

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 Regeneration 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. II, 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

nur extreme Sonderfälle der allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, die wir unter der Bezeichnung „Chromosomentheorie der Vererbung“ zusammenfassen. Eine Ausnahme von dieser Feststellung bilden nur diejenigen Fälle, in denen sich eine Wirkung nicht-genotypischer und daher plasmatischer erblicher Elemente bemerkbar macht. Offenbar besitzen die verschiedenen Sippen, die zu einer Art gehören, in der Regel das gleiche Plasmon, so daß es unmöglich ist, bei intraspezifischen Kreuzungen eine plasmatische Vererbung zu studieren.

Wenn im folgenden als Beispiele vorwiegend Artbastarde der Gattung *Nicotiana* besprochen werden, so soll damit nicht etwa eine Sonderstellung dieser Gattung zum Ausdruck gebracht werden. Im Gegenteil, die Verhältnisse sind hier durchaus typisch. Die Gattung *Nicotiana* ist so vielförmig, die untersuchten Artkreuzungen so zahlreich, daß es kaum ein besseres Illustrationsmaterial gibt¹.

Plasmatische Vererbung.

Bei höheren Pflanzen sind bisher nur sehr wenige Fälle bekannt geworden, in denen ein erblich spezifisches und selbständiges Plasmon neben dem Genotypus oder diesem in seiner Wirkung sogar übergeordnet eine Rolle spielt. Da die Bastarde die Genome beider Elternarten in ihren diploiden Kernen enthalten, während ihr Plasma und damit auch dessen erbliche Komponente, das Plasmon, nur von der Mutter stammt, so muß sich eine plasmonische Vererbung als eine rein mütterliche Vererbung kenntlich machen. Die Existenz einer solchen genetischen plasmatischen Komponente, die ja v. WETTSTEIN sehr eingehend bei Laubmoosen untersucht hat, konnte nur bei den Kreuzungen von Fingerhut- (*Digitalis*-), Weiderich- (*Epilobium*-), Akelei- (*Aquilegia*-) Arten und bei den Nachtkerzen (*Oenotheren*) festgestellt werden. Diesen Fällen steht aber die große Mehrheit der Artkreuzungen gegenüber, bei denen nicht die geringste Spur einer mütterlichen plasmonischen

Vererbung nachgewiesen werden kann. Bei einer so allgemeinen kurzen Darstellung wie der vorliegenden braucht daher kaum auf diese Frage im einzelnen eingegangen zu werden.

In der Regel sind aber reziproke Artbastarde einander gleich. Die zahlreichen Fälle, in denen Bastarde nur in der einen Richtung erhalten werden, nicht aber bei der reziproken Verbindung, bilden nur scheinbar eine Ausnahme davon. Es handelt sich hierbei um die *direkte Auswirkung* von Eigenschaften der Art, die als Mutter bei der Kreuzung verwandt war, nicht um eine *Übertragung* mütterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen.

Sehr oft sind reziproke Verbindungen deshalb nicht möglich, weil bei der einen Kreuzung die Pollenkeimung und die Entwicklung des Pollenschlauches nicht in normaler Weise er-

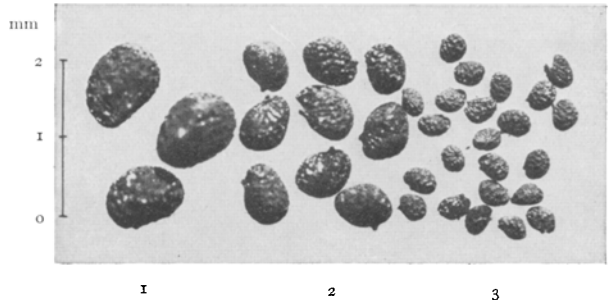


Abb. 1. Samen verschiedener *Nicotiana*-Arten. 1. *N. rustica*. — 2. *N. tabacum*. — 3. *N. Rusbyi*.

folgt, so daß überhaupt keine Befruchtung erfolgt. Irgendeine Regelmäßigkeit in dem Auftreten einer solchen Unmöglichkeit der Kreuzung läßt sich nicht aufstellen.

In manchen Kreuzungen kommt es wohl zu der Bildung von Bastardembryonen in den beiden reziproken Verbindungen, aber die entstehenden Samen sind nur in der einen Kreuzung keimfähig. Meist lassen sich die Gründe für diese Verschiedenheit der Samen nicht übersehen, da sie komplizierter physiologischer Art sind. Daß es sich hierbei aber um eine direkte Wirkung des mütterlichen Organismus handelt, nicht um eine mütterliche Vererbung, kann man dann sehen, wenn es gelingt, einige Individuen in beiden reziproken Verbindungen aufzuziehen. Die Bastardpflanzen sind dann vollkommen gleich. Bei einigen Kreuzungen könnte man die verschiedene Größe der Samen der Elternarten für die verschiedenen Ergebnisse der reziproken Kreuzungen verantwortlich machen. In Abb. 1 sind die Samen von *N. rustica*, *N. tabacum* und *N. Rusbyi* abgebildet. Die Größenunterschiede

¹ In der vorliegenden Arbeit können nur einige wenige wesentliche Punkte besprochen werden. Im übrigen sei auf die ausgezeichnete Darstellung von Renner im „Handbuch der Vererbungswissenschaft“, hrsg. von Baur & Hartmann, Liefg. 7, 1929, hingewiesen. Dort findet man auch eine ausführliche Literaturliste, so daß hier nur bei denjenigen Arbeiten, die dort fehlen, in einer Fußnote Erscheinungsort und -jahr angegeben wird. Eine ausführliche Zusammenfassung der „Genetik der Gattung *Nicotiana*“ hat East (Bibl. Gen. 4, S. 243—310, 1928) veröffentlicht.

sind sehr auffallend. Bei den Kreuzungen dieser Arten untereinander (*rustica* × *tabacum*) und (*tabacum* × *Rusbyi*) konnten sich die Bastardembryonen nur in den großen Samen des einen Elters normal entwickeln. In den reziproken Kreuzungen keimten sie nicht.

Einen schönen Beweis, daß die Keimungsfähigkeit solcher Samen manchmal auf dem Einfluß des rein mütterlichen Gewebes auf den Bastardembryo beruht, konnte LAIBACH (1925) erbringen. Er präparierte die Bastardembryonen verschiedener *Linum*-Artbastarde



Abb. 2. F_1 -Bastarde der Kreuzung *N. paniculata* × *N. glauca* (nach Brieger 1928).

aus den Samenschalen heraus und beobachtete, daß sie sich dann normal weiterentwickeln konnten. Unpräparierte Samen waren nicht keimfähig.

Sterilität der Artbastarde.

Die Sterilität der Artbastarde galt lange Zeit als ein eindeutiges und allgemeines Kriterium einer Artkreuzung. Im Laufe der Zeit sind jedoch eine große Zahl voll oder teilweise fertiler Kreuzungen zwischen Vertretern systematisch einwandfreier Arten beschrieben worden. Wir sehen jetzt in den Entwicklungsstörungen bei Artbastarden, die zu einer mehr oder minder weitgehenden Sterilität führen, einen Ausdruck einer Disharmonie der beiderlei Genotypen. Wir nehmen an, daß zwar jedes Genom einer Art allein, in haploidem Zustande, imstande ist,

eine normale Entwicklung zu ermöglichen, wenn es sich auch bei dieser Feststellung vielleicht um eine nicht ganz berechnete Verallgemeinerung der wenigen Fälle, in denen haploide Individuen bei Blütenpflanzen beobachtet worden sind (Weizen, Tabak, Tomate u. a. m.) handelt. Wenn dagegen verschiedene haploide Genome in einem Bastard vereint sind, dann können diese sich gegenseitig stören.

Eine derartige genotypische Disharmonie kann sich in jedem beliebigen Entwicklungsstadium von der Bildung der Zygote bis zur Entstehung der Gonen und Gameten störend bemerkbar machen. Sehr häufig können die F_1 -Embryonen sich nicht einmal zu Keimlingen entwickeln. Oft entsteht aus dem noch anscheinend normalen Keimling keine normale Pflanze, sondern an ihrer Stelle kümmerformen mit verbildeten oder kleinen Blättern; oder die Blütenbildung verläuft anormal; oder schließlich unterbleibt die Bildung von Gonen oder von funktionsfähigen Gameten in den sonst normalen Blüten.

Eine genauere Besprechung aller dieser Fälle wäre gleich bedeutend mit einer Behandlung aller möglichen entwicklungsphysiologischen Störungen.

Wir können auf Einzelfälle hier nicht näher eingehen. Zwei allgemeine Regeln, die auch für den Züchter eine große Bedeutung haben, seien jedoch ausführlicher besprochen:

Erstens besteht *keine Parallelität zwischen dem Grade der Verwandtschaft zweier Arten und der Größe der entwicklungsphysiologischen Störungen bei den Bastarden*. Zu dieser Erkenntnis war zwar bereits GÄRTNER (1849) gelangt. Trotzdem finden sich immer wieder Angaben von einer allgemeinen Parallelität von Artverwandtschaft und Sterilität bei Artbastarden.

Eine sehr gute Illustration der tatsächlichen Verhältnisse geben die Kreuzungen zwischen *Nicotiana*-Arten, die in großem Maßstabe von den verschiedensten Autoren untersucht worden sind. Arten, die zu verschiedenen Sektionen gehören, geben nicht öfter Bastarde miteinander wie Arten der gleichen Sektion.

Die beiden Arten *N. Langsdorffii* und *N. paniculata*, die miteinander nahe verwandt sind, geben miteinander bestenfalls sehr kümmerlich entwickelte Bastardpflanzen. Mit *N. glauca*,

einer Art einer anderen Sektion, ist die zuerst genannte Art vollkommen fertil, die zweite liefert höchstens sehr schwach entwickelte Nachkommen, oft mit verbildeten Blättern, unregelmäßigem Sproßaufbau infolge häufigen Absterbens der Vegetationspunkte, die vollkommen steril sind (vgl. Abb. 2).

Besonders auffallend ist es auch, daß die Bastarde zwischen Arten mit ganz verschie-

silien wird er beträchtlich höher. Zwischen diesen krautigen und strauchigen Arten erhält man nun Bastarde, die äußerlich einen vollkommen normalen Eindruck machen und wesentlich rascher zur Blüte kommen als die Elternarten (Abb. 3). Wenn auch die Bastarde *N. Rusbyi* × *nudicaule* im Vergleich zu *N. Rusbyi* verhältnismäßig klein bleiben, so wachsen sie doch vollkommen normal.



Abb. 3. F_1 -Bastarde zwischen krautigen und strauchigen *Nicotiana*-Arten. 1. *N. suaveolans* × *N. glutinosa*. — 2. *N. nudicaule* × *N. Rusbyi*.

denem Wuchstypus vollkommen normal ausfallen können. *N. nudicaule* (Sectio *petunioides*) und *N. suaveolans* (Sectio *petunioides*) sind beides kleine krautige Gewächse, die bei Kultur in Deutschland wenig höher als 50 cm hoch werden. *N. glutinosa* ist dagegen ein Zwergstrauch mit stark verholzten Zweigen, der 1 m Höhe und mehr erreicht. *N. Rusbyi* ist ein langsam wachsender Strauch, der in Deutschland nur in Töpfen im Gewächshause bis zur Blüte gebracht werden kann. Er erreicht dann eine Höhe von etwa 2 m. In seiner Heimat Bra-

Die zweite wichtige Feststellung besteht darin, daß die Ergebnisse einer Artkreuzung ganz verschieden je nach den Ausgangssippen der reinen Arten ausfallen können. Auch hier will ich mich wieder auf die Erwähnung einiger Beispiele unter den *Nicotiana*-Artbastarden beschränken. Bei der bereits erwähnten Kreuzung *N. paniculata* × *N. Sanderæ* erhält man oft gar keine Keimung oder nur kümmerliche Keimlinge. Nur zweimal gelang es mir, auch blühreife Bastardpflanzen aufzuziehen. Diese beiden Individuen unterschieden sich deutlich voneinander, wie Abb. 2

erkennen läßt. Die eine machte einen vollkommen normalen, wenn auch schwächlichen, intermediären Eindruck, die andere zeigte deut-

nien der Arten, in dem eben besprochenen Fall von *N. Sanderae*. Sie können unter Umständen ganz einfach faktoriell bedingt sein. So erhielt



Abb. 4. Kräftige Pflanze der F_1 -Generation der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae*.

lich gestörte Entwicklung. Das gleiche Ergebnis erhielt auch CHRISTOFF (1928)¹.



Abb. 5. Kümmerformen aus der F_1 -Generation der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae*. (Gleicher Maßstab wie in Abb. 4.)

Diese Unterschiede beruhen auf den genotypischen Verschiedenheiten der einzelnen Li-

nie bei der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae* in allen Fällen, in denen überhaupt Bastardembryonen entstanden, eine Keimung der Samen von 100%. Die Bastardpflanzen selbst waren in der Regel sehr kräftig entwickelt, wie dies bereits seit langem bekannt ist. Bei der Verwendung eines *longiflora*-Individuums, das äußerlich vollkommen normal war, spaltete die F_1 -Generation jedoch zu gleichen Teilen in normale kräftige Bastarde (Abb. 4) und ausgesprochene Kümmerformen (Abb. 5) auf, und zwar ergab sich diese Spaltung in Kreuzungen mit verschiedenen *Sanderae*-Sippen. Die Erklärung für die Spaltung sehe ich darin, daß das betreffende *longiflora*-Individuum heterozygotisch für einen subletalen Erbfaktor war, der jedoch im *longiflora*-Genom recessiv-hypostatisch war. Er spaltet daher in reinen *longiflora*-Linien nicht heraus. Bei der Kreuzung mit *N. Sanderae* erweist er sich dagegen als dominant oder zum mindesten als epistatisch und tritt daher in Erscheinung.

Meist sind jedoch die Entwicklungsstörungen bei Artbastarden in komplizierterer Weise be-

¹ Genetics 13 S. 233—277.

dingt. So erklärt sich auch manchmal die Erscheinung, daß in Kreuzungen in den späteren Generationen Familien herauspalten, die schwerere Entwicklungsstörungen erkennen lassen als die erste Bastardgeneration. Faktoren, die in den reinen Ausgangsarten recessiv-hypostatisch waren, bleiben auch in F_1 latent und spalten erst später heraus.

Chromosomenbindung.

Die Art der Faktorensplaltung hängt von der Art der Verteilung der Chromosomen bei der Reifeteilung ab. Entsprechend den Störungen, die sich bei Artbastarden bei der Reduktionsteilung finden, haben wir auch Störungen der Faktorensplaltung zu erwarten.

Wir können prinzipiell drei Arten der Chromosomenbindung bei der Reifeteilung unterscheiden (Abb. 6).

In dem als Normaltypus zu bezeichnenden Falle paaren sich bei der Reduktionsteilung die homologen Chromosomen, die von den beiden Eltern kommen, miteinander: *Allosyndese*.

Sehr häufig unterbleibt bei Artbastarden die Chromosomenbindung: *Asyndese*.

In seltenen Fällen kommt es zu einer Paarung von Chromosomen innerhalb eines und desselben Genoms, also von Chromosomen, die von demselben Elter herkommen: *Autosyndese*.

Die Erscheinung der Autosyndese ist nicht sehr weit verbreitet. Es ist bisher auch kein Fall genau faktoren-analytisch untersucht, bei dem wenigstens ein Teil der Chromosomen autosyndetisch gebunden sind. Allosyndese und Asyndese sind dagegen sehr weit verbreitete Erscheinungen. Sie sind meist kombiniert, indem nur ein Teil der Chromosomen eines Individuums sich allosyndetisch bindet, während der Rest ungebunden (asyndetisch) bleibt.

Am weitesten ist der *Drosera-Typus* der gemischten Allo-Asyndese verbreitet (Abb. 7). Darunter versteht man die Art der Chromosomenbindung bei den Bastarden zweier Arten mit verschiedener Chromosomenzahl, bei denen alle Chromosomen des Elters mit der niedrigen Chromosomenzahl Partner unter den Chromosomen des anderen Elters finden, während die überzähligen Chromosomen ungepaart bleiben.

Die Stärke der Chromosomenbindung ist bei Artbastarden oft geringer als bei den Vertretern der reinen Elternarten. Bei diesen kann eine Asyndese zwar durch extreme Außenbedingungen hervorgerufen werden. Gewöhnlich tritt aber keine Störung der Bindung einzelner Chromosomen auf.

Einen besonderen Einfluß scheint die Tem-

peratur auf den Ablauf der Reifeteilung und damit die Bindung der Chromosomen auszuüben. Stow (1927)¹ fand in Japan bei verschiedenen Varietäten der Kartoffel, daß sich bei höheren Temperaturen (25—30° C) eine mehr oder weniger weitgehende Asyndese einstellte. Manchmal

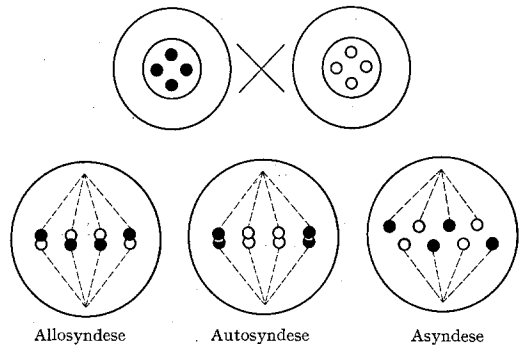


Abb. 6. Schema der Chromosomenbindung bei Artbastarden (nach Brieger 1928).

teilten sich die dabei ungepaart bleibenden Chromosomen bereits in der ersten Reifeteilung, während normalerweise diese Längsteilung erst in der 2. Reifeteilung stattfindet. Bei niedrigen Temperaturen traten dagegen die Chromosomenpaare zu mehreren Sammelchromosomen zusammen. Nur innerhalb eines Bereiches von 15 bis 20° C war der Teilungsablauf normal. Ähnliche Ergebnisse erhielt Stow auch bei Versuchen mit *Tradescantia virginica* und *Paris quadrifolia*. Bei *Gagea lutea* fanden SAKAMURA und Stow (1926)² dagegen bei einer Temperatur von nur 1—2° C normale Pollenentwicklung und bei 25° C schwere Störungen der Reifeteilungen.

Umgekehrt beobachtete MICHAELIS (1926)³ bei *Epilobium* eine weitgehende Asyndese nach Behandlung

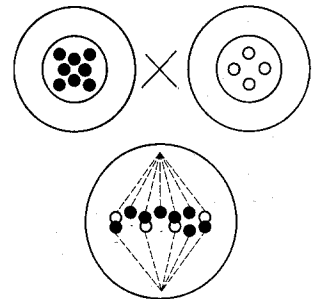


Abb. 7. *Drosera*-Schema der Chromosomenbindung bei Artbastarden.

mit niedrigen Temperaturen. Nach eigenen unveröffentlichten Versuchen mit verschiedenen Tabakvarietäten wird bei diesen der Ablauf der Reifeteilungen durch plötzliche Abkühlung von normaler Außentemperatur (etwa 20° C) auf etwa 2° oder plötzliche Überführung in 35° bis 40° C nicht wesentlich beeinflusst. Erst ein Sprung von der einen Extremtemperatur zu

¹ Jap. Journ. Bot. 3, S. 217—238.

² Jap. Journ. Bot. 3, S. 111—137.

³ Planta 1, S. 569—582.

der anderen (35° auf 2° oder umgekehrt) hat einen deutlichen Einfluß.

Diese wenigen Temperaturexperimente, die ja erst einen sehr bescheidenen Anfang der experimentellen Untersuchung darstellen, zeigen doch so viel, daß 1. der Grad der Allosyndese und überhaupt der Ablauf der Teilung stark von der Temperatur (und auch von anderen Außenbedingungen) abhängig ist, und daß sich 2. verschiedene Arten unter entsprechenden Versuchsbedingungen recht verschieden verhalten können.

Bei vielen Artbastarden kann der Ablauf der Reifeteilung leichter gestört werden als bei den reinen Arten. Der Grad der Allosyndese schwankt bereits unter durchschnittlichen normalen in den Pollenmutterzellen eines Pollenfaches stark. Es muß sogar beinahe zweifelhaft erscheinen, ob sich solche Schwankungen der Allosyndese nicht bei der Mehrzahl der Artbastarde einstellen. Hier sind eingehende Nachuntersuchungen dringend erforderlich.

Die Asyndese wird häufig dadurch bedingt, daß die betreffenden Chromosomen keine Partner finden. Dies ist vor allem bei dem typischen *Drosera*-Schema der Fall. Hierbei wird ja eine Art mit x und eine zweite mit $2x$ Chromosomen gekreuzt. (In Abb. 7 sind es 4 bzw. 8 Chromosomen.) Nur die Hälfte der Chromosomen der höherchromosomigen Art findet also einen Partner. Oft geht die Asyndese auch noch weiter, so daß im Extremfalle gar keine Bindung mehr eintritt. Ausgehend von der Beobachtung, daß sich nur homologe Chromosomen paaren, wird oft der Schluß gezogen, daß immer dann, wenn eine Paarung unterbleibt, die Chromosomen nicht homolog sind. Dabei wird zunächst der Einfluß der Außenbedingungen ganz außer acht gelassen. Ferner wissen wir zur Zeit noch gar nichts darüber, welche Verschiedenheiten in den in ihnen enthaltenen Genen zwei Chromosomen aufweisen dürfen, damit eine Paarung noch möglich wird. Besonders mahnen die Beobachtungen von BEADLE and Mc CLINTOCK (1928)¹ beim Mais zur Vorsicht. Dort konnte ein einfacher Erbfaktor festgestellt werden, der jede Chromosomenpaarung in reinen Maissippen unmöglich macht. Also schon verhältnismäßig geringfügige faktorielle Unterschiede können zu einem Ausbleiben der Chromosomenbindung führen!

Die Spaltung bei Artbastarden.

Eine Faktorenanalyse ist bisher nur bei allosyndetischen oder allo-asyndetischen Bastarden

durchgeführt worden. Die Verhältnisse, die sich bei Autosyndese ergeben müssen, konnten dagegen bisher noch nicht untersucht werden, da diese Bastarde in den bisher bekannten Fällen steril waren.

Im Prinzip ist die Spaltung in den analysierten Fällen eine normale Mendelspaltung, wenn auch durch Gonen- und Zygotenelimination das Endresultat stark verschoben sein kann. Wir wollen hier nur vier allgemein wichtige Fragekomplexe zur Diskussion stellen: 1. Die Spaltung und Vererbung der Charaktere der Elternarten, 2. das Auftreten von Neukombinationen, die zwischen den Elterntypen vermitteln, 3. das Erscheinen ganz neuer Eigenschaften bei den sog. „extravaganten“ Nachkommen und 4. das Problem einer „konstant-intermediären Vererbung“.

1. *Vererbung der Artcharaktere.* Es kann als eine allgemeine Regel gelten, daß die Eigenschaften der Elternarten in den F_2 - und Folgegenerationen sehr kompliziert aufspalten. Immer wieder treffen wir in der Literatur die Angabe, daß unter zahlreichen F_2 -Individuen nicht zwei gleiche auftraten, und daß Pflanzen, die den reinen Elternarten entsprechen, selten sind oder so gut wie ganz fehlen.

Von ganz besonderem Interesse ist die Frage, wie die Allelen zu denjenigen Gene beschaffen sind, die die Artcharaktere der Elternarten bedingen. Besonders gut sind in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei dem Bastard der beiden *Nicotiana*-Arten *N. Langsdorffii* und *N. Sanderae*, die EAST (1916), SKALINSKA (1921) und BRIEGER (1927, und unveröffentlicht) genauer untersuchten, bekannt.

Diese beiden Arten haben die gleiche Chromosomenzahl, und in den vollkommen fertilen Bastarden findet sich immer eine vollkommene Allosyndese. *N. Langsdorffii*, die äußerlich nur in einer Form bekannt ist — abgesehen von Formen hybridogenen Ursprungs — ist durch rein grüne Blüten und blauen Blütenstaub charakterisiert. Bei *N. Sanderae* kennen wir dagegen sehr viele verschiedene Sippen, die wohl aus der Kreuzung der beiden Stammarten *N. alata* mit elfenbeinfarbenen Blüten, die manchmal grünlich oder violett angehaucht sind, und *N. Forgetiana* mit dunkelroten Blüten hervorgegangen sind. Dabei treten Formen mit rein violetten Blüten und mit weißen Blüten auf. Alle *N. Sanderae*-Pflanzen haben weißlichgelben Blütenstaub. Auf die zahlreichen weiteren Unterschiede der beiden Arten, die ja zu verschiedenen Sektionen gestellt werden, können wir hier nicht näher ein-

¹ Science 68, S. 433.

gehen. Die genetische Analyse der Formkreise von *N. Sanderae* und ihrer Bastarde mit *N. Langsdorffii* haben unter anderem zu der einwandfreien Feststellung der in Tabelle 1 zusammengestellten Erbfaktoren geführt, die alle klare Spaltungsverhältnisse ergaben. Ich beschränke mich hierbei auf diejenigen Faktoren, die ich selbst eingehend untersucht habe.

Tabelle 1.

<i>Sanderae</i> -Formen		<i>Langsdorffii</i>
CC farbige Blüten	cc weiße Blüten	$C_L C_L$ farbige Blüten
II farbige Blüten	ii elfenbeinfarbene Blüten	$i_L i_L$ elfenbeinfarbene Blüten
RR rote Blüten	rr violette Blüten	$r_L r_L$ violette Blüten
—	nn Außenseite der Kronenzipfel farbig	$N_L N_L$ (Außenseite ohne Anthokyan, mit Chlorophyll)
—	gg Blüten so gut wie ohne Chlorophyll	$G_L G_L$ Blüten grün
—	$b^1 b^1 b^2 b^2$ Pollen weißlich	$B^1_L B^1_L B^2_L B^2_L$ Pollen blau

Es ergeben sich danach für die Elternarten die folgenden Konstitutionsformeln:

N. alata CC ii rr nn gg $b^1 b^1 b^2 b^2$, Blüten elfenbein über violett, Pollen weißlich.

N. Forgetiana CC II RR nn gg $b^1 b^1 b^2 b^2$, Blüten rot, Pollen weißlich.

N. Langsdorffii $C_L C_L i_L i_L r_L r_L N_L N_L G_L G_L B^1_L B^1_L B^2_L B^2_L$, Blüten grün über elfenbein, Pollen blau.

Das Auffallendste bei diesem Faktorenschema ist, daß *N. Langsdorffii*, deren Blütenblätter kein Anthokyan enthalten, doch Erbfaktoren besitzt, die die Verteilung des Anthokyans kontrollieren.

Bei *Antirrhinum*-Artbastarden fanden BAUR und LOTSY, daß die wilden Arten *A. Segovia*, *latifolium*, *Ibanyezii*, *molle* u. a. m. über die meisten Mutantentypen von *A. majus* dominant sind. Im einzelnen liegen die Verhältnisse aber doch komplizierter, da nach BAUR, dessen Angaben ich bestätigen kann, die F_1 -Generationen der Kreuzungen dieser Arten mit verschiedenen Sippen von *A. majus* durchaus nicht immer gleich ausfallen:

Bei der Kreuzung von *A. Segovia*, einer schmalblättrigen Art mit weißen Blüten, die am Schlund einen braunen Fleck zeigen, mit einer Reihe von *majus*-Sippen war die F_1 -Generation immer gleich ausgebildet: Wuchs und Blatt-

form normal, Blütenform normal, Blütenfarbe ein helles violett, wohl die „Wildfarbe“ von *majus*. Nur bei der Kreuzung von *Segovia* mit einer *majus*-Sippe, die helleosinfarbene Blüten hatte, waren die Blüten in F_1 rein weiß oder vielmehr sehr hell eosin. Bei der Kreuzung zwischen dem gelbbühenden *A. latifolium* und verschiedenen *majus*-Sippen waren kaum zwei F_1 -Generationen einander ganz gleich.

Da, wie bereits erwähnt, nach den genauen Untersuchungen von BAUR und LOSTY die wilden Arten in der Regel über die recessiven Mutanten von *majus* dominant sind, so muß es sich bei diesen Verschiedenheiten der F_1 -Generationen eines Individuums der wilden Art mit den Vertretern verschiedener *majus*-Sippen um die Wirkung von Faktoren der *majus*-Sippen handeln, die in diesen selbst hypostatisch sind und daher bei den Sippenkreuzungen nicht erfaßt werden können. Sie spalten in den Artkreuzungen dagegen heraus. Solche Faktoren lernten wir ja oben bei *N. Langsdorffii* kennen, bei der eine Reihe von Faktoren vorkommen, die Farbe und Verteilung des Anthokyans in den Blütenblättern beeinflussen. (Die Faktoren C_L , r_L und N_L). Da der recessiv-epistatische Faktor für Elfenbein (i) jede Anthokyanbildung in der Blüte unterdrückt, ist eine Analyse der Anthokyan-Faktoren innerhalb der *Langsdorffii*-Sippen unmöglich.

Eine weitere wichtige Frage ist es, warum die F_1 -Bastarde in der Regel intermediär sind. Teilweise wird es sich hierbei wirklich um eine intermediäre Ausbildung der einzelnen, monofaktoriell bedingten Charaktere handeln, indem weder die Allele des einen noch die des anderen Elters dominieren. Daneben kommen auch einwandfrei dominante Allele vor, so daß der Bastard in den durch diese bedingten Außeneigenschaften dem dominanten Elter ganz entsprechen muß (Tabelle 1). Da diese dominanten Allele auf beide Eltern verteilt sind und infolgedessen jede Elternart etwa gleich viele dominante und rezessive Eigenschaften mitbringt, so resultiert ein Bastard, der als Ganzes zwischen den Eltern steht.

Wenn die untersuchten Erbfaktoren die Ausbildung von mehr als einem Charakter beeinflussen, dann können die Dinge ganz besonders kompliziert liegen. Ein Beispiel soll das näher erläutern. Der oben erwähnte Faktor c von *N. Sanderae* bedingt in homocygotem Zustande (cc) nicht nur die Bildung weißer Blüten sondern auch die weißlicher, unregelmäßig geformter und daher eckiger Samen. Alle Pflanzen, die das C - oder C_L -Allel enthalten, haben farbige Blüten und dunkelbraune, abgerundet eiförmige Samen.

Eine Ausnahme von dieser Regel machen jedoch die Pflanzen, die homozygot für den *c*-Faktor von *N. Sanderae* sind und außerdem die Faktoren $B^1_L B^2_L$ von *N. Langsdorffii* enthalten. Sie besitzen zwar weiße Blüten (*cc*) und blauen Pollen ($B^1_L B^2_L$), aber braune rundliche Samen. Die Faktoren $B^1_L B^2_L$, die nicht allel zu *c* sind, sind epistatisch über den einen Effekt von *c*, die Ausbildungsweise der Samen. Im übrigen beeinflussen sich die Faktoren nicht. Die folgende Übersicht soll die Verhältnisse noch genauer veranschaulichen:

Tabelle 2¹.

Konstitution		Pollen	Blüten	Samen
<i>C</i> —	$B^1_L — B^2_L —$	blau	farbig	braun rundlich
<i>C</i> —	$b^1 b^1 B^2_L —$ $B^1_L — b^2 b^2$ $b^1 b^1 b^2 b^2$	weiß	farbig	braun rundlich
<i>cc</i>	$B^1_L — B^2_L —$	blau	weiß	braun rundlich
<i>cc</i>	$b^1 b^1 B^2_L —$ $B^1_L — b^2 b^2$ $b^1 b^1 b^2 b^2$	weiß	weiß	weißlich eckig

2. Auftreten und Fehlen von Zwischentypen. Das Auftreten der verschiedensten Kombinationen der elterlichen Eigenschaften in den Folgegenerationen ist eine so selbstverständliche Konsequenz des Mendelns der Artunterschiede, daß ein näheres Eingehen darauf kaum notwendig ist.

Interessanter ist dagegen das Ausfallen der Zwischentypen, das besonders bei mehr oder minder ausgesprochen sterilen Artbastarden beobachtet worden ist. Dieser Ausfall, der besonders eingehend bei *Nicotiana*-Artbastarden und *Triticum*-Artbastarden untersucht worden ist, beruht sowohl auf einer gonischen wie einer zygotischen Elimination. Es handelt sich dabei vorwiegend um Kreuzungen von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl, bei denen die Chromosomenbindung nach dem *Drosera*-Schema erfolgt.

Wenn man die F_2 -Generationen und die Rückkreuzungen mit den Elternarten vergleicht, so kann man allgemein feststellen, daß sowohl was Chromosomenzahl als auch was die einzelnen Charaktere anbelangt, intermediäre Formen ganz fehlen oder doch an Zahl sehr zurücktreten. Die Mehrzahl der Nachkommen entspricht den Elternarten vollkommen oder weist nur vereinzelt Züge des anderen Elters auf.

¹ Der Gedankenstrich in den Konstitutionsformeln bedeutet, daß das betreffende Gen homozygot oder heterozygot vorhanden ist, also z. B. $C — = CC$ oder Cc .

Bei den Weizenkreuzungen, besonders in den Verbindungen von Emmer ($2n = 28$) und Dinkel ($2n = 42$) treten sowohl fast reine Emmer- wie Dinkel-Pflanzen in der Nachkommenschaft auf, die noch außerdem einige Charakterzüge des anderen Elters besitzen, aber nicht ausgesprochen intermediäre Formen.

Bei den Kreuzungen zwischen *Nicotiana tabacum* × *silvestris* ($n = 24 \times n = 12$) sowie den Kreuzungen *N. rustica* var. × *paniculata* verhalten sich nach den Untersuchungen von EAST (1921) und GOODSPEED and CLAUSEN (1922, 1927) die Nachkommen, die dem niedrig chromosomigen Elter entsprechen, anders wie die hoch chromosomigen Individuen. Nur die letzteren zeigen Züge beider Eltern häufig vermischt. Die ersteren besitzen dagegen fast ausschließlich *paniculata* oder *silvestris*-Charaktere.

Anders scheinen die Dinge bei den Kreuzungen von *N. tabacum* mit den Arten *N. tomentosa* und *N. Rusbyi* ($n = 24 \times n = 12$) (BRIEGER, unveröffentlicht) zu liegen. Hier treten in den Rückkreuzungen zu den niedrig chromosomigen Arten niemals Individuen auf, die diesen Eltern ganz entsprechen, sondern die Nachkommen weichen deutlich von diesen ab. Es gelang in der Kreuzung *tabacum* × *Rusbyi* sogar nach zweimaliger Rückkreuzung zu *Rusbyi* hochgradig fertile Familien zu züchten, die sich immer noch deutlich von *N. Rusbyi* unterscheiden. Hierbei war besonders interessant, daß neben morphologischen Charakteren von *tabacum* auch ein physiologischer, die Fähigkeit zu schneller Entwicklung, auf die sonst *Rusbyi*-ähnlichen Familien übertragen werden konnte. Reine *tabacum*-Pflanzen kommen nach etwa 4–5 Monaten zur Blüte, reine *Rusbyi*-Pflanzen dagegen erst nach etwa 10 Monaten. In den späteren Generationen der Artkreuzung traten fertile, *Rusbyi* sehr stark ähnelnde Individuen auf, die bereits nach etwa 7 Monaten blühten.

Für den Züchter folgt aus diesen Feststellungen, daß es auch bei hochgradig sterilen Artbastarden, bei denen die Mehrzahl der Kombinationstypen in F_2 und den späteren Generationen ausfallen, möglich ist, innerhalb gewisser Grenzen Kombinationskreuzungen mit Erfolg durchzuführen. Nur müssen eben wegen der starken Elimination größere Individuenzahlen aufgezogen werden als etwa bei voll fertilen Artkreuzungen, bei denen es umgekehrt schwierig ist, die reinen Elternarten wieder rein aus den Kreuzungen zu gewinnen.

3. Das Erscheinen ganz neuer Formen durch die Kombination der elterlichen Eigenschaften, ist eine bei Artkreuzungen sehr weit verbreitete

Erscheinung. Ihre theoretische mendelistische Erklärung mit Hilfe des Polymerieprinzipes ist nicht schwierig. Der sichere faktorielle Nachweis der polymeren Bedingtheit dieser „Novitäten“ oder „extravaganten Formen“ ist dagegen schwer zu erbringen. Die Möglichkeit eines mutativen Ursprungs infolge einer hohen Mutationsrate bei den stark heterozygoten F_1 -Bastarden kann zunächst nicht ausgeschaltet werden.

Besonders interessant ist jedoch eine Erscheinung, die zuerst EAST (1921) bei der Kreuzung verschiedener Formen von *N. rustica* mit der monotypischen *N. paniculata* machte. In der Nachkommenschaft dieser Kreuzungen treten nicht nur Formen auf, die der als Elter benutzten *rustica*-Varietät entsprechen, sondern auch Vertreter fast aller anderen *rustica*-Varietäten. Ähnliche Beobachtungen wurden bei verschiedenen Weizenkreuzungen gemacht. Zur Illustration dieser Verhältnisse möchte ich über Beobachtungen an den Nachkommen der Kreuzung zwischen *N. tabacum Cuba* \times *N. Rusbyi* berichten.

Die zahlreichen Formen von *N. tabacum* können nach ihrer Blattform auf 4 Grundformen zurückgeführt werden, die in Abb. 8 abgebildet sind¹. In Abb. 9 sind dann die Blätter von F_1 -Pflanzen einiger *tabacum*-Formen mit *Rusbyi* abgebildet und in Abb. 10 die Blätter von Pflanzen der Rückkreuzung von *N. tabacum Cuba* \times *Rusbyi* zu *Cuba* abgebildet. Jedes Blatt entspricht einem Individuum, und es sei hier eingeschoben, daß die Blattform der *Nicotiana*-Arten weitgehend konstant ist, während ihre Größe stark modifizierbar ist. In der außerordentlich großen Anzahl von Formtypen innerhalb der Rückkreuzung kann man leicht typische Vertreter der vier oben unterschiedenen Grundtypen unterscheiden, daneben aber noch zahlreiche Mischtypen. Das gleiche gilt für den gesamten Habitus, die Blütenform und -farbe usw. Bei der Neukombination der zahlreichen Gene, in denen sich die gekreuzten Arten unterscheiden, wird ungefähr die ganze *Variationsbreite der Stammarten wiederholt*.

Besonders interessant und für den Züchter wichtig ist, daß manche neue Typen schnell konstant werden. Dies war in sehr starkem Maße bei der bereits mehrfach erwähnten Kreuzung *tabacum Cuba* \times *Rusbyi* der Fall. In Abb. 11 (siehe Abbildungen auf Seite 151 u. 152) sind die Blätter von einigen solchen bereits homozygoten Familien mit denen der beiden Elternarten verglichen. Auch hier entspricht wieder jedem Blatte ein Individuum, und man

¹ Die Blätter in Abb. 8—11 sind alle in gleicher Verkleinerung wiedergegeben.

erkennt deutlich die weitgehende Homozygotie der Familien an der übereinstimmenden Gestalt der Blätter der Schwesterindividuen. Die Unterschiede der Blattform und der durchschnittlichen



Abb. 8. Grundtypen der Blattform von *N. tabacum*.
1. *Cuba* — 2. *macrophylla*. — 3. *petiolaris*. — 4. *lanceolata*.

Blattgröße zwischen den Eltern und den neuen Rassen ist in den Abbildungen deutlich zu erkennen. Ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei der Untersuchung anderer Charaktere, wie Habitus, Blütenform und -farbe u. a.

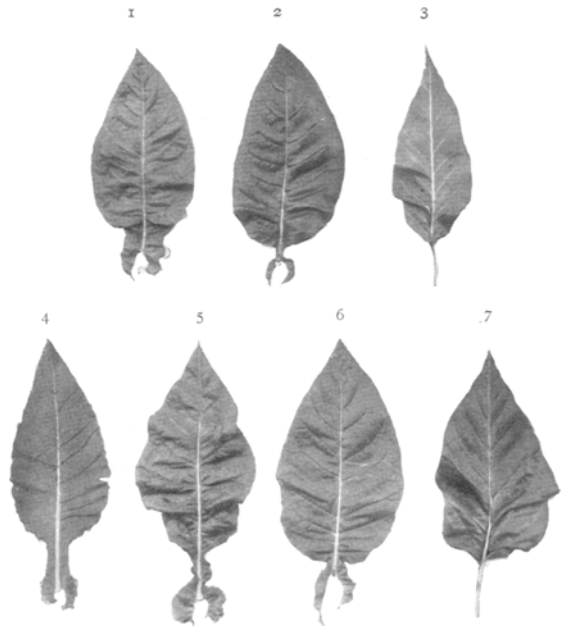


Abb. 9. Blätter einiger Varietäten von *N. tabacum* (1. *Cuba*, 2. *macrophylla*, 3. *petiolaris*) von *N. Rusbyi* (4) und ihren F_1 -Bastarden (5—7).

4. Das Vorkommen einer sogenannten „konstant intermediären Vererbung“ bei Artbastarden ist in der Literatur immer wieder beschrieben worden und beinahe ebenso oft widerlegt worden. Zweifellos wird das Ausbleiben einer Spaltung sehr häufig dadurch vorgetäuscht, daß die nur quantitativen Artunterschiede durch viele kumulative Faktoren bedingt sind. Aber daneben sind in den letzten Jahren eine ganze

Reihe von Fällen bekannt geworden, in denen sich der F_1 -Typus, der ja meist intermediär zwischen den Eltern steht, tatsächlich konstant weiter vererbt. Die cytologische Untersuchung dieser Fälle hat die Erklärung für das Ausfallen der Mendelspaltung erbracht: Die *Chromosomen-*

teilung, durch die diese Verdoppelung zustande kommt, können ganz verschiedener Art sein. Die Verdoppelung muß in manchen Fällen bei den vegetativen Teilungen erfolgt sein, ohne daß wir etwas Genaueres darüber wissen. Außerdem führen die verschiedensten Störungen der

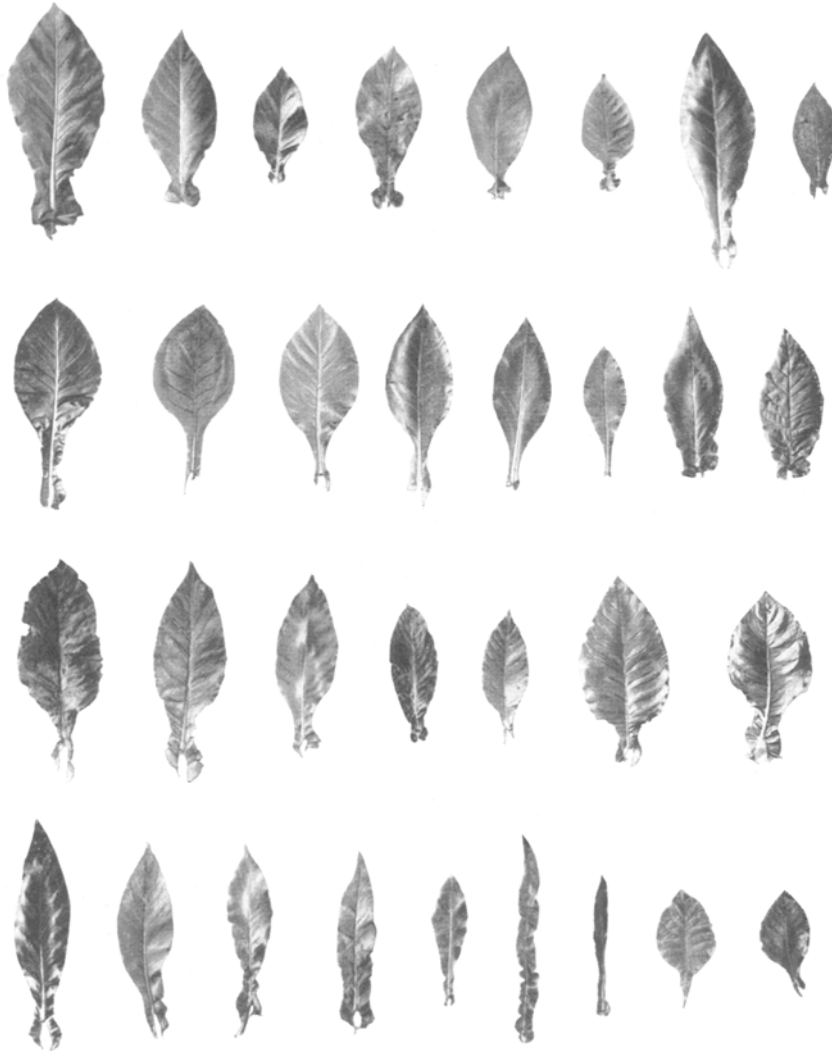


Abb. 10. Blätter verschiedener Individuen der Rückkreuzung (*N. tabacum Cuba* × *N. Rusbyi*) × *N. tabacum Cuba*.

zahl ist verdoppelt worden. Bei den Reifeteilungen solcher Individuen mit doppelter Chromosomenzahl findet jedes Chromosom einen homologen und sogar identischen Partner. Die Teilung selbst verläuft daher regelmäßig, und eine Spaltung von Erbfaktoren kann bei der vollkommenen „Homozygotie“ nicht stattfinden¹.

Die Besonderheiten der Kern- und Zell-

Reifeteilungen zu der Entstehung unreduzierter Gonen, die also dann die volle Chromosomenzahl des betreffenden F_1 -Individuums haben (vgl. BRIEGER 1928). Durch die Vereinigung zweier unreduzierter Gonen bzw. Gameten entstehen Individuen mit verdoppelter Chromosomenzahl in den Nachkommenschaften von F_1 .

Eine Chromosomenverdoppelung durch Unregelmäßigkeiten der vegetativen Teilung ist bei Artbastarden von Primeln, Erdbeeren, Nacht-

¹ Vgl. K. BELAR, Züchter Heft 1. 1929.

schatten und *Nicotiana*-Arten beobachtet worden, eine solche durch Störungen der Reifeteilungen bei Bastarden innerhalb der Gattungen *Nicotiana*, *Rubus* und vor allem bei der Kreuzung *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. In anderen Fällen, zu denen die bekannte *Aegilotriticum*-Form gehört, ist die Entstehungsgeschichte nicht genau bekannt.

Die wenigen angeführten Beispiele zeigen, daß eine Chromosomenvermehrung bei Artbastarden sehr häufig auftritt, und zwar viel häufiger als bei reinen Arten. Ob die relative Häufigkeit der Verdoppelung bei *Solanum*- und *Nicotiana*-Artbastarden einen tieferen Grund hat oder nicht, kann zur Zeit nicht gesagt werden. Man darf dabei nicht übersehen, daß besonders in der Gattung *Nicotiana* mehr Bastarde aufgezogen worden sind als in anderen Gattungen.

In neuerer Zeit ist mehrfach, zuerst wohl von WINGE (1917), die Ansicht vertreten worden, daß verschiedene natürliche Arten, vor allem aber Kulturarten, ihre Entstehung einer Chromosomenverdoppelung in einem Artbastard verdanken. In dieser allgemeinen Formulierung läßt sich diese Anschauung weder beweisen noch widerlegen. Daß es „konstant intermediäre“ Artbastarde gibt, kann nicht bezweifelt werden. Ob man aber diese neuen Formen als neue Arten betrachten will, ist eine Frage des „systematischen Taktes“. Von einer existierenden natürlichen Art ist eine nochmalige Entstehung im Experiment bisher in keinem Falle beobachtet worden.

Für die Art *N. tabacum* mit ihren zahlreichen Kulturformen hat CLAUSEN (1928) eine Entstehung aus dem Bastarde *N. silvestris* × *N. tomentosa* durch Chromosomenverdoppelung angenommen. Dem gegenüber kann nur darauf hingewiesen werden, daß die genetische Analyse dieser Arten und ihrer Bastarde sowie der anderen Spezies der Gattungssektion *tabacum* es sehr wahrscheinlich erscheinen läßt, daß die charakteristischen Artmerkmale bei jeder Art durch besondere Gene bedingt werden, und daß wir daher *tabacum* nicht durch eine bloße Summierung der Charaktere zweier Arten erhalten können.

Für die Gattung *Triticum* nehmen manche Autoren an, daß die Hauptgruppen der Arten durch die Kombination dreier Chromosomensätze *A*, *B* und *C* entstanden sind. Danach ist



Abb. 11. Blätter homozygoter Familien (2—4), die in der Kreuzung *N. tabacum* Cuba (1) × *N. Rusbyi* (5) herausgespalten sind. (Siehe auch umseitige Abb.)

Einkorn mit 14 Chromosomen . . . *AA*
 Emmer mit 28 Chromosomen . . . *AABB*
 Dinkel mit 42 Chromosomen . . . *AABBCC*

In der Gattung *Rosa* nimmt HURST die Existenz von fünf solchen Grundsätzen zu je 7 Chromosomen an. Durch die Kombination

dieser „Septette“ sollen die verschiedenen Arten entstanden sein.

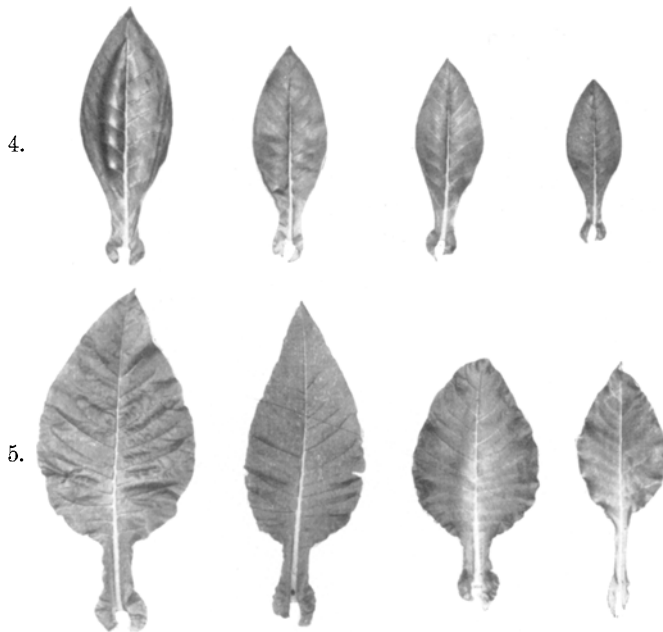


Abb. 11. Blätter homozygoter Familien (2—4), die in der Kreuzung *N. tabacum Cuba* (1) × *N. Rusbyi* (5) herausgespalten sind. (Siehe auch rückseitige Abb.)

Die züchterische Bedeutung der Artbastarde.

Zum Schluß wollen wir noch einmal kurz auf die allgemeine züchterische Bedeutung der Artkreuzungen hinweisen. Abgesehen davon, daß es von Vorteil sein kann, die üppige Entwicklung vieler Artbastarde auszunutzen, bieten die Folgegenerationen der Kreuzungen mit ihrer Formenmannigfaltigkeit fast unbegrenzte Möglichkeiten für Kombinationszüchtungen. Daß hierbei die Sterilität der Bastarde, wenn sie nicht vollkommen ist, kein unüberwindliches Hindernis darstellt, ist wohl aus den vorangegangenen Auseinandersetzungen deutlich hervorgegangen.

Für die züchterische Ausnutzung von Artkreuzungen gilt aber in besonders hohem Maße, daß eine genaue theoretische Durcharbeitung einer derartigen Kombinationskreuzung im Sinne der modernen Vererbungswissenschaft nicht nur eine Zeit- und Arbeitersparnis bedeutet, sondern oft für die Erreichung des Zieles unbedingt notwendig ist.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster i. W.)

Das Gen in fremder Erbmasse.

Nach Kreuzungsversuchen mit Zahnkarpfen.

Von **Curt Koswig**.

Keine andere Wirbeltiergruppe ist besser zu genetischen Untersuchungen geeignet als die Fische. Denn eine der wichtigsten Voraussetzungen vererbungswissenschaftlicher Untersuchungen — eine möglichst zahlreiche Nachkommenschaft in relativ kurzer Zeit zu erzeugen — erfüllen in auch nur annähernder Weise Vögel und Säugetiere nicht. Und doch ist bislang in fischereilichen Kreisen nichts geschehen, um durch planmäßige Anwendung der Gesetze, die die moderne Genetik aufgedeckt hat, den Nutzen, den die Fischzucht einbringt, zu steigern. Im Gegenteil dadurch, daß z. B. in einem Karpfenlaichteich stets mehrere Männchen und Weibchen gesetzt werden, ist ein modernes tierzüchterisches Verfahren einfach zur Unmöglichkeit gemacht.

Wie außerordentlich erfolversprechend aber gerade genetische Untersuchungen an Fischen sein können, zeigen die Forschungen mehrerer Genetiker in den letzten Jahren. In diesen

Experimenten wurde allerdings mit solchen Fischen gearbeitet, die wegen ihrer Kleinheit zur Zucht in Aquarien geeignet sind. Als bestes Untersuchungsobjekt erwiesen sich die Zahnkarpfen, kleine, in den Tropen und Subtropen fast der ganzen Welt verbreitete Fische. Die Untersuchungen an ihnen wurden bald von hoher theoretischer Bedeutung. Bei *Oryzias latipes* entdeckte AIDA ('21) und fast gleichzeitig SCHMIDT ('20) bei einer lebendgebärenden Form, *Lebistes reticulatus*, besonders klare Fälle einseitiger männlicher Vererbung einer Reihe äußerer Merkmale, für die die Gene im Y-Chromosom des heterogameten Männchens lokalisiert sind. In jüngster Zeit hat CONSTANTINESCU ('29) an *Panchax panchax* die Vererbung des männlichen Polymorphismus auf ein mendelndes Faktorenpaar zurückführen können und eine Mendelanalyse bei *Rivulus urophthalmus* ('28) gemacht. Durch besonderen Reichtum an Farbvarietäten zeichnet sich der