern nur die Zygoten  $S^{Ga} s^{ga}$  ausgebildet werden, welche die Fertilität wiederherstellen können.

Man kann ebenso annehmen, daß die Wiederherstellung der Fertilität durch die Heterogenität des Zytosplasmas  $\square N$  zustande kommt.

### Zusammenfassung

Die vollständige Aufklärung der Heterosiserscheinung verlangt eine Ergänzung der bisherigen Kenntnisse über Genomwirkung durch Erforschung des Anteils an Heterosis, den das Plasmon bedingt. Vermutlich ist die Tätigkeit der einzelnen Gene nicht bei allen Pflanzen dieselbe. Man kann ebenso die verschiedenartige Tätigkeit der Plasmagene bei einzelnen Pflanzen erwarten.

In der vorliegenden Arbeit sind die Grundlagen der Trennung des durch das Genom verursachten Heterosiseffektes von dem durch das Plasmon bedingten angegeben. Die allgemeine Formel für die Größe des Heterosiseffektes berücksichtigt nun die beiden Bestandteile, d. h. genetische und plasmatische, und nur in solchen Fällen, in denen das Zytoplasma in gleicher Weise auf die Gene in bestimmten Hybriden einwirkt, können wir von der zytoplasmatischen Stimulation absehen und uns der allgemein bekannten Grundlagen der Dominanz oder Überdominanz bedienen.

### Literatur

1. MALINOWSKI, E.: The problem of heterosis III. Positive skewness of the  $F_2$  frequency distribution. Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences, Série B: Sciences Naturelles (I), Cracovie 1950. — 2. SCHWARTZ, D.: The interaction of nuclear and cytoplasmic factors in the inheritance of male sterility in maize. Genetics 36, 676—696 (1951).

## BUCHBESPRECHUNGEN

**Hundert Jahre Evolutionsforschung. Das wissenschaftliche Vermächtnis Charles Darwins.** Herausgegeb. v. GERHARD HEBERER und FRANZ SCHWANITZ. Stuttgart: Gustav Fischer 1960. 458 S., 83 Abb. Geb. DM 72.—.

Die 100jährige Wiederkehr des Erscheinens von DARWINs Werk „Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl...“ war willkommener Anlaß, in mannigfalter Form die Bedeutung des Schaffens DARWINs zu würdigen und der Wirksamkeit seiner Ideen in der heutigen Zeit nachzuspüren. Auch der hier vorliegende Band, der den anspruchsvollen Untertitel „Das wissenschaftliche Vermächtnis Ch. DARWINs“ trägt, hat sich dieses Ziel gestellt. 17 Abhandlungen, zum großen Teil von namhaften Forschern verfaßt, wurden in der Gedenkschrift vereint. In diesem Buch gibt es hervorragende Beiträge, so der Aufsatz HUXLEYS über „Darwin und der Gedanke der Evolution“, zwei Arbeiten von DOBZHANSKY, ein Beitrag des leider so früh verstorbenen W. LUDWIG mit dem Titel „Die heutige Gestalt der Selektionstheorie“, eine Betrachtung über DARWINs Vorstellungen zur Genetik von F. BRABEC, „Darwin und die Evolution der Kulturpflanzen“ von F. SCHWANITZ und einen Aufsatz von G. HEBERER über „Darwins Bild der abstammungsgeschichtlichen Herkunft des Menschen und die moderne Forschung“, um nur einige zu nennen. — Gerade in den letzten Jahren sind wieder einige Publika-

tionen entstanden, die zeigen, daß allein der Name DARWIN für manche Kreise wie ein „rotes Tuch“ wirkt. O. KOEHLER bemüht sich nun in seinem Beitrag um einen Kompromiß, indem er sich gegen die Alternative „Schöpfung oder Entwicklung“ und für die recht bequeme Lösung „Schöpfung und Entwicklung“ ausspricht, erneut den Nachweis zu erbringen versucht, daß DARWIN ja gar kein Atheist war, und schließlich — in diesem doch wohl den Naturwissenschaften gewidmeten Werk — nachdrücklich betont, daß „der unmittelbar drohende Untergang“ nur bei Erfüllung der Forderung „bete und arbeite“ verhütet werden kann. Bei diesem allzu subjektiven Inhalt ist der Titel des Aufsatzes „Darwin und wir“ wohl doch etwas zu anspruchsvoll. — Die Herausgeber haben dieses Buch mit der Aufnahme der Arbeit von F. LENZ „Die soziologische Bedeutung der Selektion“ schwer belastet. Diese Neuauflage des Sozialdarwinismus gehört nicht zum wissenschaftlichen Vermächtnis DARWINs. Kann man eigentlich DARWIN von einem Menschen ehren lassen, der nicht nur bereits lange vor 1933 die rassenpolitischen Ideen Hitlers propagierte, sondern noch in den letzten Kriegsjahren z. B. die Ausrottung ganzer Bevölkerungsschichten in den osteuropäischen Ländern als „größte rassenhygienische Tat des Führers“ pries, oder in Schriften des „Rassenpolitischen Amtes der NSDAP“ die Rassenpolitik „wissenschaftlich“ begründete? Böhme, Gatersleben