

(Aus der Abteilung für Genetik des Instituts für angewandte Botanik und neue Kulturen,
Detskoje Selo bei Leningrad.)

Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe¹.

Von **G. D. Karpetschenko.**

In den letzten Jahren ist von verschiedenen Forschern in verschiedenen Ländern und an verschiedenen Objekten gezeigt worden, daß Art- und Gattungsbastarde, welche steril sind oder eine komplizierte Spaltung aufweisen, fertil und konstant werden, sobald sich bei ihnen der Chro-

sica oleracea L., Rettich mit Kohl, und erhielten über 120 F_1 -Pflanzen. Sie waren nach den meisten Merkmalen intermediär zwischen ihren Eltern, blütenreich, meist aber ganz steril. Nur einige von ihnen lieferten Samen, jedoch auch nur in geringer Menge. Aus diesem Samen



Abb. 1. F_2 -Bastard *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. im ersten Lebensjahr.

mosomensatz verdoppelt. Zweck der vorliegenden Mitteilung ist, über diese bemerkenswerte Erscheinung, hauptsächlich an dem sehr lehrreichen Material, welches bei unseren Versuchen erhalten worden ist (KARPETSCHENKO, 1927 a, b), zu berichten und die Möglichkeit der praktischen Verwendung dieser Entdeckung und die weiteren Arbeiten in dieser Richtung darzulegen.

Wir kreuzten *Raphanus sativus* L. mit *Bras-*

wurden über 300 F_2 -Pflanzen gewonnen. Die F_2 -Bastarde erwiesen sich als gleichartig, ebenso intermediär wie die von F_1 , aber größer als sie und meist vollständig fertil (s. Abb. 1, 2, 3). Von diesen Pflanzen bekamen wir F_3 und F_4 , wobei auch hier der intermediäre Charakter und die Fertilität völlig bewahrt blieben. Es waren also fertile und konstante Bastarde von zwei Gattungen entstanden.

Die zytologischen Untersuchungen ergaben, daß sich Fertilität und Konstanz unserer Bastarde durch das eigenartige Verhalten der Chromosomen bei ihnen erklären lassen.

¹ Mitgeteilt auf der gemeinsamen Tagung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht und der Vereinigung für angewandte Botanik am 29. Juni 1929 in Königsberg.

Bei *Raphanus* haben die Gameten 9 Chromosomen, bei *Brassica* ebenso. Bei F_1 -Bastarden müssen also in den somatischen Zellen 18 Chromosomen sein, was auch der Fall ist. Bei der Bildung der Geschlechtszellen in den F_1 -Pflanzen findet keine Konjugation der Elternchromosomen, d. h. der von *Raphanus* und von *Brassica*, statt, und die Reduktionsteilung ist vollständig

gleichartige F_2 -Pflanzen, welche in ihren somatischen Zellen bereits 36 Chromosomen haben, und zwar 4 Chromosomensätze, 2 von *Raphanus* und 2 von *Brassica* (s. Abb. 4, links). Bei Bildung der Gameten in diesen Pflanzen konjugieren die Chromosomen des einen *Raphanus*-Satzes mit denen des anderen, und dasselbe geschieht mit den Chromosomen der *Brassica*-Sätze. Die



Abb. 2. F_2 -Bastard *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L. im zweiten Lebensjahr.

gestört. Es bilden sich hierbei Gameten mit sehr verschiedenen Chromosomenkomplexen, darunter auch solche, bei denen die ganze somatische Chromosomengarnitur vertreten ist, nämlich 9 *Raphanus*- und 9 *Brassica*-Chromosomen. Nur diese Gameten sind lebensfähig, alle anderen sterben ab. Hierdurch erklärt sich die außerordentlich geringe Fertilität der F_1 .

Durch die Vereinigung genannter lebensfähiger Gameten von F_1 entstehen natürlicherweise

Reduktion geht jetzt normal vor sich, und es bilden sich Gameten mit 18 Chromosomen, nämlich mit einem *Raphanus*-Chromosomensatz und einem von *Brassica*. Diese Gameten sind, wie erwähnt, lebensfähig, und darum sind die F_2 -Bastarde fertil. Bei Vereinigung der Gameten in F_2 erhält man wieder Pflanzen mit 36 Chromosomen, mit 2 *Raphanus*- und 2 *Brassica*-Chromosomensätzen. Es ist daher klar, daß die Pflanzen von F_2 ganz identisch mit

F_2 -Pflanzen sind und die Bastarde auch weiterhin nicht spalten.

Also sind Fertilität und Konstanz unserer Bastarde eine Folge der Verdoppelung des Chromosomenkomplexes. Denselben Effekt bewirkt eine solche Verdoppelung auch bei einer ganzen Reihe anderer Bastarde. Gegenwärtig gibt es fertile und konstante Artbastarde mit doppeltem Chromosomenkomplex von *Primula* (DIGBY, 1912, NEWTON and PELLEW, 1926, 1929), *Rose* (BLACKBURN und HARRISON, 1924), *Tabak* (CLAUSEN and GOODSPEED, 1926, 1928, EGHIS, 1927, 1929, RYBIN, 1927, 1929), *Erdbeere* (ICHIJMA, 1926), *Digitalis* (BUXTON and NEWTON, 1928) und *Solanum* (JØRGENSEN, 1928). Man hat auch fertile und konstante *Aegilops* × *Weizen*- (TSCHERMAK und BLEIER, 1926; BLEIER, 1928) und *Weizen* × *Roggenbastarde* (TJUMJAKOV, 1928, LEWITSKY und BENETZKAJA, 1929) mit doppeltem Chromosomenkomplex erhalten. Scheinbar nur als Ausnahme werden sterile Bastarde durch Chromosomensatzverdoppelung nicht fertil. Dies wurde z. B. von uns bei einigen Bastarden von Rettich mit Rosenkohl beobachtet.

Die Verdoppelung der Chromosomen in Bastarden geschieht nicht nur in den Gameten, wie es bei unseren Bastarden der Fall ist, sondern auch in anderen Initialzellen. Bei dem sterilen Bastard von *Primula floribunda* × *Primula verticillata*, z. B., entstehen einzelne fertile Triebe mit doppelter Chromosomenzahl. Offenbar bildet sich diese in somatischen Zellen, aus welchen die fertilen Sprossen entspringen. Bei Kreuzung von *Fragaria bracteata* × *Fragaria helleri* erschien ferner unter spaltenden F_1 -Bastarden einer, der konstant war und eine doppelte Chromosomenzahl hatte. Wahrscheinlich hatte hier die Verdoppelung schon in der Zygote dieser Pflanze, also im Moment ihrer Entstehung stattgefunden.

Wenn die erwähnten Mischlinge von *Primula*- und *Fragaria*-Arten keine Verdoppelung der Chromosomenkomplexe erfahren haben, so konjugieren bei ihnen die Chromosomen beider Elternarten, also verschiedener Sätze, miteinander, aber wenn eine Verdoppelung stattfindet, so geschieht die Konjugation nur zwischen den Chromosomen gleichartiger Sätze.

Mit einer einzigen Ausnahme entstand bei allen erwähnten Bastarden die Chromosomenverdoppelung von selbst, ohne experimentelle Einwirkung. Diese Ausnahme bildet der Bastard von *Solanum nigrum* × *Solanum luteum*. Hier wurde die Verdoppelung künstlich hervorgerufen, und zwar auf folgende Weise. Bei

jugen F_1 -Bastarden wurden die Gipfel gekappt und die Achselknospen entfernt. Nach einiger Zeit bildet sich an der Schnittfläche eine Callusquellung und setzen sich Adventivknospen an, aus welchen Sprosse entstehen. Einzelne dieser Sprosse wiesen einen doppelten Chromosomenkomplex auf. Bei der intensiven Zellteilung während der Callus-



Abb. 3. Zweige mit Früchten von *Raphanus* × *Brassica*-Bastarden F_2 (links) und F_1 (rechts).

bildung werden wahrscheinlich Bedingungen geschaffen, welche die Entstehung von Zellen mit doppeltem Chromosomenkomplex begünstigen. Diese Zellen nehmen teil an der Bildung von Adventivknospen, und daher haben einige Triebe einen doppelten Chromosomenkomplex.

In den nächsten Jahren wird die Zahl der Bastarde mit experimentell verdoppeltem Chromosomenkomplex zweifellos zunehmen. Die für *Solanum* gefundene Methode kann wahrscheinlich bei allen Bastarden angewandt

werden, welche befähigt sind, an den Schnittstellen Adventivsprosse zu bilden. Eine experimentelle Verdoppelung des Chromosomensatzes ist auch in den Gameten und Zygoten der Bastarde möglich, und zwar durch Einwirkung von Narcotica, niedrigen und hohen Temperaturen, Röntgenstrahlen und dergleichen, auf die Pflanzen während der Blüte. Durch eine Reihe von Untersuchungen ist nachgewiesen worden, daß genannte Agentien die normale Chromosomenverteilung bei der Zellteilung stören, was auch zur Entstehung von Zellen mit doppeltem Chromosomenkomplex führen kann.

Bei F_2 *Raphanus* × *Brassica*-Bastarden tritt, wie die Versuche unseres Mitarbeiters A. N. LUT-

Tabelle I. Resultate der Kreuzungen von *Raphanobrassica* mit *Raphanus sativus* L. und *Brassica oleracea* L. in den Jahren 1926—1928.

♀	♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Raphanus sativus L.	382	11	9
Raphanus sativus L.	Raphanobrassica	143	11	8
Raphano-brassica	Brassica oleracea L.	551	2	1
Brassica oleracea L.	Raphanobrassica	411	0	0
Raphano-brassica	Raphanobrassica	118	166	150

kov ergeben haben, eine große Menge von Zellen mit doppelter Chromosomenzahl auf, wenn die Pflanzen in der Blütezeit in einen Kühlapparat gebracht werden. Wir hoffen jetzt, auf diesem Wege eine weitere Vervielfältigung der Chromosomen bei unseren Bastarden zu erhalten.

Die Möglichkeit, durch Chromosomenverdoppelung Fertilität und Konstanz bei Art- und Gattungsbastarden zu erhalten und diese Verdoppelung experimentell hervorzurufen, muß natürlich praktisch als neue Züchtungsmethode benutzt werden. Bei Kreuzung einiger Baumwollarten erhält man zum Beispiel praktisch außerordentlich interessante F_1 -Bastarde, aber sie sind nicht konstant, und es ist bisher nicht gelungen, von ihnen Sorten zu gewinnen. Zweifellos müssen wir jetzt auf diesem oder jenem Wege versuchen, eine Verdoppelung der Chromosomensätze bei diesen Mischlingen zu erreichen und sie auf solche Weise konstant zu machen. Von den schon erhaltenen konstanten Bastarden werden vielleicht die von *Primula*-, von *Digitalis*- und von Tabakarten im Garten-

bau Verbreitung finden, die übrigen weisen leider praktisch ungünstige Kombinationen der Elternmerkmale auf.

Die Mischlinge von verschiedenen Arten oder

Tabelle II. Resultate der Kreuzungen von *Raphanobrassica* mit verschiedenen *Cruciferae*arten in den Jahren 1926—1928.

♀ ♂	♀ ♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Brassica carinata Braun.	315	225	95
„	Brassica Napus L.	502	19	13
„	Raphanus raphanistrum L.	98	3	3
„	Brassica pekinensis Rupr.	117	6	2
„	Brassica campestris L.	337	2	1
„	Brassica albuglabra Bailey	953	0	0
„	Brassica chinensis L.			
„	Brassica juncea Czern.			
„	Sinapis alba L.			
„	Sinapis arvensis L.			
„	Eruca sativa Lam.			
„	Erucastrum incanum Koch.			
„	Rapistrum rugosum All.			

Tabelle III. Resultate der Kreuzungen von *Brassica carinata Braun* mit *Raphanobrassica*, *Raphanus sativus* L. und *Brassica oleracea* L.

♀	♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Brassica carinata Braun	201	164	57
Brassica carinata Braun	Raphanobrassica	114	61	38
Raphanus sativus L.	Brassica carinata Braun	24	0	0
Brassica carinata Braun	Raphanus sativus L.	58	17	1
Brassica oleracea L.	Brassica carinata Braun	49	23	0
Brassica carinata Braun	Brassica oleracea L.	56	5	0

Gattungen mit doppelter Chromosomenzahl können, da sie fertil und konstant sind und neue Kombinationen von Art- oder Gattungsmerkmalen darstellen, als selbständige höhere

systematische Einheiten betrachtet werden. So müssen die Bastarde von *Raphanus* × *Brassica*, welche wir jetzt kurz *Raphanobrassica* nennen, bei den heutigen Prinzipien der Systematik der Kreuzblütler schon nach ihrer Schote als neue Gattung bezeichnet werden. Während bei *Raphanus* die Schote geschlossen ist, d. h. sich nicht aufklappen läßt, und bei *Brassica* aufklappbar ist, erwies sich bei den Bastarden die obere Hälfte der Schote geschlossen, die untere aber mit Klappen (s. Abb. 3).

Im Zusammenhang mit der Verdoppelung des Chromosomenkomplexes haben die morphologischen, anatomischen und physiologischen Eigenschaften der von uns besprochenen Bastarde oft auch einen besonderen Charakter. Nach unseren Untersuchungen hat zum Beispiel dieselbe *Raphanobrassica* einen bedeutend

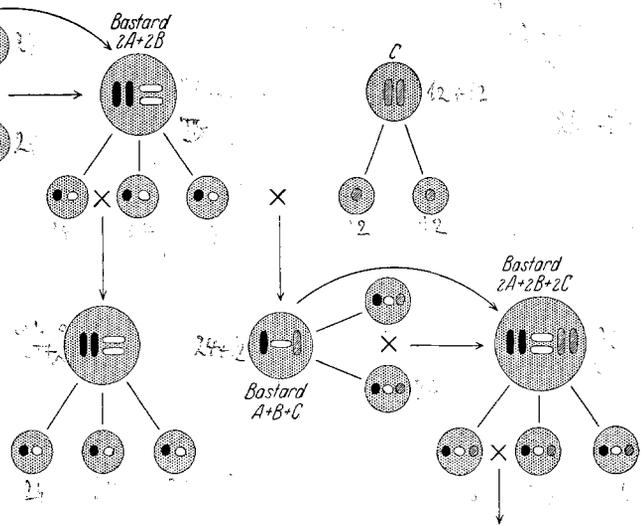


Abb. 4. Schema der Entstehung konstanter Mischlinge mit doppeltem Chromosomenkomplex. Zygoten durch größere Kreise dargestellt, Gameten durch kleinere. Verschiedene Chromosomensätze schwarz, weiß und schraffiert bezeichnet.

geringeren Transpirationskoeffizienten als die in dieser Beziehung einander ähnlichen *Raphanus* und *Brassica*, und zwar wahrscheinlich deshalb, weil *Raphanobrassica* gegenüber ihren Eltern wohl größere Spaltöffnungen besitzt, aber ihre Zahl ist pro Flächeneinheit kleiner.

Die Bastarde mit doppeltem Chromosomenkomplex können auch in geschlechtlicher Beziehung eigenartig sein. Sehr deutlich kommt dies wieder bei *Raphanobrassica*-Pflanzen zum Ausdruck (KARPETSCHENKO und SHCHAVINSKAIA, 1929). Sie erweisen sich bei Kreuzung untereinander oder bei Selbstbestäubung ganz fertil, geben aber sehr wenig Samen, wenn sie mit ihren Eltern, *Raphanus* und *Brassica*, gekreuzt werden (s. Tabelle 1). Die wenigen Pflanzen, welche durch Kreuzung von *Raphanobrassica* mit Rettich zu erhalten gelungen war, weisen alle eine schwache Fertilität auf, während die einzige durch Kreuzung mit Kohl erzielte Pflanze ganz steril war und nicht einmal normale Stempel ausgebildet hatte. Es ist somit bei *Raphanobrassica*-Pflanzen eine geschlechtliche Isoliertheit zu beobachten, also eins der charakteristischsten Artmerkmale.

Es sei auch bemerkt, daß bei *Raphanobrassica* die Eizellen sich



Abb. 5. Abessinischer Seuf, *Brassica carinata* Braun., leicht mit *Raphanobrassica* zu kreuzen.

scheinbar parthenogenetisch entwickeln können. Bei Isolierung kastrierter und nicht bestäubter Blüten von *Raphanobrassica* gelang es uns einmal einen Samen zu bekommen, aus welchem

Bastarde als selbständige Arten oder Gattungen herausstellen, können wir auch versuchen, sie mit dritten Arten oder Gattungen zu kreuzen, um Tripelbastarde zu bekommen und durch

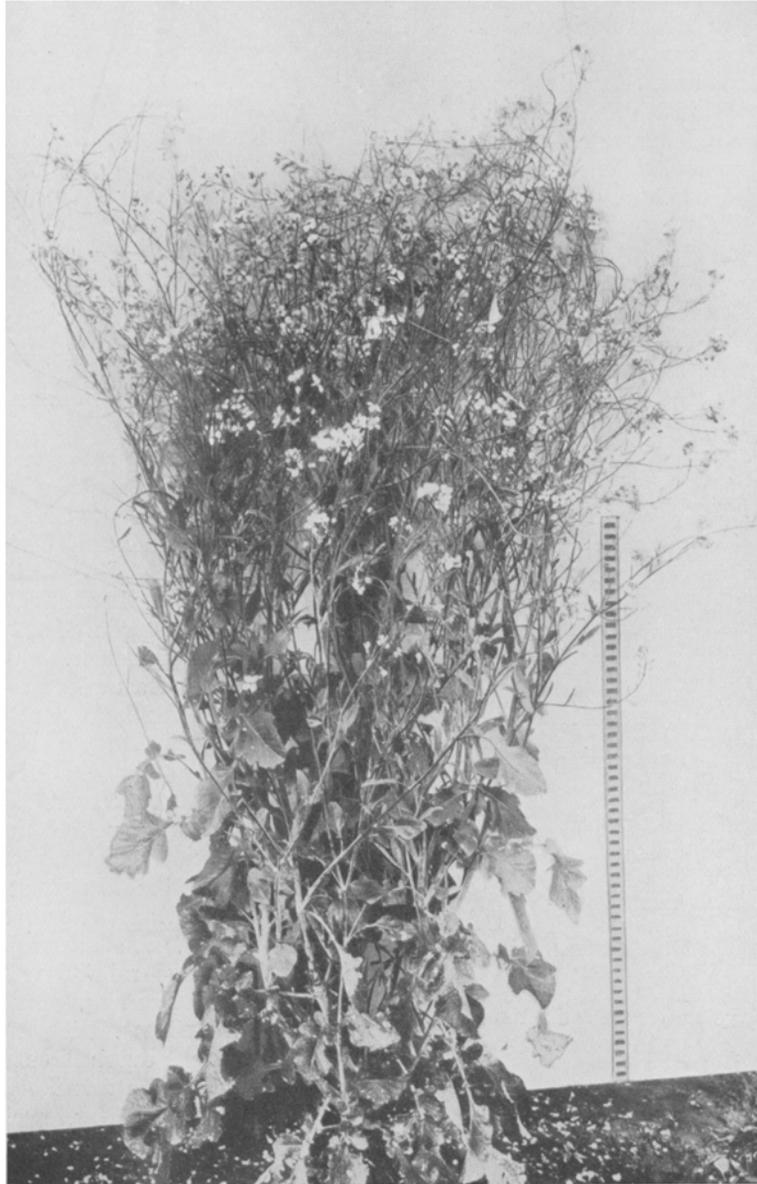


Abb. 6. Bastard von *Raphanobrassica* × *Brassica carinata* Braun.

eine Pflanze mit 18 Chromosomen im somatischen Komplex entstand, also mit einer Zahl, die den Gameten von *Raphanobrassica* eigen ist. Ähnliche Versuche mit Rettich und Kohl haben bisher nur negative Resultate ergeben.

Soweit sich *Raphanobrassica* und ähnliche

Verdoppelung der Chromosomenkomplexe diese letzteren fertil und konstant zu machen (s. Abb. 4). In dieser Richtung muß die weitere Arbeit ausgebaut werden, und entsprechende Versuche haben wir bereits begonnen (KARPETSCHENKO, 1929).

Es ist uns geglückt, Bastarde von *Raphanobrassica* mit abessinischem Senf, *Brassica carinata* Braun, mit Kohlrübe und Raps, *Brassica* besonders gut kreuzen, während Rettich und Kohl bei Kreuzung mit dieser Art zwar Samen geben, aber fast gar keine keimfähigen (s. Tabelle III).



Abb. 7. Bastard von *Raphanobrassica* × *Raps*.

Napus L., mit wildem Rettich, *Raphanus raphanistrum* L., mit chinesischem Kohl, *Brassica pekinensis* Rupr., und mit Rübe, *Brassica campestris* L. zu erhalten (s. Tabelle II). Mit abessinischem Senf, *Brassica carinata* Braun (s. Abb. 5), ließ sich, wie es sich erwies, *Raphanobrassica* be-

Alle erhaltenen Tripelbastarde entwickelten sich vegetativ ganz normal. Die meisten von ihnen begannen schon im Herbst zu blühen (s. Abb 6, 7). Von den Bastarden mit abessinischem Senf erhielten wir sogar einige Samen, von welchen wir gegenwärtig zwei F_2 -Pflanzen haben.

Die zytologische Untersuchung der zur Blüte gelangten F_1 -Tripelbastarde zeigte, daß bei ihnen die Bildung der Geschlechtszellen unnormal vor sich geht, wobei sich in den meisten Mischlingen zuweilen Gameten mit somatischem Chromosomenkomplex bilden. Dadurch wird von solchen Bastarden die Entstehung konstanter Formen mit doppelter Chromosomen-garnitur möglich. Es ist nicht ausgeschlossen, sie auch willkürlich durch oben erwähnte Re-generation der Adventivsprossen aus dem Callus und durch andere Methoden zu bekommen. Wir werden dann hoffentlich konstante Mischlinge von drei Arten oder Gattungen erhalten.

Literaturverzeichnis.

- BLACKBURN, K. B., and HARRISON, J. W. H., 1924. Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *Pimpinellifoliae-Villosae* crosses. Brit. Journ. of Exp. Biology, Vol. I, No. 4, S. 557—569.
- BLEIER, H., 1927. Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Supplementband I, S. 447—452.
- BUXTON, B. H., and NEWTON, W. C. F., 1928. Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. Journ. of Genetics, Vol. XIX, No. 3, S. 269—278.
- CLAUSEN, R. E., and GOODSPEED, T. H., 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. Genetics, Vol. 10, S. 278—284.
- CLAUSEN, R. E., 1928. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VII. The cytology of hybrids of the synthetic species, *digluta*, with its parents, *glutinosa* and *tabacum*. Univ. Calif. Publ. Bot., Vol. 11, No. 10, S. 177—211.
- DIGBY, L., 1912. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Ann. Bot., Vol. 26, S. 357—388.
- EGHIS, S. A., 1927. Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Vol. XVII, No. 3, S. 151—190.
- EGHIS, S. A., 1929. Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. II. The fertile hybrids between *Nicotiana Tabacum* L. and *Nicotiana Sylvestris* Spey & Comes. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- ICHIJIMA, K., 1926. Cytological and experimental studies on *Fragaria*. Genetics, Vol. XI, S. 590—604.
- JØRGENSEN, C. A., 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics, Vol. XIX, No. 2, S. 133—211.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1927a. The production of polyploid gametes in hybrids. Hereditas, Vol. IX, S. 349—368.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1927b. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Vol. XVII, No. 3, S. 205—410. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs., 1928. Bd. XLVIII, Heft 1, S. 1—85.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1929. A contribution to the synthesis of constant hybrids of three species. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- KARPETSCHENKO, G. D., and SHCHAVINSKAIA S. A., 1929. The sexual incompatibility of the tetraploid hybrids *Raphanus* × *Brassica* with their parents. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- LEVITSKY, G. A., and BENETZKAIA, G. K., 1929. Cytological investigation of constant intermediate rye-wheat hybrids. (Preliminary communication). Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- LUTKOV, A. N., 1929. On the experimental obtaining of the gametes with somatic complex of chromosomes. In Vorbereitung.
- NEWTON, W. C. F., and PELLEW, CAROLINE, 1926. *Primula kewensis* and its derivatives. Rep. Brit. Ass. 94th Meeting.
- NEWTON, W. C. F., and PELLEW, CAROLINE, 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. Journ. of Genetics, Vol. XX, No. 3, S. 405—467.
- RYBIN, V. A., 1927. Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. × *Nicotiana rustica* L. Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Vol. XVII, No. 3, S. 191—240.
- RYBIN, V. A., 1929. Allotetraploid *Nicotiana tabacum* × *Nicotiana sylvestris* (A cytological characteristic). Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- TSCHERMAK, E., and BLEIER, H., 1926. Über fruchtbare *Aegilops* × Weizenbastarde (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. XLIV, S. 110—132.
- TJUMJAKOV, N., 1928. Neue Erscheinungen beobachtet an Roggen × Weizen-Hybriden des Zwischen-Stadium-Typus der Generationen F_2 und F_3 . Abhandl. des All-Russischen Botaniker Kongresses, Leningrad, Januar 1928.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie [Abt. Correns], Berlin-Dahlem.)

Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*.

Von **Friedrich Brieger**.

Die genetischen und zytologischen Untersuchungen an Artbastarden, die in den letzten Jahren durchgeführt worden sind, haben übereinstimmend gezeigt, daß keine prinzipiellen

Unterschiede zwischen Kreuzungen innerhalb derselben Art und Kreuzungen verschiedener Arten untereinander bestehen. Die Besonderheiten, die sich bei Artkreuzungen einstellen, sind