

sacht. Durch Abnahme aliquoter Teile des Äther-Chloroformextraktes sowie des salzauren wässerigen Extraktes an Stelle der bisher üblichen erschöpfenden Extraktion kommt man zu einer ganz erheblichen Vereinfachung und Abkürzung des Verfahrens. Die Leistungsfähigkeit kann weiterhin durch Anwendung handlicher Geräte gesteigert werden. Da das Verfahren auf eine Molybdänblaubestimmung hinausläuft, läßt sich zur Messung das für Serienuntersuchungen besonders gut geeignete Meßgerät nach SCHUHKNECHT und WAIBEL verwenden.

#### Literatur.

1. SENGBUSCH, R. v.: Landw. Jahrbücher **91**, 723 (1942). — 2. WUTTKE, H.: Züchter **14**, 83 (1942). — 3. SCHWARZE, P.: Züchter **13**, 195 (1941). — 4. MACH, F. und P. LEDERLE: Landw. Versuchsstat. **98**, 117 (1921). — 5. NÖTTBOHM, F. E. und Fr. MEYER: Landw. Jahrbücher **81**, 1 (1935); **84**, 335 (1937). — 6. SABALITSCHKA, Th. und C. JUNGERMANN: Biochem. Z. **163**, 445 (1925). — 7. MEYER, K.: Landw. Jahrbücher **91**, 369 (1941). — 8. HOFMANN, R.: Biochem. Z. **260**, 26 (1933). — 9. MACH, F. und P. LEDERLE: Methodenbuch II, 28—29. Neudamm u. Berlin 1941. — 10. GROSSFELD, J.: Handbuch der Lebensmittelchemie IV. 241. Springer-Berlin 1931.

## Zur Genetik des Artbastardes *Godetia amoena* × *G. Whitneyi*.

Von GUNNAR HIORTH, Vollebekk, Norwegen.

Mit 6 Textabbildungen.

### I. Einleitung.

Die *amoena*-Gruppe der Gattung *Godetia* umfaßt nach H. 1941, 1942a die drei Arten *G. amoena*, *G. Whitneyi* und *G. nutans*. Die durch aufrechte Blütenknospen gekennzeichneten diploiden Arten *G. amoena* und *G. Whitneyi* (mit 7 Paar Chromosomen) bewohnen einen Landstreifen an der pazifischen Küste Nordamerikas, und zwar kommt erstere Art auf einem relativ kleinen Areal südlich der Meeresbucht Golden Gate bei San Francisco vor, letztere auf einem wesentlich größeren Gebiet nördlich von Golden Gate, das sich bis zur Vancouver-Insel in British Columbia erstreckt. Die durch hängende Knospen ausgezeichnete *G. nutans* kommt in gewissen Gebieten neben *G. Whitneyi* vor, ist aber beträchtlich weiter nach Osten verbreitet als letztere Art. *G. nutans* ist nach HÄKANSSON (1941, 1942) eine allotetraploide Art mit einem *Whitneyi*-ähnlichen Genom und einem Genom aus einer unbekannten Art.

Der auffälligste Unterschied zwischen den genannten diploiden Arten besteht in der Blütenzeichnung: *G. amoena* hat einen Basalfleck, d. h. einen kleinen Fleck direkt an der Basis des Kronblattes, *G. Whitneyi* einen Zentrafleck, d. h. einen mehr oder weniger weit von der Basis entfernten Fleck von sehr verschiedener Größe. Diese beiden Flecktypen sind scharf an ihre Arten gebunden. In *G. Whitneyi*, nördlich von Golden Gate, wurde an zahlreichen Lokalitäten kein einziges Individuum mit Basalfleck angetroffen, in *G. amoena*, südlich von Golden Gate, keins mit Zentrafleck. Individuen ohne Kronblattfleck kommen jedoch in wechselnder Häufigkeit bei beiden Arten vor. *G. nutans* hat ebenso wie *G. Whitneyi* einen Zentrafleck. An einer Lokalität (Magalia, vgl. H. 1942, S. 306) war jedoch ein kräftiger Basalfleck vorherrschend.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den natürlichen *G. amoena*-Rassen kommt ein Zentrafleck in einigen Handelssorten dieser Art vor. Wie in H. 1940 näher beschrieben, werden die verschiedenen Typen von Basalfleck und Zentrafleck in den Gartenrasen von *G. amoena* durch eine Serie vieler Allele bedingt, die zumindestens 6 Glieder enthält. Dagegen kommt ein Basalfleck nicht bei den zahlreichen Gartenrasen vom *G. Whitneyi*-Typus vor, obwohl beide Arten in Gärten frei miteinander bastardieren und der Bastard zwar hochgradig aber doch nicht absolut steril

ist. Dies zeigt, daß der Basalfleck unter gewöhnlichen Umständen nicht zwischen beiden Arten ausgetauscht wird.

Im Jahre 1937 wurde eine Versuchsreihe begonnen zu dem Zweck, den Basalfleck aus *G. amoena* durch fortgesetzte Rückkreuzungen in die Art *G. Whitneyi* einzulagern, vgl. Abb. 1. Parallel mit den genetischen Ver-

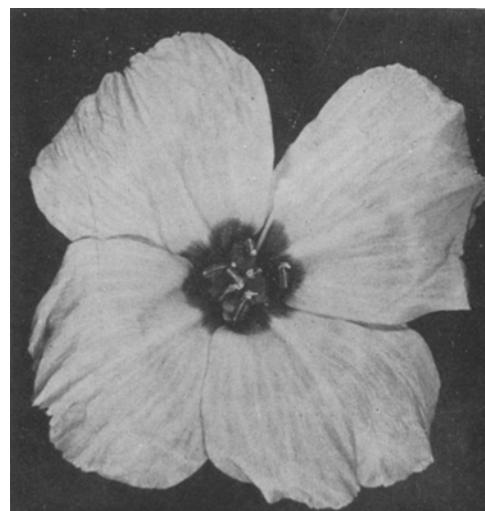


Abb. 1. Blüte einer fertilen  $F^bF^b$ -Whitneyi; vgl. S. 113.

suchen hat Dozent Dr. Artur HÄKANSSON in Lund umfangreiche zytologische Untersuchungen an meinen Versuchspflanzen ausgeführt, über die er mir zahlreiche Angaben brieflich mitgeteilt hat. — Ein später erhaltenes Manuskript (HÄKANSSON 1947) konnte nur teilweise, durch nachträgliche Umarbeitung einzelner Abschnitte, berücksichtigt werden.

Obwohl unsere Untersuchungen sich im wesentlichen auf das Ziel beschränkt haben, eine Eigenschaft einer Art in eine andere einzulagern, war es unvermeidlich, im Laufe der Arbeit einige Annahmen über die Struktur des Artbastardes und die Ursachen seiner Sterilität zu machen. Obgleich über diese Probleme keine besonderen Untersuchungen durchgeführt werden konnten und wir uns daher zum Teil auf zufällige Beobachtungen stützen müssen, dürfte es zweckmäßig sein, unsere Schlußfolgerungen mitzuteilen.

## II. Übersicht über das Versuchsmaterial.

### A. Stammbaum II.

Der Bastard *G. amoena* × *Whitneyi* zeigt in der Regel einen sehr kräftigen Wuchs, ist aber nahezu steril. Er hat eine Pollensterilität von 90—98%, im Durchschnitt von 7 Bastardkombinationen 94% (H. 1942, S. 300). Dabei sind indessen nur die sichtbar schlechten Pollenkörner als steril gerechnet. Untersuchungen über Pollenkeimungen liegen nicht vor. Weibliche Kreuzungen und Selbstungen geben nur vereinzelte Samen je Kapsel. Wir möchten die Größenanordnung des Anteils fertiler Samenanlagen vorläufig zu 3% angeben.

Zytologisch ist dieser Bastard mehrfach untersucht worden (CHITTENDEN 1928, HÄKANSSON 1925, 1941, 1942). Werden Standardlinien beider Arten miteinander gekreuzt, so ist die häufigste Anordnung 6 II + 2 I. Daneben kommen in einem nicht unbedeutlichen Teil der Pollenmutterzellen 7 II oder 5 II + 4 I vor. — Neuere Untersuchungen (HÄKANSSON 1947) zeigen indessen, daß in einem Teil der Pollenmutterzellen 1—2 Dreierketten vorkommen. Die eine von ihnen ist deutlich heteromorph, indem das eine Endglied sehr kurz ist, etwa halb so lang wie das Mittelchromosom, das andere fast ebenso lang wie letzteres. Die zweite Kette dagegen besteht aus etwa gleichgroßen Chromosomen und ist somit homomorph. Sehr häufig wird indessen ein Endglied aus einer oder beiden Ketten abgetrennt, so daß Anordnungen wie 5 II + 3-K + I, 6 II + 2 I oder (durch Konjugation abgetrennter Glieder) 7 II entstehen. Von den Bivalenten sind 2 oder 3 heteromorph. Gelegentlich kommen auch 4-Ketten, seltener 5-Ketten vor. Wegen anderer Einzelheiten vgl. HÄKANSSON.

Zu unseren Versuchen wurde eine Gartenrasse von *G. amoena* mit dem Allel  $F^{bst}Ag$  (starker Basalfleck, rote Antheren, vgl. H. 1940, S. 443) benutzt. Wir

(Endfleck, Zentralfleck verschiedener Größe, Abb. 2 bis 3) gekoppelt, die wir unter der Bezeichnung  $F^x$  zusammenfassen.  $f$  = ohne Fleck, Abb. 4.

Die genannte *G. amoena* Rasse wurde zweimal (1937 und 1941) mit *G. Whitneyi* gekreuzt. Da in der ersten Kreuzung (Stammbaum I) keine Untersuchungen an den früheren Generationen vorgenommen wurden, beginnen wir mit der zweiten Kreuzung (Stammbaum II). Eine Rückkreuzung der  $F_1$  mit



Abb. 3. Kleinerer Zentralfleck.

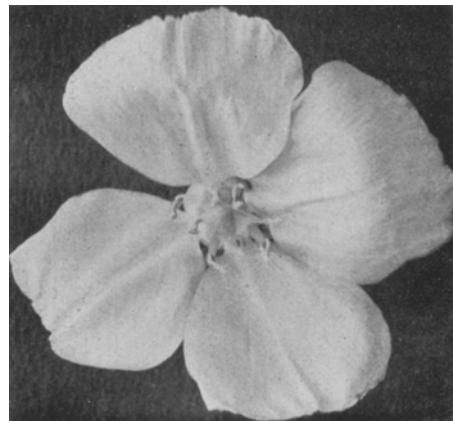


Abb. 4. f f-Blüte.

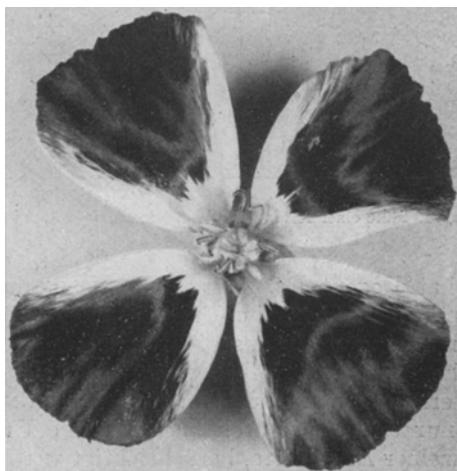


Abb. 2. Typischer großer Endfleck ( $F^e$ ).

werden indessen die Verkürzung  $F^b$  gebrauchen.  $F^b$  ist mit dem Unterschied hellviolette—rosa Grundfarbe der Blüten gekoppelt mit einem crossover-Prozent von 23. „Rosa Blüten“ bei *G. amoena* ist allel zu  $w_1$  (weiße Grundfarbe) bei *G. Whitneyi*. Das in *G. amoena* befindliche normale Allel zu  $w_1$  werden wir durch Markierung ( $W_1$ ) hervorheben. Bei *G. Whitneyi* ist  $w_1$  etwa ebenso stark mit den Allelen für Kronblattfleck

*G. Whitneyi* vom Typus ( $F^bW_1' \times F^xw_1$ ) ×  $f w_1$  ergab: 1  $F^bF^xW_1'$  : 22  $F^bW_1'$  : 5  $F^bw_1$  : 12  $F^xW_1'$  : 36  $F^xw_1$ . (Außerdem 6 spätblühende Varianten, die nicht ausgezählt werden konnten.) Abgesehen von einer  $F^bF^xw_1$ -Pflanze, die 2 überzählige Chromosomen besaß, haben wir also eine Spaltung in 27  $F^bf$  : 48  $F^xf$ . Dies zeigt, wie durch alle weiteren Untersuchungen bestätigt wird, daß der Zentralfleck  $F^x$  aus *G. Whitneyi* allel zu dem Basalfleck  $F^b$  aus *G. amoena* ist. Wir haben ferner 58 elterliche Kombinationen: 17 Rekombinationen, was einen ziemlich hohen crossover-Wert anzeigt.

Über den Habitus dieser  $F_1$  liegen keine eingehenden Untersuchungen vor. Im Zusammenhang mit der variablen Chromosomenzahl (vgl. unten) kommt eine ziemlich beträchtliche Variation im Habitus vor. Dennoch ist leicht zu sehen, daß in der Hauptsache eine Spaltung in zwei Klassen

erfolgt, nämlich: 1.  $F^x$ -Pflanzen mit *Whitneyi*-ähnlichem Habitus. Ob diese  $W'_1$  oder  $w_1$  sind, hat wenig Bedeutung für ihre übrigen Eigenschaften. 4 zytologisch untersuchte  $F^xW'_1$  hatten 7 II. Die Fertilität dieser 4 Pflanzen war vorzüglich, nur 6% schlechte Pollenkörper. Mit denselben  $F^xW'_1$ -Individuen wurde eine weitere Rückkreuzung mit  $f w_1$  *Whitneyi* vorgenommen, die bemerkenswert regelmäßige Zahlenverhältnisse ergab (Tabelle 1). Der

Tabelle 1.  $F^x W'_1/f w_1 \times f w_1$  ( $F'_3$ ).

Eltern	Saatnummer	$F^xW'_1$	$F^xW_1$	$f W'_1$	$f w_1$	n	% cr. over
43-2683/805 × $f w_1$	44-208	20	9	12	22	63	33
43-2692/807 × $f w_1$	44-220	25	12	12	19	68	35
43-2693/807 × $f w_1$	44-221	20	13	9	18	60	37
43-2694/807 × $f w_1$	44-222	14	11	0	24	58	34
		79	45	42	83	249	35

crossover-Prozentsatz (35) ist höher als bei den reinen Arten. — Die  $F^xW_1$  sind nicht näher untersucht worden, vermutlich weil die Mehrzahl von ihnen den Eindruck von typischen *Whitneyi*-Pflanzen machten. 2. Nahezu sterile  $F^b$ -Pflanzen, die in ihrem Habitus eine gewisse Variationsbreite zeigen, aber fast alle intermediär zwischen beiden Arten oder etwas mehr *amoena*-ähnlich waren (längere Stengel, lockerere Verzweigung und Blütenstand). Nur eine  $F^b$  war *Whitneyi*-ähnlich. Auch in dieser Klasse hat  $W'_1-w_1$  wenig Einfluß auf die Eigenschaften der Pflanzen. Die 5  $F^bW_1$ -Individuen hatten eine Pollensterilität von 74-94, Durchschnitt 86%. Bei 16 untersuchten  $F^bW'_1$  variierten die Prozente zwischen 68 und 97, Durchschnitt 86. Bei 7 von ihnen war die Sterilität über 90%. Nun ist  $F_1$  derselben Kreuzung nicht untersucht worden. Es ist aber deutlich, daß die Fertilität der  $F^b$  in  $F'_2$  nur wenig über der von  $F_1$  liegen kann. Entsprechendes gilt für die Samenfertilität. In der nächsten Rückkreuzung ( $F'_3$ ) hat sich die Pollenfertilität der  $F^b$  ein wenig verbessert. 9 intermediäre oder *amoena*-ähnliche  $F^b$  variierten zwischen 55 und 96, Durchschnitt 74%, eine *Whitneyi*-ähnliche zeigte 42%. — Bei allen Pollenuntersuchungen der vorliegenden Mitteilung wurden mindestens 2, häufiger 3 Präparate je Pflanze ausgezählt.

Zytologisch verhalten die  $F^b$ -Pflanzen in  $F'_2$  sich recht verschieden, indem die Chromosomenzahl zwischen 14 und 16 variiert. Dies ist wohl im wesentlichen auf die unregelmäßige Verteilung der Univalente auf die beiden Pole zurückzuführen. Der Hauptteil der  $F^b$  hat indessen 14 Chromosomen (disome  $F^b$ ). Es scheint, daß die Mehrzahl dieser disomen  $F^b$  zu einem Typus gehört, der (ebenso wie die  $F_1$ ) neben 4 Bivalenteen zwei 3-Ketten bilden kann, eine heteromorphe und eine homomorphe. Diese Ketten zerfallen nicht ganz so häufig wie in  $F_1$  in II + I. Auch im übrigen ist die Meiosis im Durchschnitt weniger gestört, was die Anwesenheit einer geringeren Anzahl von *amoena*-Chromosomen anzeigen.

#### B. Stammbaum I.

**Sterile  $F^b$ -Pflanzen.** Unser weiteres Material stammt aus Stammbaum I. In Tabelle 2 haben wir die Spaltungen hochgradig steriler  $F^b$ -Pflanzen, die

vermutlich alle oder fast alle 14 Chromosomen besaßen, zusammengestellt.  $F'_3$  und  $F'_4$  stammen hier aus spontanen *Whitneyi*-Kreuzungen, da die isolierten Zweige nicht reiften. In  $F'_2$  und  $F'_3$  wurden nur die Spaltungszahlen für  $F^b$  festgestellt.

Tabelle 2. Die Spaltungen steriler  $F^b$ -Pflanzen.

Chromosomenzahl dieser Pflanzen wahrscheinlich 14. Bei den 4 unterstrichenen Individuen wurde diese Zahl zytologisch festgestellt. ui (unisoliert) = spontane Bestäubungen. Ein Stern (\*) gibt Saatnummern vom Typus  $F^bF^x f f$  an.

Eltern	Saatnummer	$F^b$	nicht- $F^b$	n
$F'_2$ ( $F^b$ - <i>amoena</i> × <i>Wh.</i> ) × <i>Whitneyi</i>				
38-2197/832 . . . × 2506/667 . .	39-884	16	29	45
$F'_3$ 39-3530/884 . . . ui	40-995	5	35	40
$F'_4$ 40-3324/995 × $f w_1$ 40-3324/995 ui 40-3325/995 ui 40-3326/995 ui	41-794 41-795 41-796 41-797	2 8 4 1	6 47 5 83	8 55 9 84
		15 <sup>1</sup>	141	156
$F'_5$ 41-3048/795 × $F^xW_1$ 41-3049/795 × $f w_1$ 41-3051/795 × $f w_1$ 41-3052/795 × $f w_1$ 41-3053/795 × $f w_1$ 41-3056/796 × $f w_1$	42-883 42-885 <sup>*</sup> 42-886 <sup>*</sup> 42-887 <sup>*</sup> 42-888 <sup>*</sup> 42-889 <sup>*</sup>	3 9 5 0 2 2 <sup>2</sup>	12 27 14 15 5 19	15 36 19 15 7 21
$F'_6$ 42-1106/883 s . . 42- $f w_1$ × 1106/883♂ 42-1163/888 × $f w_1$	43-815 43-817 <sup>*</sup> 43-869	3 7 0	10 46 18	13 53 18
		21	92	113

$F'_4$  gab 15  $F^b$ : 141 nicht- $F^b$ . Erstere hatten ziemlich dünne (d. h. entsprechend sterile) rote Anthren mit stark roten Filamenten. Sie hatten ziemlich lange, gebogene Stengel, eine Eigenschaft, die aus *G. amoena* stammt und in den Notizen daher kurz als *amoena*-ähnlicher oder intermediärer Habitus bezeichnet wird. Nur eine  $F^b$ -Pflanze, G. 3054/795-41, war besser fertil und hatte einen ausgeprägt *Whitneyi*-ähnlichen Habitus. 4 sterile  $F^b$  wurden von HÄKANSSON zytologisch untersucht und zeigten 4 II + zwei 3-K oder die hieraus abzuleitenden Anordnungen 5 II + 3-K + I und 6 II + 2 I. PMZ mit 7 II kamen dagegen nicht vor. Die eine 3-Kette war heteromorph wie die eine in  $F_1$  und  $F'_3$  gefundene, die andere bestand aus zwei gleichgroßen Gliedern und einem ein wenig kleineren. Letztere Kette war sehr instabil, indem sie anscheinend in den meisten PMZ in II + I zerfiel. (Diese Kette ist vermutlich nicht mit der in  $F_1$  gefundenen relativ stabilen homomorphen Kette identisch. Anscheinend läßt sie sich in  $F_1$  schwer nachweisen, vgl. S. 119). Die 4 nicht an der Kettenbildung beteiligten Bivalente bestehen offenbar nur aus *Whitneyi*-Chromosomen. — Im Gegensatz hierzu war die *Whitneyi*-ähnliche  $F^b$ -Pflanze trisom und zeigte 6 II + 3-K. Die Kette war heteromorph und bestand wie üblich aus einem großen Mittel-

<sup>1</sup> Nur eine  $F^b$  (G. 3054/795) hatte *Whitneyi*-ähnlichen Habitus; sie war heterotrisom.

<sup>2</sup> Die eine  $F^b$  war  $F^bF^x f f$  („homotrisom“).

chromosom, einem fast so großen Endchromosom und einem sehr kleinen Endchromosom. Die regelmäßige Paarung der 6 Bivalente zeigt, daß dieselben nur aus *Whitneyi*-Chromosomen gebildet werden. Wir werden diesen Typus kurz als heterotrisom bezeichnen, da alle 3 Glieder der Kette strukturell verschieden sind.

Von 6 sterilen  $F^b$ -Pflanzen wurde eine  $F'_5$  herangezogen. Zusammen erhielten wir 21  $F^b$ ; 92 nicht- $F^b$ . 5 von diesen Familien waren vom Typus  $F^bF^x \times F^x$  und ergaben 1  $F^bF^x : 17 F^bf : 80 F^xf$ . 8  $F^b$ -Pflanzen wurden zytologisch untersucht. Nur eine von ihnen (in S. 888, Tabelle 2) war disom mit Anordnungen wie 4 II + zwei 3-K; 5 in S. 886 und 1 in S. 889 waren von dem oben beschriebenen heterotrisomen Typus. Schließlich war die  $F^bF^x$ -Pflanze (G. 1171/889, Vgl. Tabelle 4) auch trisom, aber von einem abweichenden Typus: 2 Glieder der Kette oder des Trivalents waren gleich groß, das dritte nur wenig kleiner. Vorläufig wollen wir diesen Typus als „homotrisom“ bezeichnen.

Endlich haben wir noch einige  $F'_6$ -Familien aus sterilen  $F^b$ -Eltern. Bemerkenswert ist, daß  $F^b$  auch durch den Pollen vererbt wird.

In einer Kreuzung vom Typus  $ff \times F^bF^x \delta$  wurden nämlich 7  $F^bf : 46 F^xf$  erhalten. Die  $F^b$  gehörten zu 4 verschiedenen Typen, 2 disomen und 2 trisomen.

**Heterotrisome  $F^b$ -Pflanzen.**  
Bei Betrachtung der Stammbäume fällt uns auf, daß sterile  $F^b$  von  $F'_5$  an wesentlich mehr heterotrisome  $F^b$  abspalten als in den früheren Generationen, vgl. S. 117. Die Veränderung, die vom disomen sterilen zum heterotrisomen Typus führt, ist irreversibel.

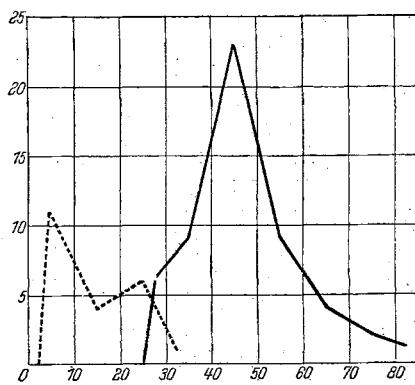


Abb. 5. Die Sterilitätskurven von 22 fertilen (gestrichelt) und 54 heterotrisomen (ausgezogen)  $F^b$ . Abszisse: Prozente schlechter Pollenkörper.

Heterotrisome  $F^b$  sind beträchtlich besser steril, indem ihre Pollensterilität zwischen 25% und 81% variiert. Abb. 5 gibt die Prozente von 54 Pflanzen graphisch wieder. Der Durchschnitt beträgt 47%. Bemerkenswert ist jedoch, daß 11 Pflanzen eine Sterilität von nur 25—35% haben. Die stärker sterilen Pflanzen pflegen

auch äußerlich eine deutliche Reduktion der Antheren zu zeigen. Ihre Pollensterilität reicht zwar an die des disomen sterilen Typus heran, sie haben indessen in der Regel beträchtlich besseren Samenansatz. Im Gegensatz zu den disomen Ausgangspflanzen sind die Heterotrisomen im Habitus ausgesprochen *Whitneyi*-ähnlich. Zytologisch sind sie durch die oben beschriebene Anordnung 6 II + 3-K gekennzeichnet, in der die Endchromosomen der Kette sehr ungleiche Größe haben. In Rückkreuzungen und Selbstungen spalten sie  $F^b$  in großem Unterschluß ab. Von den  $F^b$ -Nachkommen in weiblichen Kreuzungen sind fast alle wieder heterotrisom; vereinzelte gehören jedoch zu einem neuen, völlig fertilen Typus mit 7 II. Unter den  $F^b$  aus männlichen Kreuzungen befindet dieser Typus sich wesentlich häufiger; vgl. unten.

Tabelle 3 gibt eine Übersicht über die Spaltungen in  $F_5-F_7$ -Familien, die von heterotrisomen  $F^b$ -Pflanzen stammen. Ein großer Teil dieser Elternpflanzen, zusammen 17 Stück, sind durch HÄKANSSONS Untersuchungen als heterotrisom identifiziert worden. Für den Rest kann die Zugehörigkeit zu diesem Typus

Tabelle 3. Die Spaltungen heterotrisomer  $F^b$ -Pflanzen.  
AF = Anzahl Familien.

Kreuzung	AF.				n	% $F^b$
A. Selbststungen						
1. $F^bF^x$ s . . . .		$F^bF^b$	$F^bF^x$	$F^xF^x$		
$F'_6$ aus S. 882—42	2	0	22	293	315	7,0
$F'_7$ aus S. 882—42	10	2	103	521	626	16,8
	12	2	125	814	941	13,5
2. $F^bf$ s . . . .		$F^b$	nicht- $F^b$			
$F'_7$ aus S. 883—42	3		27	156	183	15
$F'_6$ aus S. 886—42	3		9	198	207	4,3
	6		36	354	390	9,2
	$\Sigma A$	18	163	1168	1331	12,2
B. ♀-Kreuzungen						
1. $F^bW_1/fw_1 \times fw_1$		$F^bW_1$	$F^bw_1$	$fW_1$	$fw_1$	
$F'_6$ aus S. 882—42	4	7	2	85	159	253
$F'_6$ aus S. 886—42	4	14	3	66	233	316
$F'_7$ aus S. 886—42	6	13	4	17	141	175
	14	34	9	168	533	744
2. $F^bF^x \times fw_1$ . . .		$F^b$	$F^x$			
$F'_6$ aus S. 882—42	4		26	376	402	402
3. $F^bf \times F^xF^x$ . . .		$F^b$	nicht- $F^b$			
$F'_5$ , S. 882—42	1		20	70	90	22
	$\Sigma B$	19	89	1147	1236	7,2
C. ♂-Kreuzungen						
1. $fw_1 \times F^bW_1/fw_1$		$F^bW_1$	$F^bw_1$	$fW_1$	$fw_1$	
$fw_1 \times 1133/886$	21		1	50	315	387
$fw_1 \times 1134/886$	1		0	26	120	147
2. $F^xF^x \times F^bf$ . . .		$F^b$	nicht- $F^b$			
$Bre \times 2666/814$	2		67		69	2,9
$Ca \times 2671/846$	1		157		158	0,6
	$\Sigma C$	4♂	26	735	761	3,4
		3♂	4	370	374	1,1

durch Angaben über ihre Abstammung, Habitus, Genetik und Fertilität als gesichert gelten.

Das Material von Tabelle 3 stammt aus 1 Ausgangspflanze in der  $F_4'$ -Familie S. 795, 3 Pflanzen in der  $F_5'$ -Familie S. 883 und 5 in S. 886 (siehe Tabelle 2). Nun ist zu bedenken, daß wahrscheinlich alle diese trisomen  $F^b$ -Pflanzen unabhängig voneinander aus sterilen  $F^b$  entstanden sind. Unter diesen Umständen wäre es denkbar, daß die verschiedenen trisomen  $F^b$ -Linien zytogenetisch nicht gleichwertig sind. Indessen haben wir nur in  $F_1$  der Pflanze 1131/886 Besonderheiten angetroffen (vgl. unten).

Selbstung von 12  $F^bF^x$ - und 6  $F^bf$ -Pflanzen gaben zusammen 163  $F^b$ : 1168 nicht- $F^b$ , also 12,2%  $F^b$ . Die  $F^bF^x$  gaben dabei 2  $F^bF^b$ : 125  $F^bF^x$ : 814  $F^xF^x$ . Die beiden  $F^bF^b$  wurden nicht analysiert. Die Kreuzung unserer ersten heterotrisomen Pflanze mit einer  $F^xF^x$ -Linie gab 20  $F^b$ : 70 nicht- $F^b$ . Weibliche Kreuzungen oder Rückkreuzungen von 18 Pflanzen mit der  $fw_1$ -Linie (Tabelle 3, B 1—2) gaben 69  $F^b$ : 1077 nicht- $F^b$ , also nur 6%  $F^b$ , vgl. S. 114. Mit 4 zytologisch typisch heterotrisomen Pflanzen wurden männliche Kreuzungen ausgeführt. Die eine gab 5,7%  $F^b$ , die drei anderen im Durchschnitt 1,1%. Aus diesen Zahlen lassen sich nicht typische Werte für die Vererbung der Trisomie durch den Pollen errechnen. Denn erstens dürfte bei der einen Pflanze eine besondere Komplikation vorliegen, die es bedingt, daß  $F^b$  etwa ebenso gut durch den Pollen wie durch die Eizellen vererbt wird. Zweitens ist ein großer Teil der  $F^b$  aus männlichen Kreuzungen nicht trisom, sondern disom fertil.

Die erwähnte Pflanze G. 1131/886 gab bei Selbstung 18  $F^b$ : 23 f, bei weiblicher Kreuzung 24  $F^b$ : 35 f. Da diese Werte ganz aus dem Rahmen der übrigen Spaltungen herausfallen, sind sie in Tabelle 3 nicht mitgerechnet. Die Samensterilität war anscheinend erhöht. Nachkommen dieser Pflanze gaben indessen in weiblichen Kreuzungen wieder den üblichen Prozentsatz  $F^b$ , nämlich zusammen 6  $F^b$ : 97%  $F^x$ . HÄKANSSON fand, daß das überzählige Chromosom in diesem Teil des Stammbaums noch etwas kleiner ist als üblich.

In einem Teil der Tabelle 3 spaltet gleichzeitig  $W_1$ . Ob  $W_1$  hier aus *G. amoena* oder *G. Whitneyi* stammt, ist unbekannt. 14 weibliche Kreuzungen gaben im Durchschnitt 24% crossing over zwischen  $F^b$  und  $w_1$ , 2 männliche 14%.

Tabelle 3 enthält auch 4 Familien vom Typus  $F^bF^x \times ff$ . Diese ergaben 26  $F^bf$ : 376  $F^xf$ . 3 von den 4 Mutterpflanzen wurden zytologisch untersucht und erwiesen sich als heterotrisom. Wir sehen, daß auch hier  $F^b$  stets von  $F^x$  spaltet. Diese Ergebnisse lassen sich schwer anders deuten, als daß die Mutterpflanzen trotz der Trisomie disom im Locus F sind. Dies geht auch aus folgenden Umständen hervor: Die genannten 4 Mutterpflanzen stammen aus  $F_1$  unserer ersten heterotrisomen  $F^b$ -Pflanze (G. 3054/795—41) mit einer  $F^xF^x$ -Linie. Da diese Pflanze nur einen Basalfleck hatte, sollte sie die Konstitution  $F^bf$  oder  $F^bf$  haben, je nachdem sie trisom oder disom im Locus F war. Die trisomen  $F^b$  aus  $G. 3054 \times F^xF^x$ , also unsere 4 Mutterpflanzen, sollten dementsprechend  $F^bF^xf$  oder  $F^bF^x$  sein. Das Ergebnis der Rückkreuzungen schließt erstere Formel

aus. — Wir haben auch in den übrigen Kreuzungen heterotrisomer  $F^b$ -Pflanzen nie Anzeichen für Trisomie im Gen F gefunden.

**Die „homotrisome“  $F^b$ -Pflanze.** Wie oben (S. 112) erwähnt, entstand in den  $F_5'$ -Familien vom Typus  $F^bF^x \times ff$  auch eine  $F^bF^xf$ -Pflanze, G. 1171/889, die zwei verschiedene F-Allele von der Mutter erhalten hatte. Sie zeigte eine Pollensterilität von 42% und war zytologisch durch eine Kette oder ein Trivalent aus zwei gleich großen Gliedern und einem etwas kleineren gekennzeichnet. Bei Selbstung spaltete sie 17% f ab (Tabelle 4), während heterotrisome  $F^bF^x$  in einem

Tabelle 4. Die Spaltungen der „homotrisomen“ Pflanze G. 1171/889.

Konstitution  $F^b/F^xW_1/fw_1$ .

Kreuzung	Saat-Nr.	$F^b$	$F^bF^x$	$F^x$	f	n
1. 42—1171/889 s . . .	43—871	1	7	59	14	81
2. ff × $F^bF^xf$ . . . .						
Bre × 1171/889 . . .	43—872	1	0	97	77	175
$fw_1 \times 1171/889$ . . .	43—875	2	0	125	100	227
		3	0	222	177	402
		$F^xW_1$	$F^xw_1$	$fW_1$	$fw_1$	
1. 42—1171/889 s . . .	44—302	24	4	2	7	37
2. $fw_1 \times 1171/889$ . . .	43—875	48	2	6	26	82

größeren Material keine einzige f abgespalten haben. In männlichen Kreuzungen gab sie 0,7%  $F^b$ : 55,2%  $F^x$ : 44,0% f. Ein Teil dieses Materials wurde nochmals ausgesät und auch hinsichtlich  $W_1$ — $w_1$  ausgezählt. Zufällig enthielten diese Familien keine  $F^b$ . Wir finden die übliche Koppelung zwischen  $F^x$  und  $W_1$ . Diese Befunde, die wir auf S. 117 näher diskutieren, zeigen deutlich, daß G. 1171 drei verschiedene F-Allele enthält und die Konstitution  $F^b/F^xW_1/fw_1$  besitzt.

**Fertile  $F^b$ -Pflanzen.** Die Einlagerung von  $F^b$  in die Art *Whitneyi* schien zunächst auf die größten Schwierigkeiten zu stoßen, da die untersuchten  $F^b$ -Pflanzen entweder hochgradig steril waren, oder wenn sie besser fertil waren, dennoch  $F^b$  in großem Unterschub abspalteten. Da wurde in  $F_5'$  die erste voll fertile  $F^b$ -Pflanze, G. 1107/883—42, aufgefunden. Sie zeigte nur 2% schlechte Pollenkörner und war somit weit besser fertil als die meisten Inzuchlinien von *G. Whitneyi*. Bei Selbstung gab sie 67  $F^bF^b$ : 213  $F^bF^x$ : 115  $F^xF^x$ . Diese Spaltung ist sehr verschieden von denen der Heterotrisomen. Während letztere nur 12,2%  $F^b$  gaben, erhielten wir hier 71%. Noch auffälliger ist die Häufigkeit der  $F^bF^b$  (vgl. Abb. 1) erhöht, nämlich von 0,21% auf 17,0%. G. 1107 wurde selbst nicht zytologisch untersucht. In  $S_1$  aus dieser Pflanze wurden indessen 2  $F^bF^b$  und 2  $F^bF^x$  fixiert. Sie zeigten alle 7 II. Die Reifeteilungen verliefen ohne Störungen und weder heteromorphe Bivalente noch besonders kleine Chromosomen wurden angetroffen. In  $F_1$  aus Kreuzung der Standardlinie Bremen mit G. 1107 zeigten 2  $F^b$ -Pflanzen ebenfalls 7 II. Dies beweist, daß  $F^b$  bei diesem Typus in das Standardgenom der Art *G. Whitneyi* eingelagert worden ist.

Nach Entdeckung dieser ersten fertilen  $F^b$ -Pflanze wurde im folgenden Jahre nach weiteren Fällen gesucht. Über ein Dutzend Fälle von Neuentstehung

Tabelle 5. Die Pollensterilität von  $F^b$  und nicht- $F^b$  in Kreuzungen vom Typus  $F^bF^x \times ff (F_5)$ .Bemerke, daß die  $F^b$  in diesen Familien zu 4 verschiedenen Strukturtypen gehören.

Saat-Nr. 1942	Prozente bei den untersuchten Pflanzen									
883 $F^b$ . .	2	73	78							
885 $F^b$ . .	32	32	36	43	82	87	97			
nicht- $F^b$	5	7	7	8	9	10	14	21		
886 $F^b$ . .	33	48	58	60	61					
nicht- $F^b$	3	6	6	6	27 <sup>1</sup>					
887 nicht- $F^b$	3	4	4	4	5	5	6	6	7	7
888 $F^b$ . .	62									55
nicht- $F^b$	7	10	15							
889 $F^b$ . .	31	42								
nicht- $F^b$	3	8								

<sup>1</sup> Diese Pflanze hatte 15 Chromosomen, vgl. S. 118.

fertilier  $F^b$  aus verschiedenen stärker oder schwächer sterilen Ausgangsformen wurden aufgefunden. 11 von ihnen, die alle aus Stammbaum I stammen und je nach ihrer Anordnung in diesem die Bezeichnungen f 1 (fertil 1) bis f 11 erhielten, wurden zu Kreuzungen benutzt. Die obige Pflanze G. 1107 wurde f 5 benannt. Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die vorliegenden Spaltungszahlen.

Selbstungen fertiler  $F^bF^x$  gaben zusammen 166 (17%)  $F^bF^b$  : 502 (51%)  $F^bF^x$  : 317 (33%)  $F^xF^x$ . Theoretisch sind diese Typen im Verhältnis 1 : 2 : 1 zu erwarten. Die  $F^b$ -Homozygoten treten also in deutlichem Unterschluß auf. Indessen verhalten die verschiedenen Familien sich verschieden. f 2 gibt fast genau die theoretischen Prozente. Interessant sind die Verhältnisse für f 5. In  $S_2$  ist anscheinend der Unterschluß an  $F^bF^b$  verschärft. 3  $S_2$ -Familien geben nämlich zusammen 23  $F^bF^b$  : 93  $F^bF^x$  : 95  $F^xF^x$  (vgl. Tabelle 6, sowie 7, untere Hälfte). In  $F_2$  der Kreuzung von Bremen  $\times$  f 5 erhielten wir dagegen in 2 Familien etwa normale Werte, nämlich 34  $F^bF^b$  : 84  $F^bF^x$  : 38  $F^xF^x$ . — Weibliche Kreuzungen vom Ty-

pus  $F^b \times ff$  lieferten 228  $F^b$  (33%) : 469 f. Von 5 Familien geben 4 einen beträchtlichen Unterschluß an  $F^b$ , die fünfte spaltet normal. Männliche Kreuzungen geben 483  $F^b$  (41%) : 685 nicht- $F^b$ . Wir bemerken, daß f 2 und f 5 fast genau die Hälfte  $F^b$  liefern. Obgleich  $F^b$  in der Regel im Unterschluß auftritt, kann dieses Gen also sowohl in weiblichen und männlichen Kreuzungen als auch bei Selbstungen normal spalten.

Von den männlichen Kreuzungen waren 5 Familien vom Typus  $ff \times F^bF^x$ . Sie gaben 356  $F^b$  : 447  $F^x$ , was unsere Annahme der Allelie (oder totalen Koppelung) von  $F^b$  aus *G. amoena* mit  $F^x$  aus *G. Whitneyi* bekräftigt.

Die Frage, ob f 1—f 11 gleichwertig in bezug auf die Vererbung durch Eizellen und Pollen sind, ist wegen der Labilität der Zahlenverhältnisse, wie sie besonders aus den Daten über f 5 hervorgeht, schwer zu entscheiden. Es wäre zu diesem Zwecke erforderlich, diese Typen wiederholt mit genau denselben Rasse rückzukreuzen. Bei *Godetia* hat nämlich die Wahl der Rassen besondere Bedeutung, da die verschiedenen Gartenrasen ganz verschiedene Hemmungsgene besitzen (H. 1944a, 1945b).

Die schlechtere Vererbung von  $F^b$  durch die Eizellen als durch den Pollen, vgl. die Kreuzungen mit f 5, deutet auf besondere Komplikationen. Wenn wir das ganze vorliegende Material detailliert betrachten, so gewinnen wir den Eindruck, daß z. B. Kreuzungen der verschiedenen Strukturtypen von  $F^b$  (sterile, heterot isome und fertile  $F^b$ ) mit der  $fw_1$ -Rasse als ♂ die Häufigkeit der  $F^b$ -Nachkommen in der Regel herabsetzt.

Tabelle 7 gibt die Ergebnisse einiger Koppelungsuntersuchungen. Weibliche Kreuzungen vom Typus  $F^bW_1/fw_1 \times fw_1$  mit fertilen  $F^b$ -Pflanzen (f 5—f 9) geben im Durchschnitt 26% crossing-over, was ungefähr dem normalen Werte für  $F^x-w_1$  entspricht. Die erste fertile f 5-Pflanze hatte die Konstitution  $F^brl/F^x-rl$ . rl (ringlos) ist ein rezessives Merkmal, das den Mangel des Haarrings im Hypanthium bedingt. In der Art *G. Whitneyi* ist es stark, aber nicht absolut mit dem Locus F gekoppelt. In Übereinstimmung hiermit wurde in der Nachkommenschaft der genannten Pflanze ein geringer Prozentsatz crossing-over zwischen  $F^b$  und rl gefunden.

In Tabelle 6 sind noch zwei weitere  $F^b$ -Typen angeführt. f 12 enthält einen besonders großen Basalfleck aus der *amoena*-Lokalität Kings Mountain (H. 1942, S. 299). Hier war im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Fällen  $F^b$  fast völlig dominant über das benutzte Allel für Zentralfleck, so daß die  $F^bF^b$  schwer von den  $F^bF^x$  zu unterscheiden waren. Pollen-

Tabelle 6. Kreuzungen mit fertilen  $F^b$ -Pflanzen.

$F^b$  stammt in f 1—f 11 aus derselben Gartenrasse, in f 12 aus der *amoena*-Lokalität Kings Mountain, in f 13 aus der *nutans*-Lokalität Magalia.  $F^x$  steht für verschiedene Fleckallele aus *Whitneyi* oder für Mangel von Fleck (f), vgl. den Text.

	Selbstungen			♀-Kreuzungen			♂-Kreuzungen		
	$F^bF^b$	$F^bF^x$	$F^xF^x$	$♂$ -Sippe	$F^b$	$F^x$	$♀$ -Sippe	$F^b$	$F^x$
f 1	13	31	22				Bre	81	88
f 2*	26	46	24				Bre	78	134
f 3*							f f	78	126
f 4*							Bre	70	74
f 5*	37 <sup>1</sup>	25		$fw_1\delta_2^2$	126	258	w <sub>1</sub>	53	50
	$S_1$	67	213	115					
	$S_2$	23	93	95					
	$F_2^3$	34	84	38	$fw_1\delta_2^2$	32	87		
f 6				$fw_1\delta_2^2$	20	51			
f 7				$fw_1\delta_2^2$	4	24			
f 8				$fw_1\delta_2^2$	46	49			
f 9							$f f$	74	101
f 10*							$C_a$	24	55
f 11*		3	35	23			$f f$	25	57
$\Sigma$	<sup>4)</sup>	166	502	317			$C_a$	483	685
f 12*			60 <sup>1</sup>	24			$f w_1$	46	44
f 13*		27 <sup>1</sup>	17		119	136		36	63
								58	41

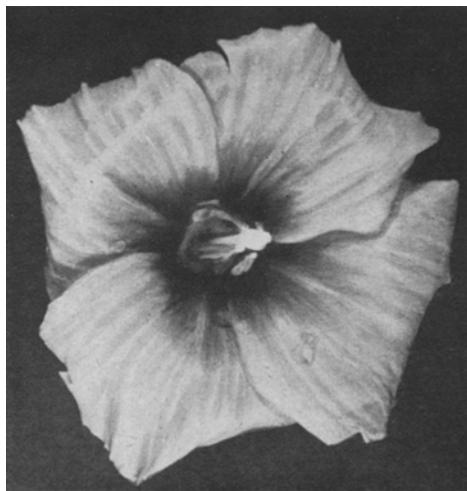
<sup>1</sup>  $F^bF^x$  und  $F^bF^b$  zusammengezählt.<sup>2</sup> Rückkreuzung mit  $fw_1$ .<sup>3</sup> (Bremen  $\times$   $F^b$ )<sup>2</sup>.<sup>4</sup> Ohne die Zahlen für f 4.

\* Diese Typen sind zytologisch untersucht und zeigten 7 II.

Tabelle 7. Koppelungsuntersuchungen mit fertilem  $F^b$ .

$\frac{F^bW_1}{f w_1} \times f w_1$	Saat-Nr.	$F^bW_1$	$F^b w_1$	$f w_1$	$f w_1$	n	% ex. over
f 5							
43—2749/827 × $f w_1$ . .	44—277	20	5	19	57	101	24
43—2751/827 × $f w_1$ . .	44—278	18	17	17	45	97	35
43—2753/827 × $f w_1$ . .	44—279	26	15	11	39	91	29
43—2755/827 × $f w_1$ . .	44—280	21	4	9	61	95	14
f 6—f 9							
43—2765/852 × $f w_1$ . .	44—294	20	12	21	66	119	28
43—2766/852 × $f w_1$ . .	44—295	17	3	13	38	71	23
43—2767/853 × $f w_1$ . .	44—296	3	1	7	17	28	29
43—2769/853 × $f w_1$ . .	44—297	27	19	11	38	95	32
f 5—f 9							
		67	35	52	159	313	28
		152	76	108	361	697	26
$\left(\frac{F^b \text{rl}}{F^x +}\right)^2$	Saat-Nr.	$F^b F^b$	$F^b F^x$	$F^x F^x$		n	
		rl	+	rl	+	rl	+
f 5, S <sub>2</sub>							
43—1128/822 s	44—261	4	0	0	38	0	30
43—1129/822 s	44—262	10	0	1	26	0	26
43—1130/822 s	44—263	9	0	0	28	0	39
(Bre × f 5) <sup>2</sup>		23	0	1	92	0	95
43—1133/824 s	44—273	15	2	0	49	0	22
43—1135/824 s	44—274	16	1	1	34	0	16
		31	3	1	83	0	38
		54	3	2	175	0	133
							367

sterilität 3%.  $f_{13}$  besitzt den kräftigen Basalfleck der *nutans*-Lokalität *Magalnia* (vgl. S. 109). Hier schmilzt  $F^b$  mit einem kleineren Zentrafleck zu einem einheitlichen Fleck zusammen, Abb. 6. Einige Kombinationen von  $f_{13}$  haben besonders schöne Blütenzeichnungen und dürften daher vielleicht auch für die Blumengärtner Interesse haben.

Abb. 6.  $f_{13}$ -Blüte.

Von den 13 fertilen  $F^b$ -Linien sind 6 aus Stammbaum I und außerdem  $f_{12}$  und  $f_{13}$  von HÄKANSSON zytologisch untersucht worden. Er fand in allen Fällen γ II. Bei einigen Pflanzen kommen bisweilen 2 I vor, was indessen auch bei reinen *Whitneyi*-Linien nicht selten ist. Die übrigen  $f$ -Typen wurden durch ihre Pollenfertilität und ihre Spaltungen identifiziert. Abspaltung von über 5%  $F^b F^b$  bei Selbstungen kann

z. B. in der Regel für die Identifizierung genügen. Die Pollensterilität variiert zwischen 2% und 32% (Abb. 5). 22 fertile  $F^b$  zeigten im Durchschnitt 14% sterile Körner, der Gipfel der Kurve liegt indessen bei etwa 7%. Die gefundene Variation hat wahrscheinlich wenig zu bedeuten. Die erste  $f_5$ -Pflanze zeigte z. B. 2% sterile Körner, in ihrer  $S_1$  zeigten 2  $F^b F^b$  19% und 23%, 2  $F^b F^x$  8% und 9%, 1  $F^x F^x$  25%. In  $F_1$  mit der Standardlinie Bremen zeigten 6 Pflanzen die Werte 6 — 15 — 21 — 23 — 27 — 32%. Es ist zu vermuten, daß diese Sterilität in der Hauptsache durch ungünstige Witterung oder dergleichen bedingt ist. Wahrscheinlich ist die Mehrzahl der  $F^b$ -Typen an und für sich voll fertil.

#### C. Untersuchungen mit anderen Genen.

Die Versuche, andere *amoena*-Gene in *G. Whitneyi* einzulagern, befinden sich in ihren ersten Anfängen. Es wurde indessen in den Saatschalen bemerkt, daß bei der Kreuzung ( $W_s' W_s'$ -*amoena* ×  $w_3 w_3$ -*Whitneyi*) ×  $w_3 w_3$ -*Whitneyi* das Gen  $W_s'$  in großem Unterschluß spaltet. Dies könnte z. B. darauf beruhen, daß  $W_s'$  auf dem 6-Arme des *amoena*-Chromosoms 6'.1 liegt. Dieser Fall dürfte sich leicht untersuchen lassen und zur Kontrolle unserer Annahmen dienen können.

Es wurde ferner versucht, ein Gen  $C^{sp}$  aus *G. amoena*, das eine violette Sprenkelung der Blätter bedingt, in *G. Whitneyi* einzulagern. In letzterer Art werden sämtliche Blatt- und Kotyledonenzeichnungen durch eine Serie multiple Allele (C) bedingt, die auf dem Chromosom 3.4 liegen, während  $f w_1$  sich auf 1.2 und  $w_3$  auf 5.6 befinden. (Bemerke, daß die Enden 3—6 unseres Grundschemas S. 116 willkürlich benannt wurden). In der ersten Rückkreuzung ( $F_1'$ ) von  $C^{sp}$ -*amoena* mit *G. Whitneyi* wurden in 3 Familien zusammen 28  $C^{sp}$ : 32 c erhalten. Nur die  $C^{sp}$  wurden aufgezogen. Etwa die Hälfte von ihnen war  $F^b$ , die Hälfte  $F^x$ , so daß unabhängige Spaltung dieser Gene anzunehmen ist. Tabelle 8 gibt einige Daten über die Pollensterilität der

Tabelle 8.  $C^{sp}$ -*amoena* ×  $c c$ -*Whitneyi* ♂<sub>3</sub> ( $F_1'$ ).

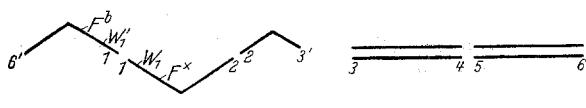
Eltern ( $F_1'$ )	Pollensterilität	Saat-Nr.	$C^{sp}$	c	n
44—517/315 $F^b C^{sp}$	96	45—543	40	33	73
44—518/315 $F^b C^{sp}$	92				
44—519/315 $F^b C^{sp}$	69	45—544	78	48	126
44—1912/315 f $C^{sp}$	35	45—545	144	163	307
44—1913/315 f $C^{sp}$	86	45—546	4	47	51
44—1914/316 f $C^{sp}$	82				
44—1915/317 f $C^{sp}$	29				
44—1916/317 f $C^{sp}$	79				
44—1917/317 f $C^{sp}$	87	45—547	14	18	32
44—1918/317 f $C^{sp}$	80				
				280	309
					589
				8*	

$F_2'$  und die Spaltungen in  $F_3'$ . 3  $F^bC^{sp}$ -Pflanzen zeigten, wie erwartet, eine hohe Pollensterilität. Überraschenderweise wurde gefunden, daß auch die  $fC^{sp}$  mehr oder weniger steril sind. Von 7 derartigen Pflanzen zeigten nämlich 2 eine Sterilität von rund 30% und 5 eine von rund 80%. Dies steht scheinbar in Widerspruch zu unseren früheren Befunden, nach denen in  $F^b-f$ -Spaltungen fast alle  $f$  fertil sind. Indessen ist zu bemerken, daß wir in  $F_2'$  nur 4  $fW_1$ -Pflanzen untersucht haben und daß es auf einem Zufall beruhen kann, daß diese sämtlich vorzüglich pollentfertil waren. In den späteren Generationen dagegen sind vermutlich die nicht mit  $F^b$  gekoppelten Sterilitätsursachen fortgefallen, so daß alle  $f$  (abgesehen von seltenen crossovers und non-disjunction) fertil sind, vgl. z. B. Tabelle 5. In  $F_2'$  von  $C^{sp}$ -amoena  $\times$  Whitneyi trafen wir keine voll fertilen Nachkommen. Es liegt nahe anzunehmen, daß diese sich hier unter den ausgerissenen c-Individuen befanden. Trotz der Knappheit der vorliegenden Daten ist es daher wahrscheinlich, daß es außer der mit  $F^b$  gekoppelten Sterilitätsursache noch eine zweite gibt, die mit  $C^{sp}$  verbunden ist. Letztere ist vermutlich nicht mit auffälligeren Habitus-eigenschaften gekoppelt. — Daß es sich hier nicht um dieselbe Sterilitätsursache handeln kann, geht auch aus den Spaltungen von Tabelle 8 hervor. Im Gegensatz zu  $F^b$  spaltet  $C^{sp}$  in den meisten Familien in etwa normaler Häufigkeit.

Bisher wurde erst eine  $fC^{sp}$ -Pflanze in  $F_2'$  zytologisch untersucht. HAKANSSON fand als häufigste Anordnung 5 II + 3-K + I. Das Univalent hatte normale Größe und die 3-Kette bestand aus etwa gleich großen Chromosomen. Sie schien der in  $F_1$  und einem großen Teil der  $F_2'$  früherer Kreuzungen (S. 110 und 111) gefundenen, relativ stabilen, homomorphen Kette sehr ähnlich zu sein. Nach diesen Befunden ist es nicht unwahrscheinlich, daß  $C^{sp}$  in diesen Kreuzungen auf einer, von den  $F^b$ -Ketten unabhängigen, Anordnung 3-K + I liegt. Diese dürfte die Sterilität der  $C^{sp}$ -Pflanzen bedingen.

### III. Das Wesen der verschiedenen $F^b$ -Typen.

**Die heterotrisomen  $F^b$ .** Das Verständnis der vorliegenden Probleme ist erst nach langen brieflichen Diskussionen mit HAKANSSON gereift. — In unserer Darstellung ist es zweckmäßig, mit dem wohl definierten heterotrisomen Typus zu beginnen, der zum ersten Male in einer  $F_4'$ -Pflanze des Stammbaumes I angetroffen wurde. Er kann nach unseren jetzigen Erfahrungen durch folgendes Schema wiedergegeben werden:



Schema I.

Er hat (*G. Whitneyi*-) 6 Bivalente, von denen hier nur 2 wiedergegeben sind, und außerdem eine heteromorphe 3-Kette. Das kleine Endchromosom wird bisweilen als Univalent abgetrennt und dann häufig eliminiert. In der Anaphase gehen in der Regel die beiden Endchromosomen an den einen Pol, das Mittelchromo-

som an den anderen. Die Endchromosomen stammen aus der Art *G. amoena*, das Mittelchromosom aus *G. Whitneyi*. 1.2 ist das *Whitneyi*-Chromosom, das die Gene  $F^bW_1$  trägt. Die anderen Enden sind willkürlich numeriert. Die Markierung der *amoena*-Enden 6' und 3' soll bedeuten, daß sie unter den vorhandenen Bedingungen nicht mit den gleichnamigen *Whitneyi*-Enden konjugieren. Bei der geschilderten normalen Anaphase-Verteilung der Kette muß  $F^b$  stets von  $F^x$  getrennt werden.  $F^x$ -Gameten enthalten 7 Chromosomen,  $F^b$ -Gameten 8.

Zweierlei Unregelmäßigkeiten führen zu sterilen Gameten. Falls das kleine Chromosom als Univalent eliminiert wird, so entsteht ein  $F^b$ -Gamet mit 7 Chromosomen, dem das Segment 2 fehlt, und ein normaler  $F^x$ -Gamet. Begleitet eins der Endchromosomen das Mittelchromosom zum Pole, so entstehen sterile 7-chromosomige Gameten und (partiell) fertile 8-chromosomige. Über die Häufigkeit derartiger Abweichungen hat HAKANSSON keine quantitativen Studien vorgenommen; vermutlich reichen sie aber aus, um die Sterilität der am besten fertilen Heterotrisomen (ca. 25%) zu erklären. Die große Variationsbreite in der Sterilitätskurve dieses Typus (Abb. 5, S. 112) ist überraschend. Die vorliegenden Daten deuten indessen eher darauf, daß die Fertilität der Heterotrisomen leicht durch Milieu (oder modifizierende Gene) beeinflußt werden, als daß wesentlichere Unterschiede zwischen ihnen bestehen. Ungünstige äußere Bedingungen könnten z. B. die Häufigkeit der genannten Unregelmäßigkeiten erhöhen und darüber hinaus andere Sterilität bedingen.

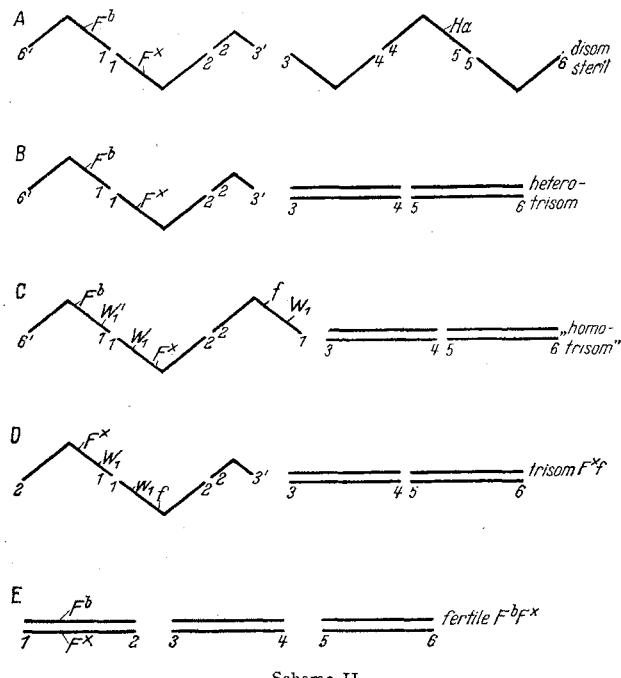
Da die fertilen  $F^b$ -Gameten 8 Chromosomen haben, von denen 2 artfremd sind, ist es nicht überraschend, daß  $F^b$  in starkem Unterschluß spaltet. Die meisten Trisomen erscheinen bei *Godetia* im Unterschluß, z. T. in beträchtlichem. Indessen kommt auch eine zweite Ursache in Betracht. Es ist möglich, daß die Gene bei *G. amoena* etwas anders auf die Chromosomensegmente verteilt sind als bei *G. Whitneyi* und daß daher die beiden Endchromosomen der 3-Kette nicht alle im 1.2-Chromosom von *G. Whitneyi* befindlichen Gene enthalten. Dies könnte die Funktionstüchtigkeit der  $F^b$ -Gameten stark herabsetzen.

**Sterile  $F^b$ -Pflanzen.** Die stärker sterilen  $F^b$  in Stammbaum I und II haben zum Teil verschiedene Konfigurationen. Recht häufig kommt indessen ein Typus vor, dem wir die Anordnung A im folgenden Schema (S. 117, oben) zuschreiben möchten:

Er hat 14 Chromosomen, die 4 Bivalente und zwei 3-Ketten bilden können. Die Bivalente bestehen in den späteren Generationen (von  $F_4'$  des Stammbaums I ab) ausschließlich aus *Whitneyi*-Chromosomen. Von den 3-Ketten hat die eine ein sehr kleines Endchromosom. Falls diese heteromorphe Kette, wie oben angenommen, aus 2 *amoena*- und 1 *Whitneyi*-Chromosom besteht, so muß sich die andere (die sich aus 2 gleich großen Gliedern und einem etwas kleineren zusammensetzt) umgekehrt verhalten, also nur 1 *amoena*-Chromosom enthalten. Letztere Kette ist, wie erwähnt, sehr instabil, indem ein Endglied meist als Univalent abgetrennt wird. Wenn außerdem das kleinere Endglied der Hetero-Kette univalent verbleibt — das größere ist stets gepaart — so ergibt sich die

Anordnung 6 II + großes I + kleines I. Pollenmutterzellen mit 2 typischen 3-Ketten sollten abgesehen von crossing-over und non-disjunction folgende 4 Gametentypen bilden:

- |                            |               |                       |
|----------------------------|---------------|-----------------------|
| 1. 1.2 + 4.5               | n = 6, steril | Zygote                |
| 2. 1.2 + 3.4 + 5.6         | n = 7         | Standard, $F^x$       |
| 3. 6'.1 + 2.3' + 4.5       | n = 7         | disom steril, $F^b$   |
| 4. 6'.1 + 2.3' + 3.4 + 5.6 | n = 8         | heterotrisom, $F^b$ . |



Falls die beiden 3-Ketten sich völlig unabhängig voneinander in bezug auf die Pole orientieren, (was wegen der Möglichkeit der vorübergehenden Bildung eines 6-Ringes in den früheren Prophasestadien nicht der Fall zu sein braucht), sollten diese Gametentypen in der gleichen Häufigkeit entstehen, und es wäre daher eine Sterilität von 25% zu erwarten. Der häufige Zerfall der Dreierketten in Bivalent und Univalent erhöht indessen die Sterilität stark.

Eine Kreuzung vom Typus disom  $F^bF^x \times ff$  sollte nach obigem Schema 1  $F^bf$ , trisom : 1  $F^bf$ , disom : 1  $F^xf$  ergeben.  $F^b$  sollte also stets von  $F^x$  spalten, was auch der Fall ist. Da die  $F^b$  nicht in einer Häufigkeit von 2/3, sondern in hohem Unterschluß erscheinen, haben  $F^b$ -Gameten oder -Zygoten herabgesetzte Vitalität. Unter den  $F^b$  sollten gleich viele disom und trisom sein. Zytologisch sind nicht genug Pflanzen untersucht, um dieses Verhältnis festzustellen. Nach Fertilität und Habitus zu urteilen, dürfte diese Erwartung in den späteren Generationen (von  $F_5'$  an) ungefähr zutreffen. In den früheren Generationen scheint dagegen nur ein geringerer Bruchteil der  $F^b$  trisom zu sein (in  $F_4'$  wahrscheinlich 1  $F^b$  trisom : 14  $F^b$  disom : 141 nicht- $F^b$ ). Dies ließe sich z. B. folgendermaßen erklären: Die Endchromosomen der heteromorphen Kette konnten ursprünglich noch nicht das Mittelchromosom ersetzen, so daß auch der obige Gametentypus 4, aus dem die Heterotrisomen entstehen, steril war. Nach Austausch von Segmenten (crossing-over) zwischen den *amoena*-Enden 1 und 2 und den gleichnamigen *Whitneyi*-Enden, wurde dieser Typus funktionsfähig.

Die heterotrisomen  $F^b$  dürften, wie früher erklärt, die Anordnung B des obigen Schemas besitzen. Während die disomen  $F^b$  3 *amoena*-Chromosomen haben sollten, sind bei den trisomen nur 2 vorhanden. Da ersterer Typus einen intermediären Habitus hat, letzterer einen typischen *Whitneyi*-Habitus, ist anzunehmen, daß das *amoena*-Chromosom 4.5 ein Gen ( $H_a$ ) enthält, das den Habitus entscheidend beeinflußt.

**Die „homotrisome“  $F^b$ -Pflanze.** Gelegentlich dürfte die heteromorphe 3-Kette unregelmäßig aufgeteilt werden. Folgt das größere Endchromosom dem Mittelchromosom zum Pole, so kann die „homotrisome“ Konfiguration C entstehen. Die auf S. 113 erwähnte  $F^b/F^xW_1/fw_1$ -Pflanze gehört offenbar zu diesem Typus. Sie sollte abgesehen von crossing-over 6 Gametentypen bilden, nämlich:

$F^bF^x$  und  $f$ ,  $F^bf$  und  $F^x$ ,  $F^xf$  und  $F^b$ . Die 4 ersten Typen sollten gleichhäufig sein, die beiden letzten wesentlich seltener, da sie nur bei einer unregelmäßigen Aufteilung der Kette entstehen.

Die männlichen Kreuzungen der genannten Pflanze ergaben 0  $F^bF^x$  : 3  $F^b$  : 222  $F^x$  : 177  $f$ . Nur einer der  $F^b$ -Nachkommen wurde zytologisch untersucht. Da er pollenschwach war und 7 Bivalente zeigte, war er offenbar ein crossover. Aus diesen Befunden läßt sich schließen, daß das *amoena*-Chromosom 6'.1 schwer oder nicht durch den Pollen vererbt wird. In den 7-chromosomigen Pollenkörnern fehlt nämlich das Segment 2, in den 8-chromosomigen ist ein überzähliges Chromosom vorhanden. Wir sollten daher in der Hauptsache eine Spaltung in 50%  $F^xf$  : 50%  $ff$  erwarten. Die gefundene Spaltung stimmt gut hiermit überein, besonders wenn berücksichtigt wird, daß die  $ff$  hier wahrscheinlich eine größere Pilzsterblichkeit hatten. Ein Teil des Materials, in dem sich zufällig keine  $F^b$  befanden, wurde auch auf die Spaltung von  $F^xW_1-fw_1$  hin untersucht. Anscheinend verläuft diese ungestört. Auch theoretisch sollte das  $F^b$ -Chromosom keinen Einfluß auf diese Spaltung haben, da es gleich häufig mit dem  $F^xW_1$ - wie mit dem  $fw_1$ -Chromosom konjugieren dürfte. — Selbstung der homotrisomen Pflanze gab in 2 Aussäaten zusammen 8  $F^b$  : 110 nicht- $F^b$ . Dies zeigt, daß Eizellen mit einem überzähligen 6'.1-Chromosom eine gewisse, aber stark herabgesetzte Funktionstüchtigkeit haben.

Die obige homotrisome  $F^b$ -Pflanze entstand in der Kreuzung  $F^bF^x$  disom ×  $fw_1$ . Homotrisome vom selben Typus sollten ebenso leicht in  $F^bF^x$  heterotrisom ×  $ff$  entstehen. Daß wir unter 402 Nachkommen einer solchen Kreuzung keine derartigen  $F^bF^x$  antrafen, dürfte auf der Zusammenwirkung zweier Faktoren beruhen. Erstens wird die 3-Kette in der Regel derartig aufgeteilt, daß  $F^b$  von  $F^x$  getrennt wird. Zweitens haben Eizellen mit einem überzähligen 6'.1-Chromosom eine schlechte Funktionsfähigkeit.

**Eine trisome  $F^x$ .** Schließlich haben wir auch eine Pflanze von der Anordnung D angetroffen. In der  $F_5'$ -Familie S. 886 (Tabelle 2) wurden 5  $F^b$  und 5 nicht- $F^b$  von HÄKANSSON zytologisch untersucht. Erstere waren alle heterotrisom vom üblichen Typus. Von letzteren waren 4 disom, die fünfte (*G. 1138*) heterotrisom. Während sonst das Mittelchromosom der Kette etwas größer ist als das größere der beiden Endchromosomen, schien dieses Endchromosom bei

G. 1138 ebenso groß zu sein wie das Mittelchromosom. Dies deutet darauf, daß hier eine 3-Kette aus 2 *Whitneyi*- und dem sehr kleinen *amoena*-Chromosom vorliegt. Diese Pflanze hatte eine Pollensterilität von 27%, während ihre 4 f-Geschwister eine von 3—6% zeigten, ihre 5 F<sup>b</sup> eine von 33—61%. Bei Selbstung gab sie 152 F<sup>x</sup>W<sub>1</sub> : 21 F<sup>x</sup>w<sub>1</sub> : 18 fW<sub>1</sub> : 29 fw<sub>1</sub>, eine Spaltung, die als völlig normal gelten darf. Es wurde auch im Phänotypus der Pflanzen nichts Besonderes festgestellt. Daraus kann geschlossen werden, daß das überzählige 2.3'-Chromosom der Mutterpflanze weder die Spaltung noch den Phänotypus der Nachkommen merkbar beeinflußt. Ersteres ist nicht überraschend, da 2.3' gleich gut mit jedem der zwei 1.2-Chromosomen konjugieren sollte.

**Die Entstehung der fertilen F<sup>b</sup>-Pflanzen.** Die gekoppelten Gene F<sup>b</sup> und W<sub>1</sub> verhalten sich recht verschieden in Kreuzungen vom Typus F<sup>b</sup>'W<sub>1</sub>/F<sup>x</sup>w<sub>1</sub> × fw<sub>1</sub>. F<sup>x</sup>W<sub>1</sub>-crossovers sind völlig steril, haben 7 II und einen ausgeprägt *Whitneyi*-ähnlichen Habitus. Schon in der ersten Rückkreuzung (F<sub>2</sub>) vom Typus (*G. amoena* × *Whitneyi*) × *G. Whitneyi* haben wir 4 derartige Pflanzen angetroffen. Sie geben bei einer weiteren Rückkreuzung vom Typus F<sup>x</sup>W<sub>1</sub>/fw<sub>1</sub> × fw<sub>1</sub> völlig symmetrische Spaltungen allerdings mit erhöhtem crossing-over. F<sup>b</sup>w<sub>1</sub>-crossovers dagegen verhalten sich genau so wie die elterliche Kombination F<sup>b</sup>W<sub>1</sub>. Sie haben (fast) ebenso hohe Sterilität, dieselbe (oder ähnliche) Chromosomenanordnungen und sind mit denselben *amoena*-Habitus-eigenschaften gekoppelt. Entsprechendes gilt auch für die crossovers der disomen und heterotrisomen F<sup>b</sup> in den späteren Generationen. Dies läßt sich einfach dadurch erklären, daß w<sub>1</sub> im distalen Teil des Segments 1 liegt und daher — in Übereinstimmung mit den Verhältnissen in *Oenothera*-Komplexen — häufig zwischen den Chromosomen 6'.1 und 1:2 ausgetauscht wird, während F<sup>b</sup> soweit proximal liegt, daß ein Austausch beträchtlich seltener erfolgt. Durch einen solchen Austausch werden indessen gelegentlich auch Gameten mit den Chromosomen 1 F<sup>b</sup>.2 + 3.4 + 5.6 entstehen, die fertile F<sup>b</sup>-Nachkommen erzeugen. Fertige F<sup>b</sup> sollten aus allen Konfigurationen mit einem 6'.F<sup>b</sup>.1-Chromosom hervorgehen, also aus disomen, sterilen, heterotrisomen und homotrisomen. Dies ist in der Tat der Fall. In Stammbaum I entstanden 4 fertile F<sup>b</sup>-Individuen aus sterilen F<sup>b</sup>, 5 aus heterotrisomen und 2 aus der homotrisomen Pflanze.

In einem Zweig des Stammbaumes I entstanden anscheinend fertile F<sup>b</sup> gehäuft aus sterilen. S. 883—42 (♀-Kreuzung) gab 3 F<sup>b</sup> : 10 nicht-F<sup>b</sup>. Von ersteren war eine völlig steril, 2 hochgradig steril. Eine der sterilen gab bei Selbstung 2 völlig sterile : 1 fast sterile. In männlicher Kreuzung gab dieselbe Pflanze 7 F<sup>b</sup> : 46 nicht-F<sup>b</sup>; von den F<sup>b</sup> waren eine oder 2 steril. In den übrigen Teilen von Stammbaum I haben wir indessen keinen weiteren Fall der Neuentstehung fertiler F<sup>b</sup> aus disomen sterilen entdeckt. Es ist daher anzunehmen, daß in S. 883 eine Veränderung vorlag — z. B. infolge von crossing-over, vgl. S. 117 — die die Entstehung fertiler F<sup>b</sup> erleichterte.

Wenn wir das übrige Material betrachten, so ergeben sich bedeutende Unterschiede zwischen weiblichen Kreuzungen und

männlichen. Unter mindestens 70 auf verschiedene Weise untersuchten F<sup>b</sup>-Individuen aus weiblichen Kreuzungen in F<sub>2</sub>—F<sub>4</sub> von Stammbaum I und II war keine völlig steril. In F<sub>5</sub> und F<sub>6</sub> waren von 63 untersuchten Pflanzen nur eine völlig steril. Von diesen Pflanzen stammten mindestens 48 (darunter die fertile) von heterotrisomen Müttern. Im Gegensatz hierzu waren von 8 F<sup>b</sup>-Pflanzen, die in männlichen Kreuzungen heterotrisomer Pflanzen untersucht wurden, mindestens 4, wahrscheinlich sogar 5, völlig steril. Ferner war die einzige F<sup>b</sup>-Pflanze, die in Bremen × homotrisom ♂ entstand (Tabelle 4), völlig steril. Auch f 12, die fertile F<sup>b</sup> mit dem besonders großen Basalfleck aus *Kings Mountain*, entstand in männlicher Kreuzung, und zwar folgendermaßen: Die erste Rückkreuzung von (F<sup>b</sup>-*Kings Mt.* × *Whitneyi*) × *G. Whitneyi* gab 1 F<sup>b</sup> : 8 f. Kreuzung dieser F<sup>b</sup>-Pflanze als ♂ mit *G. Whitneyi* gab 2 F<sup>b</sup> : 191 f, von denen die eine F<sup>b</sup> steril war, nur 3% sterile Pollenkörper.

Obgleich nur ein sehr knappes Material untersucht worden ist, geht doch deutlich hervor, daß ein vielfach größerer Teil der F<sup>b</sup> aus männlichen Kreuzungen partiell steriler Pflanzen steril ist als aus weiblichen. Theoretisch ist gerade dieses Ergebnis zu erwarten. Denn während 8-chromosomalige F<sup>b</sup>-Pollenkörper (in den meisten Kreuzungen) nur ausnahmsweise funktionieren, haben 7-chromosomalige F<sup>b</sup>-crossovers eine normale oder subnormale Funktionsfähigkeit. Männliche Kreuzungen sollten daher nur einen sehr geringen Prozentsatz F<sup>b</sup> = -Nachkommen liefern, unter denen jedoch das Verhältnis heterotrisomer zu disomen fertilen F<sup>b</sup> stark zugunsten letzterer verschoben sein sollte. In weiblichen Kreuzungen dürfte eine weit schwächere Verschiebung dieses Verhältnisses stattfinden, da überzählige Chromosomen die Funktionsfähigkeit der Eizellen wesentlich weniger herabsetzen als die der Pollenkörper. Daß dieses Prinzip sich in unserem Material in hohem Maße auswirkt, dürfte sicher sein. Wegen verschiedener Komplikationen fällt es jedoch schwer, dies im einzelnen einwandfrei nachzuweisen. Es muß daher noch offen bleiben, ob noch andere Faktoren zu der Seltenheit der Entstehens fertiler F<sup>b</sup> in weiblichen Kreuzungen beitragen.

Die Einlagerung des Basalfleckes aus der *nutans*-Lokalität *Magalia* gelang auf wesentlich einfacherere Weise. Die F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> von *G. Magalia* × *Whitneyi* war hochgradig steril. In den sehr kleinen F<sub>2</sub>-Familien wurden indessen mehrere gut fertile F<sup>b</sup> entdeckt. *Godetia nutans* enthält 7 Paar *Whitneyi*-ähnliche + 7 Paar Chromosomen einer unbekannten Art. Bei den fertilen F<sup>b</sup>, die 7 II besitzen, ist offenbar ein *Whitneyi*-Chromosom durch ein *Whitneyi*-ähnliches *nutans*-Chromosom ersetzt worden. Ob dies auch homozygot möglich ist, ist noch nicht entschieden.

**Genetische Schlußfolgerungen.** Disome sterile F<sup>b</sup> geben vorzugsweise disome sterile und heterotrisome, außerdem vereinzelte homotrisome und fertile F<sup>b</sup>. Da bei der Entstehung letzterer drei Typen bzw. 1—3 *amoena*-Chromosomen durch *Whitneyi*-Chromosomen ersetzt werden, sind diese Vorgänge irreversibel. Heterotrisome F<sup>b</sup> können z. B. nicht disome sterile abspalten, sondern außer Hetero-

trisomen nur vereinzelte fertile  $F^b$  und vermutlich auch homotrisome  $F^b$ . Der homotrisome Typus wird nur homotrisome und fertile  $F^b$  geben. Fertile  $F^b$  endlich geben nur fertile  $F^b$ . Alle diese Konklusionen sind leicht von dem Schema auf S. 117 abzuleiten. Wir haben in unserem Material keine Belege, die ihnen widersprechen. — Die verschiedenen fertilen  $F^b$ -Typen ( $f\ 1-f\ 11$ ) von Tabelle 6 brauchen nicht völlig gleichwertig zu sein, indem sie ein *amoena*-Segment von etwas verschiedener Größe haben können.

#### IV. Die Konfiguration der $F_1$ des Artbastardes.

Die Abbildungen auf S. 117 erklären relativ leicht die Eigenschaften unserer verschiedenen  $F^b$ -Typen. Die Anordnung A stellt einen 6-Ring dar, der in zwei 3-Ketten aufgebrochen ist, weil die *amoena*-Enden 3' und 6' nicht mit den gleichnamigen *Whitneyi*-Enden konjugieren. Von dieser Grundfigur sind die übrigen Anordnungen durch naheliegende Annahmen abgeleitet.

Nicht ganz so leicht gelingt es, unsere Grundfigur mit den Konfigurationen der  $F_1$  von *G. amoena* × *Whitneyi* in Einklang zu bringen. In dieser  $F_1$  sollte man nämlich anscheinend drei 3-Ketten erwarten, die genetisch durch  $F^b$ , Ha (S. 117) und  $C^{sp}$  (S. 115) markiert sind. Nun zerfällt die Hetero-Kette von  $F^b$  in  $F_1$  wesentlich häufiger in II + I als in späteren Generationen. Falls entsprechendes für die Ha-Kette gilt, die noch in  $F'_4-F'_6$  sehr instabil ist, sollte diese in  $F_1$  nur schwer nachzuweisen sein. Also stellt vermutlich die  $C^{sp}$ -Kette (die im Stammbaum I durch *Whitneyi*-Bivalente ersetzt worden ist), die relativ stabile Homo-Kette der  $F_1$  dar. Letztere ist vermutlich von einem 4-Ring abzuleiten, aus dem bei *Godetia* durch Ausfall zweier Bindungen leicht die Anordnung 3-K + I entsteht (HAKANSSON 1944, HIORTH 1944b, 1945c), die bei der untersuchten  $f\ C^{sp}$ -Pflanze angetroffen wurde. Unter diesen Umständen liegt es nahe, für die  $F_1$  vorläufig eine theoretische Grundkonfiguration von 6-R + 4-R + 2II anzunehmen, aus der die Mehrzahl der tatsächlich gefundenen Anordnungen durch Versagen bestimmter Bindungen hervorgehen.

Die wesentlich höhere Stabilität der Hetero-Kette (und vielleicht auch anderer 3-Ketten) in späteren Generationen führt HAKANSSON (1947) darauf zurück, daß *amoena*-Enden dieser Kette infolge crossing-over durch *Whitneyi*-Enden ersetzt worden sind und artgleiche Enden eine bessere Affinität zeigen. Indessen könnte man auch annehmen, daß in  $F_1$  eine allgemeine Abschwächung der Chromosomenpaarung oder der Kettenbildung vorliegt, die z. B. auf den sehr verschiedenen Prophase-Verhältnissen der gekreuzten Arten beruhen könnte (vgl. HAKANSSON 1942, S. 50).

Eine besondere Schwierigkeit besteht darin, daß Vorkommen von PMZ mit 7 II zu erklären im Hinblick auf die Tatsache, daß die disomen sterilen  $F^b$ -Pflanzen des Stammbaumes I nie diese Anordnung zeigten. Wenn wir mit HAKANSSON annehmen, daß das längere Endchromosom 6'.1 ebenso wie in späteren Generationen auch in  $F_1$  in der Regel gepaart ist, so setzt die Anordnung 7 II voraus, daß das kleine Endchromosom 2'.3 sich mit einem Chromosom außerhalb der Hetero-Kette verbindet; HAKANSSON vermutet mit einem abgetrennten Glied der Homo-Kette. Dann müßte es sich wohl um ein *amoena*-Chromosom handeln, da alle *Whitneyi*-Chromosomen auch in den späteren Generationen vorhanden sind. HAKANSSONS Annahme scheint also eine (vielleicht durch Duplikation ermöglichte) Autosyndese vorauszusetzen.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit ergibt sich, wenn wir annehmen, daß das kleine 2.3' gewöhnlich nur an einem Ende konjugiert. In  $F_1$ , wo sowohl die Affinität zwischen 2-2 als 3'-3 schwach ist, könnte 2.3' nicht selten auch mit 3.4 konjugieren. Wenn aber später durch crossing-over die Affinität im Segment 2 wesentlich verbessert ist, könnte die Paarung 1.2-2.3' so stark bevorzugt werden, daß die Bindung 3'-3 ausfällt. (Auch wenn 2.3' als Univalent abgetrennt wird, mag es sich in der frühen Prophase mit 1.2 gepaart haben.)

Eine dritte Hypothese folgt aus folgender Betrachtung. HAKANSSON (1947) hebt hervor, daß das kleine Endchromosom der Hetero-Kette nicht konstante Größe hat, sondern daß es in  $F'_4-F'_6$  in den meisten Familien kleiner war als in  $F_1$ . In der  $F'_4$ -Familie S. 886-42 und ihrer Tochterfamilie S. 846-43 war es in allen untersuchten Pflanzen (zusammen 12 Stück) ganz besonders klein. HAKANSSON rechnet mit der Möglichkeit, daß diese Verkleinerung durch unequal crossing-over zwischen 1.2 und 2.3' zustande kommt und daß hierbei gleichzeitig die Affinität der 2-Enden verbessert wird. — Hiergegen könnte man einwenden, daß unequal crossing-over zwischen einem großen Chromosom und einem wesentlich kleineren in der Regel zur Folge haben sollte, daß das kleinere verlängert wird. In den selteneren Fällen aber, in denen eine Verkürzung stattfindet, dürfte die große Mehrzahl der resultierenden Gameten steril sein.

Die Verkleinerung des 2.3'-Chromosoms möchte ich mir daher auf eine andere Weise vorstellen. Um in  $F_1$  die PMZ mit 7 II zu erklären, liegt es ja am nächsten anzunehmen, daß Segment 3' ziemlich häufig mit 3 konjugiert. Dabei wäre es möglich, daß die strukturellen Unterschiede zwischen diesen Enden die Bildung echter Chiasmata erschweren, so daß die Kette hier häufig aufreißt. In diesem Fall könnte vielleicht ein Bruch im 3'-Ende, der nicht von einem Bruch der homologen Chromatide in gleicher Höhe begleitet ist und als ein mißlungener Versuch eines crossing-overs aufzufassen ist, relativ häufig zu einer Fragmentation führen, wodurch größere oder kleinere Teile des 3'-Endes abgestoßen werden. Freie Bruchflächen brauchen bei *Godetia* anscheinend nicht die Erhaltungsfähigkeit des verkleinerten Chromosoms zu verringern, vgl. z. B. unsere Erfahrungen über das Abreißen der Rotnerven-Translokation sowie über eine Fragmentation des  $C^{pa}$ -Chromosoms (HAKANSSON 1947, HIORTH 1945a). Unter diesen Umständen wäre keine wesentliche Veränderung in der Funktionsfähigkeit der  $F^b$ -Gameten zu erwarten. In Übereinstimmung hiermit zeigen  $F^b$ -Pflanzen mit besonders kleinem 2.3'-Chromosom etwa die üblichen Spaltungszahlen, mit Ausnahme von G. 1131/886 (S. 113), die einen relativ hohen Prozentsatz  $F^b$  gab.

Nun ist es leicht verständlich, daß eine Fragmentation des 2.3'-Chromosoms eine schon von vornherein schlechte Affinität zwischen den Enden 3' und 3'

noch weiter abschwächen kann. Durch ein und dieselbe Annahme ist also sowohl die Verkürzung des 2.3'-Chromosoms als auch der Fall der Anordnung 7II bei dem disomen sterilen F<sup>b</sup>-Typus zu erklären.

### V. Schlußbemerkungen.

Die Sterilität eines Artbastardes hat in der Regel so komplizierte Ursachen, daß ihre Analyse auf unüberwindliche Schwierigkeiten zu stoßen scheint. Wenn man indessen versucht, sie in ihre Komponenten zu zerlegen, indem man in wiederholten Rückkreuzungen untersucht, welche Sterilitätserscheinungen mit zweckmäßigen Genen gekoppelt sind, so sollte man in vielen Fällen zum Ziele gelangen. Uns scheint es, daß es nach der Voraarbeit, die jetzt ausgeführt worden ist, möglich wäre, eine planmäßige Analyse der Sterilität des Artbastardes *G. amoena* × *G. Whitneyi* durchzuführen. Schon jetzt steht fest, daß zwischen diesen beiden Arten beträchtliche strukturelle Unterschiede bestehen. Wegen der Abschwächung einer Anzahl von Bindungen erhalten wir in F<sub>1</sub> statt einer theoretischen Konfiguration wie 6-R + 4-R + 2 II in den meisten PMZ Anordnungen wie 6 II + 2 I, 5 II + 4 I oder 7 II. Da auf diese Weise eine regelmäßige Verteilung der Artkomplexe auf die beiden Pole verhindert wird, ist die hochgradige Sterilität des Artbastardes nicht überraschend.

Die Beziehungen zwischen den beiden nahe verwandten Arten *G. Whitneyi* und *G. amoena*, die getrennte aber benachbarte Gebiete bewohnen, haben wir schon früher (1942a) diskutiert, allerdings auf Grund von falschen Vorstellungen über die Segmentanordnungen dieser Arten. Falls die viel stärker variable und weiter verbreitete *G. Whitneyi* die ältere von beiden Arten ist, so dürfte *G. amoena* dadurch entstanden sein, daß auf dem begrenzten Gebiet südlich von Golden Gate die Standardanordnung durch eine neue Anordnung ersetzt worden ist. Wir haben in unserem *Godetia*-Material mehrere Beispiele dafür, daß abweichende Anordnungen in einem oder beiden Geschlechtern in hohem Überschuß spalten. Auf solche Weise könnte ein neuer Komplex die Standardanordnung verdrängen. In diesem Zusammenhang hat auch die hochgradige Sterilität, die wir bei Bastarden verschiedener Komplexe antreffen können (H. 1945c, 1946), Interesse. — Ob das Problem dieser Artbildung sich näher untersuchen läßt, hängt, wie früher erwähnt, in erster Linie davon ab, ob noch an irgendeiner Lokalität Übergangsformen zwischen beiden Arten vorkommen.

Unsere ursprüngliche Aufgabe, den Basalfleck aus *G. amoena* in die Art *G. Whitneyi* einzulagern, schien im Anfang auf sehr große Schwierigkeiten zu stoßen. Nachdem wir indessen Erfahrungen gewonnen haben, ist diese Aufgabe sehr einfach zu lösen. Wir stellen zu diesem Zweck Allotrisome her, die F<sup>b</sup> auf einem überzähligen Chromosom besitzen, und nehmen mit dieser Form männliche Rückkreuzungen vor. Unter den vereinzelten F<sup>b</sup>-Nachkommen ist das Verhältnis der partiell sterilen Trisomen zu den völlig fertilen Disomen so stark zugunsten letzterer verschoben, daß diese sich ohne die geringste Mühe herauslesen lassen. Es scheint uns, daß man dieses Prinzip in der Pflanzenzüchtung in zahlreichen Fällen

bei der Einlagerung artfremder Gene in eine Kulturart mit Vorteil benutzen könnte. Wir haben schon früher (H. 1942b, 1945a) die Wichtigkeit eines entsprechenden Prinzips für die Entdeckung von Translokationen zwischen artfremden Chromosomen betont.

### Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit berichtet über die Versuche, die Blütenzeichnung F<sup>b</sup> (Basalfleck), das wichtigste Kennzeichen der Art *Godetia amoena* in die Art *G. Whitneyi* einzulagern und über Vorstellungen über die Struktur dieses hochgradig sterilen Artbastardes, die im Laufe der Untersuchungen gewonnen wurden. Sämtliche zytologischen Angaben stammen aus brieflichen Mitteilungen oder aus Abhandlungen von Dozent Dr. Artur HÄKANSSON in Lund.

Die genannten Arten haben 7 Paar Chromosomen. In den ersten Rückkreuzungen des Artbastardes mit *G. Whitneyi* ist F<sup>b</sup> mit beträchtlicher Sterilität verbunden. Die F<sup>b</sup>-Individuen zeigen verschiedene Chromosomenanordnungen. Ein näher studierter Typus der in F<sub>1</sub> vorherrschte, hatte 14 Chromosomen, die die Anordnungen 4 II + zwei 3-Ketten, 5 II + 3-K + I, oder 6 II + 2 I zeigten. Wir möchten diesen Typus von einem 6-Ring ableiten, der aus 3 *amoena*- + 3 *Whitneyi*-Chromosomen besteht, und wegen Abschwächung einiger Bindungen in die genannten Anordnungen zerfällt (Schema A, S. 117). Die 3 *amoena*-Chromosomen bilden die ungleich-großen Endglieder der einen Kette und das Mittelchromosom der anderen. F<sup>b</sup> liegt auf dem größeren Endchromosom ersterer Kette, die *Whitneyi*-Allele F<sup>x</sup> und f auf dem zugehörigen Mittelchromosom. Ein Gen Ha, das *amoena*-ähnlichen Habitus bedingt, befindet sich anscheinend auf dem Mittelchromosom der zweiten Kette. Die Sterilität dieses Typus ist leicht durch unabhängige Verteilung der beiden 3-Ketten sowie die häufige Univalentbildung zu erklären.

Aus diesen disomen sterilen F<sup>b</sup>-Pflanzen entsteht nicht selten der wesentlich besser fertile, aber dennoch partiell sterile heterotrisome F<sup>b</sup>-Typus mit der Anordnung 6 II + 3-K (Schema B, S. 117). Er enthält nur die 3-Kette mit den ungleich großen Endchromosomen aus *G. amoena*. Da er das dritte *amoena*-Chromosom mit dem Gene Ha verloren hat, zeigt er stets ausgeprägt *Whitneyi*-ähnlichen Habitus. Dieser Typus enthält trotz Trisomie nur 2 F-Allele, z. B. F<sup>b</sup>F<sup>x</sup>. Die beiden *amoena*-Chromosomen 6'.F<sub>b</sub>I und 2.3' können zusammen in den Gameten das *Whitneyi*-Chromosom 1.2 ersetzen. F<sup>b</sup> spaltet indessen wegen Trisomie und anderer Ursachen in hohem Unterschub.

Selten entsteht der „homotrisome“ Typus (Schema C) mit einem Trivalent aus zwei gleich großen Gliedern und einem etwas kleineren. Er besitzt nur 1 *amoena*-Chromosom. Im Gegensatz zum heterotrisomen Typus hat er 3 F-Allele, z. B. F<sup>b</sup>F<sup>x</sup>f.

Bei beiden Arten ist der Kronblattfleck mit dem Gen w<sub>1</sub> (weiße Grundfarbe der Blüten) gekoppelt mit etwa 20% crossing-over. Während W<sub>1</sub>' (das normale Allel aus *G. amoena*) leicht durch crossing-over in den *Whitneyi*-Komplex gelangt und dann voll fertile Pflanzen mit 7 II und reinem *Whitneyi*-Habitus gibt, geschieht dies wesentlich seltener mit F<sup>b</sup>. Offenbar beruht dies darauf, daß W<sub>1</sub>' viel weiter distal liegt

als  $F^b$ . Indessen wird auch  $F^b$  gelegentlich sowohl bei disomen sterilen als bei beiden genannten trisomen Typen ausgetauscht, wodurch völlig fertile disome  $F^b$  mit 7 II entstehen. Fertile  $F^bF^x$  spalten meist  $F^b$  in wechselndem Unterschluß ab. Indessen haben wir auch Fälle, in denen  $F^b$  normal durch Eizellen und Pollen spaltet. Selbstungen können dann 25%  $F^bF^b$  geben. Die Vitalität der heterozygoten und homozygoten  $F^b$  ist normal.

Fertile  $F^b$  lassen sich, wie theoretisch zu erwarten ist, am leichtesten in männlichen Rückkreuzungen trisomer  $F^b$  auffinden. Das diesem Verhältnis zugrunde liegende Prinzip dürfte auch für die Pflanzenzüchtung Interesse haben.

Vorläufige Befunde deuten darauf, daß unabhängig von der mit  $F^b$  verbundenen Sterilitätsursache eine zweite besteht, die mit  $C^{sp}$  gekoppelt ist. Diese beruht anscheinend auf einer Anordnung 3-K + I. Auf Grund obiger Betrachtungen nehmen wir vorläufig an, daß die theoretische Grundkonfiguration des Artbastardes  $G. amoena \times G. whitneyi$  ein 6-Ring mit  $F^b$  und ein 4-Ring mit  $C^{sp}$  ist, wobei beide Ringe wegen abgeschwächter Bindungen meist in 3-Ketten (oder Bivalente) und Univalente zerfallen.

#### Literatur.

1. CHITTENDEN, R. J.: Notes on species crosses in *Primula*, *Godetia*, *Nemophila* and *Phacelia*. *Journ. of Genetics* 27, 319—336 (1941).

2. HIRTH, G.: Eine Serie multipler Allele für Blütenezeichnungen bei *Godetia amoena*. *Hereditas* 26, 441—453 (1940).
3. DERSELBE: Zur Genetik und Systematik der Gattung *Godetia*. *Z. f. Vererbungsl.* 79, 199—219 (1941).
4. DERSELBE: Zur Genetik und Systematik der *amoena*-Gruppe der Gattung *Godetia*. *Ebenda* 80, 289—349 (1942a).
5. DERSELBE: Eine Translokation zwischen einem *Godetia Whitneyi* und einem *G. deflexa*-Chromosom. *Ebenda* 80, 565—569 (1942b).
6. DERSELBE: Über Hemmungssysteme bei *Godetia Whitneyi*. *Ebenda* (1944a).
7. DERSELBE: Über das Wesen der Monosomen und der disomen Anordnung 3-Kette + Univalent bei *Godetia Whitneyi*. *Ebenda* (1944b).
8. DERSELBE: Über drei allotrisome Typen sowie eine interspezifische Translokation aus *Godetia Whitneyi*  $\times$  *G. deflexa*. *Manuskript* (1945a).
9. DERSELBE: Über das Vorkommen von Hemmungsgenen in Inzuchtslinien von *Godetia Whitneyi*. *Manuskript* (1925b).
10. DERSELBE: Zur Genetik der Konfiguration 3-Kette + Univalent bei *Godetia Whitneyi*. *Manuskript* (1945c).
11. DERSELBE: Zur Genetik der Monosomen von *Godetia Whitneyi*. *Manuskript*. (1946).
12. HÄKANSSON, A.: Zur Zytologie der Gattung *Godetia*. *Hereditas* 6, 257 bis 274 (1925).
13. DERSELBE: Zur Zytologie von *Godetia*-Arten und -Bastarden. *Hereditas* 27, 319—336 (1941).
14. DERSELBE: Zytologische Studien an Rassen und Rassenbastarden von *Godetia Whitneyi* und verwandten Arten. *Lunds Universitets Årsskrift* 38, Nr. 5 (1942).
15. DERSELBE: Studies on a peculiar chromosome configuration in *Godetia Whitneyi*. *Hereditas* 30, 597—612 (1944).
16. DERSELBE: Contributions to a cytological analysis of the species differences of *Godetia amoena* and *G. Whitneyi*. *Hereditas* 33, 235—260 (1947).

(Aus dem Institut für gärtnerische Züchtungsforschung der Versuchs- und Forschungsanstalt für Gartenbau und Höhere Gartenbauschule in Weihenstephan.)

## Niedere Anzuchttemperatur als Ursache der Schosserbildung bei Kohlrabi.

### Versuche über die Auslösung von Schosser und Prüfung der Kohlrabi-Sorten auf ihre Schoßneigung bei verschiedenen Anzucht- und Kulturtemperaturen.

Von W. RÖSSGER.

Mit 30 Textabbildungen.

Obwohl der gärtnerische Gemüsebau sowie der Frühgemüsebau in landwirtschaftlichen Betrieben alljährlich mehr oder weniger starke Ausfälle im Frühkohlrabi-Anbau durch Bildung von Schosser zu beklagen hat, wurde der Frage über die Ursache der Auslösung von Schosser bisher nicht die erforderliche Beachtung geschenkt. Diese Tatsache ist um so bedauerlicher, als die Bildung von Schosser in den Treib- und Frühkohlrabi-Kulturen nicht nur einen, z. T. erheblichen Ernteverlust bedeutet, sondern darüber hinaus eine Vergeudung wertvoller Anzucht- und Kulturländer sowie ungezählter Arbeitsstunden für Kulturaufgaben und Pflegemaßnahmen nach sich zieht.

Neben den in Literatur und Fachpresse hin und wieder veröffentlichten, stark voneinander abweichen- den und teilweise sogar irreführenden Hinweisen aus der Praxis auf die vermutliche Ursache der Schosserbildung bei Kohlrabi, blieb es auch in der wissenschaftlichen Forschung auf diesem Gebiet im wesentlichen nur bei Hinweisen oder bei einer unvollständigen Versuchsanstellung.

So berichtet SCHWARZ-RISSTISSEN (12) von einem Vergleichsanbau zwischen mehreren Kohlrabisorten, bei welchem die Sorten „Roggli's Freiland“ und „Nichtschießender Freiland“ selbst unter dem Einfluß mehrerer

Frosttage von —5,6 und 7°C keine, dagegen 3 Stämme von „Prager Treib“ und „Land“ 15—20% Schosser gebildet haben, während der gleiche Versuch 3 Wochen später angelegt, bei keiner Sorte Schosser gebracht hat, obwohl die Pflanzen nach der Auspflanzung mehrere Tage der Einwirkung von —5°C ausgesetzt waren.

Nach den Beobachtungen von FISCHER (4) bilden Kohlrabipflanzen, die bei einer Boden- und Luft-Mindesttemperatur von 15°C angezogen wurden, trotz Einwirkung von Nachtfrösten bis zu —5° nach dem Auspflanzen keine Schosser.

Aus der Kohlrabi-Sortenbeschreibung im „Handbuch für Gemüsebau“ von BECKER-DILLINGEN (1) ist über die Sorte „Wiener Glas“ u. a. folgender Vermerk zu entnehmen: „Fürs freie Land nur, wenn keine Frostgefahr mehr besteht, sehr leicht schoßend.“

BÖTTNER (9) behandelt das Schoßproblem bei Kohlrabi in seinem Buch „Neuzeitlicher Gemüsebau unter Glas“ folgendermaßen: „Wassermangel z. B. während kurzer Zeit genügt, um einen ziemlichen Prozentsatz der Pflanzen lang werden und in Samen gehen zu lassen“.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, bestand aus dem Kreis erfahrener Praktiker bisher die Auffassung, daß Frosttemperaturen nach der Auspflanzung als Ursache für die Schosserbildung anzusehen sind. Alle diese hier aufgeführten Annahmen und Vermutungen bis in die jüngste Zeit hinein, sind jedoch nur durch den Mangel einer exakten Versuchsanstellung zu erklären.

Die wissenschaftliche Forschung dagegen hat sich bereits seit langer Zeit mit der vorzeitigen Blütenbildung