

DER ZÜCHTER

11. JAHRGANG

OKTOBER 1939

HEFT 10

(Aus der Abteilung für Genetik der landwirtschaftlichen Fakultät, Kaiserliche Universität Kyoto/Japan.)

20jährige zytogenetische Untersuchung des pentaploiden Weizenbastards zwischen Emmer- und Dinkelreihen¹.

Von **Seiji Matsumura.**

Einleitung.

Bei den *Triticum*-Arten sind erst im Jahre 1918 von SAKAMURA die richtigen Chromosomenzahlen gefunden worden. Durch diese Feststellung der Chromosomenzahlen, die bald nachher von SAX (1918, 1921) und KIHARA (1919, 1921, 1924) bestätigt wurde, ist klar geworden, daß der Weizen in drei verschiedenchromosomige Gruppen zerfällt, nämlich Einkorn- ($n = 7$), Emmer- ($n = 14$) und Dinkelreihen ($n = 21$).

Als erster hat KIHARA (1919, 1921, 1924) bei pentaploiden Bastarden zwischen hexa- und tetraploiden Weizenarten zytogenetische Untersuchungen vorgenommen. Seit dem Jahre 1925 wurden unter dem Titel „Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde“ mehrmals die von KIHARA und seinen Mitarbeitern erzielten umfangreichen Resultate veröffentlicht. Im Auslande arbeiteten in diesen Jahren karyologisch über die pentaploiden Weizenbastarde SAX (1921, 1922 a u. b, 1923, 1928), WATKINS (1924, 1925, 1927 a, 1930), THOMPSON (*et alii*) (1927, 1928, 1930, 1934) u. a. Die karyogenetischen Ergebnisse nun dieser sich über einen Zeitraum von 20 Jahren erstreckenden Versuche zur Erforschung der pentaploiden Weizenbastarde sollen in kurzer Zusammenfassung im folgenden mitgeteilt werden.

Reifungsteilung des F_1 -Bastards.

Nach KIHARA haben die pentaploiden Bastarde (*T. durum* × *T. vulgare*, *T. polonicum* × *T. Spelta*, *T. turgidum* × *T. compactum*) 35 somatische Chromosomen, von denen 21 (ABD) dem Dinkel- und 14 (AB) dem Emmer-elter angehören. In der ersten Reifungsteilung treten 14 Gemini (AA + BB) und 7 Univalente (D) auf. Außer der Chromosomenkombination $14_{III} + 7_I$ wird eine geringe Anzahl abweichender Kernplatten beobachtet, und zwar mit den

Kombinationen $1_{III} + 13_{II} + 6_I$ und $2_{III} + 12_{II} + 5_I$. Aus diesen Bindungsweisen können wir auf eine Affinität in 2 Gliedern zwischen den Genomen B und dem Genom D schließen. Ferner bleiben selten die normalerweise homologen Chromosomen ungepaart; sie treten dann als überzählige Univalente ($13_{II} + 9_I$) auf (KIHARA u. NISHIYAMA, 1930).

Die 14 Gemini führen normale Reduktions- bzw. Äquationsteilung in der heterotypischen bzw. homöotypischen Kernteilung aus. Die Univalenten werden in der Regel in der I. Anaphase längsteilt. Die so entstandenen Spalthälften werden in der II. Reifungsteilung ohne weitere Längsteilung auf die beiden Pole verteilt. Oft sind verzögerte und nicht an die Pole gelangte Univalenten zu sehen. Bisweilen bilden sie Zwergkerne. Die Verteilungsweise der 7 Univalenten findet, wenn man annimmt, daß sie dem Zufall folgt und von einer Elimination absieht, ihren Ausdruck in der binomialen Formel $(0,5 + 0,5)^7$. In den Gonen der 35 chromosomigen F_1 -Bastarde sind die Chromosomenzahlen von 14 bis 21 möglich.

Die Teilungen der Embryosackmutterzellen gehen auf dieselbe Weise vor sich wie in den Pollenmutterzellen (KIHARA, 1924). In bezug auf die Reifungsteilung des F_1 -Bastards sind SAX (1922 a) bei der Verbindung *T. durum* × *T. vulgare* und WATKINS (1924) bei der Verbindung *T. turgidum* × *T. vulgare* zu den gleichen Ergebnissen gelangt.

Tabelle 1. Frequenz der Mikrosporen mit 0—4 Zwergkernen (nach KIHARA 1924).

Bastarde	Zahl der Zwergkerne				
	0	1	2	3	4
<i>T. durum</i> × <i>T. vulgare</i>	129	110	43	4	1
<i>T. turgidum</i> × <i>T. compactum</i>	100	74	11	3	0
<i>T. polonicum</i> × <i>T. Spelta</i>	216	120	26	2	0

¹ Contributions from the Laboratory of Genetics, Biological Institute, Department of Agriculture, Kyoto Imperial University Nr. 102.

Bastards verzögern sich manchmal und gelangen in der Reifungsteilung nicht an die Pole. In der Tetradenbildung der Pollenmutterzellen bleiben sie als Zwergkerne zurück. Die Häufigkeit der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen wurde an den Bastarden bestimmt, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist. Die Prozentsätze der Elimination eines univalenten Chromosoms wurden nach der untenstehenden Formel von KIHARA (1931) berechnet:

$$\text{Elimination (\%)} = \frac{\Sigma p x}{2 \times n \times k} \times 100.$$

x = Anzahl der Zwergkerne (0-4)

p = Frequenz

$\Sigma p x$ = Gesamtzahl der Zwergkerne

$n = \Sigma p =$ Gesamtzahl der beobachteten Mikrosporen

k = Anzahl der Univalenten = 7.

Die sich hieraus ergebenden Prozentsätze sind für die Bastarde in der Tabelle 1 wie folgt:

T. durum × *T. vulgare* 21,10 %

T. turgidum × *T. compactum* 15,96 %

T. polonicum × *T. Spelta* 13,97 %

Die Intensität dieser Univalentenelimination hängt wohl von der Art der elterlichen Pflanzen ab, die bei der Kreuzung gebraucht worden sind.

WATKINS (1924, 1925) hat aus der Zählung der in verschiedenen Stadien der Meiosis außerhalb der Pole bleibenden Univalenten geschlossen, daß ihre Elimination in den weiblichen und männlichen Gonotokonten der Verbindung *T. turgidum* × *T. vulgare* von gleichem Grade war.

Häufigkeit und Befruchtungsfähigkeit der verschiedenchromosomigen Gonen des F_1 -Bastards.

Die weiblichen Gonen. Zuerst sei die Befruchtungsfähigkeit der 14- bis 21 chromosomigen Embryosäcke des Bastards hier Gegenstand unserer Betrachtung. Die Chromosomenzahlen der Embryosäcke können wir leider nicht direkt zählen und müssen sie an Hand der Äquationskreuzung $F_1 \text{ ♀} \times \text{Eltern } \text{♂}$ indirekt bestimmen. Die verschiedenchromosomigen Embryosäcke sind nicht nur alle (oder fast alle) funktionsfähig, sondern werden auch tatsächlich unter genügender Bestäubung alle (oder fast alle) befruchtet. Bei der Kreuzung (*T. Spelta* × *T. turgidum*) ♀ × *T. Spelta* ♂ gelang es, etwa 90% Körneransatz zu erhalten. Durch mikroskopische Beobachtung des Bastards *T. Spelta* × *T. polonicum* konnte KIHARA (1932) tatsächlich in seltenen Fällen Degenerationszeichen des Embryosacks (etwa 1,8%) feststellen.

Unter ungünstigen Bedingungen dürften einige Embryosäcke mit intermediären Chromosomenzahlen unbefruchtet bleiben. Weil die Äquationskreuzungen $F_1 \text{ ♀} \times \text{Emmer } \text{♂}$ bzw. $F_1 \text{ ♀} \times \text{Dinkel } \text{♂}$ 28- bis 35 chromosomige Pflanzen bzw. 35- bis 42 chromosomige ergeben, wird die Häufigkeit der 14- bis 21 chromosomigen Embryosäcke indirekt bestimmt. Die Übersicht über die bisherigen Untersuchungen bringt Tabelle 2. Die Zahlenreihen der früheren Untersuchungen (bis zum Jahre 1933) stellen sich ganz verschieden dar, je nachdem ob das Dinkel-

Tabelle 2. Häufigkeit der in den Äquationskreuzungen gefundenen verschieden-chromosomigen Eizellen auf Grund der bisherigen Untersuchungen.

Bastardkombination	Autoren	Chromosomenzahlen								Summe
		14	15	16	17	18	19	20	21	
a) $F_1 \times \text{Emmer}$										
<i>(turg. \times vulg.) \times turg.</i> . . .	WATKINS (1927)	2	4	2	1	1	1	0	0	11
<i>(durum \times vulg.) \times durum.</i> . .	SAX (1928)	42	21	17	9	7	2	3	2	103
<i>(durum \times vulg.) \times durum.</i> . .	} THOMPSON u. a. (1928)	15	4	7	8	8	4	3	3	52
<i>(dicoc. \times vulg.) \times dicocuum.</i> .		10	6	5	6	2	0	0	0	29
<i>(polon. \times Spel.) \times polon.</i> . . .	KIHARA u. a. (1933)	7	2	12	8	3	3	0	2	37
<i>(durum \times vulg.) \times durum.</i> . . .	KIHARA u. a. (1933)	37	16	15	4	1	3	1	4	81
<i>(polon. \times Spel.) \times polon.</i> . . .	KIHARA u. a. (1935a)	17	35	47	48	44	35	19	5	250
<i>(durum \times vulg.) \times durum.</i> . . .	YAMASHITA (1937a)	9	17	19	14	14	7	2	1	83
<i>(durum \times vulg.) \times durum.</i> . . .	MATSUMURA (1939)	18	23	17	4	4	4	2	0	72
b) $F_1 \times \text{Dinkel}$										
<i>(polon. \times Spel.) \times Spel.</i> . . .	KIHARA (1925)	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>(durum \times vulg.) \times vulg.</i> . . .	} THOMPSON u. a. (1928)	5	2	5	4	5	4	0	1	26
<i>(dicocoid. \times vulg.) \times vulg.</i> . .		2	1	1	2	1	1	0	0	8
<i>(polon. \times Spel.) \times Spel.</i> . . .	KIHARA u. a. (1933)	2	0	1	5	13	16	4	1	42
<i>(durum \times vulg.) \times vulg.</i> . . .	KIHARA u. a. (1933)	4	3	2	6	9	5	2	0	31
<i>(polon. \times Spel.) \times Spel.</i> . . .	KIHARA u. a. (1935a)	17	33	50	51	43	31	6	1	232
<i>(durum \times vulg.) \times vulg.</i> . . .	MATSUMURA (1939)	3	11	13	12	10	6	1	0	56

oder Emmerelter den Pollen zu der Rückkreuzung geliefert hat. Im ersteren Falle sind die hochchromosomigen Eizellen, im letzteren diejenigen mit den niedrigen Chromosomenzahlen die am häufigsten befruchteten. Der Unterschied tritt bei dem Bastard *T. durum* × *T. vulgare* besonders scharf hervor. In diesen Äquationskreuzungen ist der Kreuzungserfolg (= Körneransatz % × Keimung %) ziemlich gering. In solchen Fällen muß aber berücksichtigt werden, daß in der Kreuzung F_1 × Dinkel die zytotische Kombination 14chromosomige Eizelle + 21chromosomiger Spermakern eine schlechtere Keimfähigkeit hat als die sich aus der Verbindung 21chromosomige Eizelle + 14chromosomiger Spermakern ergebende, während in der Kreuzung F_1 × Emmer die Kombination 14chromosomig + 14chromosomig leichter zustande kommt als die Kombination 21chromosomig + 14chromosomig (KIHARA, WAKAKUWA u. YAMAMOTO, 1933).

Dagegen geht aus den Versuchen von KIHARA und WAKAKUWA (1935 a), YAMASHITA (1937 a) und MATSUMURA (1939) hervor, daß 1. die Differenzen zwischen den beiden Kreuzungen F_1 × Emmer und F_1 × Dinkel sich bei hohem oder optimalem Kreuzungserfolg ausgleichen und 2. die gefundene Häufigkeit der 14- bis 21chromosomigen Embryosäcke von der theoretischen $(0,5 + 0,5)^7$ abweicht (Tabelle 3). Namentlich sind zwei wichtige Unterschiede zwischen der gefundenen Verteilung und der theoretischen zu bemerken, nämlich eine deutliche Schiefheit und eine auffallende Flachheit (vgl. Abb. 1). Die Schiefheit wird in erster Linie auf

tischen zu bemerken, nämlich eine deutliche Schiefheit und eine auffallende Flachheit (vgl. Abb. 1). Die Schiefheit wird in erster Linie auf

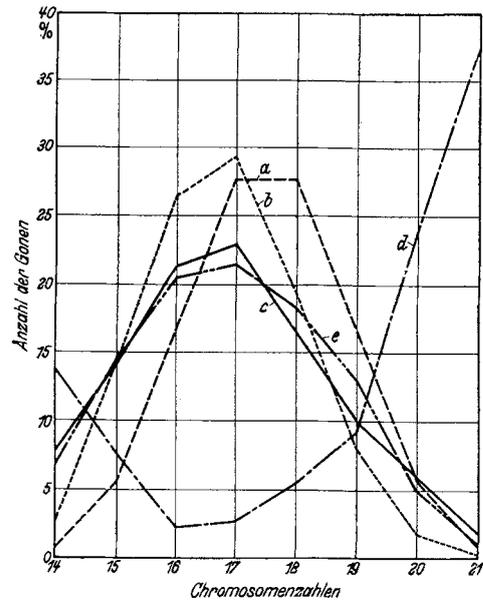


Abb. 1. Theoretische und gefundene Häufigkeit der 14- bis 21-chromosomigen Genen beim Bastard *T. polonicum* × *T. Spelta* in graphischer Darstellung. a Theoretische Häufigkeit ohne Univalentenelimination [(0,5 + 0,5)⁷]. b Theoretische Häufigkeit mit mäßiger Univalentenelimination [(0,6 + 0,4)⁷]. c Gefundene Häufigkeit in jungen Pollenkörnern. d Gefundene Häufigkeit auf Grund der Zertationskreuzungen, Versuch I. e Gefundene Häufigkeit auf Grund der Äquationskreuzungen (a—d nach MATSUMURA, 1936 b; e nach KIHARA u. WAKAKUWA, 1935 a).

eine Univalentenelimination zurückgeführt. In der aus theoretischen Formeln in Tabelle 3 abgeleiteten Zahlenreihe haben aber 14- und 21-

Tabelle 3. Theoretische Häufigkeit der verschiedenchromosomigen Genen bei verschiedener Univalentenelimination.

Chromosomenzahlen	14	15	16	17	18	19	20	21
$(0,5 + 0,5)^7$	0,78	5,47	16,41	27,34	27,34	16,41	5,47	0,78
$(0,55 + 0,45)^7$	1,52	8,72	21,40	29,19	23,88	11,72	3,20	0,37
$(0,575 + 0,425)^7$	2,08	10,75	23,84	29,37	21,71	9,63	2,37	0,25
$(0,6 + 0,4)^7$	2,80	13,07	26,13	29,03	19,35	7,74	1,72	0,16
$(0,625 + 0,375)^7$	3,73	15,65	28,16	28,16	16,90	6,08	1,22	0,10
$(0,65 + 0,35)^7$	4,90	18,48	29,85	26,78	14,42	4,66	0,84	0,07
$(0,675 + 0,325)^7$	6,38	21,52	31,08	24,94	12,01	3,47	0,56	0,04
$(0,7 + 0,3)^7$	8,23	24,71	31,77	22,69	9,72	2,50	0,36	0,02

Tabelle 4. Häufigkeit der verschiedenchromosomigen jungen Pollenkörner auf Grund der Zählung in der ersten Kernteilung.

Bastarde	Autoren	Chromosomenzahlen								Summe
		14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>persicum</i> × <i>vulgare</i>	THOMPSON u. a. (1932)	4	9	8	15	19	15	7	7	84
		3	6	14	15	9	12	4	3	66
		1	7	7	9	8	4	2	1	39
<i>polonicum</i> × <i>Spelta</i>	MATSUMURA (1936b)	8	14	22	23	17	10	6	2	102
<i>persicum</i> × <i>compactum</i>	MATSUMURA u. a. (unveröff.)	8	15	29	23	15	6	3	1	100
<i>durum</i> × <i>vulgare</i>		7	26	38	24	13	6	2	0	116

chromosomige Gonon bedeutend weniger Vertreter als in Wirklichkeit beobachtet wurde. Die Gameten mit intermediären Chromosomenzahlen (16 und 17) zeigen das entgegengesetzte Verhalten und werden im Vergleich mit der theoretischen Zahlenreihe in geringerem Maße befruchtet. Daraus ergibt sich die Flachheit der Verteilungskurve. Um diese Besonderheit zu erklären, nehmen wir an, daß die Univalenten nicht rein zufallsmäßig, sondern zum Teil gruppenweise, d. h. mehrere zusammen, nach den Polen verteilt werden (KIHARA u. WAKAKUWA, 1935 a; MATSUMURA, 1936 b).

Die männlichen Gonon. Aus der Zählung der Chromosomen in der ersten Kernteilung der jungen Pollenkörner können wir die Häufigkeit der 14- bis 21chromosomigen Körner direkt erkennen (Tabelle 4). Auf Grund der Tabellen 2 und 4 kann mit Sicherheit behauptet werden, daß die Variationsreihe der direkt in jungen Pollenkörnern festgestellten Chromosomenzahlen mit denjenigen der 14- bis 21chromosomigen Eizellen, die aus Äquationskreuzungen mit hohem Kreuzungserfolg (vgl. *T. polonicum* × *T. Spelta* und *T. durum* × *T. vulgare*) gewonnen wurden, weitgehend übereinstimmt. Daraus geht hervor, daß die verschiedenchromosomigen Pollenkörner mit gleicher Häufigkeit gebildet werden wie die verschiedenchromosomigen Embryosäcke. Die Reifungsteilungen in den weiblichen und männlichen Gonotokonten müssen demnach den gleichen Verlauf nehmen, mit der gleichen Univalentenelimination und der gleichen von der zufallsmäßigen abweichenden Verteilung dieser Chromosomen.

Auf Grund der Äquationskreuzungen des Bastards *T. polonicum* × *T. Spelta* (KIHARA u. WAKAKUWA, 1935 a) stimmt die Häufigkeit der 14chromosomigen Eizellen ziemlich gut mit der Verteilung nach der Formel $(0,7 + 0,3)^7$ überein, aber nicht die der 21chromosomigen, die viel zu zahlreich sind: während das aus dieser Formel abgeleitete Zahlenverhältnis 376 14chromosomig : 1 21chromosomig ist, wurden im Versuch 34 14chromosomige Eizellen auf 6 21chromosomige gefunden. Auch sind die Variationsreihen sehr flach. Während das theoretische Verhältnis der 16- zu den 21chromosomigen Eizellen 1452 : 1 ist, beträgt das gefundene 97 : 6. Es müssen also tatsächlich die Univalenten gruppenweise, d. h. mehrere zusammen, nach den Polen transportiert werden.

Beim Bastard *T. polonicum* × *T. Spelta* stimmt schließlich die gefundene Verteilung mit der sich aus der Formel $(0,6 + 0,4)^7$ ergebenden im großen und ganzen gut überein

(MATSUMURA, 1936 b). Auch bei der Verbindung *T. persicum* × *T. compactum* konnten wir einen ähnlichen Grad der Elimination feststellen, während der Bastard *T. durum* × *T. vulgare* eine stärkere Elimination zeigte, wie sie aus der Formel $(0,675 + 0,325)^7$ gewonnen wird. Das Verhältnis der verschiedenen Univalenteneliminationen steht bei diesen Bastarden in Einklang mit dem der Zwergkernzahlen in der Tetradenbildung.

Betrachten wir nun die Tüchtigkeit der verschiedenchromosomigen Pollenkörner des pentaploiden Bastards. Die meisten Pollenkörner enthalten einen runden vegetativen Kern und zwei stets zusammenliegende spindelförmige Spermakerne. Außerdem können zum Teil in verschiedenem Grade mangelhaft entwickelte Körner beobachtet werden, nämlich fast normale mit runden Spermakernen, zweikernige, einkernige und vollkommen degenerierte Pollenkörner. Die Verbindungen *T. vulgare* × *T. durum* (oder *T. dicoccum*, *T. persicum*) von THOMPSON und ARMSTRONG (1932) bzw. *T. Spelta* × *T. polonicum* von KIHARA und WAKAKUWA (1935 a) besitzen etwa 65—75% bzw. 90% normal aussehende Pollenkörner.

THOMPSON und ARMSTRONG haben die Keimungsversuche der Pollenkörner von Eltern und F_1 -Bastarden auf den Narben ausgeführt. Ich (unveröffentlicht) habe auch kürzlich die gleichen Untersuchungen mit *T. polonicum*-, *T. Spelta*-, F_1 - und gemischtem Pollen wiederholt (Tabelle 5). Die Pollenkörner von *T. Spelta* sind auf den verschiedenen Narben merklich keimfähiger als die von *T. polonicum*. Beim Versuch mit gemischtem Pollen zeigen auch die größeren Körner eine höhere Keimung als die kleineren. In diesem Falle dürfen wir wohl größtenteils die ersteren bzw. die letzteren als die Körner von *T. Spelta* bzw. *T. polonicum* ansehen. Die Pollen des Bastards haben aber nur geringe Keimfähigkeit, und zwar sind die größeren (wahrscheinlich mit mehreren Chromosomenzahlen) deutlich tüchtiger als die kleineren.

KIHARA (1932) hat die Konkurrenzversuche mit gemischtem Pollen reiner Arten *T. durum* und *T. vulgare* in gleicher Anzahl der Antheren beider Arten auf den *T. vulgare*- sowie *T. durum*-Narben ausgeführt. Im Versuch *T. durum* ♀ × (*durum* + *vulgare*) ♂ sind 101 Nichtbastarde und 90 Bastarde gefunden worden. Ziemlich viele Körner haben nicht gekeimt, etwa 18,4%, was auf schlechte Keimung der Kombination *T. durum* ♀ + *T. vulgare* ♂ zurückzuführen ist. Dagegen waren im Versuch *T. vulgare* ♀ × (*durum* + *vulgare*) ♂ 248 Pflanzen vom *T. vulgare*-

Tabelle 5. Keimungsversuche mit den Pollenkörnern auf den Narben von *T. polonicum*, *T. Spelta* und F_1 -Bastard.

Narben	Pollen	Gekeimt (%)		Ungekeimt (%)		Summe				
<i>T. polonicum</i>	\times <i>polonicum</i>	205	(75,65)	66	(24,35)	271				
F_1	\times <i>polonicum</i>	143	(49,14)	148	(50,86)	291				
<i>T. Spelta</i>	\times <i>polonicum</i>	144	(38,40)	231	(61,60)	375				
<i>T. polonicum</i>	\times <i>Spelta</i>	235	(85,14)	41	(14,86)	276				
F_1	\times <i>Spelta</i>	302	(89,35)	36	(10,65)	338				
<i>T. Spelta</i>	\times <i>Spelta</i>	250	(89,93)	28	(10,07)	278				
		Größere Pollen	Kleinere Pollen	Größere Pollen	Kleinere Pollen					
<i>T. polonicum</i>	\times (1 <i>polon.</i> + 1 <i>Spelta</i>)	54	(18,82)	44	(15,33)	86	(29,96)	103	(35,89)	287
F_1	\times (1 <i>polon.</i> + 1 <i>Spelta</i>)	70	(24,14)	49	(16,90)	77	(26,55)	94	(32,41)	290
<i>T. Spelta</i>	\times (1 <i>polon.</i> + 1 <i>Spelta</i>)	101	(23,49)	41	(9,53)	121	(28,14)	167	(38,84)	430
<i>T. polonicum</i>	\times F_1	34	(9,24)	19	(5,16)	191	(51,90)	124	(33,70)	368
F_1	\times F_1	24	(9,45)	9	(3,54)	138	(54,33)	83	(32,68)	254
<i>T. Spelta</i>	\times F_1	34	(9,88)	16	(4,65)	178	(51,75)	116	(33,72)	344

und 26 vom Bastardtyp. Nur etwa 3,9% Körner haben nicht gekeimt. Demnach muß der *T. vulgare*-Pollen deutlich besser funktionieren als der *T. durum*-Pollen. Tabelle 6 zeigt

Tabelle 6. Konkurrenzversuche mit gemischtem Pollen (*polonicum* + *Spelta*) auf den *T. polonicum*- und *T. Spelta*-Narben.

Kombination	Zahl der Körner	Nicht-Bastard	Bastard	Nicht gekeimt
<i>T. polonicum</i> \times (1 <i>polon.</i> + 1 <i>Spel.</i>)	74	4	33	37
<i>T. polonicum</i> \times (10 <i>polon.</i> + 1 <i>Spel.</i>)	107	47	44	16
<i>T. Spelta</i> \times (1 <i>polon.</i> + 1 <i>Spel.</i>)	83	73	5	5
<i>T. Spelta</i> \times (10 <i>polon.</i> + 1 <i>Spel.</i>)	131	63	64	4

meine vor kurzem erhaltenen Ergebnisse, mit gemischtem Pollen von *T. polonicum* und *T. Spelta*, wobei für den Versuch der gemischte Pollen von 10 *T. polonicum*- und 1 *T. Spelta*-Antheren außer demjenigen in gleicher Anzahl der beiden Antheren benutzt wurde. Hieraus nun muß man wohl schließen, daß die Befruchtungsfähigkeit der *T. Spelta*-Pollenkörner in beiden Narben ungefähr 10—17mal so groß ist wie die der *T. polonicum*-Pollen, wenn wir alle ungekeimten Samen als Kombinationen von *T. polonicum* ♀ + *T. Spelta* ♂ in den Versuchen *T. polonicum* \times (*polonicum* + *Spelta*) voraussetzen.

Die Zertationskreuzungen Emmer ♀ \times F_1 ♂ bzw. Dinkel ♀ \times F_1 ♂ ergeben 28- bis 35chromosomige Pflanzen bzw. 35- bis 42chromosomige,

gleichwie die oben erwähnten Äquationskreuzungen. In ihnen wird die Häufigkeit der befruchteten Pollenkörner mit 14 bis 21 Chromosomen indirekt durch die Zählung der somatischen Chromosomen bestimmt (Tabelle 7). Nach den Ergebnissen vieler Autoren spielen die 14- und 21chromosomigen Pollenkörner die weitaus wichtigste Rolle bei der Befruchtung, während die Befruchtungsfähigkeit derjenigen mit intermediären Chromosomenzahlen bedeutend schwächer ist. Wie stark die Konkurrenz zwischen den euploiden und aneuploiden Pollenkörnern ist, zeigt zur Genüge die J- bzw. U-Gestalt der sich aus den Zahlenreihen der Tabelle 7 ergebenden Frequenzkurven der verschiedenchromosomigen Pollenkörner. Ferner war, wie aus der Tabelle zu ersehen ist, das Zahlenverhältnis bei 21chromosomigem und 14chromosomigem Weizen als Mutter sehr verschieden, mit Ausnahme des Resultats beim Versuch I des Bastards *T. polonicum* \times *T. Spelta* von MATSUMURA (1936 b). In der Kreuzung Emmer \times F_1 kommen die minderchromosomigen Spermakerne am häufigsten zur Befruchtung. In der Rückkreuzung Dinkel \times F_1 sind die durch die Befruchtung mit 21- und 14chromosomigen Spermakernen erzeugten Individuen ungefähr in gleicher Anzahl vertreten (z. B. bei *T. durum* \times *T. vulgare*) oder die hochchromosomigen Spermakerne die am häufigsten befruchteten (z. B. *T. polonicum* \times *T. Spelta*).

Aus den Zertationskreuzungen von MATSUMURA (1936 b) geht hervor, daß die Differenzen zwischen den beiden Kreuzungen Dinkel \times F_1

Tabelle 7. Häufigkeit der in den Zertationskreuzungen gefundenen verschieden-chromosomigen Spermakerne auf Grund der bisherigen Untersuchungen.

Bastardkombinationen	Autoren	Chromosomenzahlen								Summe
		14	15	16	17	18	19	20	21	
a) Emmer $\times F_1$										
<i>polon.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) . . .	KIHARA (1925)	4	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>turg.</i> \times (<i>turg.</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	WATKINS (1927)	7	1	0	2	3	1	2	1	17
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	SAX (1928)	32	11	3	2	4	2	0	2	56
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	} THOMPSON u. a. { (1928)	15	9	4	3	2	2	1	8	44
<i>dicoccum</i> \times (<i>dicoc.</i> \times <i>vulg.</i>) . . .		18	8	2	3	2	0	2	2	37
<i>polon.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) . . .	KIHARA u. a. (1933)	9	4	0	2	2	0	1	0	18
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	KIHARA u. a. (1933)	12	8	2	0	1	0	0	0	23
<i>polon.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) Versuch I	MATSUMURA (1936b)	23	10	3	2	8	19	30	52	147
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) Versuch II	MATSUMURA (1936b)	18	6	4	1	5	9	7	11	61
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	MATSUMURA (1939)	55	17	11	3	3	8	12	17	126
b) Dinkel $\times F_1$										
<i>Spel.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) . . .	KIHARA (1925)	0	0	1	0	1	2	3	3	10
<i>vulg.</i> \times (<i>turg.</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	WATKINS (1927)	6	2	0	1	2	1	4	3	19
<i>vulg.</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	} THOMPSON u. a. { (1928)	8	4	2	1	1	1	2	5	24
<i>vulg.</i> \times (<i>dicoccoid.</i> \times <i>vulg.</i>) . . .		2	1	2	1	0	1	1	1	9
<i>Spel.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) . . .	KIHARA u. a. (1933)	8	2	3	0	2	2	6	11	34
<i>vulg.</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	KIHARA u. a. (1933)	6	7	2	2	4	2	1	8	32
<i>Spel.</i> \times (<i>polon.</i> \times <i>Spel.</i>) Versuch I	MATSUMURA (1936b)	25	17	5	7	11	13	53	78	209
<i>durum</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) Versuch II	MATSUMURA (1936b)	8	6	3	3	5	11	20	32	88
<i>vulg.</i> \times (<i>durum</i> \times <i>vulg.</i>) . . .	MATSUMURA (1939)	24	12	5	4	7	14	16	22	104

und Emmer $\times F_1$ sich bei hohem Kreuzungserfolg ausgleichen (vgl. Versuch I des Bastards *T. polonicum* \times *T. Spelta*). Bei der Kreuzung Emmer $\times F_1$ mit niedrigem Kreuzungserfolg (besonders mit schlechter Keimung) jedoch waren die 14-chromosomigen Pollenkörner diejenigen, welche am häufigsten befruchtet haben. Die Elimination der Zygoten, die aus der Verschmelzung von 14-chromosomigen Eizellen mit hochchromosomigen Spermakernen bei der Kreuzung Emmer $\times F_1$ gebildet werden, spielt infolge mangelhafter Keimung eine große Rolle für die Häufigkeit der verschiedenchromosomigen Pflanzen (MATSUMURA, 1936 b, 1939). Voller Körneransatz und hoher Kreuzungserfolg werden aber vor allem dann erzielt, wenn große Massen von Pollenkörnern auf die Narben gebracht werden, wobei sich eine sehr scharfe Konkurrenz zwischen den 14- und 21-chromosomigen Körnern zeigt. Bei einem derart scharfen Kampfe müssen die unvergleichlich tüchtigeren hochchromosomigen Pollenschläuche die Oberhand behalten, so daß die Gelegenheit zur Befruchtung der minderchromosomigen Spermakerne nur wenig zutage tritt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei niedrigem Kreuzungserfolg wie im Versuch II *T. polonicum* $\times F_1$. Hier muß die Konkurrenz zwischen den 14- und 21-chromosomigen viel geringer gewesen und die Gelegenheit zur Be-

fruchtung der minderchromosomigen Spermakerne mit schwacher Tüchtigkeit leicht benutzt worden sein.

MATSUMURA (1936 b) hat die theoretische Befruchtungsfähigkeit (d. h. die relative Zahl der die Befruchtung ausführenden Pollenkörner) der 14- bis 21-chromosomigen Pollenkörner beim Bastard *T. polonicum* \times *T. Spelta* aufgezeigt. Beim Zertationsversuch I mit hohem Kreuzungserfolg haben ungefähr 3mal soviel 21-chromosomige Spermakerne befruchtet als 14-chromosomige. Auf Grund der direkten Zählung der Chromosomen in den jungen Pollenkörnern stellten wir 14- und 21-chromosomige Pollen im Verhältnis 4:1 fest (Tabelle 4). In dieselbe Richtung weist das an einem viel größeren Material von KIHARA und WAKAKUWA (1935 a) gewonnene Resultat für die verschiedenchromosomigen euploiden Eizellen in Äquationskreuzungen, nämlich ungefähr 6 14-:1 21-chromosomigen. Danach müßte die Befruchtungsfähigkeit der 21-chromosomigen Pollenkörner ungefähr 12—18mal so groß sein wie die der 14-chromosomigen.

Auf ähnliche Weise läßt sich die Befruchtungsfähigkeit der aneuploiden Pollenkörner erschließen. Namentlich waren die 20-chromosomigen Pollenkörner merklich tüchtiger als die 14-chromosomigen. Auch die Befruchtungsfähigkeit der 21-chromosomigen Pollenkörner ist

ungefähr 6,5mal so groß wie die der 20chromosomigen. KIHARA (1924) und NISHIYAMA (1928) haben die Befruchtungsfähigkeit der 20chromosomigen Pollenkörner mit derjenigen der 21chromosomigen beim Bastard zwischen *T. Spelta* und Zwergpflanzen mit 20₁₁ Chromosomen verglichen. In einem Bastard war das Verhältnis der relativen Befruchtungsfähigkeit der 20- und 21chromosomigen Pollenkörner 1:4, in einem anderen 1:13. Das Fehlen nur eines Chromosom des Dinkelgenoms hat demnach bei der Vollständigkeit der Genome A und B die Befruchtungsfähigkeit wohl stark herabgesetzt, aber auf einem merklich höheren Niveau erhalten als die der euploiden minderchromosomigen Pollen. Sobald aber die Vollständigkeit des D-Genoms durch das Fehlen von mehr als einem Glied eine größere Beeinträchtigung erfährt, wird die Funktionsfähigkeit stark vermindert, und die am wenigsten tüchtigen Pollenkörner sind diejenigen mit intermediären Chromosomenzahlen (16 und 17).

Beim Bastard *T. durum* × *T. vulgare* sind die 21chromosomigen Pollenkörner etwa 10mal tüchtiger als die 14chromosomigen (MATSUMURA, 1939). Demnach steht fest, daß bei der Verbindung *T. polonicum* × *T. Spelta* im Vergleich mit der anderen Verbindung die hochchromosomigen Pollenkörner merklich tüchtiger als die minderchromosomigen sind.

Chromosomenzahlen und -kombinationen in der F_2 -Generation.

Bei freier Kombinierung der 14- bis 21chromosomigen Eizellen mit den verschiedenchromosomigen Spermakernen müßten sich die 28- bis 42chromosomigen F_2 -Pflanzen einstellen, und ohne Univalentenelimination der Keimzellen müßten, wenn alle erwarteten Chromosomen garnituren gleiche Lebensfähigkeit bewirken würden, die verschiedenchromosomigen F_2 -Zygoten mit der aus der Formel $(0,5 + 0,5)^7 \times (0,5 + 0,5)^7 = (0,5 + 0,5)^{14}$ gewonnenen Häufigkeit auftreten. Die früheren, bis zum Jahre 1930 ausgeführten Untersuchungen über die Chromosomenzahlen in F_2 wurden an so kleinen Individuenzahlen vorgenommen, daß sie für eine statistische Bearbeitung ganz ungeeignet sind und die Frage, ob das bemerkenswerte Resultat, das zu verzeichnen war, nicht etwas, wenigstens zum Teil, zufällig sei, offen lassen. Um eine statistisch gesicherte Grundlage für die Entscheidung dieser Frage zu schaffen, haben MATSUMURA (1936 a) u. a. eine große F_2 -Pflanze der Verbindung *T. polonicum* × *T. Spelta* u. a. auf ihre Chromosomenzahlen hin ge-

prüft. In Tabelle 8 sind die Zahlenreihen der verschiedenchromosomigen Pflanzen in F_2 gegeben. Wenn wir die theoretischen Zahlen (nach der Formel $(0,5 + 0,5)^{14}$) mit den gefundenen vergleichen, stellen sich merkliche Unterschiede heraus, die einer Erklärung bedürfen (Abb. 2). Vor allem ist die Verteilung ausgesprochen schief, da in der Verbindung *T. polonicum* × *T. Spelta* die höherchromosomige Gruppe mit 36 bis 42 Chromosomen bedeutend mehr Vertreter aufweist als die 28- bis 34chromosomige. Diese Schiefheit ist um so auffälliger, als man in Wirklichkeit angesichts mäßiger Univalentenelimination (nach der Formel $(0,6 + 0,4)^{14}$) mehr Individuen in der letzte-

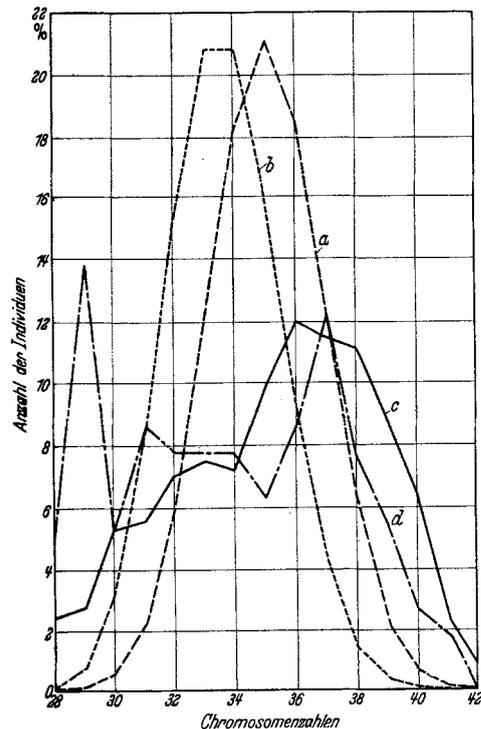


Abb. 2. Theoretische und gefundene Häufigkeit der 28- bis 42chromosomigen F_2 -Pflanzen in graphischer Darstellung. a Theoretische Häufigkeit ohne Univalentenelimination $[(0,5 + 0,5)^{14}]$. b Theoretische Häufigkeit mit mäßiger Univalentenelimination $[(0,6 + 0,4)^{14}]$. c Gefundene Häufigkeit beim Bastard *T. polonicum* × *T. Spelta*. d Gefundene Häufigkeit beim Bastard *T. durum* × *T. vulgare* (a-c nach MATSUMURA, 1936 a; d unveröffentlicht).

ren Gruppe erwarten sollte. In der Verbindung *T. durum* × *T. vulgare* verhielt es sich dagegen mit der Verteilung umgekehrt, insofern nämlich die minderchromosomigen Pflanzen etwas zahlreicher als die höherchromosomigen sind. Mit stärkerer Univalentenelimination müßte in dieser Verbindung die Differenz zwischen der höher- und minderchromosomigen Gruppe ferner in die Augen fallend sein. Wir können folgende

Tabelle 8. Häufigkeit der verschiedenchromosomigen Pflanzen in der F_2 -Nachkommenschaft der pentaploiden Bastarde auf Grund der bisherigen Untersuchungen.

Bastardkombinationen	Autoren	Chromosomenzahlen														Summe	
		28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41		42
<i>polon.</i> × <i>Spelta</i> . . .	KIHARA (1919—24)	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	4	I	—	—	—	6
<i>turg.</i> × <i>comp.</i> . . .	KIHARA (1919—24)	—	—	—	—	I	—	—	I	—	—	I	I	I	—	I	6
<i>durum</i> × <i>vulg.</i> . . .	KIHARA (1919—24)	—	—	I	I	—	I	—	—	—	I	3	—	—	—	—	7
<i>polon.</i> × <i>comp.</i> . . .	KIHARA (1919—24)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	I
<i>polon.</i> × <i>vulg.</i> . . .	SAX (1923) . . .	5	—	—	—	I	—	I	5	2	—	—	—	—	—	I	15
<i>turg.</i> × <i>vulg.</i> . . .	WATKINS (1924) . .	I	—	—	2	I	—	—	—	—	I*	I	—	—	—	—	6
<i>dicoccum</i> × <i>vulg.</i> . . .	THOMPSON u. a. (1927)	6	7	5	4	2	—	I	—	2	I	—	—	—	—	—	28
<i>dicoccum</i> × <i>vulg.</i> . . .	JENKINS u. a. (1930)	2	4	4	5	2	—	—	2	—	—	3	—	—	—	—	22
<i>durum</i> × <i>vulg.</i> . . .	JENKINS u. a. (1930)	I	—	3	—	I	—	—	I	—	2	2	I	I	I	—	13
<i>durum</i> × <i>vulg.</i> . . .	STEVENSON (1930)	II	3	2	—	I	—	—	I	—	I	—	—	—	—	5	24
<i>polon.</i> × <i>Spelta</i> . . .	MATSUMURA (1936a)	16	18	36	37	47	50	48	67	81	77	75	60	42	16	5	675
<i>durum</i> × <i>vulg.</i> . . .	MATSUMURA u. a. {	6	16	6	10	9	9	7	10	14	9	6	3	2	—	—	116
<i>persic.</i> × <i>comp.</i> . . .	(unveröff.) }	—	2	8	10	7	8	14	7	13	10	17	7	3	I	—	107

* Eine 36- oder 37chromosomige Pflanze.

Momente heranziehen, um dieses Verhalten dem Verständnis näherzubringen.

1. Aus Zertationskreuzungen können wir folgern, daß die höherchromosomigen Pollenkörner mit 18—21 Chromosomen tüchtiger sind als die (14—17)-chromosomigen, was die Produktion von relativ zahlreicheren höherchromosomigen Individuen in F_2 bedingen müßte. Dieses Verhältnis beim Bastard *T. durum* × *T. vulgare* ist aber nicht so stark wahrnehmbar, daß es beim Bastard *T. polonicum* × *T. Spelta* beobachtet werden kann.

2. Die Univalentenelimination zeigt dagegen das entgegengesetzte Verhalten in den Zahlenreihen der verschiedenchromosomigen Pflanzen in F_2 . In der Verbindung *T. durum* × *T. vulgare* ist die Elimination deutlich stärker als in der Verbindung *T. polonicum* × *T. Spelta*.

Ferner sind zwei Faktoren, besonders bei der Verbindung *T. polonicum* × *T. Spelta*, zu berücksichtigen.

3. Nach Befruchtung von minderchromosomigen Eizellen durch höherchromosomige Spermakerne erschwert mangelhafte Endosperm-bildung die Keimung bzw. macht sie unmöglich. Von den ungekeimten Körnern muß demnach der überwiegende Teil minderchromosomige Embryonen enthalten haben.

4. Auch nach den Genomkonstitutionen der Pflanzen ist die Lebensfähigkeit der minderchromosomigen Gruppe geringer als die der höherchromosomigen, besonders bei den Pflanzen mit den sterilen Chromosomenkombinationen.

Außer der Schiefheit ist noch ein anderer wichtiger Unterschied zwischen der gefundenen Verteilung von der theoretischen zu bemerken,

nämlich eine auffallende Flachheit. Hier sind vier Faktoren im Spiele: 1. Ausfall der Zygoten mit intermediären Chromosomenzahlen infolge von Konkurrenzwirkung zwischen verschiedenchromosomigen Pollenkörnern (vgl. Zertationskreuzungen), 2. eine von der zufallsmäßigen abweichende Verteilung der Univalenten (vgl. Äquationskreuzungen), 3. die zygotischen Eliminationen der sterilen Chromosomenkombinationen, von denen viele intermediäre Chromosomenzahlen haben, und 4. die zygotische Letalität der Körner mit ± 35 chromosomigen Embryonen und mit 3 (AB) + (± D) Endospermen (vgl. MATSUMURA, 1938, 1939). In der Verbindung *T. durum* × *T. vulgare*, wobei die Zahlenreihe der verschiedenchromosomigen F_2 -Pflanzen deutlich dimodal ist, müßte der oben aufgeführte 3. und 4. Faktor eine große Rolle spielen.

Chromosomenkombination. Nach KIHARA (1924) wurden die F_2 -Nachkommen je nach den Chromosomenkombinationen in fertile und sterile Pflanzen eingeteilt. Die Pflanzen mit steriler Kombination sind meistens abgeschwächt oder völlig steril. Unter der fertilen Kombination werden ferner 2 Gruppen unterschieden, nämlich die Verminderungs- und die Vermehrungsgruppe. Die Pflanzen der Verminderungsgruppe haben 28 bis 34 Chromosomen; die 28 chromosomigen stellen die Chromosomenformel des tetraploiden Elters dar, zu der die 29- bis 34 chromosomigen im Laufe der Generation ziemlich in Eile revertieren. Die Chromosomenzahl der Vermehrungsgruppe beträgt 36 bis 42. Die 36- bis 41 chromosomigen Pflanzen dieser Gruppe kehren langsam zu der hexaploiden

Chromosomenformel zurück, die die 42 chromosomigen Individuen von vornherein realisieren. Diese Verhältnisse sind am besten aus Tabelle 9 zu ersehen.

Tabelle 9. Chromosomenformeln der in der F_2 -Nachkommenschaft der pentaploiden Bastarde möglichen verschiedenchromosomigen Pflanzen (nach KIHARA, 1924).

Chromosomenzahlen bei		Chromosomenformeln der fertilen Kombination	Chromosomenformeln der sterilen Kombination			
F_1	F_2		I	II	III	IV
	28	14II+				
	29	14II+1I				
	30	14II+2I	15II			
	31	14II+3I	15II+1I			
	32	14II+4I	15II+2I	16II		
	33	14II+5I	15II+3I	16II+1I		
	34	14II+6I	15II+4I	16II+2I	17II	
35 →	35	14II+7I	15II+5I	16II+3I	17II+1I	
	36	15II+6I	16II+4I	17II+2I	18II	
	37	16II+5I	17II+3I	18II+1I		
	38	17II+4I	18II+2I	19II		
	39	18II+3I	19II+1I			
	40	19II+2I	20II			
	41	20II+1I				
	42	21II				

JENKINS und THOMPSON (1930) und STEVENSON (1930) haben die Chromosomenzahlen in den Nachkommen einiger F_2 -Pflanzen mit verschiedenen fertilen Chromosomenkombinationen bestimmt. Auch MORIYA (1932) bzw. MATSUMURA (1937) haben deutlich die Bestimmung der Chromosomenzahlen in der Nachkommenschaft eines Individuums mit 14II + 6I in der Verminderungsgruppe bzw. 16II + 5I in der Vermehrungsgruppe durchzuführen vermocht. Diese Untersuchungen bestätigen die Ansicht von KIHARA.

Die Beziehungen zwischen Chromosomenkombination und Keimung sowie Fertilität.

Bei künstlicher Bestäubung von Weizen erhielt man viel mehr Samen, wenn die Dinkelart mit mehr Chromosomen als Pollenträger benutzt wurde, als umgekehrt. Hingegen ist die Keimung im ersteren Falle schlechter als die der Körner, die sich durch reziproke Kreuzung ergeben (WATKINS, 1927 a; THOMPSON u. CAMERON, 1928; THOMPSON, 1930; WAKAKUWA, 1930, 1934; MATSUMURA, 1936 a u. b, 1938; BOYES u. THOMPSON, 1937). Auf Grund von eingehenden embryologischen Untersuchungen haben WAKAKUWA sowie BOYES und THOMPSON die Beziehung zwischen der Körnerentwicklung und der Genomkonstitution bestätigt gefunden. Die

Körner in der Verbindung Dinkel (AABBDD) ♀ × Emmer (AABB) ♂ sind alle plump, während die Samen aus reziproker Kreuzung runzelig sind. In den reziproken Kreuzungen haben die Embryonen gleichfalls 35 Chromosomen und die Genomformel 2 (AB) + D. Dagegen besitzen die Endospermen je nach der Kreuzungsrichtung verschiedene Chromosomenzahlen und Genomkonstitutionen. Die Genomformel des 56 chromosomigen Endospermkerns in der Kreuzung mit Dinkel als Mutter ist nämlich 3 (AB) + 2 D, während in der reziproken Kreuzung ein Endospermkern 49 Chromosomen und die Formel 3 (AB) + D hat. Die Verschiedenheit der Entwicklung des Endosperms in den reziproken Verbindungen scheint auf dem Unterschied der D-Genomkonstitution im Endosperm zu beruhen.

Die Beziehung zwischen der Chromosomenzahl und der Entwicklung der Endospermen wurde auch in den Rückkreuzungen der Bastarde *T. durum* (oder *T. dicoccum*, *T. persicum*) × *T. vulgare* (THOMPSON, 1930), *T. polonicum* × *T. Spelta* und *T. durum* × *T. vulgare* (MATSUMURA, 1938, 1939) näher untersucht. Bei den Kreuzungen F_1 ♀ × Emmer ♂ und Dinkel ♀ × F_1 ♂ sind fast alle Körner, die gewöhnlich eine bessere Keimfähigkeit aufweisen, plump. Am kleinsten scheinen die Körner bei den Endospermen mit gleicher Genomformel 3 (AB) + 2 D zu sein, ähnlich wie bei den F_1 -Samen in der Verbindung Dinkel ♀ × Emmer ♂. Die Größe nimmt im allgemeinen mit der zahlenmäßigen Verminderung bzw. Vermehrung der Dinkelchromosomen in F_1 ♀ × Emmer ♂ bzw. in Dinkel ♀ × F_1 ♂ zu. Hingegen werden viele schlanke und runzelige Körner bei den Kreuzungen Emmer ♀ × F_1 ♂ und F_1 ♀ × Dinkel ♂ erhalten, die im großen und ganzen keine oder nur eine geringe Keimfähigkeit besitzen. Die Abnahme der Runzeligkeit bei den Endospermen geht Hand in Hand mit der Vermehrung bzw. Verminderung der Chromosomen des D-Genoms in F_1 ♀ × Dinkel ♂ bzw. in Emmer ♀ × F_1 ♂. Die Körner mit pentaploiden Embryonen und heptaploiden Endospermen 3 (AB) + D sind am merklichsten runzelig, ähnlich wie die F_1 -Samen der Kreuzung Emmer ♀ × Dinkel ♂. Die Keimung der Körner ist demnach nicht abhängig von der Größe, wenn die Samen dickkörnig sind, sondern von der Runzeligkeit. Die ungekeimten sowie die zwar gekeimten aber im Keimlingsstadium eingegangenen Körner müssen im allgemeinen Embryonen mit ± 35 Chromosomen und Endospermen mit der Formel 3 (AB) + (± D) haben.

Die zygotischen Eliminationen bei ± 35 chromosomigen Pflanzen mögen zu einem Teil durch die Letalität dieser Körner hervorgerufen sein.

Nach KIHARA (1932) ist die Fertilität verschiedener pentaploider Verbindungen an einem und demselben Ort sehr verschieden. Auch die Fruchtbarkeit einer und derselben Verbindung wird durch die äußeren Bedingungen beherrscht. Die Reziprozität der Kreuzung und wahrscheinlich auch der Jahrgangsfaktor spielen aber dabei keine große Rolle. Im allgemeinen beträgt der Körneransatz des pentaploiden Bastards 40 bis 75 % (vgl. SAX, 1922a; WATKINS, 1925; THOMPSON u. HOLLINGSHEAD, 1927; KIHARA, 1932; MATSUMURA, 1936 a).

Die Beziehung zwischen Chromosomenkombi-

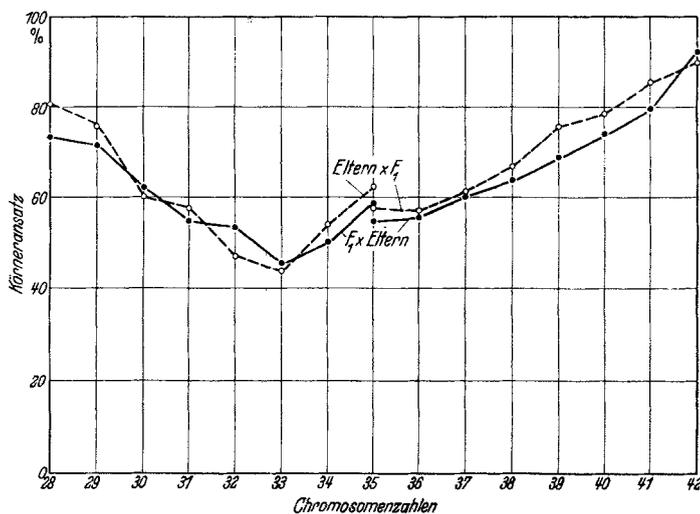


Abb. 3. Fertilität der 28- bis 42chromosomigen Pflanzen auf Grund der Rückkreuzungen des Bastards *T. polonicum* \times *T. Spelta* zu den Eltern (nach MATSUMURA, 1936 c).

nation und Fruchtbarkeit wurde von KIHARA (1924), MORIYA (1932) und MATSUMURA (1936a und c) an der Nachkommenschaft des pentaploiden Bastards untersucht. Die bisherigen Feststellungen über diese Beziehung haben folgendes ergeben. Bei den fertilen Chromosomenkombinationen (vgl. Tabelle 9) ist die Fertilität in der Verminderungsgruppe im allgemeinen niedriger als diejenige der Pflanzen der Vermehrungsgruppe mit mindestens einem D-Genom. Ferner nimmt in der ersteren Gruppe die Fruchtbarkeit mit der Vermehrung der Anzahl der D-Chromosomen ab, während die letztere Gruppe das entgegengesetzte Verhalten zeigt (Abb. 3). Bei den sterilen Kombinationen, die meistens abgeschwächt fertil bis völlig steril sind, nimmt die Fruchtbarkeit mit der Abnahme der Bivalentenzahl ab. Bei Pflanzen mit gleicher Chromosomenzahl geht auch

die Zunahme der Fruchtbarkeit Hand in Hand mit der Vermehrung der Univalenten.

40chromosomige Zwergpflanzen. Konstant 40-chromosomige Zwergpflanzen mit steriler Chromosomenkombination sind in der Nachkommenschaft der Verbindung *T. polonicum* \times *T. Spelta* aufgetreten (KIHARA, 1924; KIHARA u. WAKAKUWA, 1930; KIHARA, 1939). Ihnen fehlt ein Paar Chromosomen des Dinkelgenoms. Bis jetzt wurden viererlei verschiedene 40-chromosomige Zwergpflanzen gefunden. Sie werden, je nach dem ihnen fehlenden Dinkelchromosom, g-, f-, e- und d-Zwerg genannt. Anfangs waren alle diese Zwergpflanzen hoch steril. Im Laufe der Jahre traten aber in den Folgegenerationen dieser Zwergpflanzen Individuen auf, die sich von den Schwester-

pflanzen der betreffenden reinen Linie durch normalen Wuchs und volle Fertilität in auffälliger Weise unterschieden. Die mikroskopische Untersuchung ergibt 42 somatische bzw. 21 gametische Chromosomen für diese normalwüchsig und fertil gewordenen Pflanzen, die *Gigas*-Pflanzen genannt werden. Der Wuchs ist außerordentlich gut bei Aberranten (d. h. *e-Gigas*) aus dem *e-Zwerg*, der die schwächste Entwicklung und die niedrigste Fertilität zeigt. Es wurden bei Bastarden *T. Spelta* \times *Gigas* 20_{II} + 2_I (oder 1_{III} + 19_{II} + 1_I) gefunden. Aus diesem Befunde ist zu ersehen, daß das neue Chromosom der betreffenden Zwergpflanzen nicht das fehlende Element g bzw. e sein kann, da man in diesem Falle 21 Bivalente hätte

finden müssen. Ferner liegt es nahe, anzunehmen, daß das neue Chromosom von einem der beiden Emmergenome (A oder B) abstammt; es dürfte sich um dasjenige Element dieser Genome handeln, das dem Chromosom g bzw. e entspricht (KIHARA u. WAKAKUWA, 1935 b). Weitere Untersuchungen über das Zustandekommen der neuen 42-chromosomigen Sippen und deren Verwendung für die Züchtung sind im Gange.

Genetische Studien über die pentaploiden Bastarde.

Die pentaploiden Bastarde sind schon oft Gegenstand genetischer Untersuchungen gewesen, die zum größten Teil in der Absicht unternommen wurden, einige wünschenswerte Eigenschaften der tetraploiden Arten auf die hexaploiden Kulturweizen zu übertragen, wie z. B. Resistenz gegen gewisse Krankheiten oder Halmfestigkeit.

Bei den Vererbungsstudien an diesen Bastarden kommt es in erster Linie darauf an, ob die Erbanlagen der untersuchten Eigenschaften in den paarweise vorkommenden Genomen AA und BB oder in dem einzelnen Genom D liegen. Im letzteren Falle müßte man nämlich von den einfach Mendelschen stark abweichende Zahlen erhalten. Diese Kenntnis kann uns nur die Erbanalyse einer betreffs der Chromosomenzahlen genau bekannten Nachkommenschaft vermitteln. In den vielen bisher veröffentlichten Arbeiten wird aber die Beziehung zwischen den einzelnen Eigenschaften und Chromosomenzahlen entweder gar nicht oder nur in geringem Maße berücksichtigt. Angaben über die Vererbung einiger Merkmale im Zusammenhang mit den Chromosomenzahlen finden sich bei SAX (1923), KIHARA (1924), THOMPSON (1925), THOMPSON und HOLLINGSHEAD (1927), TOCHINAI und KIHARA (1927), WATKINS (1927 a u. b, 1928, 1930), STEVENSON (1930), WATKINS und CORY (1931), THOMPSON, ARNASON und LOVE (1935), MATSUMURA (1936 a, d u. e), YAMASHITA (1937 a u. b), ABE und MATSUMURA (1938) und ARNASON (1938).

MALINOWSKI (1926), MATHIS (1925), RAUM (1931, 1934), RUBNER (1933) u. a. erörtern zwar die Beziehung zwischen den Chromosomenzahlen und den Aufspaltungsverhältnissen in der Nachkommenschaft pentaploider Bastarde, haben aber am eigenen Material keine Chromosomenzählungen ausgeführt.

Der Erbgang einer Eigenschaft, deren Erbanlage in einem der Genompaare A und B lokalisiert ist, ist einfach und unabhängig von den Chromosomenzahlen (vgl. MATSUMURA, 1936 a u. d). Die Vererbungsweise einer mit den Chromosomenzahlen zusammenhängenden Eigenschaft, deren Erbfaktor im D-Genom lokalisiert ist, ist dagegen sehr kompliziert. Die Faktorenanalyse der Dinkelchromosomen muß unter Verwertung folgender Grundsätze ausgeführt werden.

1. Es dürfen nicht die F_2 -Pflanzen mit beiden fertilen und sterilen Chromosomenkombinationen benutzt werden, vielmehr sind die Rückkreuzungen des F_1 -Bastards zu beiden Eltern zu verwenden, wo alle Pflanzen zu den fertilen Kombinationen gehören. Die Chromosomenkombinationen der umfangreichen F_2 -Pflanzen in den Pollenmutterzellen zu bestimmen, ist sehr schwierig und mühsam. In den Rückkreuzungen können wir aber die Chromosomenkombination aus den somatischen Chromosomenzahlen, deren Bestimmung in den Wurzelspitzen leichter ausgeführt wird, indirekt er-

kennen. So veröffentlichte MATSUMURA (1936 d) die auf diese Weise beobachteten Vererbungsversuche über den Markgehalt des Halmes und die Ährendichte in den Rückkreuzungen des Bastards *T. polonicum* × *T. Spelta*. Ebenfalls wurde die Vererbungsweise der Resistenz gegen Rostpilze, *Puccinia triticina*, in den Rückkreuzungen der Bastarde *T. polonicum* × *T. Spelta* und *T. durum* × *T. vulgare* von ABE und MATSUMURA (1938) untersucht. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß das Gen für einen hohlen Halm zu einem Chromosom des Dinkelgenoms gehört. Die Ährendichte und die Empfänglichkeit für Pilze sind auch durch mehrere Faktoren bedingt, die sich auf verschiedene Chromosomen des D-Genoms verteilen.

2. Die 29chromosomigen Nachkommen des pentaploiden Bastards besitzen ein Chromosom des D-Genoms. In der Folgegeneration wird die trisomische Vererbung einer Eigenschaft beobachtet. Durch Vergleich mit den 28chromosomigen Pflanzen mit nur A- und B-Genomen müßte sich der Einfluß eines bestimmten D-Chromosoms auf eine Eigenschaft feststellen lassen. YAMASHITA (1937 b) beobachtete diese trisomische Vererbung beim Bastard *T. polonicum* × *T. Spelta*. Er konstatierte vier verschiedene Dinkelchromosomen (d_1, d_2, d_3, d_4), von denen das Modifikationsgen für Färbung der Keimlinge zum d_1 -Chromosom, das Hemmungsgen für die Behaarung der Rachis und das Gen für die Ährendichte u. a. zum d_2 -Chromosom, die Faktoren für die Bestockung und die Grannenlänge zum d_3 -Chromosom und diejenigen für den hohlen Halm und die Kielung zum d_4 -Chromosom gehörten.

3. Den oben erwähnten 40chromosomigen Zwergen fehlt ein Chromosomenpaar des Dinkelgenoms. Die Faktorenanalyse eines bestimmten D-Chromosoms müßte ebenfalls auf die Weise vorgenommen werden, daß man die Kreuzungen verschiedener Zwerge mit dem Dinkelelter in Anwendung bringt.

Meine Untersuchungen über die pentaploiden Weizenbastarde wurden unter Leitung von Herrn Prof. Dr. H. KIHARA ausgeführt, dem ich auch hier meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Literatur.

ABE, T., and S. MATSUMURA: On the susceptibility of back-crossed offsprings of pentaploid wheat hybrids to *Puccinia triticina*. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 10 (1938).

ARNASON, T. J.: The transference of *durum* und

dicoccum characters to 21-chromosome wheat lines by crossing. *Canad. J. Res.* **16** (1938).

BOYES, J. W., and W. P. THOMPSON: The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals. *J. Gen.* **34** (1937).

JENKINS, J. A., and W. P. THOMPSON: Chromosome conditions in the second and third generations of pentaploid wheat hybrids. *Canad. J. Res.* **2** (1930).

KIHARA, H.: Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. I. *Botanic. Mag.* **33** (1919).

KIHARA, H.: Idem. III. *Ibid.* **35** (1921).

KIHARA, H.: Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B.* **1** (1924).

KIHARA, H.: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. I. *Jap. J. of Bot.* **2**, (1925).

KIHARA, H.: Studies on chromosome-numbers of plants. Einleitung zu "A list of chromosome-numbers of plants cultivated in Japan" by H. KIHARA, Y. YAMAMOTO and S. HOSONO, Tokyo. (1931).

KIHARA, H.: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. II. *Jap. J. of Bot.* **6** (1932).

KIHARA, H.: Polyploidy in *Triticum*. *Botany & Zoology*, Tokyo **7** (1939).

KIHARA, H., u. I. NISHIYAMA: Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. *Cytologia* **1** (1930).

KIHARA, H., and SH. WAKAKUWA: Dwarf plants with 40 chromosomes in the progenies of a pentaploid *Triticum*-hybrid. *Jap. J. of Gen.* **5** (1930).

KIHARA, H., u. SH. WAKAKUWA: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. IV. *Jap. J. of Bot.* **7** (1935a).

KIHARA, H., u. SH. WAKAKUWA: Veränderung von Wuchs, Fertilität und Chromosomenzahl in den Folgegenerationen der 40 chromosomigen Zwerge bei Weizen. *Jap. J. of Gen.* **11** (1935b).

KIHARA, H., SH. WAKAKUWA u. Y. YAMAMOTO: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. III. *Jap. J. of Bot.* **6** (1933).

MALINOWSKI, E.: Linkage phenomena in wheat. *J. Gen.* **17** (1926).

MATHIS, P.: Die Bedeutung von Kreuzungen zwischen *Triticum vulgare* und *Triticum dicoccum* für die Weizenzüchtung. *Angew. Bot.* **7** (1925).

MATSUMURA, S.: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. V. *Jap. J. of Bot.* **8** (1936a).

MATSUMURA, S.: Idem. VI. *Ibid.* **8** (1936b).

MATSUMURA, S.: Idem. VII. *Ibid.* **8** (1936c).

MATSUMURA, S.: Genetische Studien über die pentaploiden Weizenbastarde. I. *Jap. J. of Gen.* **12** (1936d).

MATSUMURA, S.: Idem. II. *Ibid.* **12** (1936e).

MATSUMURA, S.: Zwei unerwartete 36chromosomige Pflanzen in der Rückkreuzung *T. polonicum* × (*T. polonicum* × *T. spelta*). *Cytologia Fujii-Jubiläumsband* (1937).

MATSUMURA, S.: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. VIII. *Jap. J. of Bot.* **9** (1938).

MATSUMURA, S.: Idem. IX. *Ibid.* **9** (1939).

MORIYA, M.: Chromosomenzahlen und Fertilitätsverhältnisse in der Nachkommenschaft eines

hypopentaploiden *Triticum*-Bastardes mit 34 somatischen Chromosomen. *Jap. J. of Gen.* **8** (1932).

NISHIYAMA, I.: On hybrids between *Triticum spelta* and two dwarf wheat plants with 40 somatic chromosomes. *Botanic. Mag.* **42** (1928).

RAUM, H.: Über die Vererbung von Ähren-eigenschaften bei Kreuzungen zwischen Emmer- und Dinkelreihe des Weizens. *Z. Züchtg A* **16** (1931).

RAUM, H.: Fortgesetzte Untersuchungen über die Vererbung von Ähren-eigenschaften bei Kreuzungen zwischen Emmer- und Dinkelreihe des Weizens. *Z. Züchtg A* **19** (1934).

RUBNER, A.: Über die Vererbung von Ähren-eigenschaften bei Kreuzungen zwischen tetraploiden Wild- und hexaploiden Kulturweizen. *Z. Züchtg A* **18** (1933).

SAKAMURA, T.: Kurze Mitteilungen über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. *Botanic. Mag.* **32** (1918).

SAX, K.: The behavior of the chromosomes in fertilization. *Genetics* **3** (1918).

SAX, K.: Sterility in wheat hybrids. I. *Genetics* **6** (1921).

SAX, K.: Idem. II. *Ibid.* **7** (1922a).

SAX, K.: Idem. III. *Ibid.* **7** (1922b).

SAX, K.: The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. *Genetics* **8** (1923).

SAX, K.: Chromosome behavior in *Triticum*-hybrids. *Z. Abstammungslehre* **2** (1928).

STEVENSON, F.: Genetic characters in relation to chromosome numbers in a wheat species cross. *J. agricult. Res.* **41** (1930).

THOMPSON, W. P.: The correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *T. vulgare*. *Genetics* **10** (1925).

THOMPSON, W. P.: Shrivelled endosperm in species crosses in wheat, its cytological causes and genetical effects. *Genetics* **15** (1930).

THOMPSON, W. P.: The causes of the cytological results obtained in species crosses in wheat. *Canad. J. Res.* **10** (1934).

THOMPSON, W. P., and J. M. ARMSTRONG: Studies on the failure of hybrids germ cells of function in wheat species crosses. *Canad. J. Res.* **6** (1932).

THOMPSON, W. P., T. J. ARNASON and R. M. LOVE: Some factors in the different chromosome sets of common wheat. *Canad. J. Res.* **12** (1935).

THOMPSON, W. P., and D. R. CAMERON: Chromosome numbers in functioning germ cells of species-hybrids in wheat. *Genetics* **13** (1928).

THOMPSON, W. P., and L. HOLLINGSHEAD: Preponderance of *dicoccum*-like characters and chromosome numbers in hybrids between *Triticum dicoccum* and *Triticum vulgare*. *J. Genet.* **6** (1927).

TOCHINAI, Y., and H. KIHARA: Studies on the correlations between morphological characters, chromosome-number and resistance to *Puccinia triticina* in pentaploid-bastards of wheat. *J. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ.* **17** (1927).

WAKAKUWA, SH.: Bestäubungs- und Keimungsversuche in reziproken *Triticum*-Kreuzungen. *Jap. J. of Gen.* **6** (1930).

WAKAKUWA, SH.: Embryological studies on the different seed-development in reciprocal interspecific crosses of wheat. *Jap. J. of Bot.* **7** (1934).

WATKINS, A. E.: Genetic and cytological studies in wheat. I. J. Genet. **14** (1924).

WATKINS, A. E.: Idem. II. Ibid. **15** (1925).

WATKINS, A. E.: Idem. III. Ibid. **18** (1927a).

WATKINS, A. E.: Idem. IV. Ibid. **19** (1927b).

WATKINS, A. E.: The genetics of wheat species crosses. I. J. Genet. **20** (1928).

WATKINS, A. E.: The wheat species: a critique. J. Genet. **23** (1930).

WATKINS, A. E., and F. M. CORY: Genetic and cytological studies in wheat. V. J. Genet. **25** (1931).

YAMASHITA, K.: Genetische Untersuchungen über den Markgehalt der Weizen-Halme. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. **39** (1937a).

YAMASHITA, K.: Vererbung der trisomischen Pflanzen in der Nachkommenschaft der pentaploiden *Triticum*-Bastarde, *T. polonicum* × *T. spelta*. (Vorläufige Mitt. I u. II.) Jap. J. of Gen. **13** (1937b).

(Aus der Lehrkanzel für Landwirtschaft an der deutschen Technischen Hochschule, Brünn.)

Beitrag zur Xenienfrage bei Roggen.

Von **Franz Frimmel**.

Der Nachweis des Vorkommens von Farb xenien bei Roggen wurde zuerst von v. TSCHERMAK, dann durch v. RÜMKER erbracht, als es letzterem gelungen war, Sorten zu erzüchten, die in bezug auf Endospermfärbung erbliche Differenzen aufwiesen (1a u. 1b). Praktische Anwendung für den Ausbau der Züchtungslehre fanden die Farb xenien bei Roggen durch die Anwendung recessivfarbiger Sorten als Indikatorrassen zur Erforschung des Vizinismus (2, 3). Die Frage des Vorkommens von Größen xenien bei Roggen wurde durch NICOLAISEN (4) einereingehenden experimentellen Prüfung unterzogen. Das Resultat dieser Untersuchungen ist, daß die Befruchtung einer kleinkörnigen Mutterpflanze mit Pollen einer großkörnigen Vatersorte zwar zu einer Erhöhung des Gewichtes der ersten Samengeneration (SGI) führt, die aber nur um ein Geringes die des Muttertypus übersteigt, also weder als eine äußerlich wahrnehmbare Dominanz des großkörnigen Vaternotypus in Erscheinung tritt noch auch eine typische Mittelbildung darstellt. Die Deutung, welche sich aus diesen Befunden ergab, geht dahin, daß Dominanz für Großkörnigkeit zwar angenommen wird, daß aber die in SGI im Sinne von Großkörnigkeit wirksamen Wachstumsimpulse auf der Mutterpflanze durch die das Endosperm umschließenden Gewebe der Testa und der Fruchthülle in ihrer vollen Auswirkung behindert werden.

Inwieweit Heterosiswirkung mitspielt, bleibt offen.

Was nun Form xenien bei Roggen anlangt, so wurde aus den Erfahrungen an künstlichen Kreuzungen bei Getreide im allgemeinen, bei Roggen im besonderen das Vorkommen von solchen für unsere Getreidearten einschließlich Roggen verneint (1a, 1b, 5 u. 6). Gestützt wird diese Ansicht durch die Tatsache, daß der Formcharakter der Körner jeder einzelnen Roggenpflanze einheitlich ist, obwohl bei freiem Ab-

blühen jedes Korn doch einem anderen in seinem erblichen Kornformcharakter mehr oder weniger von der Mutterpflanze abweichenden Vater sein Dasein verdankt. Für Weizen liegt eine Mitteilung über das Vorkommen von Form xenien von BLARINGHEM (7) vor.

Die Züchtung von extremen Formvarianten, langkörniger-kurzkörniger Roggen (Tabelle 1) an der Fürstlich Liechtenstein'schen Saatstation Feldsberg (8) ergab die Möglichkeit einer experimentellen Überprüfung dieser Frage. Die Durchführung dieses Versuches geschah in der Weise, daß die Nachkommenschaft einer gut vererbenden extrem kurzkörnigen Pflanze in einer Parallelreihe zu einer solchen einer extrem langkörnigen Pflanze angebaut wurde. Von einzelnen Pflanzen beider Reihen wurde nun je eine Ähre durch Schutz mittels Cellophansäcken zur Selbstung gezwungen, je zwei Ähren derselben Pflanze in einem gemeinsamen Schutzsack abblühen gelassen und so der Möglichkeit der Geitonogamie ausgesetzt, ferner je eine Ähre zweier Nachbarpflanzen desselben Formtypus unter Schutz zwecks Fremdbestäubung innerhalb desselben Formtypus zusammengegeben und schließlich je eine Ähre zweier Nachbarpflanzen von differentem Formtypus zwecks Kreuzung der beiden Formtypen unter gemeinsamem Schutz abblühen gelassen. Zur Aberntung gelangten also von einzelnen solcherart behandelten Pflanzen:

1. durch Autogamie entstandene Körner;
2. durch Geitonogamie entstandene Körner;
3. Körner aus der Kreuzung zweier kurzkörniger Pflanzen bzw. zweier langkörniger Pflanzen $K \times K$ bzw. $L \times L$, typengleiche Fremdbefruchtung;
4. Kurz \times Lang bzw. Lang \times Kurz, Typenkreuzung;
5. Körner aus frei abgeblühten Ähren.

Das Resultat ergab, daß die Körner ihren