

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

Bitterstoffarme Lupinen

(vorläufige Mitteilung).

Von **R. v. Sengbusch.**

Theoretisch ist man sich längst darüber im klaren, daß eine züchterische Herabsetzung des Alkaloidgehaltes der Lupinen möglich sei, aber auch die beste bisher bekannte Alkaloidbestimmungsmethode von PRJANISCHNIKOW¹ entsprach nicht den Anforderungen, die man vom züchterischen Standpunkt aus stellen mußte.

Im Jahre 1926 behandelte Professor BAUR dieses Thema in einer Spezialvorlesung und betonte die außerordentlich große volkswirtschaftliche Wichtigkeit der Frage. Dadurch angeregt, begann ich mich im August 1926 mit diesem Problem zu beschäftigen. Ich bearbeitete zunächst dieses Thema im Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin-Dahlem und später im Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg. Nach Ausarbeitung einer geeigneten Untersuchungsmethode auf den Alkaloidgehalt fand ich aus einem großen zu diesem Zweck im Herbst 1926 noch speziell geernteten Material von gelben Lupinen (*Lupinus luteus*) die erste nicht bitter schmeckende Pflanze. Nach weiterer Vervollkommnung der Methode gelang dann in den Jahren 1927, 1928 und 1929 die Auffindung weiterer nicht bitterer Pflanzen, die sich dann als erblich konstant nicht bitter erwiesen. Mit der gleichen Methode wurden auch von der blauen Lupine (*Lupinus angustifolius*) erblich nicht bittere Pflanzen gefunden.

Nicht bitter sind sowohl bei den neuen gelben wie bei den neuen blauen Lupinen Samen, Blätter und Stengel. Das läßt erwarten, daß die neuen Lupinen im großen Umfang als Grünfutter benutzt werden können.

Die Konstanz der neuen Sorte ist für die erst gefundenen nicht bitteren gelben Lupinen bisher durch vier Generationen geprüft, die Konstanz der nicht bitteren blauen durch zwei Generationen.

Der Gesamtalkaloidgehalt der Samen meiner

besten gelben Lupinenstämme schwankt zwischen 0,03—0,007% gegenüber einem Alkaloidgehalt von 0,877% der normalen bitteren Lupinen. Der Gesamtalkaloidgehalt der gelben Süßlupinen beträgt demnach nur etwa $\frac{1}{100}$ von dem der bitteren Lupinen, ist also geringer als der Alkaloidgehalt von gut entbitterten gewöhnlichen Lupinen, die immerhin noch etwa 0,05% bis 0,03% Gesamtalkaloid enthalten.

Meine Untersuchungen über den Gesamt- und Reinprotein-Stickstoffgehalt der Samen ergaben, daß keine Korrelation zwischen dem Gesamt- und Reinprotein-Stickstoff und dem Alkaloidgehalt besteht. Der Gesamtstickstoffgehalt der normalen bitteren Lupinen beträgt 7,7600%, der Gesamtproteingehalt 42,6802% und der Reinprotein-Stickstoffgehalt 6,018%. Die entsprechenden Zahlen für die gelbe Süßlupine, Stamm 196, sind 7,9440, 43,6922 und 6,290%.

Morphologisch unterscheiden sich die neuen Rassen in keiner Weise von den normalen bitteren Lupinen. Sie haben, so weit ich bis jetzt beobachten konnte, abgesehen von dem Alkaloidgehalt, genau die gleichen guten und schlechten Eigenschaften wie die bitteren Rassen.

Die Durchführung der Arbeit bedingte, daß rund 1,2 Millionen einzelne Individuen untersucht wurden, und in diesem Material sind bis jetzt sechs süße gelbe und zwei süße blaue Individuen gefunden worden, die alle dann als Ausgangsmaterial für die neuen Stämme dienen. Noch nicht genügend bearbeitet ist bisher die weiße Lupine (*Lupinus albus*), doch sind die entsprechenden Arbeiten im Gange.

Da das gesamte Material der neuen Rassen zunächst möglichst ausschließlich der Vermehrung dienen soll, können frühestens im Herbst 1930 eingehendere chemische und physiologische Untersuchungen an großem Material der neuen Rassen angestellt werden. Ebenso sollen, sobald genügend Vorräte vorhanden sind, in großem Maßstab Fütterungsversuche mit großen landwirtschaftlichen Versuchstieren durchgeführt werden. Bisher konnten die Versuche nur mit kleinen Versuchstieren angestellt werden.

¹ PRJANISCHNIKOW, Methoden der Alkaloid- und Stickstoffbestimmung im Zusammenhang mit der Lupinen-Selektion. Journal für landw. Wissenschaft, Moskau 1924, Heft 5 u. 6.

Sobald von den neuen Sorten genügend Saatmaterial vorhanden ist und diese Versuche abgeschlossen sind, sollen die Lupinen unter dem Namen „Sengbusch's gelbe Grünfutter-Süßlupine“ und „Sengbusch's blaue Grünfutter-Süßlupine“ auf den Markt kommen.

Die Durchführung der bisherigen Arbeiten

wurde sehr wesentlich gefördert durch Zuschüsse, die das Reichsministerium für Ernährung und Landwirtschaft dem Kaiser-Wilhelm-Institut zur Verfügung gestellt hat, und durch die Überlassung einer Reihe von Instrumenten und Apparaten durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

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

Die Geschlechtsformen bei *Fragaria* und ihre Vererbung.

Von **E. Kuhn.**

Die Geschlechtsverteilung bei wilden und kultivierten Erdbeeren ist sehr mannigfaltig. Frühzeitig haben die Gärtner erkannt, daß bei *Fragaria* das Geschlecht in engster Beziehung zu der Fertilität steht. Eine genaue Kenntnis der Geschlechtsformen und ihrer Vererbung ist daher nötig, wenn der Züchter in rationeller Weise den Ertrag steigern will.

Aus den Angaben der systematischen Literatur kann man nur schwer einen Überblick über die wirkliche Geschlechtsverteilung gewinnen. Meist wird gesagt, *alle* Arten seien zwittrig mit einer mehr oder weniger starken Tendenz zur Polygamie (Pleogamie) und Diöcie. Aufklärung können nur mehrjährige Beobachtungen an lebenden Pflanzen und Vererbungsversuche ergeben. Darüber liegen einige ausgezeichnete, hauptsächlich amerikanische Arbeiten vor, in denen aber meist das Verhalten der kultivierten Sorten nicht genügend von dem der wilden Arten geschieden wird. Aufgabe der folgenden Zeilen soll es sein, die zerstreuten und zum Teil schwer zugänglichen Angaben zu einem einheitlichen Bilde zusammenzufassen. *Wir werden sehen, daß es drei bezüglich der Geschlechtsvererbung prinzipiell verschiedene Formengruppen gibt.*

Es soll versucht werden, die scheinbar so komplizierten Geschlechtsverhältnisse in Beziehung zu der von CORRENS (1907) begründeten und in seiner letzten Zusammenstellung im „Handbuch der Vererbungswissenschaft“ (1928) umfassend ausgebauten Theorie der Geschlechtsvererbung bei den höheren Pflanzen zu setzen. Die wichtigsten Ergebnisse und Anschauungen von CORRENS müssen kurz referiert werden, da sie eine Klärung und ein Verständnis der Geschlechtsformen bei *Fragaria* zu geben vermögen. Bezüglich der Beweise und aller Einzelheiten sei nachdrücklich auf diesen Artikel verwiesen.

In der Blütenbiologie unterscheidet man Zwitterigkeit und Eingeschlechtigkeit (Diklinie). Die Eingeschlechtigkeit wird dann wieder in Einhäusigkeit (Monöcie) und Zweihäusigkeit (Diöcie) eingeteilt, je nachdem die männlichen und weiblichen Blüten auf demselben oder auf verschiedenen Individuen gebildet werden. Genetisch können sich aber nur Individuen, nicht einzelne Blüten an derselben Pflanze voneinander unterscheiden. Es gibt daher prinzipiell nur zwei in ihrem erblichen Verhalten voneinander unterschiedene Erscheinungsformen des Geschlechts: Gemischtgeschlechtigkeit (Synöcie) und Getrenntgeschlechtigkeit (Heteröcie). Es wäre dringend zu wünschen, daß diese Terminologie allgemein angewandt würde. Die vielen Mißverständnisse und Zweideutigkeiten, zu denen Ausdrücke wie zwittrig und eingeschlechtig Veranlassung geben, wenn nicht gesagt wird, ob sie sich auf Blüten oder auf Individuen beziehen, könnten dann vermieden werden.

Als **gemischtgeschlechtige oder synöcische Pflanzen** bezeichnen wir solche, welche die männlichen und weiblichen Keimzellen auf *einem* Individuum hervorbringen, gleichgültig ob in derselben Blüte (zwittrig) oder in verschiedenen Blüten (einhäusig). Ebenso gehören alle Kombinationen von zwittrigen mit eingeschlechtigen Blüten auf einem Individuum hierher: Gynomonöcie (zwittrige und weibliche Blüten), Andromonöcie (zwittrige und männliche Blüten), Trimonöcie (zwittrige, männliche und weibliche Blüten).

Die diploide Phase (die eigentliche Pflanze) ist also stets gemischtgeschlechtig, nur die haploide Phase (Pollenkorn bzw. Embryosack) ist getrenntgeschlechtig. *Die Geschlechtsbestimmung, d. h. die Entscheidung darüber, ob männliche oder weibliche Keimzellen gebildet werden, erfolgt hier in jedem Falle phänotypisch, d. h. stets vor der Reduktionsteilung, entweder bei*

der Anlage der Staub- und Fruchtblätter oder bei der Anlage der Blüte bzw. des ganzen Blütenstandes. Die Keimzellen verhalten sich also nur *physiologisch* verschieden, männlich oder weiblich. *Genotypisch* sind Eizellen und Pollenkörner gleich veranlagt, beide haben gemischtgeschlechtliche Tendenz. Von den zahlreichen Beweisen dafür sei nur einer angeführt. Bei vielen Arten (Weizen, Tabak, Tomate u. a.) kennt man *haploide* Individuen, die aus einer reduzierten Eizelle entstanden sind. Ob parthenogenetisch oder durch Elimination der väterlichen Chromosomen nach einer Befruchtung ist noch nicht entschieden und für unseren Zweck ohne Bedeutung. *Diese Pflanzen, die gleichsam personifizierte Eizellen darstellen, sind genau so gemischtgeschlechtlich wie die normalen diploiden Individuen.* Ihre fast völlige Sterilität resultiert sekundär aus dem Unvermögen der Chromosomen, sich zu paaren.

Mit *A* werden die Anlagen für die Staubblätter und mit *G* die Anlagen für die Fruchtblätter bezeichnet. Dazu kommt ein besonderer Gen-Komplex, *Z* genannt, welcher den Ort und die Reihenfolge der Entfaltung von *A* und *G* bestimmen. Die Formel für die diploide Phase ist dann *AAGZZ*, für die haploide *AGZ*.

Getrenntgeschlechtige oder heteröcische Pflanzen sind solche, welche die männlichen und weiblichen Keimzellen ausschließlich oder doch vorwiegend auf verschiedenen Individuen hervorbringen. Der Begriff Getrenntgeschlechtigkeit deckt sich also weitgehend mit dem der Zweihäusigkeit (Diöcie). Bei dieser Gruppe ist nicht nur die haploide, sondern auch die diploide Phase getrenntgeschlechtlich. Man kann mit Sicherheit annehmen, daß die getrenntgeschlechtigen Arten aus gemischtgeschlechtigen entstanden sind. Die *Anlagen* für die Geschlechtsorgane (der *AGZ*-Komplex) der gemischtgeschlechtigen Stammform bleiben beim Übergang in den getrenntgeschlechtigen Zustand im allgemeinen unverändert erhalten, es kommen aber besondere *geschlechtsbestimmende* Gene hinzu, welche wir *Determinatoren* oder *Realisatoren* nennen. Der männliche Realisator α hemmt die Entwicklung der weiblichen Anlagen *G*, so daß nur oder fast nur die männlichen Anlagen *A* zur Entfaltung kommen. Umgekehrt wirkt der weibliche Realisator γ : er unterdrückt die Ausbildung der männlichen Organe, so daß sich nur oder fast nur die weiblichen Anlagen entwickeln. Die beiden Geschlechter haben also die gleichen Anlagen, sowohl für die weiblichen wie auch für die männlichen Organe, sie unterscheiden sich nicht im *AGZ*-Komplex

(der daher der Einfachheit halber weggelassen sei), sondern nur in den Realisatoren.

Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung ist nun der folgende: Das eine Geschlecht (gewöhnlich das männliche) enthält die beiden Realisatoren ($\alpha\gamma$), es ist also heterogametisch, bringt Pollenkörner mit männlicher (α) und solche mit weiblicher (γ) Tendenz hervor. Das andere Geschlecht (gewöhnlich das weibliche) enthält nur einen Realisator, aber in doppelter Dosis ($\gamma\gamma$), es ist also homogametisch, alle Eizellen haben die gleiche weibliche Tendenz (γ). Die Eizellen werden entweder von einem Pollenkorn mit männlicher Tendenz oder von einem mit weiblicher Tendenz befruchtet. Im ersten Fall entsteht ein Männchen, da α über γ dominiert, im zweiten ein Weibchen. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt also in zwei Etappen ganz verschiedener Art. Die Reduktionsteilung entscheidet über die Tendenz der Keimzellen, erst die Befruchtung bestimmt das Geschlecht des Embryos und damit der ganzen Pflanze. Der Vorgang der Geschlechtsvererbung entspricht der Rückkreuzung einer Heterozygote mit ihrem recessiven Elter (CORRENS 1907). Da im allgemeinen die Keimzellen mit beiderlei Tendenzen gleich häufig entstehen und die Befruchtung zufallsgemäß erfolgt, entstehen Männchen und Weibchen primär im Verhältnis 1:1. Dieses „mechanische Verhältnis“ kann sekundär durch verschiedene Einflüsse, vor allem durch einen Unterschied in der Lebensfähigkeit der beiden Geschlechter, modifiziert werden.

Die Stärke (Valenz) der Realisatoren ist bei manchen Arten größer, bei manchen kleiner. Im letzten Falle kann natürlich die Wirkung der Realisatoren wie die aller anderen Gene (man denke an das Rot der *Primula sinensis* von BAUR!) durch Außenfaktoren geschwächt oder aufgehoben werden. Bei allen Fällen von sog. „Geschlechtsumschlag“ handelt es sich um phänotypische Umstimmungen. Gerade bei *Fragaria* kommen solche relativ häufig vor, worauf hier schon hingewiesen sei.

Beschreibung der Geschlechtsformen bei *Fragaria*.

1. *Wilde gemischtgeschlechtige Arten.* Hierher gehören vor allem *F. vesca* (Walderdbeere), eine in Europa und Nordamerika weitverbreitete Art. Ferner die europäische *F. viridis* (Knackbeere) und einige amerikanische Arten, die *F. vesca* sehr nahe stehen. Die meisten Pflanzen bilden nur zwittrige Blüten, gelegentlich können aber an einem Individuum neben zwittrigen auch männliche und weibliche Blüten entstehen.

Diese Arten sind also zwittrig mit Neigung zur Trimonöcie. Natürlich kann es vorkommen, daß ein Individuum zur Zeit der Untersuchung zufällig nur eingeschlechtige Blüten trägt. So ist es zu verstehen, daß in der systematischen Literatur diese Arten als „meist zwittrig, selten eingeschlechtig“ angegeben werden. Die *Eingeschlechtigkeit bezieht sich aber nur auf einzelne Blüten, nicht auf einzelne Individuen, ist also nur phänotypisch bedingt.*

2. *Wilde getrenntgeschlechtige Arten.* Zu dieser Gruppe sind hauptsächlich die folgenden Arten zu rechnen:

F. elatior (= *F. moschata*), in Europa heimisch.

F. virginiana, im mittleren Nordamerika einheimisch.

F. chiloensis, in Chile einheimisch.

Die Geschlechtstrennung bei diesen Arten ist morphologisch niemals, physiologisch nicht immer ganz scharf. Bei oberflächlicher Betrachtung kann man zunächst weibliche und männlich-zwittrige Individuen unterscheiden.

Die Weibchen haben durchschnittlich kleinere Blüten, in welchen außer dem voll entwickelten Gynöceum auch meist das Andröceum in stark rückgebildeter Form vorhanden ist. Die Staubblätter sind im allgemeinen zu mehr oder weniger großen Staminodien abortiert. Gelegentlich finden sich auch einmal äußerlich fast normale Antheren. Alle Untersucher, welche mit der nötigen Vorsicht beobachtet haben, berichten aber übereinstimmend, daß ein Weibchen niemals tauglichen Pollen bildet. Nach VALLEAU (1918) tritt die Degeneration der Pollenmutterzellen meist schon vor Beginn der Teilung ein. *Es kann demnach kein Zweifel darüber bestehen, daß die weiblichen Pflanzen echte Weibchen sind.*

Die männlich-zwittrigen Formen bilden meist nur \pm zwittrige Blüten, in denen die Antheren voll entwickelt, die weiblichen Organe in verschiedenem Grade rückgebildet sind. Es gibt alle Übergänge von Pflanzen, die in allen oder einigen Blüten fast männlich erscheinen, zu Individuen, welche zwittrige Blüten mit äußerlich normalen Carpellern entwickeln. Entscheidend für die Beurteilung des Geschlechts kann aber nur das *physiologische* Verhalten sein. Es hat sich gezeigt, daß die Mehrzahl der Fruchtknoten steril ist und daher die morphologisch zwittrigen Blüten überhaupt keine oder nur einen sehr geringen Prozentsatz keimfähiger Nüsschen liefern. Histologische Untersuchungen der weiblichen Sterilität liegen noch kaum vor; SOLMS-LAUBACH (1907) gibt an, daß in den Car-

pellen der Blüten des Männchens von *F. elatior* die Embryosackentwicklung auf frühen Stadien stehenbleibt. Die zwittrig aussehenden Blüten sind also *physiologisch* männlich. Soweit bekannt, handelt es sich stets um *echte* Sterilität als Folge der männlichen Determination und nicht um Selbststerilität. Die weibliche Sterilität ist bei verschiedenen Sippen und wohl auch bei den einzelnen Arten spezifisch verschieden.

CORRENS (1926, 1928) untersuchte in umfangreichen Kulturversuchen (etwa 1500 Pflanzen) *F. elatior*. Er fand rein weibliche, rein männliche und fast rein männliche Individuen (siehe Abb. 1). Die Samen, welche die etwas zwittrigen Männchen hervorbrachten, keimten in keinem Falle. Bei den untersuchten Sippen war also die physiologische Trennung der Geschlechter ganz scharf. Auch SOLMS-LAUBACH (1907) fand *F. elatior* streng diöcisch.

Die amerikanischen Arten *F. chiloensis* (kurze Angabe von RICHARDSON 1914) und *F. virginiana* (umfangreiche Untersuchungen von VALLEAU 1918) verhalten sich dagegen nicht so einfach. Bei einigen männlich-zwittrigen Individuen können nämlich die zuerst gebildeten Blüten weiblich sein: die Antheren sind mehr oder weniger staminodial, und die Pollenkörner degenerieren meist auf dem Tetradenstadium; die Carpelle dagegen sind fertil. Bei solchen gynomonöcischen Männchen wird die Zahl der normal ausgebildeten Staubfäden in den jüngeren Blüten (sowohl einer einzelnen Inflorescenz wie der ganzen Pflanze) immer größer, während die weibliche Fertilität immer mehr abnimmt. Aus dieser Abhängigkeit vom Alter der Blüte läßt sich schon auf die nur phänotypische Bestimmung (Ernährung!) der weiblichen Blüten schließen. Das beweist auch ein Versuch von VALLEAU (1923), der aus der Bestäubung einer weiblichen Blüte eines etwas gynomonöcischen Männchens von *F. virginiana* mit dem Pollen eines reinen Männchens der gleichen Art reine Männchen erhielt.

VALLEAU (1918) untersuchte an vier verschiedenen Standorten im Staate Minnesota 381 morphologisch zwittrig erscheinende Pflanzen von *F. virginiana*. Von diesen waren 286 ganz, die übrigen in hohem Maße steril. Ganz ähnlich verhält sich nach den Feststellungen von VALLEAU (1918) *F. chiloensis*. *Aus den vorstehenden Angaben folgt, daß auch bei diesen Arten die männlich bis gynomonöcisch erscheinenden Individuen in Wahrheit alle Männchen sind.* Die Geschlechtstrennung ist nur nicht so streng wie bei den echten Diöcisten (Typ: *Melandrium*), sondern entspricht der der Subdiö-

cisten. Als Subdiöcisten bezeichnet man solche zweihäusigen Arten, bei denen an einer Pflanze neben Blüten des einen Geschlechts auch zwittrige oder solche des anderen Geschlechts auftreten. Das beruht auf einer geringen Wirkungsstärke (Valenz) eines oder beider Realisatoren gegenüber dem erhalten gebliebenen AGZ-Komplex der gemischtgeschlechtigen Stammform. Meist sind es die Männchen, die eine Neigung zur Gemischtgeschlechtigkeit zeigen. Als Beispiel kann das von CORRENS eingehend untersuchte *Cirsium arvense* (Ackerdistel) dienen. Die Weibchen sind stets rein weiblich. Die männlichen Individuen dagegen sind entweder rein männlich oder tragen außerdem eine wechselnde Zahl von Zwitterblüten, die nur wenige keimfähige Früchte hervor-

rigen auch weibliche Blüten bilden können, aber keine männlichen Blüten (CORRENS 1928).

3. *Gartenformen* (*F. grandiflora*). Die eigentlichen Gartenerdbeeren sind hybridogenen Ursprungs. Alle amerikanischen und die großfrüchtigen europäischen Sorten gehören zu einer Formengruppe, die man als *F. grandiflora* (Ananaserdbeere) zusammenfaßt. Die Geschlechtsverteilung soll im Anschluß an ihre Entstehungsgeschichte erörtert werden. Der großfrüchtige Typ erschien zuerst in Europa um 1750 und wurde von EHRHART als *F. grandiflora* bezeichnet. Der genaue Ursprung dieser Form ist nicht bekannt. Schon 1766 vermutete DUCHESNE, daß sie ein Bastard zwischen den aus Amerika eingeführten Arten *F. chiloensis* und *F. virginiana* sei. *F. grandiflora* ist zwar heute

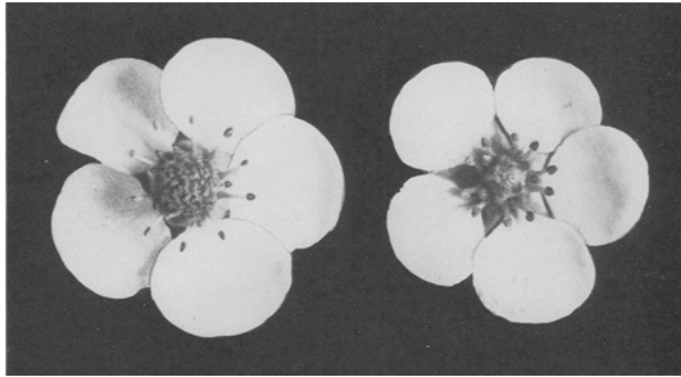


Abb. 1. *F. elatior*, Zimmt-Erdbeere, getrenntgeschlechtig. Links eine weibliche Blüte: Das Gynöceum voll entwickelt, die Antheren kontabescent (keinen Pollen entlassend). Rechts eine männliche Blüte: Das Gynöceum stark reduziert, die Antheren stäubend. (Original von Prof. CORRENS.)

bringen, obwohl sie selbstfertil sind. Ganz ähnlich wie *Cirsium arvense* verhalten sich die besprochenen *Fragaria*-Arten.

Wir können die Geschlechtsverhältnisse folgendermaßen zusammenfassen. *F. elatior* ist streng diöcisch. *F. chiloensis* und *F. virginiana* sind echt diöcisch bis subdiöcisch: es gibt reine Weibchen und Männchen, die vorwiegend physiologisch männliche (obgleich nicht selten morphologisch zwittrige) und häufig auch einige funktionell zwittrige bis weibliche Blüten haben können. Der Prozentsatz solcher weiblich fertiler Blüten auf Männchen schwankt, er beträgt bei den meisten Individuen 0, bei anderen ist er relativ hoch und ist sicher wie in anderen Fällen sowohl phänotypisch wie auch genotypisch bedingt. Es handelt sich um *Subdiöcie*, weil vorwiegend männliche und selten zwittrige bis weibliche Blüten vorkommen und nicht um *Gynodiöcie*, bei der die gemischtgeschlechtigen Individuen neben zwitter-

sehr polymorph, hält aber in allen Merkmalen (mit Ausnahme der Größe und Robustheit) die Mitte zwischen diesen beiden Arten. Zu dem gleichen Ergebnis kam SOLMS-LAUBACH (1907). Wie A. J. MANGELSDORF (1927) zeigte, ist diese Annahme durch neuere Untersuchungen sehr gestützt worden. Die mutmaßlichen Elterarten haben die gleiche Chromosomenzahl (haploid 28) wie alle untersuchten Gartenformen. (LONGLEY 1926, ICHIJIMA 1927). *F. virginiana* und *F. chiloensis* geben leicht fruchtbare Bastarde miteinander, die der *F. grandiflora* in hohem Maße gleichen (MANGELSDORF und EAST 1927). Daß außer den beiden aus Amerika stammenden Arten auch *F. vesca* und *F. elatior* an der Entstehung der *F. grandiflora* teilgenommen haben, wie einige wenige Autoren vermutet haben, scheinen die folgenden Tatsachen so gut wie auszuschließen. Diese Arten haben eine andere Chromosomenzahl (*F. vesca* 7, *F. elatior* 21) als

F. grandiflora, und die Bastarde zwischen ihnen und den 28 chromosomigen Arten sind total steril (RICHARDSON, CORRENS, MANGELSDORF and EAST)¹.

Wir können also mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß *F. grandiflora* ein Bastard zwischen den diöcischen Arten *F. virginiana* und *F. chiloensis* ist. Zur Zeit und an den Orten des ersten Auftretens von *F. grandiflora* waren nur Weibchen von *F. chiloensis* in Kultur; diese stammten von den wenigen Stöcken ab, welche FREZIER eingeführt hatte. Man kann daher

kanischer Gartenformen von *F. grandiflora*² angesetzt (zitiert nach DARROW 1925). Zu jener Zeit wurden weibliche und männlich-zwittrige Formen gleich häufig kultiviert. Eine gute Ernte ergaben nur die Weibchen, die männlich-zwittrigen Formen wurden daher im allgemeinen lediglich als Pollenlieferanten angepflanzt. Aus den auf Anregung von LONGWORTH gemachten Berichten der *Cincinnati Horticultural Society*, welche DARROW anführt, geht hervor, daß die männlich-zwittrigen Sorten in sehr verschiedenem Grade weiblich fertil waren. Etwa ein Drittel aller Sorten gaben gar keinen Ansatz, die meisten einen geringen (2—15%) und nur

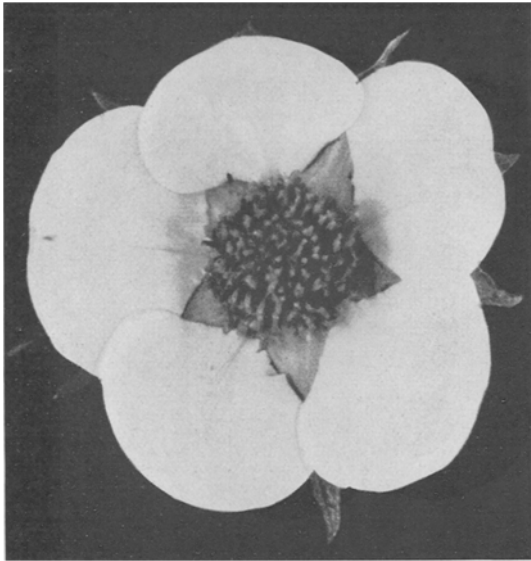


Abb. 2. *F. grandiflora*, Ananaserdbeere, heute meist gynodiöcisch. Links eine weibliche, rechts eine echt zwittrige Blüte. (Nach DARROW.)

schließen, daß *F. grandiflora* von F_1 -Bastarden der Verbindung *F. chiloensis* ♀ × *F. virginiana* ♂ abstammt. Wenn die Theorie richtig ist, müssen die F_1 -Bastarde aus Weibchen und Männchen bestanden haben, denn sowohl RICHARDSON wie MANGELSDORF and EAST berichten, daß in der F_1 des Bastardes *F. virginiana* × *F. chiloensis* und reziprok wieder Weibchen und Männchen im Verhältnis 1:1 entstehen. Wenn wir auch den Ursprung von *F. grandiflora* wie den fast aller Kulturpflanzen nur erschließen können, so sind wir in diesem Falle in der glücklichen Lage, über die weitere Entwicklung einige sichere Angaben zu haben. LONGWORTH (1845) und mehrere Mitarbeiter haben umfangreiche und exakte Beobachtungen über die Fertilität ameri-

wenige eine höhere (bis 43%) Fruchtbildung. Der Durchschnitt bei allen untersuchten Sorten betrug 17%. Daraus geht hervor, daß die männlich-zwittrigen Individuen damals fast alle eigentlich Männchen waren. *F. grandiflora* war demnach noch diöcisch bis subdiöcisch, wie man es nach ihrer vermutlichen Herkunft erwarten sollte.

Seitdem liegen erst wieder Beobachtungen von VALLEAU (1918) und DARROW (1925) vor. Auch diese Untersucher finden die ± zwittrigen Pflanzen je nach Sorte und Gegend in wechselndem Grade weiblich fertil. Es gibt noch immer Formen, die hochgradig steril sind. Die meisten dagegen setzen gut bis sehr gut an, manche sogar fast bis zu 100%. Auch hier handelt es sich um echte Sterilität, nicht um Selbststerilität. Wie

¹ RICHARDSON (1918) gibt für den Bastard *F. virginiana* × *F. vesca* eine sehr geringe Fertilität an.

² Die wenigen gemeinsam mit *F. grandiflora* aufgezählten Sorten von *F. vesca* und *F. elatior* werden hier nicht berücksichtigt.

bei den wilden Männchen sind die zuerst gebildeten Blüten stets fertiler als die später entstehenden (siehe Abb. 3). Im Durchschnitt ist in den 75 Jahren seit LONGWORTHS Feststellungen die Fertilität von 17% auf 66% gestiegen. Heute werden daher fast nur noch zwittrige Sorten gezogen. In verhältnismäßig kurzer Zeit haben sich also aus den Männchen einer zweihäusigen Formengruppe Zwitter entwickelt, die wir infolge ihrer hochgradigen weiblichen Fertilität als echte Zwitter¹ ansehen müssen. Sie sind

ursprünglichen, primär gemischtgeschlechtigen Zustand zurückgekehrt sind. Es liegt der seltene Fall vor, daß sich vor unseren Augen eine Entwicklung von einer Geschlechtsform in eine andere abgespielt hat oder noch abspielt.

Die Geschlechtsverteilung bei *F. grandiflora* ist heute die folgende. Es gibt echte Männchen (selten) und echte Weibchen², die morphologisch und physiologisch den beiden Geschlechtern der wilden Arten gleichen, sowie alle Übergänge von Männchen zu echten Zwittern. Die sekundär

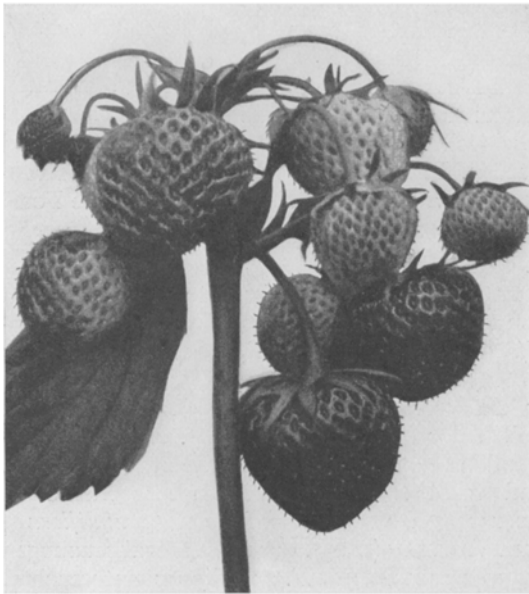


Abb. 3. Fruchtsatz bei *F. grandiflora*. Links bei einer echt zwittrigen Sorte („Klondike“), daher alle Blüten ansetzend. Rechts bei einer mehr männlichen Sorte („White Pineapple“), daher zeigen von den 12 Blüten nur die drei zuerst entstandenen Fruchtbildung. (Nach DARROW.)

nach einem Terminus von CORRENS als *sekundäre Zwitter* (genauer Deuterohermaphroditen im Gegensatz zu den Gynandromorphen) zu bezeichnen, da sie erst nachträglich aus getrenntgeschlechtigen Formen entstanden oder — wie man rein beschreibend sagen kann — zu dem

¹ Fast alle kultivierten Sorten haben einen ziemlich hohen Prozentsatz von abortierten Pollenkörnern, durchschnittlich ist ein Drittel des Pollens steril. Der Prozentsatz schwankt nach VALLEAU (1918) nicht nur je nach der Sorte, sondern ist auch von Blüte zu Blüte eines Individuums, ja sogar in den einzelnen Antheren einer Blüte verschieden groß. Es ist möglich, daß die männliche Sterilität mit der hochgradigen Heterozygotie der *F. grandiflora* zusammenhängt; jedenfalls hat sie im Gegensatz zu der weiblichen Sterilität keine Beziehung zum Geschlecht. Praktisch ist die Pollensterilität wohl ohne Bedeutung, da stets tauglicher Pollen im Überschuß vorhanden ist.

gemischtgeschlechtigen Individuen bilden nicht nur zwittrige Blüten, sondern häufig zuerst einige weibliche und manchmal zuletzt einige männliche Blüten. Hier liegt also wie bei den wilden, primär gemischtgeschlechtigen Arten Zwitterigkeit mit Tendenz von Trimonöcie vor. *F. grandiflora* ist demnach im Begriffe zu einer gynodiöcischen Art zu werden. Sie unterscheidet sich aber von allen anderen bisher untersuchten Fällen von *Gynodiöcie* (primär gemischtgeschlechtige und weibliche Individuen) dadurch,

² HEDLUND (1920) berichtet, daß in einem Versuch die Ableger eines Weibchens größtenteils zu Zwittern umschlugen. Diese Angabe muß auf einem Irrtum beruhen, da alle anderen Untersucher das Gegenteil beobachtet haben, so sagt z. B. RICHARDSON (1918): „once a female always a female“. Wahrscheinlich war das Ausgangsweibchen von HEDLUND nicht echt, sondern ein Zwitter, der zufällig nur weibliche Blüten trug.

daß *heterogametische Weibchen* neben *sekundären Zwittern* vorkommen.

Die weiblichen *Blüten* sind im allgemeinen kleiner als die *zwittrigen*. HEDLUND (1910) gibt für die von ihm untersuchten Sippen auch einige sekundäre Geschlechtsmerkmale an, die sich auf *Individuen* beziehen. Die Zwitter sind für einen, den „Erdbeerbrand“ erzeugenden Schlauchpilz (*Mycosphaerella fragariae*) leicht anfällig, die Weibchen dagegen gar nicht. Die Weibchen unterscheiden sich ferner von den

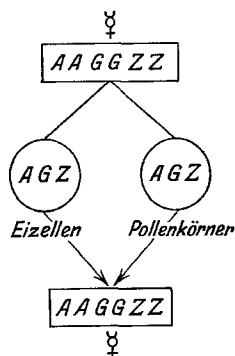


Abb. 4. Schema der Geschlechtsvererbung bei wilden gemischtgeschlechtigen *Fragaria*-Arten. Die Rechtecke stellen hier wie in Abb. 5 und 6 die diploiden Pflanzen, die Kreise die haploiden Keimzellen dar. *A* = Anlagen für die Antheren, *G* = Anlagen für die Carpelle, *Z* = Gene, welche den Ort und die Reihenfolge der Entfaltung von *A* und *G* bestimmen. Eizellen und Pollenkörner haben die gleiche, gemischtgeschlechtige Tendenz. Die Entscheidung über die Bildung männlicher oder weiblicher Organe erfolgt *phänotypisch*. Die einzelnen Individuen tragen gewöhnlich zwittrige, manchmal aber auch einige wenige männliche oder weibliche Blüten (Tendenz der Trimonöcie).

Zwittern durch kräftigeres Wachstum, sowie reichlichere und früher beginnende Ausläuferbildung.

Die Vererbung der Geschlechtsformen.

1. Die wilden gemischtgeschlechtigen Arten.

Über ihre Vererbung liegen nur wenige exakte Untersuchungen vor. Es kann aber kein Zweifel darüber herrschen, daß immer wieder dieselben gemischgeschlechtigen Individuen hervorgehen, ganz gleich, welche Kreuzungsmöglichkeiten man zwischen den zwittrigen und seltenen männlichen oder weiblichen Blüten einer Pflanze wählt. Das hat CORRENS (1906) für einen trimonöcischen Körbchenblütler (*Dimorphotheca pluvialis*) gezeigt. Die 4 Kreuzungskombinationen zwischen den Blüten eines Individuums: ♀ × ♀, ♀ × ♂, ♂ × ♀ und ♂ × ♂ ergaben stets die gleiche, wieder trimonöcische Nachkommenschaft. Die Geschlechtsvererbung ist schematisch in Abb. 4 dargestellt.

2. Die wilden getrenntgeschlechtigen Arten.

In Kreuzungen wilder gemischgeschlechtiger Arten untereinander (*F. virginiana* × *F. chiloensis*

virginiana × *F. elatior*, *F. chiloensis* var. *chinensis* × *F. elatior*) spalten Männchen und Weibchen wieder im Verhältnis 1:1 heraus (RICHARDSON, VALLEAU, MANGELSDORF and EAST).

Um den Vorgang der Geschlechtsbestimmung aufzuklären, hat man sich der von CORRENS (1907) in seinen *Bryonia*-Versuchen geschaffenen Methode bedient, der Kreuzung von getrenntgeschlechtigen Arten mit gemischtgeschlechtigen. In fast allen Experimenten wurden als Kreuzungspartner zwittrige Individuen der *F. grandiflora* verwandt. Es spielt in diesem Falle keine Rolle, daß es sich um sekundär gemischtgeschlechtige Formen handelt, da sie homozygot sind, ihre männlichen und weiblichen Keimzellen also alle die gleiche, gemischtgeschlechtige Tendenz haben, wie wir noch sehen werden. In der folgenden Aufzählung der Kreuzungen wird stets die als Mutter dienende Form zuerst angeführt.

F. virginiana.

RICHARDSON (1914) kreuzte ein Weibchen von *F. virginiana* mit einem Zwitter der *F. grandiflora* und erhielt eine *F₁*-Generation, die aus 20 ♀♀ und 14 ♂♂ bestand. Ferner bestäubte er ein Weibchen von *F. virginiana* mit dem Pollen der primär zwittrigen *F. vesca*. Es entstanden Männchen, die teilweise zwittrig waren, und Weibchen. Zu ähnlichen Ergebnissen in Kreuzungen von *F. virginiana* ♀ × *grandiflora* ♀ kam VALLEAU (1923), der auch Rückkreuzungen dieses Bastards mit *F. grandiflora* untersuchte.

F. chiloensis.

RICHARDSON (1914) bestäubte einige Männchen von *F. chiloensis*, die etwas zwittrig waren, mit dem Pollen von reinen Zwittern der *F. grandiflora*. Die *F₁* bestand aus Zwittern und Männchen, die letzten überwogen. *Auffallenderweise entstanden keine Weibchen*. Die umgekehrte Verbindung (*F. chiloensis* var. *chinensis* × *chiloensis*) ♀ × *F. grandiflora* ♂ ergab dagegen 12 ♀♀ und 12 ♂♂ (RICHARDSON 1920).

F. elatior.

CORRENS (1926, 1928) bestäubte zwittrige, etwas andromonöcische Pflanzen von *F. grandiflora* mit dem Pollen von *F. elatior*. Die zahlreichen *F₁*-Individuen bestanden nur aus Männchen. Die Carpelle waren reduziert und steril, die Antheren dagegen entließen äußerlich normal aussehenden Pollen. Die reciproke Kreuzung gelang nicht.

In allen Kreuzungen dominierte also Getrenntgeschlechtigkeit mehr oder weniger über Gemischtgeschlecht-

tigkeit und die Kombination $\text{♀} \times \text{♂}$ ergab Männchen und Weibchen im Verhältnis 1:1, die Kombination $\text{♂} \times \text{♂}$ dagegen *nur* Männchen. Daraus folgt, daß bei den drei diöcischen Arten *F. virginiana*, *F. chiloensis* und *F. elatior* das weibliche Geschlecht heterogametisch ist, Eizellen mit weiblicher und solche mit männlicher Tendenz bildet, das männliche Geschlecht homogametisch ist, nur Pollenkörner mit männlicher Tendenz bildet (vgl. das Schema Abb. 5). Dies vermuteten schon MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGES (1915) auf Grund der Ergebnisse von RICHARDSON und wurde durch die voneinander unabhängigen Untersuchungen von VALLEAU (1923) und CORRENS (1926) zur Gewißheit.

Umfangreiche Konkurrenzversuche (Bestäubung mit sehr viel und mit sehr wenig Pollen) ergaben CORRENS (1926) keine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses, woraus mit Wahrscheinlichkeit folgt, daß nur eine Sorte von Pollenkörnern vorhanden ist. Durch diese Methode konnte die Homogametrie des Männchens bestätigt werden.

KIHARA berichtet in einer kurzen Mitteilung (1926) über mutmaßliche Geschlechtschromosomen in den Embryosackmutterzellen von *F. elatior*, betonte aber die Vorläufigkeit seiner Beobachtungen. Da eine weitere Arbeit nicht erschienen ist, darf man wohl annehmen, daß diese „nicht mit Bestimmtheit“ ausgesprochene Ansicht vom Autor heute nicht mehr geteilt wird. Daß sich Geschlechtschromosomen nicht nachweisen lassen, stellt natürlich die Heterogametrie des Weibchens nicht im geringsten in Frage. Es gibt Fälle genug, vor allem im Pflanzen-, aber auch im Tierreich, wo sich diejenigen Chromosomen, welche die Realisatoren tragen, nicht von den Autosomen unterscheiden lassen. Es sei nur an *Bryonia dioica* erinnert, bei der CORRENS experimentell die Heterogametrie des Männchens bewies und mehrere Untersucher keine Geschlechtschromosomen finden konnten.

Fragaria ist bisher der einzige Fall von weiblicher Heterogametrie im Pflanzenreich, alle anderen untersuchten Gattungen zeigen männliche Heterogametrie. Im Tierreich ist bekanntlich auch meist das Männchen, bei den Schmetterlingen, Vögeln und einigen Fischen aber wie bei der Erdbeere das Weibchen heterogametisch.

3. Die Geschlechtsformen von *F. grandiflora*.

Umfangreiche Versuche über die Vererbung der verschiedenen Geschlechtsformen bei *F. grandiflora* hat VALLEAU (1923) angestellt. Selbstungen

der Zwitter oder Kreuzungen von Zwittern untereinander ergaben stets nur wieder Zwitter, im ganzen 1710 in 24 verschiedenen Kombinationen. Außerdem wurden allerdings noch 38 weibliche Pflanzen beobachtet, von denen VALLEAU wohl mit Recht annimmt, daß sie nicht echt waren, sondern nur zufällig bei der Aufnahme weibliche Blüten trugen. Daraus folgt, daß die Zwitter homozygot sind. Die Homozygotie der Zwitter ist nicht überraschend, da sie sich ja aus homogametischen Männchen entwickelt haben. In anderen Fällen (*Melandrium*,

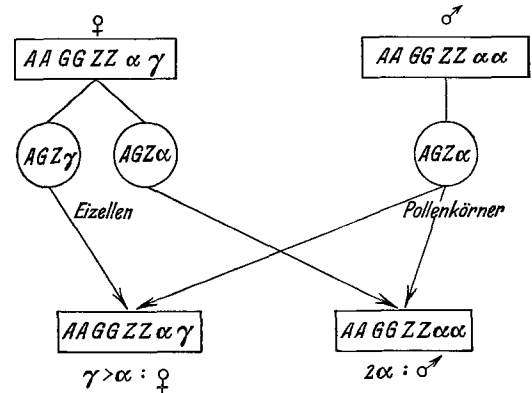


Abb. 5. Schema der Geschlechtsvererbung bei wilden getrenntgeschlechtigen *Fragaria*-Arten. Zu dem Anlagenkomplex AGZ für die Geschlechtsorgane (vgl. Abb. 4) kommen besondere Gene, Realisatoren genannt, welche eine der beiden Anlagen in der Entwicklung hemmen. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt *genotypisch*. Im Weibchen ist sowohl der männliche Realisator α wie auch der weibliche γ vorhanden. γ ist vollständig über α dominant. Bei der Reduktionsteilung erfolgt eine Trennung der Realisatoren, das Weibchen ist *heterogametisch*, bildet Eizellen mit männlicher (α) und solche mit weiblicher (γ) Tendenz.

Das Männchen enthält den männlichen Realisator α in doppelter Dosis, ist *homogametisch*, alle Pollenkörner (und auch die selten gebildeten Eizellen) haben die gleiche, männliche Tendenz α .

Aus der Befruchtung einer γ -Eizelle resultiert ein Weibchen, da γ über α dominant ist; aus der Befruchtung einer α -Eizelle ein Männchen.

Vitis) stammen dagegen die sekundären Zwitter von heterogametischen Männchen ab und sind daher heterozygot.

Die Kreuzung $\text{♀} \times \text{♂}$ ergab Weibchen und Zwitter im Verhältnis 1:1. Beobachtet wurden 280 ♀♀: 276 ♂♂ in 15 verschiedenen Kombinationen. Die Weibchen sind also wie die Weibchen der wilden Arten heterogametisch, unterscheiden sich aber in ihrer Nachkommenschaft von ihnen. Sie bringen in der Verbindung $\text{♀} \times \text{♂}$ Weibchen und Zwitter und nicht wie jene Weibchen und Männchen hervor.

Wie hat man sich nun die Umwandlung der Männchen zu echten Zwittern vorzustellen? VALLEAU (1923) nimmt für die echten Weibchen und Männchen die genetischen Formeln FM bzw. MM an. Der Weiblichkeitsbestimmer F soll mit einem recessiven männlichen Faktor, der Männ-

lichkeitsbestimmer M mit einem recessiven Faktor für Weiblichkeit gekoppelt sein. Bei den echten Zwittern ist der ursprünglich recessive Faktor für Weiblichkeit, der mit dem Männlichkeitsbestimmer gekoppelt ist, aktiv geworden. Diese neue Einheit wird H genannt. Die Zwitter sind dann von MM zu HH , die Weibchen von FM zu FH geworden. Im Grunde unterscheidet also VALLEAU auch zwischen *Anlagen* und *Determinatoren oder Realisatoren*, die Formulierung ist aber unnötig kompliziert.

A. J. MANGELSDORF (1927) macht einen ähnlichen Erklärungsversuch. Einige dominante

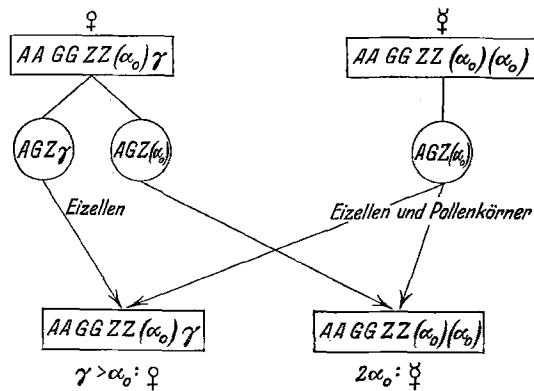


Abb. 6. Schema der Geschlechtsvererbung bei sekundär veränderten Sorten der *F. grandiflora* (höchstwahrscheinlich ein Bastard *F. chiloensis* ♀ × *F. virginiana* ♂). [Die ursprünglichen Formen sind echte Männchen und Weibchen, deren Erbgang derselbe wie bei den wilden getrenntgeschlechtigen Arten ist (vgl. Abb. 5)]. Heute werden meist Sorten kultiviert, bei denen eine allmähliche Abschwächung der Valenz (Wirkungsstärke) des männlichen Realisators α bis zum Werte α_0 eingetreten ist. Die echt zwittrigen Formen sind homozygot für den Realisator α_0 , welcher keine Wirkung mehr ausübt, so daß der AGZ -Komplex voll zur Entfaltung gelangt. Die echten Zwitter sind daher zu dem Verhalten der wilden gemischtgeschlechtigen Arten zurückgekehrt und haben ebenfalls eine Neigung zur Trimonöcie.

Der weibliche Realisator γ hat seine ursprüngliche Valenz behalten. Die Weibchen der meisten gegenwärtig gezogenen Sorten bilden Keimzellen mit zwittriger (α_0) und weiblicher (γ) Tendenz.

Faktoren für weibliche Fertilität sollen mit den dominanten Faktoren für männliche Sterilität gekoppelt sein. Die echten Zwitter müssen unter dieser Voraussetzung von *Austauschindividuen* abstammen, welche sowohl die Faktoren für weibliche Fertilität wie die für normale Ausbildung der Antheren tragen.

Die einfachste Erklärung ergibt sich, wenn man von der CORRENSschen Vorstellung eines Realisatorenpaares ausgeht, welches auf den Anlagenkomplex AGZ wirkt, und ähnlich wie VALLEAU eine Abschwächung der Valenz (Wirkungsstärke) des männlichen Realisators annimmt. Über die Ursache der Valenzabschwächung wissen wir nichts; sie ist jedenfalls nicht als direkte Folge der Bastardierung aufzufassen. Die an sich schon relativ geringe Valenz des

männlichen Realisators folgt aus dem Verhalten der wilden diöcischen Arten: er ist auch in doppelter Dosis nicht imstande, die weiblichen Anlagen (den G -Komplex) völlig zu unterdrücken, die Männchen bilden auch häufig einige taugliche Zwitterblüten. Umgekehrt ist der weibliche Realisator so stark, daß er in einfacher Dosis nicht nur über den männlichen dominant ist — wie das für weibliche Heterogametrie selbstverständlich ist —, sondern die männlichen Anlagen stets vollkommen hemmt, so daß ein Weibchen niemals Pollenkörner hervorbringt.

Man kann sich vorstellen, daß die Valenz des männlichen Realisators immer stärker abgenommen hat und schließlich in den voll fertilen Zwittern gleich 0 geworden ist. Die Gärtner haben offenbar stets die relativ hochfertilen männlich-zwittrigen Formen zur Weiterzucht verwandt und damit eine Selektion in der Richtung zur echten Zwitterigkeit vorgenommen. Wenn die Valenz von α auf 0 herabgesunken ist (wir schreiben dann α_0), kommt nur noch der zugrundeliegende Anlagenkomplex AGZ zur Entfaltung. Die vollfertilen Individuen sind völlig zu dem primär-gemischtgeschlechtigen Zustand zurückgekehrt, womit aufs beste übereinstimmt, daß sie zwittrig mit Tendenz zur Trimonöcie sind wie die wilden gemischtgeschlechtigen Arten. Natürlich ist der veränderte Realisator α_0 auch in die meisten Weibchen hineingelangt, wodurch verständlich wird, daß aus der Kreuzung ♀ × ♂ meist Weibchen und Zwitter hervorgehen. Der weibliche Realisator hat seine ursprüngliche Valenz behalten und ist daher immer dominant¹. Die Vererbung der sekundärveränderten Formen ist in Abb. 6 schematisch dargestellt.

Kreuzungen von sekundär veränderten Weibchen ($\alpha_0\gamma$) und Zwittern ($\alpha_0\alpha_0$) mit Weibchen ($\alpha\gamma$) und Männchen ($\alpha\alpha$) fallen also je nach der Valenz von α verschieden aus, es können alle Übergänge von Männchen zu Zwittern entstehen. Dafür gibt VALLEAU eine Reihe von Beispielen.

¹ VALLEAU berichtet allerdings, daß er ganz selten weiblich erscheinende Pflanzen fand, welche steril waren. Ebenso beobachtete er gelegentlich bei der wilden *F. virginiana* Klone, welche männlich und weiblich total steril waren. Eine Erklärung durch Annahme eines Faktorenaustausches zwischen den Geschlechtsbestimmern, wie sie VALLEAU versucht, erscheint wenig einleuchtend. Vielmehr ist wahrscheinlich diese Form der Sterilität nicht von den Realisatoren abhängig.

Die Geschlechtsverteilung und -vererbung der verschiedenen *Fragaria*-Formen läßt sich also mit Hilfe der wohlbegründeten CORRENSschen Anschauungen befriedigend erklären und folgendermaßen zusammenfassen.

1. Die wilden gemischtgeschlechtigen Arten (*F. vesca*, *F. viridis*) sind zwittrig mit Neigung zur Trimonöcie. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt phänotypisch.

2. Die wilden getrenntgeschlechtigen Arten (*F. virginiana*, *F. chiloensis*, *F. elatior*) sind diöcisch bis subdiöcisch, es gibt genetisch nur Weibchen und Männchen. Die Geschlechtsbestimmung ist genotypisch: das weibliche Geschlecht ist heterogametisch ($\alpha\gamma$), das männliche homogametisch ($\alpha\alpha$).

3. Bei der Ananaserdbeere *F. grandiflora*, welche höchstwahrscheinlich von einem Bastard *F. chiloensis* ♀ × *F. virginiana* ♂ abstammt, gibt es neben heute seltenen echten Männchen ($\alpha\alpha$), Weibchen ($\alpha\gamma$, meist $\alpha_0\gamma$) und echte Zwitter ($\alpha_0\alpha_0$), die nachweisbar aus Männchen entstanden sind. Die Zwitter sind sekundär-gemischtgeschlechtig, aber völlig zu dem primär-gemischtgeschlechtigen Zustand zurückgekehrt. Es ist anzunehmen, daß der männliche Realisator eine allmähliche Valenzabschwächung bis zum Werte 0 erfahren hat. Der weibliche Realisator dagegen hat seine Wirkungsstärke behalten und ist daher immer dominant. Die Weibchen sind heterogametisch, die meisten enthalten aber den abgeschwächten Realisator α_0 und bilden daher Keimzellen mit weiblicher (γ) und zwittriger (α_0) Tendenz.

Bemerkenswert ist, daß die primär zwittrigen Arten die niedrigste Chromosomenzahl ($n = 7$) haben, die getrenntgeschlechtigen Arten und die sekundär zwittrigen Formen von *F. grandiflora* dagegen eine höhere ($n = 21$ bzw. 28).

Aus den vorstehenden Ausführungen geht wohl die große praktische Bedeutung, welche die Kenntnis der Geschlechtsformen und ihrer Vererbung für den Züchter hat, zur Genüge hervor. Wichtig ist vor allem die Tatsache, daß man in der Nachkommenschaft der Kreuzung eines Weibchens der wilden Arten bzw. eines noch unveränderten Weibchens von *F. grandiflora* ($\alpha\gamma$) mit einem sekundären Zwitter ($\alpha_0\alpha_0$) mehr oder weniger weiblich sterile, d. h. männliche Nachkommen erhält. Man muß also zur Weiterzucht nur solche Weibchen benutzen, die durch Einkreuzen mit echten Zwit-

tern schon den abgeschwächten Realisator α_0 enthalten. Es wird immer wieder berichtet, daß Ableger von Erdbeeren „rätselhafterweise“ völlig steril sind. Man pflegt als Grund dafür „Bastardsterilität“ oder gar die vegetativ erfolgte Vermehrung anzugeben. In den meisten Fällen handelt es sich wohl einfach darum, daß man entweder ein Männchen oder ein Weibchen benutzt und es im zweiten Falle versäumt hat, pollenliefernde Stöcke daneben anzupflanzen. Man muß stets ein Individuum, von dem man Ableger nehmen will, vorher auf das Geschlecht untersucht und markiert haben.

Literaturverzeichnis.

- CORRENS, C.: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Z. indukt. Abstammungslehre **41**, 5—39 (1926).
- CORRENS, C.: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handbuch d. Vererbungswissenschaft. Bd 2 C, 138 S. (1928).
- DARROW, G. M.: Southern strawberries. J. Hered. **7**, 531—540 (1916).
- DARROW, G. M.: The importance of sex in the strawberry. J. Hered. **16**, 193—204 (1926).
- HEDLUND, T.: Geschlechtswandel bei vegetativer Vermehrung von *Fragaria grandiflora*. Sv. bot. Tidskr. **4**, (76)—(78) (1910).
- ICHIJIMA, K.: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics **11**, 590—604 (1926).
- KIHARA, H.: Über die Chromosomenverhältnisse bei *Fragaria elatior*. Z. indukt. Abstammungslehre **41**, 41—42 (1926).
- LONGLEY, A. E.: Chromosomes and their significance in strawberry classification. J. agricult. Res. **32**, 559—568 (1926).
- MANGELSDORF, A. J.: Origin of the garden strawberry. J. Hered. **18**, 177—184 (1927).
- MANGELSDORF, A. J. and E. M. EAST: Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics **12**, 307—339 (1927).
- RICHARDSON, C. W.: A preliminary note on the genetics of *Fragaria*. J. Genet. **3**, 171—177 (1914).
- RICHARDSON, C. W.: A further note on the genetics of *Fragaria*. J. Genet. **7**, 167—170 (1918).
- RICHARDSON, C. W.: Some notes on *Fragaria*. J. Genet. **10**, 39—46 (1920).
- RICHARDSON, C. W.: Notes on *Fragaria*. Genet. **13**, 147—152 (1923).
- SOLMS-LAUBACH, Graf H. zu: Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Zeitung. **65**, 45—76 (1907).
- VALLEAU, W. D.: Sterility in the strawberry. J. agricult. Res. **12**, 613—669 (1918).
- VALLEAU, W. D.: The inheritance of flower types and fertility in the strawberry. Amer. J. Bot. **10**, 259—274 (1923).