

4. Der Pollenschlauch dringt in eine der beiden Synergiden durch Vermittlung des Fadenapparates ein. Während des Eindringens wird ein Teil des Fadenapparates — wahrscheinlich enzymatisch — schlagartig aufgelöst.

5. Die Pollenschlauchspitze öffnet sich erst, wenn sie das Synergidenplasma erreicht hat. Sie ergießt dann ihren Inhalt unter Druck in eine der beiden Synergiden. Die zirkuläre Struktur des Synergidenplasmas spricht für eine Druckströmung.

6. Der Fadenapparat scheint eine doppelte Funktion beim Befruchtungsprozeß zu haben:

a) er funktioniert als Attraktionszentrum für die chemotropische Orientierung der Pollenschläuche,

b) er steht im Zusammenhang mit der Öffnung der Pollenschlauchspitze und dem Erguß des männlichen Materials in eine der beiden Synergiden.

Literatur

1. COOPER, D. C.: Double fertilization in *Petunia*. Amer. J. Bot. **33**, 54—57 (1946). — 2. DIBOLL, A. G., and D. A. LARSON: An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. J. Bot. **53**, 391—402 (1966). — 3. ESSER, K.: Bildung und Abbau der Calloße in den Samenanlagen von *Petunia hybrida*. Z. Bot. **51**, 32—51 (1963). — 4. FAWCETT, D. W.: The cell, its organelles and inclusions, p. 133—160. Philadelphia-London: W. B. Saunders Co. 1966. — 5. HABERMANN, A.: Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Beih. Cbl. **20**, 300—317 (1906). — 6. HOFMEISTER, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. J. wiss. Bot. **1**, 82—190 (1858). — 7. HOFMEISTER, W.: Neue Beitr. zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. **7**, 629—760 (1861). — 8. HRSEL, J.: Morphology and formation of the E.R. Biol. Plant. (Praha) **8**, 36—52 (1966). — 9. ISHIKAWA, M.: Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. Ann. Bot. **32**, 279—317 (1918). — 10. JENSEN, W. A.: Cell development during plant embryogenesis. Brookhaven Symp. Biol. **16**, p. 179—201 (1963). — 11. JENSEN, W. A.: Observations on the fusion of nuclei in plants. J. Cell Biol. **23**, 669—672 (1964). — 12. JENSEN, W. A.: The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. J. Bot. **52**, 238—256 (1965a). — 13. JENSEN, W. A.: The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. J. Bot. **52**, 781—797 (1965b). — 14. LINSKENS, H. F.: Physiologische Untersuchungen der Pollenschlauch-Hemmung selbststeriler Petunien. Z. Bot. **43**, 1—44 (1955). — 15. LINSKENS, H. F., and J. SCHRAUWEN: Measurement of oxygen-tension changes in the style during pollentube growth. Planta **71**, 98—106 (1966). — 16. MAHESHWARI, P.: An introduction to the embryology of angiosperms. New York: McGraw Hill 1950. — 17. MAHESHWARI, P.: Recent advances in the embryology of Angiosperms. Intern. Soc. Plant Morphologists, Univers. of Delhi (1963). — 18. PLUIJM, J. E. VAN DER: An electron-microscopic investigation of the filiform apparatus in the embryosac of *Torenia fournieri*. In: Pollen Physiology and Fertilization, ed. by H. F. LINSKENS, p. 8—16. Amsterdam: North Holl. Publ. Co. 1963. — 19. SCHACHT, H.: Vorgang der Befruchtung bei *Gladiolus segetum*. Monatsber. Königl. Akad. Wiss., Berlin, 266—270 (1856). — 20. SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. In: Hb. Pfl. Anatomie, hrsg. v. K. LINSBAUER, Abt. II, Teil 2. Berlin: Bornträger 1929. — 21. STEFFEN, K.: Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges bei *Impatiens glanduligera*. Planta **39**, 175—244 (1951). — 22. STRASBURGER, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena: Fischer 1877. — 23. STRASBURGER, E.: Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena: Fischer 1884. — 24. SVENSSON, H. G.: Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Boraginaceen und Heliotropaceen. Uppsala Univers. Arsskr. Mat. Nat. **2**, 1—176 (1925). — 25. TISCHLER, G.: Über die Verwandlung der Plasmastärke in Zellulose im Embryosack bei *Pedicularis palustris*. Ber. Königl. „Physikalisch-Oekonomische Gesellschaft“ 1899. — 26. VAZART, B.: Différenciation des cellules sexuelles et fécondations chez les Phanérogames. Protoplasmatologia **VII**, 3a, 1—158 (1958). — 27. WEST, G.: Cleistogamy in *Viola Riviniana* with special reference to its cytological aspects. Amer. J. Bot. **44**, 87—109 (1930).

Genetische Variabilität und relative Fitness in vorwiegend selbstbefruchtenden Populationen*

KLAUS WÖHRMANN

Institut für Genetik der Universität Tübingen

Genetic variability and relative fitness in predominantly selfing populations

Summary. Recent investigations on the structure of several experimental as well as wild populations of predominantly self-pollinated plant species revealed unexpectedly high amount of heterozygosity. The maintenance of a high proportion of heterozygotes despite heavy inbreeding could not be explained merely on the basis of natural outcrossing and mutation. The data were very suggestive of heterozygote superiority. In this review models for estimates of fitness values and their dependence on some other population parameters are considered. The impact of the present studies on plant breeding practices of self-pollinated crops are also discussed.

Einleitung

Nach der Formulierung des Begriffs der „reinen Linien“ durch JOHANNSEN (1903) hat es an Arbeiten

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

nicht gefehlt, in denen die Möglichkeit der Auslese in reinen Linien untersucht bzw. deren Unmöglichkeit nachgeprüft wurde, obwohl der Begriff der reinen Linien bereits per Definition keinen Selektionserfolg zuläßt. In diesen Arbeiten wurde JOHANNSENS Vorstellung stets bestätigt (CHRISTIE und GRAN 1926, FRUWIRTH 1915, 1920, 1925, 1927; KISSLING 1915, POPE 1935, ROEMER 1910, SURFACE und PEARL 1915, TORNNAU 1921). Gelegentliche Selektionserfolge bzw. Nachweise einer Variabilität (FRUWIRTH 1927, HARRINGTON 1927, HUTCHESON 1914, LORENZ 1928, ROEMER 1910, RUDORF 1958, SURFACE und PEARL 1915) widersprachen zwar nicht der Theorie der reinen Linien, gaben jedoch einen Hinweis, daß Sorten nicht immer aus einer reinen Linie bestehen, sondern in der Regel zumindest ein Liniengemisch darstellen. Aber auch diese Vorstellung hat nur dann Gültigkeit, wenn Fremdbestäubung und Mutation ausgeschlossen sind.

Über das Ausmaß der genetischen Variabilität ist indessen nur wenig bekannt, soweit es Populationen von vorwiegend selbstbefruchtenden Pflanzen betrifft. Lediglich Untersuchungen von KNOWLES (1943) an *Bromus mollis* und von IMAM und ALLARD (1965) an Wildpopulationen von *Avena fatua* geben einen Einblick in die genetische Variabilität innerhalb einer Population. Dabei ist von Bedeutung, daß gerade heterozygote Individuen einen beträchtlichen Teil zur genetischen Variabilität beisteuern. Zu entsprechenden Ergebnissen kamen ALLARD und JAIN (1962) und JAIN und ALLARD (1960) in ihren Untersuchungen an der Gerstenpopulation „Composite Cross V“ (SUNESON 1956). In der untersuchten Population war noch in der F_{18} eine bedeutende Heterogenität festzustellen, die nicht nur durch eine Vielfalt von homozygoten Linien zu erklären war, sondern Hinweise darauf lieferte, daß neben ständiger Fremdbefruchtung andere genetische Systeme wirksam werden, um einen bestimmten Grad an Heterozygotie entgegen der Wirkung der Inzucht aufrechtzuerhalten.

Die Bedeutung der Art und des Ausmaßes der Heterogenität in Populationen mit vorwiegender Selbstbefruchtung lassen es interessant erscheinen, zusammenfassend über jüngste Arbeiten auf diesem Gebiet der Populationsgenetik zu berichten und deren mögliche Auswirkungen auf Evolution und Pflanzenzüchtung zu diskutieren.

Hinweise auf den Selektionsvorteil von Heterozygoten

Bei Berücksichtigung nur eines Locus mit zwei Allelen, a_1 und a_2 , repräsentiert jeder Punkt in einem gleichseitigen Dreieck (nach FINETTI 1927, zitiert bei LI 1963) eine Population dergestalt, daß die Länge der Senkrechten auf die entsprechenden Seiten des Dreiecks die Genotypenfrequenz wiedergibt (Abb. 1).

Bei Annahme absoluter Fremdbestäubung $\alpha = 1.0$ und Ausschluß von Selektion und Mutation liegen die Punkte aller Populationen, die sich im Gleichgewicht befinden, auf einer Parabel. Wird $\alpha < 1.0$ (z. B. 0.02), dann flacht sich die Parabel ab und fällt für $\alpha = 0$ mit der Grundlinie des Dreiecks ($a_1 a_2$) zusammen. Das bedeutet, daß bei absoluter Selbstbefruchtung in einer Gleichgewichtspopulation keine Heterozygoten auftreten und die Population fixiert ist. Trägt man in ein derartiges Dreieck die Genotypenfrequenzen einer künstlichen Population, beginnend mit einer Heterozygotenhäufigkeit von $a_1 a_2 = 1.0$, ein, so kann die Veränderung der Genotypenfrequenzen als Funktion der Generationszahl bis zum Populationsgleichgewicht als Kurve wiedergegeben und verfolgt werden.

ALLARD und HANSCHE (1964 a, b) stellten Kreuzungspopulationen von der Limabohne (*Phaseolus lunatus*) in der beschriebenen Weise dar (Abb. 1, 1 u. 2) und konnten zeigen, daß die Genotypenfrequenzen bei anfänglich starken Veränderungen nach etwa 10 Generationen um den wahrscheinlichen Gleichgewichtspunkt fluktuierten. Dabei lag die Frequenz der Heterozygoten um ein Beträchtliches über dem zu erwartenden Wert. Selbst in Mischungen von „reinen Linien“ war nach dieser Generationenzahl ein beträchtlicher Anteil heterozygoter Individuen nachzuweisen (JANA 1965). Die Bedeu-

tung dieser Versuche liegt darin, daß die im Experiment gefundene Genotypenhäufigkeit und deren vermutlicher Gleichgewichtspunkt im Falle der Limabohne nur dann auf einem Digital-Computer befriedigend genau simuliert werden konnte, wenn für die Heterozygoten ein Selektionsvorteil, eine höhere relative Fitness, angenommen wurde.

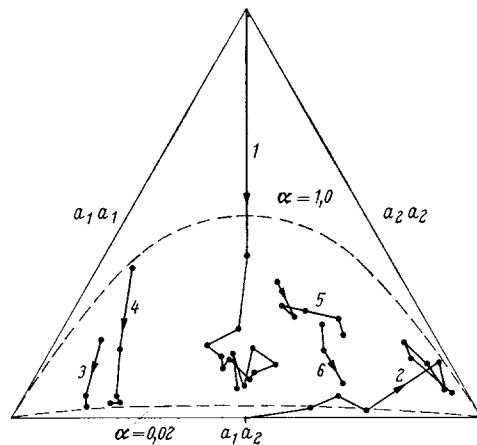


Abb. 1. Gleichseitiges Dreieck zur Darstellung der Genotypenfrequenz einer Population. Punkte der Parabel repräsentieren Populationen im Gleichgewicht bei einer Fremdbefruchtungsrate von $\alpha = 1.0$ bzw. $\alpha = 0.02$ und Abwesenheit von Selektion. 1 und 2 = Limabohnenpopulation 65 bzw. 75 (Markierungsgen: S/s); 3–6 = „Composite Cross V“ (Markierungsgen: 3 = Bt, 4 = S, 5 = Bl, 6 = Sh). Pfeile geben die Richtungsänderung an. (Verändert nach JAIN und ALLARD 1960, ALLARD und HANSCHE 1964 b).

Entsprechende Resultate ergaben auch Untersuchungen mit 8 Markierungsgenen im „Composite Cross V“ der Gerste (JAIN und ALLARD 1960). Bei Annahme einer im Experiment ermittelten Fremdbestäubungsrate von durchschnittlich 2% ist zu erwarten, daß die Populationen nach 19 Generationen ihren Gleichgewichtspunkt auf der entsprechenden Parabel dann gefunden haben, wenn keine Selektion vorliegt. Entgegen dieser Erwartung wiesen 5 Loci eine Heterozygotenfrequenz auf, die nur durch einen höheren Selektionswert dieser Allelkombination zu erklären ist (Abb. 1, 3–6). Unter Berücksichtigung von 2 Genorten wurden Versuche von ALLARD und HANSCHE (1964 a, b), TUCKER und HARDING (1965) und JANA (1965) unternommen, die zu den gleichen Ergebnissen führten. Simulationsstudien ergaben die Gültigkeit dieser Befunde auch für den allgemeinen Fall (n Loci).

Die in diesen Versuchen beobachtete unterschiedliche relative Fitness der markierten Genotypen beruht sicherlich nicht allein auf der Wirkung der untersuchten Loci, sondern vermutlich auch auf der Wirkung der durch sie markierten Chromosomenabschnitte. Die Länge des zum Zeitpunkt der Kreuzung mit dem Markierungsgen gekoppelten Chromosomenabschnitts wird mit zunehmender Generationsfolge durch Rekombination kleiner. Aber selbst nach 40 Generationen kann bei dem untersuchten Material noch mit einer durchschnittlichen Segmentlänge von etwa 20 „Crossover“-Einheiten gerechnet werden (ALLARD und HANSCHE 1964 a).

Damit sind experimentell begründete Hinweise gegeben, daß auch in vorwiegend selbstbefruchtenden Populationen Heterozygoten einen Selektionsvorteil haben können und dieser neben Befruchtungssystem und Mutationsvorgang einen bestimmten Grad an Heterozygotie entgegen der Inzuchtwirkung erhalten kann. Von diesen drei Systemen dürfte die Mutation

zumindest in künstlichen Populationen den geringsten Anteil an der Erhaltung und Entwicklung der Heterogenität haben.

Schätzung der relativen Fitness

Mathematische Modelle zur Schätzung der relativen Fitness eines Genotyps wurden schon von HALDANE (1924 a, b) und von HAYMAN (1953) entwickelt. An diesen Modellen ist von Bedeutung, daß sie durch Berücksichtigung des Inzuchtkoeffizienten bzw. der Fremdbestäubungsrate auf Populationen mit gemischten Befruchtungssystemen angewendet werden können.

Bei Berücksichtigung nur eines Genorts soll $f_i^{(n)}$ die Genotypenfrequenz des i . Genotyps in der n . Generation sein. Wenn α die Häufigkeit der Fremdbefruchtung ist bzw. $1 - \alpha$ die der Selbstbefruchtung, dann kann die erwartete Genotypenfrequenz in der $n + 1$. Generation $Z_i^{(n+1)}$ geschätzt werden:

$$\left. \begin{aligned} a_1 a_1: Z_1^{(n+1)} &= \alpha \left(f_1^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right)^2 \\ &\quad + (1 - \alpha) \left(f_1^{(n)} + \frac{1}{4} f_2^{(n)} \right), \\ a_1 a_2: Z_2^{(n+1)} &= 2 \alpha \left(f_1^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) \left(f_3^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) \\ &\quad + (1 - \alpha) \frac{1}{2} f_2^{(n)}, \\ a_2 a_2: Z_3^{(n+1)} &= \alpha \left(f_3^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right)^2 \\ &\quad + (1 - \alpha) \left(f_3^{(n)} + \frac{1}{4} f_2^{(n)} \right). \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

$Z_i^{(n+1)}$ wird dann gleich $f_i^{(n+1)}$ sein, wenn keine Selektion vorliegt. Andernfalls ist

$$f_i^{(n+1)} \sim w_i Z_i^{(n+1)}, \quad (2)$$

wobei w_i ein Maß für die relative Fitness des i . Genotyps ist. Diese Proportionalität wird zur Gleichung, wenn $w_1 = w_2 = w_3$, bzw. kann zur Gleichung gemacht werden, wenn der Ausdruck rechts vom Proportionalitätszeichen durch

$$\bar{W} = \sum w_i Z_i \quad (3)$$

dividiert wird. Es ist dann

$$f_i^{(n+1)} = w_i Z_i^{(n+1)} / \bar{W}. \quad (4)$$

Unter der Annahme, daß $\bar{W} = 1.0$, ergibt sich für

$$\hat{w}_i = \frac{f_i^{(n+1)}}{Z_i^{(n+1)}}. \quad (5)$$

Für die Bedingung $\bar{W} = \sum w_i Z_i = 1.0$ ist die Größe von w_i von der Genotypenfrequenz Z_i abhängig. Diese Abhängigkeit kann eliminiert werden, wenn ein Genotyp, z. B. der heterozygote, als Einheit angenommen wird. Es gilt dann

$$\hat{w}_i = \frac{f_i^{(n+1)} Z_2^{(n+1)}}{Z_i^{(n+1)} f_2^{(n+1)}}, \quad w_2 = 1.0. \quad (6)$$

Da sich \hat{w}_i stets aus Werten der $n + 1$. Generation errechnet, kann der Ausdruck für \hat{w}_i vereinfacht werden:

$$\hat{w}_i = \frac{f_i Z_2}{Z_i f_2}. \quad (6a)$$

Dieses Verfahren ist dann von Vorteil, wenn Fitnesswerte aufeinanderfolgender Generationen verglichen werden sollen, in denen sich, wie z. B. in jungen

Kreuzungsgenerationen, die Genotypenfrequenzen von Generation zu Generation schnell ändern (ALLARD und WORKMAN 1963, TUCKER und HARDING 1965).

Die Varianzen bzw. Covarianzen ergeben sich nach ALLARD und WORKMAN (1963) für \hat{w}_i , berechnet aus Formel (6), wie folgt:

$$\left. \begin{aligned} \text{Var. } \hat{w}_1 &= \frac{[1 - f_3] [f_1 (Z_2)^2]}{(f_2)^3 (Z_1)^2 \cdot N}, \\ \text{Var. } \hat{w}_3 &= \frac{[1 - f_1] [f_3 (Z_2)^2]}{(f_2)^3 (Z_3)^2 \cdot N}, \\ \text{Covar. } (\hat{w}_1 \hat{w}_3) &= \frac{(Z_2)^2 f_1 f_3}{(f_2) Z_1 Z_3 \cdot N}, \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

wobei N die Größe der Stichprobe in der $n + 1$. Generation ist.

Bei Berücksichtigung von zwei Loci ergibt sich für die relative Fitness des $i j$. Genotyps entsprechend 6a:

$$\hat{w}_{ij} = \frac{f_{ij} Z_{22}}{Z_{ij} f_{22}}, \quad w_{22} = 1.0. \quad (8)$$

Schätzung der Fremdbestäubungsraten

Während die Genotypenfrequenzen $f_i^{(n)}$ experimentell ermittelt werden können, sind die Häufigkeiten $Z_i^{(n+1)}$ eine Funktion von $f_i^{(n)}$ und der Fremdbefruchtungsrate α bzw. Selbstbefruchtungsrate $(1 - \alpha)$. Die Werte für α der homozygot rezessiven bzw. beider homozygoten Genotypen im Falle intermediärer Vererbung können nach Formeln von BAILEY (1951), FYFE und BAILEY (1951) und ALLARD und WORKMAN (1963) geschätzt werden. Wird in der n . Generation eine Probe von homozygot rezessiven Genotypen gezogen, so ist die Fremdbestäubungsrate

$$\hat{H} = \frac{a}{a + b}, \quad (9)$$

wobei a die Anzahl heterozygoter, b diejenige der homozygot rezessiven Genotypen in der $n + 1$. Generation ist ($a + b = N$). Der Wert H bedarf einer Korrektur, da er Kreuzungen innerhalb der untersuchten Homozygoten nicht berücksichtigt. Eine bessere Schätzung für α ergibt sich dann unter Berücksichtigung der Genhäufigkeit q in der n . Generation

$$\hat{\alpha} = \frac{H}{1 - q} \quad (10)$$

mit der Varianz

$$\text{Var. } \hat{\alpha} = \frac{\alpha (1 - \alpha + \alpha q)}{N (1 - q)} = \frac{\alpha (1 - \alpha p)}{N p}. \quad (11)$$

Die Bestimmung von α erfordert die Entnahme von 2 Stichproben, eine zur Schätzung von a , eine zweite zur Schätzung von q bzw. p . Befindet sich eine Population im Gleichgewicht, was jedoch für Zuchtpopulationen selten, wenn überhaupt, zutrifft, dann können nach FYFE und BAILEY (1951) aus einer Stichprobe beide Größen geschätzt werden.

Liegt die Fremdbestäubungsrate α über 15% und/oder $(1 - q)$ ist klein, dann gibt nach HARDING und TUCKER (1964) Formel (12) eine bessere Annäherung für die Varianz von α .

$$\text{Var. } \hat{\alpha} \approx \frac{\text{Var. } H + \alpha^2 \text{Var. } q}{(1 - q)^2}, \quad \text{Var. } q = p q / N. \quad (12)$$

Abhängigkeit der w -Werte von α

Die unter (10) angegebene Formel zur Bestimmung der Fremdbestäubungsrate setzt phänotypische Unterschiede zwischen homozygoten und heterozygoten Individuen voraus. Eine Schätzung der Fremdbestäubungsrate dominant homozygoter Genotypen ist daher bei Vorliegen von Dominanz nicht möglich. Darüber hinaus ergeben sich bei der Bestimmung der α -Werte für Heterozygote Schwierigkeiten, die nicht zuletzt in einem bedeutend größeren Arbeits- und Zeitaufwand bei der Durchführung der notwendigen Experimente begründet liegen. Wie in den von HALDANE (1924 b) und HAYMAN (1953) vorgeschlagenen Modellen ist daher auch bei der experimentellen Anwendung lediglich eine für alle Genotypen gemeinsame Fremdbestäubungsrate berücksichtigt worden, die als Mittelwert aus verschiedenen Versuchen errechnet wurde. Da aber bekannt ist, daß das Ausmaß der Fremdbestäubung innerhalb einer Art vom Genotyp kontrolliert werden kann, besteht bei Annahme gemeinsamer α -Werte die Möglichkeit einer Fehlinterpretation bei der Beurteilung der errechneten relativen Fitness vor allem dann, wenn die Unterschiede zwischen den Fitnesswerten der Genotypen klein werden und/oder die Varianzen groß sind (WÖHRMANN 1967). Bei Berücksichtigung einer jedem Genotyp eigenen Fremdbestäubungsrate (α_i) ergeben sich anstelle der Formeln (1) für die Berechnung der Genotypenhäufigkeit in der $n+1$. Generation folgende Ausdrücke:

$$\left. \begin{aligned} Z_1^{(n+1)} &= \left(\alpha_1 f_1^{(n)} + \frac{1}{2} \alpha_2 f_2^{(n)} \right) \left(f_1^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) \\ &\quad + (1 - \alpha_1) f_1^{(n)} + \frac{1}{4} (1 - \alpha_2) f_2^{(n)}, \\ Z_2^{(n+1)} &= \alpha_1 f_1^{(n)} \left(f_3^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) \\ &\quad + \alpha_3 f_3^{(n)} \left(f_1^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) + \frac{1}{2} f_2^{(n)}, \\ Z_3^{(n+1)} &= \left(\alpha_3 f_3^{(n)} + \frac{1}{2} \alpha_2 f_2^{(n)} \right) \left(f_3^{(n)} + \frac{1}{2} f_2^{(n)} \right) \\ &\quad + (1 - \alpha_3) f_3^{(n)} + \frac{1}{4} (1 - \alpha_2) f_2^{(n)}. \end{aligned} \right\} \quad (13)$$

Das Analoge gilt nach TUCKER und HARDING (1965) bei Berücksichtigung zweier Loci, wenn für alle möglichen Genotypen eine gemeinsame Fremdbestäubungsrate angenommen wird. Nach Untersuchungen von TUCKER und HARDING (1965) und WÖHRMANN (1967) reagieren ebenfalls die Heterozygoten am empfindlichsten auf Fehlschätzungen der α -Werte. Dies ist insofern bedeutsam, als HARDING und TUCKER (1964) unter anderem nachweisen konnten, daß das Ausmaß der Fremdbefruchtung genotypisch kontrolliert wird.

Die Fitness beeinflussende Faktoren

Die Fitness eines Organismus ist eine komplexe genetisch bedingte Eigenschaft, die sicherlich auf dem Zusammenwirken vieler morphologischer und physiologischer Faktoren beruht. Die erhöhte bzw. geringere Fitness eines Genotyps kann in manchen Fällen teilweise durch die Wirkung der verwendeten Markierungsgene erklärt werden, wenn diese eine auffällige Veränderung der Morphologie bzw. im physio-

logischen Verhalten der Pflanze bedingen. So sind in Limabohnen-Populationen z. B. die Buschtypen (dd) den Rankentypen (DD), die weidenblättrigen Typen (WIWI) denjenigen mit normalen Blättern (wlwl) unterlegen (TUCKER und HARDING 1965, WÖHRMANN und ALLARD 1967). Dagegen ist vorderhand nicht ersichtlich, weshalb ein Locus, der die Musterung der Samenfarbe kontrolliert (S/s), in heterozygoter Form eine höhere Fitness bewirken soll. Eine spezifische Wirkung der mit dem Markierungsgen gekoppelten Gene ist in der Regel nicht erkennbar.

Das Modell von HAYMAN (1953) setzt voraus, daß die Genotypenfrequenzen nach Abschluß der Selektion geschätzt werden (s. S. 58). Im Experiment wird jedoch häufig die Auszählung durchgeführt werden, wenn die Selektion noch nicht abgeschlossen ist. Schwierigkeiten können vor allem dann eintreten, wenn zwei oder mehrere Loci berücksichtigt werden, deren Genwirkungen sich in verschiedenen Stadien der Ontogenese manifestieren. Diese möglichen Fehlerquellen bei der Schätzung der relativen Fitness können nach PROUT (1965) auch dann nicht beseitigt werden, wenn die Zählungen in exakt dem gleichen Stadium der pflanzlichen Entwicklung zweier aufeinanderfolgenden Generationszyklen durchgeführt werden. Dies gilt zunächst für absolut fremdbefruchtende Organismen, für die jedoch WRIGHT und DOBZHANSKY (1946) und DOBZHANSKY und LEVENE (1951) Techniken entwickelten, die diesem Umstand Rechnung tragen. Die Bedeutung des Zeitpunktes der Genotypenfrequenzschätzung konnte von WORKMAN und JAIN (1966) auch für vorwiegend selbstbefruchtende Organismen bestätigt werden. Das Ausmaß der Fehlschätzung des w -Wertes nimmt nach den Autoren jedoch mit Zunahme der Selbstungsrate in den Populationen ab. Es ist bei den von ihnen untersuchten Objekten (*Hordeum sativum* und *Phaseolus lunatus*) nur unbedeutend. Daher wird vorgeschlagen, die Formel (5 bzw. 6) für den Fall zu benutzen, daß die Genotypenfrequenzen an erwachsenen Pflanzen festgestellt werden, während (14) eine genügend gute Approximation dann ergibt, wenn Zählungen an Zygoten bzw. zu Beginn der Ontogenese durchgeführt werden.

$$\left. \begin{aligned} \hat{w}_1 &= \frac{2 q (1 - F)}{1 - q (1 - F)} \left(\frac{\alpha - 2 q' (\alpha - F')}{4 q' (\alpha - F')} \right) \\ \hat{w}_3 &= \frac{2 p (1 - F)}{1 - p (1 - F)} \left(\frac{\alpha - 2 p' (\alpha - F')}{4 p' (\alpha - F')} \right). \end{aligned} \right\} \quad (14)$$

In diesem Ausdruck sind p und q bzw. p' und q' die Genfrequenzen ($p + q = 1$) in der n . bzw. $n+1$. Generation und $F = 1 - R/2 p q$ (R = Häufigkeit der Heterozygoten). Entsprechend ergibt sich für $F' = 1 - R'/2 p' q'$. Liegen darüber hinaus Anzeichen für Gametenselektion vor, so ergeben die angeführten Formeln keine befriedigenden Lösungen, sie bedürfen einer weiteren Modifikation.

Einen bedeutenden Einfluß auf den Fitnesswert hat die Frequenz des in Frage stehenden Genotyps. Beispielsweise haben die Heterozygoten des S/s-Locus in jungen Kreuzungsgenerationen keinen Selektionsvorteil gegenüber beiden Homozygoten. Mit zunehmender Generationsfolge und somit abnehmender Frequenz der Heterozygoten nimmt jedoch deren Fitnesswert zu.

Neben der Frequenzabhängigkeit der Fitnesswerte ist als Alternativhypothese die Umkombination der auf dem markierten Chromosomenabschnitt gekoppelten Gene denkbar, die zu erhöhtem Selektionsvorteil der Heterozygoten führen kann. In Experimenten konnten jedoch HARDING, ALLARD und SMELTZER (1966) diese zweite Denkmöglichkeit in den von ihnen untersuchten Generationsfolgen ausschließen und die Abhängigkeit der Fitnesswerte von der Genotypenfrequenz nachweisen. Damit ist ein System aufgezeigt worden, das der Elimination von seltenen Genotypen in einer Population entgegenwirken und deren Anteil an der Population mehr oder weniger konstant halten kann.

Die Bedeutung der Heterogenität für die Pflanzenzüchtung

Das Befruchtungssystem ist eines der Prinzipien, nach dem die Pflanzen geordnet und eingeteilt werden können. Während wir unter den landwirtschaftlich und gartenbaulich genutzten Kulturpflanzen einerseits absolute Fremdbefruchteter haben, die z. B. auf Grund ihrer Diözie zur Fremdbefruchtung gezwungen werden, gibt es jedoch, wenn überhaupt, kaum Arten, die eine absolute Selbstbefruchtung zeigen. Dazwischen können Spezies mit allen Übergängen eingeordnet werden, und es bleibt dem Systematiker überlassen, inwieweit er eine Klassifizierung als zweckmäßig erachtet. Eine weitergehende Klassifizierung stößt häufig jedoch auf Schwierigkeiten, da die Variabilität der Fremdbestäubungsrate innerhalb einer Spezies die Unterschiede zwischen den Arten überdecken kann.

Trotz dieser gleitenden Übergänge und Überschneidungen im Befruchtungssystem wird in der Methodik der Züchtung zwischen Zuchtmethoden für Fremdbefruchteter und solchen für Selbstbefruchteter unterschieden. Bei vorwiegend fremdbefruchtenden Pflanzen wird bzw. muß beim Endprodukt der Züchtung, der Sorte, eine gewisse genetische Variabilität toleriert werden. Bei vorwiegend selbstbefruchtenden Pflanzen hingegen strebt man Sorten an, die nach Möglichkeit nur durch „den idealen Genotyp“ vertreten werden.

Die Erreichung dieses Ziels wird durch die von VILMORIN (1856) (zit. nach RUDORF 1958) vorgeschlagene Methode der Einzelpflanzenauslese mit Nachkommenschaftsprüfung ermöglicht, die bei den Selbstbefruchttern zur Pedigree-Methode und bei den Fremdbefruchttern zur Mutterstammbaumzüchtung führte. Beide Verfahren haben eine Einschränkung der genetischen Variabilität zur Folge, wenn die Individualauslese wiederholt durchgeführt wird. Dies gilt vor allem für selbstbefruchtende Arten und muß hier bei konsequenter Handhabung des Selektionsprinzips und der Ausschaltung von Fremdbestäubung und Mutation „reine Linien“ im Sinne JOHANNSENS (1903) ergeben.

Das Zuchtschema der Pedigree-Methode sowie das den Selbstbefruchttern eigene Befruchtungssystem führen zwangsläufig zu der Vorstellung, daß Sorten von autogamen Pflanzen aus einer bzw. einem Gemisch von reinen Linien bestehen müssen (RUDORF 1958, BRIEGER 1958, SCHEIBE 1951, HIORTH 1963, STEBBINS 1950). Inwieweit diese Vorstellung tatsächlich realisiert ist, hängt bei autogamen Sorten

einmal vom Heterozygotiegrad der ursprünglich selektionierten Pflanzen, vom Grad der Fremdbestäubung und der Mutationsrate sowie von der Intensität ab, mit der die „Erhaltungszucht“ durchgeführt wird, um eine Sorte „rein“ zu erhalten.

Reine Linien weisen jedoch im Vergleich zu Populationen mit ihrer größeren genetischen Variabilität eine geringere Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen auf. Diesen Nachteil versucht der Züchter teilweise durch Mischung von wenigen, aber doch zumindest ähnlichen Linien auszugleichen (BRIEGER 1958).

Die neueren Arbeiten über Heterogenität in vorwiegend selbstbefruchtenden Populationen haben folgendes gezeigt: 1. selbst in Populationen mit sehr geringen Fremdbefruchtungsraten (Gerste 2%, Limabohne 5–8%) ist ein unerwartet hoher Anteil heterozygoter Individuen nachzuweisen. 2. Über die spontane Fremdbestäubungs- und Mutationsrate hinaus bietet vor allem die höhere Fitness der Heterozygoten eine Möglichkeit, die genetische Variabilität in den Populationen zu erhalten. Da hohe Fitness und Leistung im Hinblick auf Ertrag und Qualität sich nicht gegenseitig ausschließen brauchen, sondern darüber hinaus korreliert sein können (ALLARD und HANSCHE 1964 b, WÖHRMANN und ALLARD 1967), scheint sich hier eine Möglichkeit zu bieten, heterotische Leistungen, die auch bei Selbstbefruchttern bekannt sind (RUDORF 1958), über das Populationsgleichgewicht zu fixieren. Diese Möglichkeit erscheint um so interessanter, als in jüngster Zeit Versuche unternommen werden, durch Herstellung von Hybriden Saatgut z. B. auch beim Weizen Heterosiseffekte nutzbar zu machen. Durch Züchtungsexperimente konnte gezeigt werden, daß Populationen von Limabohnen nicht nur eine höhere Anpassungsfähigkeit besitzen, sondern in Leistung und Qualität den vergleichbaren Standardsorten zumindest gleich, wenn nicht überlegen waren (ALLARD und HANSCHE 1964 b, JANA 1965).

Neben der Fitness beeinflussen weitere Faktoren das Ausmaß der Heterogenität in Populationen. So untersuchten in Simulationsstudien z. B. LEWONTIN (1964 a, b) unter Annahme von absoluter Fremdbestäubung und JAIN und ALLARD (1965, 1966) unter Berücksichtigung von Inzucht die Bedeutung von Dominanz, Epistasie und Koppelung für die Erhaltung der Heterozygotie. Dabei wurden verschiedene Selektionsmodelle wie das „Optimum Model“ von WRIGHT (1935) und „heterotische Modelle“ angenommen. Welche Bedeutung allein die Koppelung für die Speicherung genetischer Variabilität haben kann, konnten HARDING und ALLARD (1965) an Kreuzungsnachkommenschaften von isogenen Linien der Limabohne zeigen, die sich nur in bezug auf einen Locus voneinander unterschieden.

Für die Pflanzenzüchtung würde es unter anderem von Interesse sein, auf Grund von Parameterschätzungen schon frühzeitig Zusammensetzung und Leistung der Populationen unter den Bedingungen des genetischen Gleichgewichts voraussagen zu können. Bei der Vielzahl der wirksamen Parameter und deren Komplexität wird sich aber eine Voraussage des Populationsverhaltens zur Zeit sicherlich noch schwierig gestalten und deren Richtigkeit von der möglichen Genauigkeit der Parameterschätzung abhängen.

Die Voraussage ist vor allem dann mit Fehlern behaftet, wenn nur Daten von wenigen, im Extrem zwei Generationen zur Verfügung stehen (ALLARD und WORKMAN 1963). Um so überraschender ist die erstaunlich gute Übereinstimmung von vorhergesagtem und tatsächlich gefundenem Populationsverhalten in den Versuchen von ALLARD und HANSCHE (1964 a, b), ALLARD und WEHRHAHN (1964) und ALLARD und WORKMAN (1963), in deren Versuchen allerdings mehrjährige Daten zur Verfügung waren.

Die bisherigen Ergebnisse aus Experimenten und Simulationsstudien, die sicherlich noch kein endgültiges Urteil über die sich abzeichnenden Möglichkeiten erlauben und weiterer experimenteller Bestätigung bedürfen, sollten jedoch dazu Anlaß geben, das alte Konzept, das in der Zielsetzung sowie in der Zuchtmethode zwischen Selbst- und Fremdbefruchttern unterscheidet, zu überprüfen und neu zu diskutieren. Und es stellt sich die Frage, ob es statt dieser trennenden Begriffe nicht ratsamer ist, in jedem Falle von Populationen mit einem unterschiedlichen Grad von Selbstbefruchtung zu sprechen. Die Behandlung der sogenannten „Selbstbefruchtter“ in der Züchtung als Population drängt sich dann von selbst auf. Dies um so mehr, als eine zusammenfassende Arbeit von HACKBARTH (1961) die große mögliche Variabilität der spontanen Fremdbestäubung in selbstbefruchtenden Species erkennen läßt.

Zusammenfassung

Jüngere populationsgenetische Untersuchungen zeigen eine unerwartet hohe Heterogenität in Wild- und Zuchtpopulationen von vorwiegend selbstbefruchtenden Pflanzen. Der hohe Anteil an Heterozygoten, der entgegen der Inzuchtwirkung in einer Population erhalten bleiben kann, ist nicht allein durch spontane Fremdbefruchtung und Mutation zu erklären, sondern läßt einen Selektionsvorteil der Heterozygoten vermuten. In vorliegender Arbeit werden Möglichkeiten zur Schätzung der „fitness“ und deren Abhängigkeit von verschiedenen Parametern aus der Literatur zusammengestellt. Die Bedeutung heterogener Populationen wird im Hinblick auf die Züchtung vorwiegend selbstbefruchtender Kulturpflanzen diskutiert.

Literatur

1. ALLARD, R. W., and P. E. HANSCHE: Population and biometrical genetics in plant breeding. Proc. 11th Intern. Congr. Genet., The Hague 1963, p. 665–679. New York: Pergamon Press 1964a. — 2. ALLARD, R. W., and P. E. HANSCHE: Some Parameters of population variability and their implications in plant breeding. Advances in Agronomy **16**, 281–325 (1964b). — 3. ALLARD, R. W., and S. K. JAIN: Population studies in predominantly self-pollinated species. II. Analysis of quantitative genetic changes in a bulk-hybrid population of barley. Evolution **16**, 90–101 (1962). — 4. ALLARD, R. W., and C. WEHRHAHN: A theory which predicts stable equilibrium for inversion polymorphism in the Grasshopper, *Moraba scurra*. Evolution **18**, 129–130 (1964). — 5. ALLARD, R. W., and P. L. WORKMAN: Population studies in predominantly self-pollinated species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in lima bean populations. Evolution **17**, 470–480 (1963). — 6. BAILEY, N. T. J.: Testing the solubility of maximum likelihood equations in the routine application of scoring methods. Biometr. **7**, 268–274 (1951). — 7. BRIEGER, F. G.: Populationsgenetik. In: Handbuch für Pflanzenzüchtung, Bd. I, 176–224. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1958. — 8. CHRISTIE, W., und H. H. GRAN: Die

- Einwirkung verschiedener Klimaverhältnisse auf reine Linien von Hafer und Gerste. Hereditas **8**, 207–228 (1926). — 9. DOBZHANSKY, TH., and H. LEVENE: Development of heterosis through natural selection in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. Amer. Nat. **85**, 247–264 (1951). — 10. FRUWIRTH, C.: Versuche zur Wirkung der Auslese. Z. f. Pflanzenzüchtung **3**, 173–224, 395–451 (1915). — 11. FRUWIRTH, C.: 19 Jahre Geschichte einer reinen Linie der Futtererbse. Fühlings Landw. Zeitung **69**, 1–28 (1920). — 12. FRUWIRTH, C.: Zur Frage erblicher Beeinflussung durch äußere Verhältnisse im Zuchtbetrieb. Landwirtsch. Jahrb. **62**, 607–628 (1925). — 13. FRUWIRTH, C.: Linienfestigkeit nach Standortwechsel. Hereditas **9**, 145–156 (1927). — 14. FYFE, J. L., and N. T. J. BAILEY: Plant breeding studies in leguminous forage crops. I. Natural crossing in winter beans. Agric. Sci. **41**, 371–378 (1951). — 15. HACKBARTH, J.: Spontane Fremdbestäubung bei Selbstbefruchttern. Vorträge für die Pflanzenzüchter S. 140–151. Frankfurt/M.: DLG-Verlag 1961. — 16. HALDANE, J. B. S.: The mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. Trans. Cambridge Philos. Soc. **23**, 19–41 (1924a). — 17. HALDANE, J. B. S.: The mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. Proc. Cambridge Philos. Soc. **23**, 158–163 (1924b). — 18. HARDING, J., and R. W. ALLARD: Genetic variability in highly inbred isogenic lines of lima beans. Crop Sci. **5**, 203–206 (1965). — 19. HARDING, J., R. W. ALLARD, and D. C. SMELTZER: Population studies in predominantly self-pollinated species. IX. Frequency-dependent selection in *Phaseolus lunatus*. Proc. Nat. Acad. Sci. **56**, 99–104 (1966). — 20. HARDING, J., and C. L. TUCKER: Quantitative studies on mating systems. I. Evidence for the non-randomness of outcrossing in *Phaseolus lunatus*. Heredity **19**, 369–381 (1964). — 21. HARRINGTON, I.: A comparative study of strains of Marquis wheat. J. Agric. Res. **57**, 189–199 (1927). — 22. HAYMAN, B. I.: Mixed selfing and random mating when homozygotes are at a disadvantage. Heredity **7**, 185–192 (1953). — 23. HIORTH, G. E.: Quantitative Genetik. Berlin–Göttingen–Heidelberg: Springer 1963. — 24. HUTCHESON, T. B.: Thirteen years of wheat selection. Amer. Nat. **48**, 459–466 (1914). — 25. IMAM, R. G., and R. W. ALLARD: Population studies in predominantly self-pollinated species. VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habits in California. Genetics **51**, 49–62 (1965). — 26. JAIN, S. K., and R. W. ALLARD: Population studies in predominantly self-pollinated species. I. Evidence for heterozygote advantage in a closed population of barley. Proc. Nat. Acad. **46**, 1371–1377 (1960). — 27. JAIN, S. K., and R. W. ALLARD: The nature and stability of equilibria under optimizing selection. Proc. Nat. Acad. **54**, 1436–1443 (1965). — 28. JAIN, S. K., and R. W. ALLARD: The effects of linkage, epistasis and inbreeding on population changes under selection. Genetics **53**, 633–659 (1966). — 29. JANA, S.: Genetic variability in advanced generations of a population composed originally of two pure lines of *Phaseolus lunatus*. Dissertation, Univ. of California, Davis 1965. — 30. JOHANNSEN, W.: Über Erblichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena: G. Fischer 1903. — 31. KISSLING, L.: Untersuchungen über die Vererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße der zweizeiligen nickenden Gerste. Z. Pflanzenzüchtg. **3**, 81–147 (1915). — 32. KNOWLES, P. F.: Improving on animal bromegrass, *Bromus mollis* L., for range purpose. J. Am. Soc. Agron. **35**, 584–594 (1943). — 33. LEWONTIN, R. C.: The interaction of selection and linkage. I. General considerations; Heterotic models. Genetics **49**, 49–67 (1964a). — 34. LEWONTIN, R. C.: The interaction of selection and linkage. II. Optimum models. Genetics **50**, 757–782 (1964b). — 35. LI, C. C.: Population genetics. Chicago: Univers. Press 1963. — 36. LORENZ, E.: Zweijährige variationsgenetische Untersuchungen an reinen Linien von Sommergerste. Inaugural-Dissertation, Halle 1928. — 37. POPE, M. N.: Fifteen Years of selection in six varieties of barley. J. Am. Soc. Agron. **27**, 142–148 (1935). — 38. PROUT, T.: The estimation of fitness from genotypic frequencies. Evolution **19**, 546 to 551 (1965). — 39. ROEMER, TH.: Variabilitätsstudien. Arch. f. Rassen u. Gesell. Biol. **7**, 397–469 (1910). — 40. RUDORF, W.: Methoden der Züchtung. Natürliche Auslese und Auslesezüchtung. In: Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. I, S. 443–496. Berlin und Hamburg:

- Paul Parey 1958. — 41. SCHEIBE, A.: Einführung in die allgemeine Pflanzenzüchtung. Stuttgart: Eugen Ulmer 1951. — 42. SUNESON, C. A.: An evolutionary plant breeding method. *Agron. J.* **48**, 188—191 (1956). — 43. STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. New York and London: Colum. Press 1950. — 44. SURFACE, E. M., and R. PEARL: Studies on oat breeding. II. Selection within pure lines. *Main. Agric. Exp. Rep.* **31**, 1—40 (1915). — 45. TORNAU, O.: Ein Beitrag zur Frage erblicher Beeinflussung durch äußere Verhältnisse. *Fühlings Landw. Ztg.* **70**, 121—137 (1921). — 46. TUCKER, C. L., and J. HARDING: Quantitative studies on mating systems. II. Estimation of fitness parameters in a population of *Phaseolus lunatus*. *Heredity* **20**, 393—402 (1965). — 47. WÖHRMANN, K.: Fremdbefruchtungsrate und genotypische „fitness“. *Der Züchter*, im Druck. — 48. WÖHRMANN, K., and R. W. ALLARD: Directional and stabilizing selection in a population of lima beans. *Crop Sci.*, im Druck. — 49. WORKMAN, P. L.: The maintenance of heterozygosity by partial negative assortative mating. *Genetics* **50**, 1369—1382 (1964). — 50. WORKMAN, P. L., and R. W. ALLARD: Population studies in predominantly self-pollinated species. III. A matrix model for mixed selfing and random outcrossing. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **48**, 1318—1325 (1962). — 51. WORKMAN, P. L., and S. K. JAIN: Zygotic selection under mixed random mating and self-fertilization. Theory and problems of estimation. *Genetics* **54**, 159—171 (1966). — 52. WRIGHT, S.: Evolution in populations in approximate equilibrium. *J. Genetics* **30**, 257 to 266 (1935). — 53. WRIGHT, S., and TH. DOBZHANSKY: Genetics of natural population. XII. *Genetics* **31**, 125 to 156 (1946).

Untersuchungen über die Genetik monokarper Zuckerrüben auf Grund einer Kreuzung monokarp × dikarp*

GERHARD BANDLOW

Institut für Rübenforschung Kleinwanzleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

An investigation on the genetics of monocarpic sugar beets by crossing monocarpic × dicarpic

Summary. From a cross between diploid monocarpic and dicarpic sugar beets we got an F_1 generation which was incompletely dominant for its dicarpic trait. In the F_2 generation 1.6% monocarpic plants segregated, in addition to the appearance of 80.2% dicarpic, 16.8% + 0.9% intermediate, and 0.5% polycarpic plants. The inheritance of the monocarpic trait is polygenic, probably trigenerically recessive to the dicarpic trait, at least in the material from Kleinwanzleben.

Der Erbgang der Monokarpie ist in den Jahren 1963 bis 1965 an diploiden Zuckerrüben aus Kleinwanzleben untersucht worden. Als Markierungsfaktoren wurden Hypokotylfarben verwendet. Die Mutterpflanzen mit grünem Hypokotyl stammten aus der Familie Nr. 1061, die im Jahre 1962 zu 87,9% monokarp und 12,1% dikarp war. Von ihrer Nachkommenschaft 1963 dienten vier einjährig angezogene Samenträger als Mutterpflanzen; sie hatten folgende monokarpe Anteile: 1. 91,6%, 2. 92,1%, 3. 90,4%, 4. 94,2%. Der Rest war bei den Pflanzen 1 und 2 dikarp, bei Nr. 3 waren außer 4,3% dikarpen Anteilen noch 5,3% trikarpe gezählt worden, bei Nr. 4 außer 5,5% dikarpen 0,3% polykarpe Anteile. Als Pollenspender diente eine dikarpe Familie mit rotem Hypokotyl (Nr. 13870), die zu 97,5% dikarp und 2,5% monokarp war.

Als monokarp betrachten wir bei dieser Untersuchung Samenträger mit mindestens 90% monokarpem Fruchtbesatz, als dikarp solche mit mindestens 90% dikarpem Fruchtbesatz; die weite Skala zwischen 89% und 11% monokarpem Besatz ist als intermediär bezeichnet, ebenso die Zwischenformen zwischen di- und polykarp.

Nach züchterischen Erfahrungen beträgt die Modifikabilität des Karpiegrades etwa 10%. Der höchste bei Stichproben der F_2 -Generation ausgezählte Monokarpieanteil betrug 95%. Die genetische Analyse ist

bis zur F_2 -Generation durchgeführt und beide Bastardgenerationen sind einjährig angezogen worden. Die Eltern wurden im Jahre 1963 in eine Parzelle mit je 4 Pflanzen nebeneinander gepflanzt und von den Mutterpflanzen ein bis fünf Triebe mit Pergaminersatzpapier gebeutelt und die Blüten von Hand bestäubt, ein- bis viermal je Trieb. Nur in einem Falle waren ein mütterlicher und väterlicher Trieb zusammengebeutelt. 256 Früchte wurden in zehn Tüten von den Mutterpflanzen mit grünem Hypokotyl geerntet. Die F_1 -Bastarde sind an dem sich dominant vererbenden roten Hypokotyl zu erkennen. Es waren 58 Pflanzen, die ab Herbst 1963 im Gewächshaus heranwuchsen und sich dort im Sommer 1964 frei bestäubt hatten. Das Saatgut wurde einzelpflanzenweise geerntet und hatte nach den Auszählungen in der Keimstation folgende Fruchtigkeitsstufen (siehe Tabelle 1).

59% der F_1 -Pflanzen enthielten 99% bis 91% dikarpe Knäuel. 14% waren fast dikarp mit 89 bis 80% Doppelfrüchten. Die Dikarpie manifestierte sich in der F_1 also unvollständig dominant. Die Keimfähigkeit der Knäuel streute von 23% bis 99% bei einem Mittelwert von 80,7% und die Anzahl der Keime von 24 bis 165, $\bar{x} = 115,8$.

Von den 58 Nachkommenschaften wurden 30 zur Anzucht einer F_2 verwendet, die Hälfte mit einem Dikarpiegrad $> 90\%$, aber auch von den anderen Fruchtigkeitsklassen waren einige Nachkommenschaften ausgewählt. Entscheidend war eine gute Keimfähigkeit, deren untere Grenze mit 79% gekeimter Knäuel gesetzt war. Die Jungpflanzen der F_2 -Generation wurden im Herbst 1964 ebenfalls im Gewächshaus angezogen.

Da in der Abteilung Züchtung nach Kreuzungen zwischen poly- × monokarp früher in der F_2 relativ selten monokarpe Exemplare gefunden wurden (RÖSTEL, 1964), vermutete ich einen etwa trigeneren Erbgang und zog 100 Pflanzen je Nachkommenschaft an, im ganzen 3000. Dann wären theoretisch 45 Monokarpie (1,56%) zu erwarten gewesen. Es wuchsen 2656 Jungpflanzen heran, die bis zum 26. 4. 1965 im

* Herrn Professor H. STUBBE zum 65. Geburtstag gewidmet.