

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung Berlin-Dahlem)

Untersuchungen über die cytologischen und genetischen Verhältnisse beim Gartenstiefmütterchen *Viola tricolor maxima* hort. (= *V. wittrockiana* GAMS), einer polyploiden Bastardart

Von WOLFGANG HORN

Mit 3 Textabbildungen

A. Einleitung

Im Gegensatz zu vielfachen Untersuchungen bei *Viola*-Wildarten ist über die Genetik des Gartenstiefmütterchens (Pensée, Pansy) *Viola tricolor maxima* hort. (*V. hortensis grandiflora* WITTR., *V. wittrockiana* GAMS) gar nicht und über seine Cytologie nur wenig gearbeitet worden. Nur in den Publikationen von CLAUSEN (1926, 1927, 1931) finden sich einige Angaben über die chromosomalen Verhältnisse dieser verbreiteten Gartenpflanze. Dieser Autor gab 1926 „about 24—26“ als gametische Chromosomenzahl an, berichtete 1927, daß es sich als unmöglich erwiesen habe, einen cytologisch konstanten Typ zu finden, und nahm im allgemeinen an, daß die haploide Chromosomenzahl sich um annähernd $n = 24$ orientiere. Die Ursache der cytologischen Inkonzanz ist von CLAUSEN (1927) auf die Entstehungsweise der *V. tricolor maxima* hort. zurückgeführt worden. Diese entstand durch die Bastardierung von mindestens zwei chromosomal ungleichen Species, nämlich *V. tricolor* L. ($n = 13$) und *V. lutea* HUDS. ($n = 24$). Die Chromosomenzahl des Gartenstiefmütterchens liegt jedoch höher als die Summe der haploiden Zahlen der Eltern, was CLAUSEN (1924, 1927) mit dem Auftreten einer doppelten Spaltung der Univalente im Bastard erklärte, d. h. mit einer Längsspaltung der in der Meiosis ungepaart gebliebenen Chromosomen sowohl in der ersten als auch in der zweiten Teilung. Da aber die Konjugation der homologen Chromosomen und damit die Entstehung von Univalenten weitgehend von inneren und äußeren Bedingungen beeinflusst wird, könnten in verschiedenen Nachkommen der *tricolor-lutea*-Hybriden die relativen Anteile der beteiligten Speciesgenome an den Univalenten sehr schwanken. CLAUSEN (1927) nahm an, daß einige der durch Kreuzung neu entstandenen Typen u. U. eine relativ große Zahl von Chromosomen des einen Elters erhalten haben und verhältnismäßig wenige des anderen, während es bei einem Teil der Bastarde umgekehrt gewesen sein könnte. Da bei solchen genomatisch unausgeglichene Formen infolge zufälliger Univalentenverteilung Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen gebildet werden, ließe sich auf diese Weise die Irregularität in der Chromosomenzahl erklären. Nach CLAUSENS Ergebnissen schwankt also bei *V. tricolor maxima* hort. die Chromosomenzahl, wie dieses auch in Untersuchungen über die Cytologie anderer Bastarde mehrfach berichtet worden ist, und das müßte wiederum zu Unregelmäßigkeiten in der Merkmalsausprägung führen. In der Tat ist nun im heutigen Gartenstiefmütterchen-

Sortiment die Konstanz gewisser Eigenschaften unbefriedigend.

Die Variabilität vor allem hinsichtlich der Blütenmerkmale könnte aber auch in der Polyploidie der *V. tricolor maxima* hort. begründet sein. CLAUSEN (1931) leitete die Haploidzahl $n = 24$ von der Grundzahl $x = 6$ ab, so daß Formen mit $2n = 48$ Chromosomen oktaploid wären. Ein so hoher Polyploidiegrad bedeutet wegen der komplizierten Aufspaltung autopolyploider Merkmale für die Züchtung eine erhebliche Schwierigkeit. Die 24-chromosomigen *Viola*-Arten der Subsektion *Tricolores* der Sektion *Melanium*, zu der auch *V. tricolor maxima* hort. zu rechnen ist, enthalten nach CLAUSEN (1931) allopolyploid drei Grundgenome A, B und C, von denen eines autotetraploid vorliegt, so daß bei solchen Species mit tetrasomischer Vererbung bestimmter Merkmale zu rechnen ist.

Die vorliegende Arbeit hatte es sich zur Aufgabe gemacht, die Ursachen für die Uneinheitlichkeit der Blütenmerkmale innerhalb der Sorten des Gartenstiefmütterchens zu untersuchen. Bei seiner Bedeutung als Zierpflanze ist dies ein wichtiges Problem für die gärtnerische Pflanzenzüchtung. Zu diesem Zweck wurden 44 Sorten cytologisch untersucht, deren Ursprung in den letzten sieben Jahrzehnten liegt. Ergänzend dazu wurde der Vererbungsmodus einiger Merkmale geprüft. Mit Hilfe von Species-Einkreuzungen sollte ferner eine Analyse der Genomkonstitution und damit der Evolution der Gartenformen unternommen werden¹.

Historischer Überblick

Zum Verständnis der genomatischen Verhältnisse von *V. tricolor maxima* hort. ist die Kenntnis seiner Entstehung und Kulturgeschichte von Interesse, die uns von WITTRÖCK (1895) ausführlich überliefert ist. Danach waren bis zum Beginn des 19. Jahrhunderts nur die reinen Wildformen von *V. tricolor* L. und *V. lutea* HUDS. in den Gärten anzutreffen. Ab 1810 etwa wurden in England private Sammlungen verschiedener ihrer Spielarten angelegt, die Pflanzen wurden auf Blütengröße und -schönheit ausgelesen, und bald begannen sich auch die Berufsgärtner für diese Formen zu interessieren. Die ersten Namensorten — zwischen 1827 und 1833 entstanden etwa

¹ Für die Anregung zur Bearbeitung des Themas möchte ich Herrn Professor Dr. KAPPERT auch an dieser Stelle nochmals danken, ebenso wie für die Überlassung der wertvollen optischen Geräte. Ihm wie Fräulein Priv.-Doz. Dr. LINNERT verdanke ich wertvolle Förderungen des Fortgangs der Arbeiten.

200 — brachten eine erhebliche Steigerung der Blütengröße; Blütencharakteristika und Blütenform waren jedoch noch ganz *tricolor*-ähnlich. Erst ein Zufalls-sämling ließ die erste Sorte mit dem später allgemein verbreiteten Mittelfleck entstehen, der bis dahin absolut unbekannt gewesen war. Bastardierungen von *V. tricolor* L. und *V. lutea* HUDS. sind mit Sicherheit anzunehmen. Ob diese planmäßig oder spontan aufgetreten sind, läßt sich heute nicht mehr entscheiden; jedenfalls wußte man 1837 bereits von den Vorteilen einer Kastration und einer künstlichen Bestäubung für die Züchtung. In den folgenden Jahrzehnten gewann das Gartenstiefmütterchen eine außerordentlich weite Verbreitung, obwohl der Blütendurchmesser zu dieser Zeit noch nicht mehr als etwa 4 cm betrug.

Ab 1862 kreuzte man in die damals bestehenden Sorten planmäßig *V. lutea* HUDS. ein, und ab 1873 wurde auch *V. cornuta* L. zu Kreuzungen benutzt (STUART). Daraus entstand die Klasse der „Tufted Pansies“ oder „Violas“, die die Engländer noch heute den normalen „Pansies“ gegenüberstellen und die wohl den deutschen sog. *cornuta*-Hybriden bzw. den *lutea splendens*-Formen entsprechen. Von England aus gelangten die Gartenstiefmütterchen in die übrigen europäischen Länder und wurden hier in verschiedenen Richtungen weiterentwickelt, ohne daß über weitere Einkreuzung von Wildarten berichtet wird. Die Züchtung dürfte sich im wesentlichen auf die Selektion gewisser Merkmale beschränkt haben. So gelang es, schon bis zur Jahrhundertwende Sorten zu züchten, deren Blüten etwa doppelt so groß waren wie die der ersten Sorten.

B. Material und Methoden

Als Untersuchungsmaterial wurden Handelsorten von 23 verschiedenen in- und ausländischen Herkünften verwendet. Es wurde angestrebt, möglichst Vertreter aller Zuchtclassen zu erhalten. Inwieweit jedoch die Sorten der alten Klassen denen entsprachen, deren Namen und Bezeichnung sie trugen, ist nicht entscheidbar. Die neben den Kulturformen benutzten Wildarten sind zum geringen Teil Wildherkünfte, zum größeren Teil stammen sie aus botanischen Gärten¹. Alle verwendeten Species wurden vor der Verwendung untersucht und nur cytologisch reguläre weiter benutzt. Die Anzucht der Pflanzen erfolgte nach den üblichen Methoden im Kasten und im Freiland. Die Versuche wurden im Winter 1952/53 begonnen und im Sommer 1955 abgeschlossen.

Zur cytologischen Untersuchung wurden die Blütenknospen und Wurzelspitzen im sog. ERNSTSchen Gemisch fixiert und gleichzeitig gefärbt. (A: 100 cm³ Karmin-Essigsäure 0,5% + 3 cm³ Eisenchlorid 10%; B: Äthanol und Eisessig 3 : 1, A : B = 1 : 1). Zur längeren Aufbewahrung oder unmittelbar vor der Bearbeitung wurden Antheren und Wurzelspitzen in 0,5% Karmin-Essigsäure umgebettet. Die Farbsättigung ließ sich mit Hilfe von 50% Essigsäure notfalls abschwächen (LINNERT 1955). Wurzelspitzen wurden mit α -Bromnaphthalin vorbehandelt (O'MARA). Das Herstellen der Quetschpräparate erfolgte in der üblichen Weise.

Die zur Verfügung stehende optische Ausrüstung bestand aus dem „Ortholux“ der Firma Leitz mit

¹ Den Herren Direktoren der Botanischen Gärten danke ich sehr für die freundliche Überlassung von Saatgut.

Kompensationsokularen 8x, 10x und 15x und einer apochromatischen Ölimmersion 90x n. A. 1,32. Eine Leitz-Phasenkontrast-Einrichtung wurde in verschiedenen Fällen benutzt. Mikrographien wurden mit der Leica und dem zugehörigen Mikrophoto-Aufsatz auf Agfa Agepe-Film aufgenommen.

Alle Blüten der in den genetischen Experimenten verwendeten Pflanzen wurden den Erfordernissen entsprechend isoliert und kastriert. Die Auswertung der Versuche erfolgte auf Grund einer mindestens zweimaligen Bonitierung, so daß die relativ großen Umweltmodifikationen der Blütenfarben mit großer Sicherheit erfaßt und berücksichtigt werden konnten. Die visuelle Begutachtung wurde durch Papierchromatogramme nach BATE-SMITH und WESTALL ergänzt. Sie wurden aufsteigend auf Papier Nr. 2043 a der Firma Schleicher und Schüll dargestellt in einer für Reihenuntersuchungen konstruierten Kammer (SEYFFERT). Als Lösungsmittel zur Trennung der Pigmente diente ein Gemisch aus *n*-Butanol, Eisessig und Wasser im Verhältnis 4 : 1 : 5.

Die Pollenfertilität wurde mit Hilfe einer von OWCZARZAK angegebenen Methode beurteilt, die mit einem Gemisch von phenolhaltiger Glycerin-Gelatine und alkoholischen Lösungen der Farbstoffe Phloxin — zur Plasmafärbung — und Methylgrün — zur Wandfärbung — arbeitet.

C. Experimenteller Teil

I. Cytologie

a) Mitose. Nach den Angaben von CLAUSEN (1926) sollten Schwankungen in der Chromosomenzahl der Gartenstiefmütterchen erwartet werden. Untersuchungen von Wurzelspitzen-Mitosen bei äußerlich stark verschiedenen Sorten der kleinblumigen *multiflora*-Klasse, der größerblumigen *hiemalis*-Klasse sowie der großblumigen und entwicklungsgeschichtlich jungen Riesenklasse sollten einen Einblick in das Ausmaß dieser Unregelmäßigkeiten ergeben. Als besonders geeignet für die Zählungen der Chromosomen erwiesen sich die späte Prophase und die Metaphase. Alle sechs untersuchten Sorten wiesen mit Sicherheit keinerlei größere Differenzen auf bezüglich der Chromosomenzahl, und die somatische Zahl aller ließ sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf $2n = 48$ festlegen. In der späten Prophase konnte man in günstigen Fällen unter den annähernd gleichlangen Chromosomen solche mit medianem und solche mit submedianem Centromer unterscheiden. Die letztgenannten sind in der Mehrzahl. Bei den Chromosomen mit medianem Centromer liegt zu dessen beiden Seiten je ein großes heterochromatisches Segment, während bei den asymmetrischen Chromosomen vor allem der kurze Arm stark heterochromatisch ist. Die distalen Teile der symmetrischen und der lange Arm der asymmetrischen Chromosomen sind euchromatisch. Auffallend ist ein relativ sehr großes Chromosomenpaar, das das Centromer offenbar subterminal trägt und fünf deutliche heterochromatische Abschnitte aufweist.

In den Prophasen von *V. tricolor* L. verschiedener Herkünfte fand sich das gleiche große Chromosomenpaar, und auch für *V. arvensis* MURR. und *V. lutea* HUDS. ließen sich auffallend große und morphologisch ähnliche Chromosomen feststellen. Leider war es aber nicht möglich, bei den höherchromosomigen Formen ihre genaue Anzahl zu bestimmen. In der Metaphase

waren die Größenunterschiede nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen.

b) Meiosis. Außer Wurzelspitzenmitosen wurden auch Pollenmutterzellen einer größeren Zahl von Sorten aller Klassen untersucht, da von der Diakinese und der Metaphase I mehr Sicherheit über die Chromosomenzahl der *V. tricolor maxima* hort. erwartet werden durfte. Die cytologische Untersuchung der Pollenmutterzellen wurde jedoch außerordentlich erschwert durch die mangelnde Synchronisation im Ablauf der Meiosis. Nicht nur die Antheren einer Blüte wiesen weit auseinander liegende Stadien auf, sondern auch innerhalb der einzelnen Antheren fand man die verschiedensten Entwicklungsabschnitte nebeneinander.

1. Allgemeiner Ablauf der Meiosis. Zunächst sei der Ablauf der meiotischen Teilungen im allgemeinen beschrieben. Im Ruhekern treten bei *V. tricolor maxima* deutliche Chromozentren in annähernd der diploiden Zahl auf. Er enthält außerdem einen Nucleolus oder auch mehrere Nucleoli. Die frühen Stadien der Prophase sind für cytologische Untersuchungen unzugänglich; das Leptotän erscheint sehr fixierungs-labil und zeigt regelmäßig die Erscheinung der Synzeisis. Die Chromosomen liegen hier in einem dichten, unentwirrbaren Knäuel zusammen, das sich erst im Pachytän etwas aufzulockern beginnt. Im Ausnahmefall ließen sich dann einzelne Chromosomenpaare beobachten, die aus dem allgemeinen Knäuel herausgequetscht worden waren. Auf diese Weise zeigten sich bereits im Pachytän einzelne Partnerwechsel zwischen homologen Bivalenten. Die in hohem Maße partiell heterochromatische Struktur der Chromosomen war gut erkennbar. Für das Diplotän gilt ähnliches. Auch hier sind keine genauen Untersuchungen möglich, und im Ausnahmefall ließen sich einzelne Chromosomenpaare analysieren. Die Diakinese erlaubte in vielen Zellen eine Beobachtung des Paarungsverhaltens der Chromosomen und in besonders günstigen Fällen auch das sichere Zählen der einzelnen Konfigurationen. Nur in der frühen Diakinese ließ sich wieder gut das Chromosomenpaar erkennen, das sich einmal durch seine Größe und zum anderen durch fünf, deutlich voneinander abgesetzte, heterochromatische Abschnitte von den übrigen Chromosomen abhebt. Diese haben in demselben Stadium bereits eine kugelförmige Gestalt angenommen und behalten sie

bis zum Ablauf auch der zweiten Teilung. Die selten gut analysierbare Metaphase I zeigt der Diakinese entsprechende Konfigurationen. Die Anaphase I verläuft in der Regel normal, die Chromosomen verteilen sich regelmäßig auf die Pole, wobei die Univalente etwas verspätet der Anaphasenbewegung folgen. Die 2. Teilung geht ohne Störungen vonstatten. In der späten Prophase II sind die Chromosomen nicht scharf umrissen, aber doch gut zählbar; der Nucleolus, der sich seit der Metaphase I aufgelöst hatte, ist wieder

vorhanden. Aus der ohne Schwierigkeiten analysierbaren Metaphase II bilden sich die vier Tochterpole der Anaphase II, die resultierenden Pollentetraden weisen im allgemeinen keine Anomalien auf (vgl. Abb. 1).

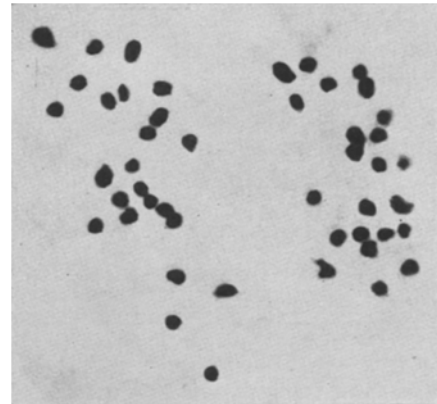


Abb. 1 *V. tricolor maxima* hort. „Riesen, großfleckige Ausstellungsblumen“. Metaphase II mit $n = 24$ Chromosomen. Vergr. etwa 1350 \times .

2. Die Diakinese-Konfigurationen. Im folgenden sollen nun die Ergebnisse dargestellt werden, die die Analyse der Diakinese lieferte. Neben der Tatsache, daß bei allen untersuchten Sorten $n = 24$ Chromosomen gefunden wurden, ist vor allem das Paarungsverhalten der Chromosomen interessant. Einige Ergebnisse sind in Tabelle 1 angeführt, weitere finden sich bei HORN (1955). Die darin enthaltenen Daten geben die mit Sicherheit beobachtete Häufigkeit der jeweiligen Assoziation an. Univalente sind in allen untersuchten Sorten relativ selten. Der Durchschnittswert liegt bei weniger als 2. Der Prozentsatz der Tri- und Quadrivalente ist dagegen überraschend hoch. In zwei Fällen wurden maximal 8 Quadrivalente gefun-

Tabelle 1.

Handelsbezeichnungen der Sorten	Zellen	Zahl ¹ der			
		IV	III + I	II	I
Meister-Klasse, Odier	12	5	2	15	2
Cassier, drei- und fünffleckige Riesen	15	3	—	20	—
Bugnot, großfleckige Riesen	26	3	—	20	—
Trimardeau, riesenbl. Stiefm., Mohrenkönig	16	4	1	18	2
Halbtrauer (Lord Beaconsfield)	4	1	—	21	2
Germania, Prachtmischung	7	5	—	16	—
Orchideaefflora, großbl. Stiefm., gemischt	9	2	—	18	4
Reichbl. Stiefm., Schneewittchen	77	8	1	17	2
Pirnaer, frühbl. Riesen, dunkelblau	13	7	1	18	2
Hiemalis, Penséekönigin	10	4	1	18	2
Riesen, Thuner See	32	7	1	10	4
Frühe Riesen, blau	12	7	1	18	—
Pansy, Mixed Giants	9	2	—	22	—
Viola Bedding, Arkwright Ruby	8	5	2	14	2

¹ Die angegebenen Häufigkeiten der verschiedenen Konfigurationen sind Maximalwerte. Die maximale Quadrivalentenzahl ist gleichzeitig die höchste Zahl der Multivalente.

den, in fünf Fällen 7 (Abb. 2), in einem 6, in sieben 5, in fünf 4 und in sieben 3. Bei weiteren 17 Sorten konnten maximal nur 1 oder 2 Multivalente beobachtet werden. Zellen ohne Tri- oder Quadrivalente traten gar nicht auf. In der Diakinese war das bereits erwähnte große Chromosomenpaar anfangs Ursache für Irrtümer bei den Zählungen. Infolge seiner häufig etwas verspäteten Kontraktion konnte es den Eindruck eines Hexa- oder Oktovalents erwecken, da man die einzelnen heterochromatischen Abschnitte in

gewissen Fällen durchaus mit kleinen, punktförmigen Chromosomen verwechseln kann. Höhere multivalente Konfigurationen als Quadrivalente, nämlich Pentavalente, wurden nur vereinzelt beobachtet. Die Häufigkeit der Multivalente ist unabhängig von dem Alter der Sorte.

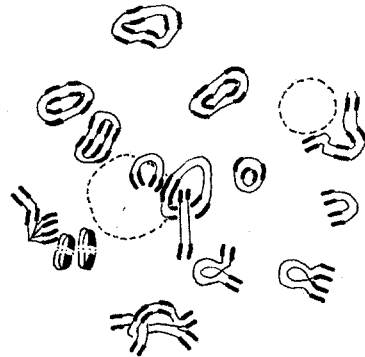
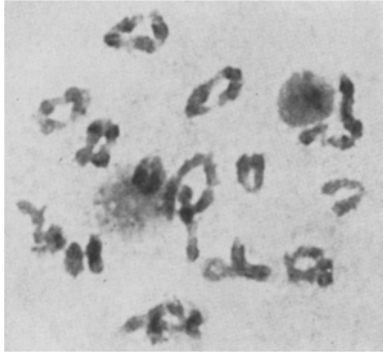


Abb. 2 *V. tricolor maxima hort.*, „Riesen, Thuner See“. Diakinese mit 7 IV und 10 II. Am großen Nucleolus das große II. Vergr. etwa 1350 ×.

Das regelmäßige Vorkommen von Quadrivalenten läßt keinerlei Zweifel an deren Gesetzmäßigkeit zu. Auch in den Fällen, in denen nur 1—2 Quadrivalente beobachtet werden konnten, ist eine größere Häufigkeit wahrscheinlich, da diesen Angaben nur eine geringe Zahl auswertbarer Zellen zu Grunde lag. Die Mög-

Zahl des Wildelters und der 24 Chromosomen des Gartenstiefmütterchens. In allen Kreuzungen, in denen *V. tricolor* L. den einen Elter stellte, waren ein Quadrivalent und 2 Trivalente die Regel. Die Zahl der Univalente war stets geringer als die Differenz zwischen den haploiden Chromosomenzahlen der Eltern (Abb. 3). Die Bastarde zwischen *V. tricolor* L. und *V. lutea* HUDS. verhielten sich ganz ähnlich. Die F_1 -Pflanzen der Kreuzung *V. tricolor maxima hort.* × *V. arvensis* MURR. wiesen in der Meiosis gelegentlich ein Quadrivalent und meistens 3—5 Trivalente auf, während die durchschnittliche Univalentenzahl etwa dem Unterschied zwischen den Zahlen der Eltern entsprach. Eine ähnlich hohe Quadrivalentenhäufigkeit wie das Gartenstiefmütterchen hatten auch seine Bastarde mit *V. lutea* HUDS. als Wildelter; die Univalentenzahl lag relativ niedrig. Der Umfang des untersuchten Materials war jedoch zu gering, um Unterschiede zwischen

den einzelnen Kreuzungen sichern zu können. Da sich alle Bastarde ungeachtet verschiedener *V. tricolor maxima*-Mütter gleich verhielten, wurden in Tab. 2 die Ergebnisse sämtlicher Kreuzungen zusammengefaßt.

3. Anomalien. In allen untersuchten Formen fand man in einer gewissen Häufigkeit Abweichungen vom oben besprochenen normalen Ablauf der Meiosis. In der Anaphase I und in den späteren Stadien traten bisweilen an den Tochterpolen unterschiedliche Chromosomenzahlen auf. Solche Abweicher wurden in etwa 14% aller untersuchten Zellen festgestellt. Diese Anomalien konnten auf drei verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. In etwa 11% der Anaphasen I war eine vorzeitige Teilung eines oder mehrerer Univalente zu beobachten. Bei nachfolgender Fehlverteilung konnte es zur Erhöhung der Haploidzahl an dem einen Pol, an dem anderen dagegen zu einer Verminderung kommen. Insgesamt schien aber die Zahl der Chromosomen bzw. Chromatiden über der normalen diploiden Zahl zu liegen. Ähnliche Bilder ergeben sich in einer geringeren Zahl von Fällen durch die Fehlverteilung ungeteilter Univalente; die Gesamtzahl überschritt dann aber in diesem

Tabelle 2.

	2n	Zahl der				
		Zellen	IV	III	II	I ¹
<i>V. tric. max.</i> × <i>V. lutea</i>	48	20	6	1	17	6
<i>V. tric. max.</i> × <i>V. arvensis</i>	41	23	1	5	15	10
<i>V. tric. max.</i> × <i>V. tricolor</i>	37	24	2	3	14	10
<i>V. tric.</i> × <i>V. lutea</i>	37	10	2	3	13	8

¹ Die angegebenen Häufigkeiten der verschiedenen Konfigurationen sind Maximalwerte.

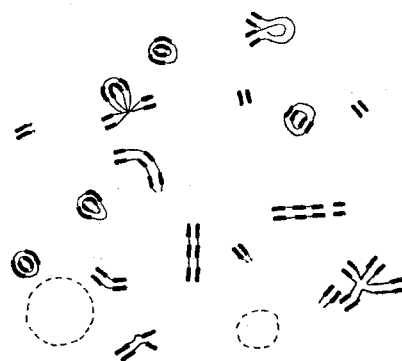
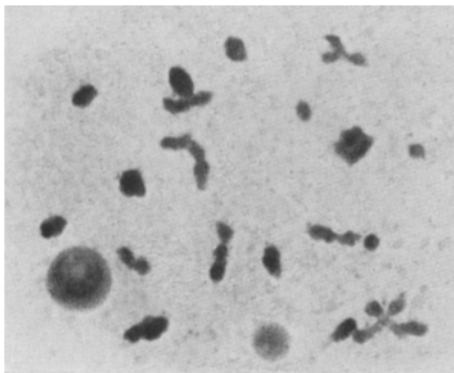


Abb. 3 F_1 -Bastard zwischen *V. tricolor maxima hort.* × *V. tricolor* L. Diakinese mit 2 IV, 3 III, 7 II und 6 I. Vergr. etwa 1350 ×.

lichkeit, daß geringe Multivalentbildung auf reziproken Translokationen beruhen könnte, ist auch auf Grund der genetischen Ergebnisse unwahrscheinlich.

Für die Beurteilung der genomatischen Verwandtschaft der Wildarten *V. tricolor* L. ($n = 13$), *V. arvensis* MURR. ($n = 17$) und *V. lutea* HUDS. ($n = 24$) einerseits mit dem Gartenstiefmütterchen ($n = 24$) andererseits ist das Paarungsverhalten ihrer Chromosomen in der Meiosis entsprechender Hybriden von Interesse. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Die Chromosomenzahl in der Diakinese der F_1 -Bastarde entsprach demnach stets der Summe der haploiden

Fälle die Zahl $2n = 48$ nicht. In den verbleibenden 3% der Anaphasen I trat eine scheinbare Verminderung der Chromosomenzahl dadurch auf, daß die zweimal 2 Chromosomen, die aus der Trennung eines Quadrivalents resultieren, auch nach der Metaphase I so eng gepaart blieben, daß sie den Eindruck eines großen Chromosoms erwecken mußten. Dies kann an einem oder an beiden Tochterpolen der Fall sein.

Während die Anaphasen I der Bastarde zwischen *V. lutea* und *V. tricolor maxima* sich ganz ähnlich verhielten, mußten auf Grund der ungeraden somatischen Chromosomenzahlen die Hybriden zwischen

V. tricolor und *V. arvensis* einerseits und dem Gartenstiefmütterchen andererseits und auch die *tricolor-lutea*-Hybriden stärkere Anomalien aufweisen. Wegen des geringen Umfangs des Materials lassen sich hier zwar keine exakten Verhältniszahlen angeben, es traten aber dennoch zwei Erscheinungen deutlich zu Tage: einmal erreichten die Metaphase-Chromosomen mit etwa der Hälfte aller Chromosomen je einen Pol, zum anderen fand sich — wiederum infolge vorzeitiger Univalententeilung — eine scheinbare Erhöhung der Chromosomenzahl. Normalerweise wiesen beim *tricolor maxima*-Bastard und beim *tricolor-lutea*-Bastard die Pole der Anaphase I 19 und 18, 21 und 16, aber auch 23 und 14 Chromosomen auf, während die vorzeitige Univalententeilung folgende Zahlen ergab: 20 und 20, 22 und 21, 21 und 17. Für den *arvensis-tricolor maxima*-Bastard lauteten die entsprechenden Zahlen 19—22, 17—24, 20—21, nach vorzeitiger Univalententeilung 22—25, 23—26. Beim letztgenannten Bastard war die vorzeitige Univalententeilung jedoch wesentlich seltener.

In der Anaphase II der Pollenmutterzellen des Gartenstiefmütterchens ließen sich in einigen Fällen Eliminationen eines oder mehrerer Chromosomen feststellen. Wesentlicher ist jedoch die Tatsache, daß in einigen wenigen analysierbaren Zellen Chromosomenzahlen auftraten, die zweifelsfrei eine höhere Zahl an jeweils zwei Polen aufwiesen als $2n = 48$. Das ist nur mit der Annahme erklärbar, daß die Univalente, die sich bereits während der ersten meiotischen Teilung spalteten, auch im zweiten Teilungsschritt einer Spaltung unterworfen wurden.

Die cytologischen Beobachtungen sollten durch Befunde über die Pollenfertilität der verschiedenen Formen ergänzt werden. Beim Gartenstiefmütterchen waren nur 5—7% der Pollenkörner offenbar nicht funktionstüchtig, beim *tricolor-tricolor maxima*-Bastard waren es $21,8 \pm 4,84\%$, beim *arvensis-tricolor maxima*-Bastard $22,6 \pm 2,31\%$ und beim *lutea-tricolor maxima*-Bastard $21,9 \pm 2,21\%$. Diese Zahlen, denen die Zählung von je etwa 5000 Korn zu Grunde liegt, dürften den genauesten Maßstab für die meiotischen Anomalien darstellen.

II. Genetik

Die bisher genannten Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen erforderten zu ihrer Sicherung noch experimentelle genetische Arbeit, um der Vermutung einer Tetrasomie mindestens eines Teiles der Chromosomen des Gartenstiefmütterchens stattgeben zu können. Aus diesem Grunde wurden Selbstungen und Kreuzungen durchgeführt, die die Aufklärung des Vererbungsmodus, vor allem von Blütenmerkmalen, zum Ziel hatten.

1. Die Pflanze 4.7 war ein normalgrüner Typ mit kalkweißen Blüten, die einen kleinen gelben Honigfleck vor dem Eingang zum Sporn des unteren Blütenblattes aufwiesen. In der Selbstungsnachkommenschaft traten außer muttergleichen Typen solche auf, bei denen der Honigfleck auf das ganze untere Blütenblatt ausgedehnt war und in mehr oder minder großem Ausmaß auch auf die seitlichen und oberen Petalen ausstrahlte. Die Auszählung dieser Typen ergab auf 431 muttergleiche Pflanzen 14 mit großem Honigfleck. Das entspricht einer tetrasomischen monohybriden Vererbung mit dem Verhältnis 35 : 1:

Befund	431	14
Erwartung	432,64	12,36
		$\chi^2 = 0,2252$ P = 64%

Jede Variation des Merkmals „Honigfleck“ erstreckte sich nur auf den Grad der Ausdehnung eines Pigments auf die verschiedenen Blütenblätter. Die Anwesenheit eines in Ammoniakdampf und unter UV-Licht gelben Flavonoids in allen Petalen, auch den rein weißen, wurde papierchromatographisch nachgewiesen. Auf Grund dieser Tatsache wird ein Pigmentierungsfaktor L angenommen, der die Synthese eines Flavonoids kontrolliert. Die Manifestierung dieses Pigmentes wird aber außerhalb des Honigfleckes von einem Hemmungsfaktor H gelenkt, der eine Ausprägung des Farbstoffs in anderen Regionen der Blüte verhindert. Die Mutterpflanze 4.7 würde demnach den Genotyp LLL.HHhh haben, die ihr gleichenden Nachkommen LLL.H.hh und die Pflanzen mit großem Honigfleck LLL.hhhh. Diese Hypothese wird durch die Ergebnisse der Kreuzungen 3. und 5. unterstützt.

Bei der gleichen Pflanze traten in der Nachkommenschaft neben 427 normalgrünen Pflanzen 18 chlorophylldefekte auf. Auch diese Spaltung kann auf ein 35 : 1-Verhältnis zurückgeführt werden:

Befund	427	18
Erwartung	432,64	12,36
		$\chi^2 = 2,6471$ P = 10,5%

2. Die Pflanze 8.1 besaß cremefarbene Blüten mit kleinem Honigfleck. Die Selbstungsnachkommenschaft spaltete bezüglich der Grundfarbe nicht auf, verhielt sich aber hinsichtlich des Honigflecks wie 4.7. Unter insgesamt 370 Nachkommen waren 6 mit großem Honigfleck. Auch dies ist in Übereinstimmung mit einem tetrasomischen monohybriden Erbgang:

Befund	364	6
Erwartung	359,72	10,28
		$\chi^2 = 1,8328$ P = 17%

Zusätzlich zum Genotyp LLL.HHhh von 4.7 muß noch ein weiterer Pigmentierungsfaktor angenommen werden, der die Cremefarbe verursacht und mit mindestens drei dominanten Allelen vorhanden ist. In den Papierchromatogrammen ließ sich außer dem L-Flavonoid noch ein weiteres nachweisen. Es soll das Produkt eines Gens F sein.

3. Die Ergebnisse der Kreuzung 8.1 \times 4.7 = LLL.FFF.HHhh \times LLL.HHhh lassen sich mit den oben angenommenen elterlichen Genotypen erklären. Hinsichtlich H ist wiederum ein tetrasomischer monohybrider Erbgang im Verhältnis 35 : 1 zu erwarten. Unter 308 Pflanzen waren 7 mit großem Honigfleck:

Befund	301	7
Erwartung	299,44	8,56
		$\chi^2 = 0,7095$ P = 39%

Eine Spaltung bezüglich der Grundfarbe der Blüten war nicht zu beobachten. Alle Nachkommen waren einheitlich creme-weiß, die Eltern creme bzw. kalkweiß. Offenbar praevaliert also creme über weiß, vermag sich aber nicht vollständig durchzusetzen. Neben dem L- und dem F-Flavonoid ließ sich papierchromatographisch noch ein im UV-Licht und Ammoniakdampf lichtblau fluoreszierendes Flavonoid nachweisen, das sowohl in 4.7 als auch im Bastard 8.1 \times 4.7

enthalten war. Denkbar ist, daß dieses auf die Blütenfarbe aufhellend wirkt. Es wird V genannt.

4. Die Pflanze H.4 hatte creme-weiße Blüten, die auf den seitlichen Petalen und dem unteren Blütenblatt einen violetten Mittelfleck trugen, im gärtnerischen Sprachgebrauch „weiß mit Auge“ genannt. Sie brachte in der Selbstungsnachkommenschaft unter 441 Pflanzen 86 verschieden gezeichnete, die aber alle einheitlich violette obere Petalen aufwiesen. Das entspricht einem Verhältnis von 13 : 3.

Befund	355	86
Erwartung	358,28	82,68

$$\chi^2 = 0,162 \quad P = 69\%$$

Dieses Verhältnis entsteht aus dem Zusammenwirken zweier Faktoren: auf der Grundlage eines Basalfaktors für Anthozyanbildung A wirkt ein Faktor P, der die Ausdehnung des Pigments in die oberen Petalen bewirkt und der durch einen Hemmungsfaktor S in seiner Aktion kontrolliert wird. Der Grundfaktor A muß mit mindestens 3 dominanten Allelen vorhanden sein, da die Blüten aller Nachkommen in den seitlichen und unteren Blütenblättern Anthozyan enthalten. Ein 13 : 3-Verhältnis kann sowohl disomisch (Pp Ss) als auch tetrasomisch (Pppp Ssss) bedingt sein. Die Spaltung war auch papierchromatographisch nachweisbar.

Die Kreuzung der Pflanzen H.4 \times 4.7 ergab eine Nachkommenschaft von 452 Individuen mit anthozyanfreien oberen Blütenblättern und 15 mit violetten oberen Petalen. Für den Vater 4.7 muß man das rezessive Allel des Anthozyangrundfaktors A annehmen, da er homozygotisch weiß war. Das gefundene Verhältnis entspricht einem solchen von 23 : 1, das man bei einer Kreuzung Ssss Pppp AAA. \times SSss pppp aaaa erhält. Nimmt man also Tetrasomie der Faktoren S und P bei H.4 an und Heterozygotie für S bei 4.7, so ergibt sich das gefundene Verhältnis:

Befund	452	15
Erwartung	447,58	19,46

$$\chi^2 = 1,0568 \quad P = 30\%$$

Das Vorkommen von Tetrasomie bei H.4 ging bei der gleichen Kreuzung auch aus einer die Grundfarbe betreffenden Spaltung hervor. In einer Gesamtnachkommenschaft von 467 Individuen traten Pflanzen mit weißen und solche mit weiß-cremefarbenen Blüten im Verhältnis 5 : 1 auf, das bei einer tetrasomischen monohybriden Rückkreuzung entsteht:

Befund	384	83
Erwartung	389,15	77,83

$$\chi^2 = 0,4105 \quad P = 52\%$$

Die gelblichere Tönung der weiß-cremefarbenen Blüten wird auf die Aktion des L-Genprodukts zurückgeführt, das in 4.7 durch den Faktor H kontrolliert wird. Ist das richtig, so hat H.4 den Genotyp LLL. hhhh, und die Kreuzung H.4 \times 4.7 ergibt dann ein 5 : 1-Verhältnis.

Die Annahme dieses Genotyps für H.4 bedarf allerdings noch einer weiteren Erklärung, da 4.7-Nachkommen vom gleichen Genotyp nicht creme-weiß waren wie H.4, sondern deutlich die weiße Grundfarbe noch erkennen ließen. Nun war 4.7 anthozyanfrei und H.4 anthozyanhaltig; offenbar wird das Pigment, das durch H kontrolliert wird, in seiner Wirkung durch die Anthozyan-Gegenwart derart modifiziert, daß es außer dem großen Honigfleck, der in H.4

durch den violetten Mittelfleck überdeckt wird, auch die gesamte Blütenblattspreite schwach auszufärben vermag, sofern es nicht von H daran gehindert wird.

6. Die Pflanze K.7 hatte nahezu schwarze Blüten. Stellte man in einer Selbstungsnachkommenschaft die Pflanzen mit ganz ausgefärbter Blütenblattspreite denen mit einer nur teilweise ausgefärbten gegenüber, so fand man unter 434 Nachkommen wiederum einen tetrasomischen monohybriden Erbgang im Verhältnis 35 : 1, wobei die „teilgefärbten“ die rezessiven stellten:

Befund	422	12
Erwartung	422,1	12,06

$$\chi^2 = 0,0005 \quad P = 98\%$$

Nennt man den Faktor, der die totale Spreitenausfärbung bedingt G, so hat K.7 den Genotyp GGgg. Die Befunde der Kreuzung 9. lassen sich mit der gleichen Annahme erklären.

7. Die Pflanze II/5 hatte ebenfalls nahezu schwarze Blüten. Ihre Selbstungsnachkommenschaft spaltete in der gleichen Weise wie K.7. Unter 312 Nachkommen waren 7 mit teilgefärbter Blüte:

Befund	305	7
Erwartung	303,45	8,67

$$\chi^2 = 0,3072 \quad P = 58\%$$

8. Die Pflanze III/53 hatte violette obere Blütenblätter und anthozyanhaltige seitliche und untere Petalen. Die Selbstungsnachkommenschaft dieser teilgefärbten Pflanze spaltete nicht, so daß man einen Genotyp gggg annehmen kann. Die gleiche Nachkommenschaft ergab aber Pflanzen mit anthozyanhaltigen oberen Petalen und solche mit anthozyanfreien. Bei einer Gesamtnachkommenschaftszahl von 323 Individuen traten 83 Pflanzen mit anthozyanfreien Blütenblättern auf, was einem Verhältnis von 3 : 1 entspricht:

Befund	240	83
Erwartung	242,25	80,75

$$\chi^2 = 0,0834 \quad P = 77\%$$

Die seitlichen und unteren Petalen führten dagegen stets Anthozyan. Auf der Grundlage des Basalfaktors A für Anthozyan, der mit mindestens 3 dominanten Allelen vertreten sein muß, wirkt offenbar wieder der Ausbreitungsfaktor P wie in der Selbstung 4., und wie dort läßt sich hier das 3 : 1-Verhältnis auf zweierlei Genotypen zurückführen, nämlich auf AA Pp und AAA. Pppp. Die tetrasomische Bedingtheit des 3 : 1-Verhältnisses geht aus der Kreuzung 10. hervor.

Von einer pppp-Pflanze wurden 102 Nachkommen gezogen, die alle in den oberen Blütenblättern kein Anthozyan führten.

9. In der Kreuzung K.7 \times III/53 („total ausgefärbt“ GGgg \times „teilweise ausgefärbt“ gggg) mußten Pflanzen mit ganz ausgefärbter Blütenblattspreite und solche mit teilgefärbter im Verhältnis 5 : 1 auftreten, sofern die in den Selbstungen 7. und 8. gemachten Annahmen richtig sein sollten. Diese Erwartung wurde durch den Befund bestätigt:

Befund	146	29
Erwartung	145,85	29,17

$$\chi^2 = 0,0009 \quad P = 97,5\%$$

10. Die Pflanzen der Kreuzung 4.7 \times III/53 (obere Blütenblätter weiß \times obere Blütenblätter violett) müssen nach den bisherigen Ergebnissen ungefärbte obere Blütenblätter und violette im Verhältnis 11 : 1

aufweisen, gemäß der Kreuzung aaaa pppp SSss × AAA. Pppp ssss. Gefunden wurden unter 125 Pflanzen 8 mit gefärbten Blüten:

Befund	117	8
Erwartung	114,4	10,4

$\chi^2 = 0,6555$ P = 41%.

Alle Nachkommen führten erwartungsgemäß in den seitlichen und unteren Petalen Anthozyan. Die Spaltung war auch papierchromatographisch nachweisbar.

11. Die Pflanze K.K. enthielt in allen Blütenteilen Anthozyan. Die Selbstungsnachkommenschaft spaltete 9 Typen mit anthozyanfreien oberen Petalen ab. Das entspricht bei 240 Nachkommen einem tetrasomischen monohybriden Erbgang im Verhältnis 35 : 1:

Befund	240	9
Erwartung	242,08	6,92

$\chi^2 = 0,6435$ P = 42%.

Der Genotyp ist demnach AAA. PPpp.

Auf Grund dieser Resultate ist bei dem Versuchsmaterial auf die Anwesenheit folgender Gene zu schließen:

- A bedingt die Ausbildung von Anthozyan überhaupt,
- P bewirkt eine Ausdehnung des Anthozyans auf die oberen Petalen,
- S hemmt die Wirkung von P,
- F und L sind die Voraussetzung für die Bildung von je einem Flavonoid,
- H unterdrückt die Aktion von L in den Blütenbezirken außerhalb des Honigflecks,
- V wirkt aufhellend auf die durch F verursachte Blütenfärbung,
- G bedingt eine Verteilung der Anthozyanfarben auf die gesamte Blütenblattspreite,
- C ist entscheidend für die normale Chlorophyllausbildung.

Die einzelnen in die Versuche eingezogenen Pflanzen repräsentieren die folgenden Genotypen:

4.7	(aaaa) pppp	SSss (ffff)	(LLL.) HHhh (VVV.)	CCcc
8.1		(FFF.)	(LLL.) HHhh (vvvv)	CCC.
H.4	(AAA.) Pppp	Ssss	(LLL.) hhhh (vvvv)	CCC.
K.7	(AAA.) PPP.	ssss		GGgg CCC.
II/5	(AAA.) PPP.	ssss		GGgg CCC.
III/53	(AAA.) Pppp	ssss		gggg CCC.
K.K	(AAA.) PPP	ssss		CCC.

Für fünf verschiedene Gene darf damit eine tetrasomische Vererbungsweise als erwiesen gelten. Weitere 4 — in Klammern angeführte — Faktoren sind auf Grund ihrer papierchromatographisch nachweisbaren Genprodukte erschlossen. Die genannten Ergebnisse erscheinen besonders zuverlässig, weil alle beschriebenen Selbstungs- und Kreuzungs-Nachkommenschaften mit Ausnahme von 8. in einem Jahr nebeneinander angebaut und dadurch genaue Vergleichsmöglichkeiten gegeben waren.

D. Diskussion der Ergebnisse

I. Die Erhöhung der Chromosomenzahl

Die angeführten Untersuchungen haben für das Gartenstiefmütterchen eine Chromosomenzahl von $n = 24$ ergeben. Sie entspricht also genau der des einen Elters *V. lutea* HUDS. Man könnte deshalb Zweifel hegen, ob *V. tricolor maxima* hort. wirklich auf eine Kreuzung *V. tricolor* L. × *V. lutea* HUDS. zurückgeht. Nun besitzt es allerdings einige Merkmale des *tricolor*-Elters, die dessen Beteiligung mit Sicherheit erkennen lassen. So ist mit einem Primärbastard

zu rechnen, der somatisch die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der beiden beteiligten Elternarten *V. lutea* ($n = 24$) und *V. tricolor* ($n = 13$), also $2n = 37$ Chromosomen, enthielt. Es erhebt sich somit die Frage, wie es von dieser Primärzahl zu der heutigen Zahl $2n = 48$ gekommen ist, einer Zahl, die die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern überschreitet.

Als Ursache für die Entstehung polyploider Pflanzen werden meistens unreduzierte Gameten angegeben; jedoch können amphidiploide Bastardarten auch durch Chromosomenzahlverdoppelung im vegetativen Gewebe entstehen. Beide Möglichkeiten dürften jedoch für den Bastard zwischen *V. tricolor* L. und *V. lutea* HUDS. nicht zutreffen, da die resultierende Zahl $n = 37$ der gefundenen Zahl zu fern liegt, um eine durch selektive Vorgänge erfolgte Herabregulierung auf $n = 24$ glaubhaft erscheinen zu lassen. Anders liegt der Fall, wenn man die Vereinigung einer unreduzierten Mikro- oder Makrospore des Primärbastards mit einer entsprechenden reduzierten Gamete annimmt. Bedenkt man, daß die unbalancierte Chromosomenzahl der Hybriden von $2n = 37$ während der Meiosis — z. B. durch Fehlverteilung von Univalenten — zu Gonen führen kann, die die verschiedensten Zahlen aufweisen, so könnten auf diese Weise durchaus Chromosomenzahlen zustande kommen, die sich $2n = 48$ nähern.

Auch die Beteiligung unreduzierter Gameten einer der Elterarten bei der Entstehung des Primärbastards ist nicht von der Hand zu weisen. Die Befruchtung einer unreduzierten Eizelle von *V. tricolor* durch ein normales Pollenkorn von *V. lutea* würde $26 + 24 = 50$ Chromosomen ergeben, eine Zahl, die $2n = 48$ sehr nahe kommt und die infolge selektiver Vorgänge herabreguliert sein könnte. Diese Möglichkeit diskutiert bereits FOTHERGILL, der sie allerdings mit der Begründung ablehnte, daß eine solche Pflanze mehr Merkmale von *V. tricolor* L. aufweisen müßte als von der mit weniger Chromosomen beteiligten *V. lutea* HUDS. Das Gartenstiefmütterchen zeigt aber hauptsächlich *lutea*-Merkmale. Sobald man aber die *lutea*-Charaktere auf die gegenüber *V. tricolor* nahezu verdoppelte Chromosomenzahl zurückführen kann und außerdem die engen genomatischen Beziehungen beider Arten zueinander bedenkt, so erscheint diese Ablehnung als nicht überzeugend begründet. Der umgekehrte Fall, daß unreduzierte Eizellen oder Pollen von *V. lutea* durch normale Gonen von *V. tricolor* befruchtet würden, führt zur Zahl von $2n = 61$, die auch als unbalancierter Vorläufer von $2n = 48$ unwahrscheinlich ist.

Eher wäre denkbar, daß sich nach Rückkreuzung des Primärbastards ($2n = 37$) mit *V. lutea* ($n = 24$) Formen mit $n = 24$ Chromosomen herausgebildet hätten, vor allem wenn diese Rückkreuzung wiederholt erfolgt wäre. Solche Rückkreuzungen werden für die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts von STUART beschrieben, und es ist durchaus denkbar, daß auch in den vorhergehenden Jahrzehnten gleiche Kreuzungen vorgenommen worden sind.

Neben den genannten Mechanismen, die zu einer Erhöhung der Bastardchromosomenzahl über die Summe der haploiden Zahlen der Eltern hinaus führen können, bleibt noch eine Veränderung der Chromosomenzahl ausschließlich durch Fehlverteilung

von Univalenten während der Bastardmeiosis zu erläutern. Univalente treten nach den Ergebnissen von CLAUSEN (1927, 1931) und FOTHERGILL sowie nach eigenen Untersuchungen im *tricolor-lutea*-Bastard in wechselnder Zahl, aber regelmäßig, auf. Durch ihre einfache Fehlverteilung ist eine Entstehung 24-chromosomiger Gonen im Bastard möglich, und eine Vereinigung entsprechender Gameten könnte zu einer Pflanze mit $2n = 48$ Chromosomen führen. Pflanzen mit anderen Zahlen müßten zweifellos auf die gleiche Weise entstehen, und die Überlegenheit 48-chromosomiger Typen könnte nur mit einem positiven Selektionswert erklärt werden. Tatsächlich hat FOTHERGILL über eine große Variation in der somatischen Chromosomenzahl von Nachkommen einer natürlichen Kreuzungspopulation zwischen *V. tricolor* und *V. lutea* berichtet, in der die Pflanzen Chromosomenzahlen zwischen $2n = 24$ und $2n = 58$ besaßen. Ein ausgesprochener Gipfel fand sich jedoch bei $2n = 48$; 23,4% aller Nachkommen wiesen diese Zahl auf.

Noch eine weitere Möglichkeit für das Zustandekommen der Chromosomenzahl des Gartenstiefmütterchens ist in Betracht zu ziehen. Teilen sich nämlich dieselben Univalente in jeder der beiden meiotischen Teilungen, so ist eine Erhöhung der gametischen Chromosomenzahl die Folge. CLAUSEN (1924, 1927, 1931) hat bei verschiedenen interspezifischen *Viola*-Bastarden eine vorzeitige Univalententeilung in der Anaphase I in deren Nachkommen eine über die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern hinaus erhöhte Zahl gefunden und hat auf Grund dessen eine doppelte Univalentenspaltung angenommen. Diese Erscheinung wurde bei *V. tricolor* L. \times *V. lutea* HUDS., bei *V. tricolor* L. \times *V. arvensis* MURR., *V. riviniana* \times *V. silvestris* und *V. epipsila* \times *V. palustris* beobachtet. Auch in der natürlichen Bastardpopulation zwischen *V. tricolor* und *V. lutea*, die FOTHERGILL untersucht hat, wurden die gleichen meiotischen Unregelmäßigkeiten gefunden. Sie führten zu den im vorigen Absatz erwähnten Chromosomenzahlen. Leider sind die Untersuchungen der beiden Autoren nicht auf die Anaphase II ausgedehnt worden, so daß ihr Schluß auf doppelte Univalententeilung unsicher ist. Darum wurde in den eigenen Untersuchungen großer Wert auf vollständig auswertbare Anaphasen II gelegt. Diese wiesen beim Gartenstiefmütterchen unzweifelhaft in einigen Fällen eine an jeweils zwei Polen gleiche Chromosomenzahlveränderung auf, und zwar überschritt die gefundene Chromosomenzahl die erwartete Summe der vier Haploidzahlen z. T. beträchtlich. Dieser Befund erlaubt eindeutig die Feststellung, daß Univalente sich bei *V. tricolor maxima* hort. in der Meiosis zweimal zu spalten vermögen. So ist es auch vorstellbar, daß die Erhöhung der Chromosomenzahl des *tricolor-lutea*-Bastards, des Stammvaters der Gartenstiefmütterchen, über die Summe der haploiden Chromosomenzahlen der Eltern hinaus auf $2n = 48$ auf diese Weise stattgefunden haben kann.

Die Erscheinung einer zweimaligen Teilung der gleichen Univalente und damit das Vorhandensein eines tertiären Spalts in den meiotischen Chromosomen bei *Viola* ist kein Einzelfall, und es finden sich in der Literatur mehrfach Beispiele für ein derartiges Verhalten der Univalente. Für ein regelmäßiges Vorkommen dieses anomalen Teilungsverhaltens sind die

Untersuchungen von FEDERLEY an *Pygaera*-Hybriden ein klassisches Beispiel geworden. Gleichfalls regelmäßiges Auftreten dieser Erscheinung beschrieb AVERS bei triploiden *Aster*-Hybriden. Ausnahmsweise ist die doppelte Teilung von Univalenten bei *Rosa tomentella obtusifolia*, *R. seraphinii* und *R. subglauca* beobachtet worden (TÄCKHOLM). KARPECHENKO führt für *Raphanobrassica* das gleiche Phänomen an, MEURMAN für *Ribes gordonianum* und *R. culverwellii*, DARLINGTON für *Prunus avium nana*, MÜNTZING (1935 a) und WEBBER für *Nicotiana*-Bastarde sowie BREMER für *Saccharum*-Hybriden.

II. Die Regulation der Chromosomenzahl

Die Mechanismen, die für eine Erhöhung der Chromosomenzahl eines Bastards über die Summe der haploiden Zahlen der Eltern hinaus wahrscheinlich gemacht werden konnten, führen alle nicht zu einer einzigen Chromosomenzahl; sie lassen vielmehr eine große Streuung der Chromosomenzahlen erwarten. Die Entstehung der konstanten Zahl $n = 24$ des Gartenstiefmütterchens muß demnach mit einem positiven Selektionswert dieser Zahl begründet werden. Die natürliche Selektion kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden: 1. Avitalität aller Gameten mit anderen Zahlen als 24, 2. Mangelnde Konkurrenzfähigkeit der Gonen mit anderen Zahlen als 24, 3. Avitalität oder mangelnde Konkurrenzfähigkeit der aneuploiden Zygoten.

Eine Avitalität der Gameten mit anderen Zahlen als 24 muß auf Grund der Untersuchungen von CLAUSEN sowie FOTHERGILL ausgeschlossen werden. CLAUSEN (1926) stellte bei interspezifischen *Viola*-Kreuzungen ausdrücklich fest, daß alle Gameten mit einer Chromosomenzahl über 13 lebensfähig seien, und berichtete über verschiedene Chromosomenzahlen der Bastardnachkommen. FOTHERGILL fand bei seinen *tricolor-lutea*-Bastarden gametische Zahlen von 17—27, und deren Nachkommen hatten 24—58 somatische Chromosomen.

Man kann jedoch nicht umhin anzunehmen, daß eine Benachteiligung der Gameten mit anderen Zahlen als 24 vorliegt; denn in den Untersuchungen von FOTHERGILL trat in allen Einzelpflanzen-Nachkommenschaften ein ausgesprochener Gipfel bei der Zahl $2n = 48$ auf, und durchschnittlich wiesen 23,4% dieser Pflanzen die genannte Zahl auf. Die hauptsächlichsten gametischen Chromosomenzahlen lagen zwischen 23 und 26. Aber selbst wenn man ein bevorzugtes Auftreten solcher Gameten annimmt, müssen die Gonen mit 24 Chromosomen in der Konkurrenz denen mit anderen Zahlen überlegen sein. Ein solches Verhalten von Gameten erkannten KIHARA und MATSUMURA bei pentaploiden Weizenbastarden ($x = 7$), wo unter Pollen mit den verschiedensten Chromosomenzahlen die euploiden 14- und 21-chromosomigen Pollenkörner bei der Befruchtung die wesentlichste Rolle spielten, und die 21-chromosomigen waren 15 mal so befruchtungsfähig wie die 14-chromosomigen.

Neben derartigen gonischen Faktoren können auch zygotische von Bedeutung sein, indem sie z. B. die Keimfähigkeit der Samen oder die Vitalität der Pflanzen nachteilig beeinflussen. Beispiele für eine herabgesetzte Lebenstüchtigkeit von Aneuploiden gegenüber Euploiden finden sich in der Literatur häufig. So berichtete RENNER für *Oenothera* von Merkmalen, die

einen negativen Selektionswert besitzen. SØRENSEN und SGUDJONSSON (zit. nach TISCHLER) haben bei *Taraxacum* eine abfallende Lebenskraft in Verbindung mit einer sinkenden Chromosomenzahl festgestellt und LEVAN (1936, 1942) wies die bessere Lebensfähigkeit Euploider bei Zuckerrüben und ähnliches für Hybriden zwischen di- und tetraploidem *Allium schoenoprasum* nach. Von *Dactylis*-Hybriden waren nach MÜNTZING (1937) wiederum die euploiden Pflanzen am meisten vital. SCHWANITZ berichtete über Untersuchungen von CAMERON an *Crepis syriaca*, bei der die Fertilität um so mehr gesenkt war, je mehr sich die Chromosomenzahl von dem ursprünglichen Satz $2n = 10$ entfernte, und KIHARA und MATSUMURA fanden bei pentaploiden Weizen-Bastarden ebenfalls, daß alle Pflanzen mit mehr oder weniger als $2n = 35$ einen hohen Anteil an der zygotischen Elimination hatten.

In der Folge dieser Selektionsvorgänge bei Pflanzen mit aneuploiden Chromosomenzahlen ist demnach innerhalb der Evolution eine Einregulierung auf euploide Werte zu erwarten. Auch über diesen Vorgang wurde in der Literatur mehrfach berichtet. TISCHLER wies auf Untersuchungen von GISQUET, DUSSEAU und HITIER an der Nachkommenschaft von *Nicotiana*-Hybriden hin, wo Pflanzen mit ursprünglich $2n = 47$ Chromosomen nach 11–13 Generationen auf $2n = 24$ herabreguliert wurden. Damit waren auch alle Fertilitätsstörungen behoben. TISCHLER zitiert auch Ergebnisse von MIEGE und SIMONET, nach denen die in *Triticum*-Bastarden auftretenden Unregelmäßigkeiten in der Meiosis von Aneuploidie in den ersten Generationen bis zur Diploidie in den späteren Generationen führte. KOSTOFF fand in *Nicotiana*-Bastarden die Einregulation aneuploider auf euploide Zahlen, und in Kreuzungsnachkommenschaften von *Brassica*-Hybriden ($n = 9 \times n = 18$) besaßen im Laufe weniger Generationen alle Pflanzen in der gesamten Population $n = 18$ Chromosomen (SCHWANITZ). Auch innerhalb von Klonen scheint ein solches Einpendeln aneuploider Zahlen auf euploide vorzukommen, worüber SCHLÖSSER bei Tomaten berichtete.

KIHARA und MATSUMURA fanden in den Nachkommenschaften von pentaploiden ($x = 7$) Bastarden zwischen *Triticum durum* \times *T. aestivum* sowie *T. polanicum* \times *T. spelta* vorwiegend Pflanzen mit $2n = 42$ und $2n = 28$ Chromosomen. In den fertilen Chromosomenkombinationen unterschieden die Autoren eine Verminderungsgruppe — Pflanzen mit weniger als $2n = 35$ — und eine Vermehrungsgruppe, d. s. solche mit mehr als $2n = 35$ Chromosomen. Das Einpendeln der Chromosomenzahlen auf die beiden Ausgangswerte war in der Verminderungsgruppe durch eine ständige Abnahme bis $2n = 28$ und in der Vermehrungsgruppe durch eine ständige Zunahme bis $2n = 42$ erfolgt. Die Pflanzen der Vermehrungsgruppe und die 42-chromosomigen hatten gegenüber den anderen Typen den Selektionsvorteil einer höheren Fertilität. Mit den Endzahlen war eine genetische und eine zytologische Konstanz erreicht worden. Außer diesen hier genannten Beispielen haben KIHARA und MATSUMURA noch andere aufgeführt, auf die hier nur hingewiesen werden soll. Auf Grund dieses analogen Verhaltens zahlreicher Bastarde schlossen die Autoren, daß das Einpendeln einer schwankenden

Chromosomenzahl auf einen oder mehrere Endwerte bei anorthoploiden Bastarden regelmäßig vorkommt.

Es hat den Anschein, als ob die Evolution des Gartenstiefmütterchens ein weiteres Beispiel für ein solches Einpendeln anorthoploider und stark variierender Chromosomenzahlen auf euploide bzw. orthoploide Endwerteliefert. Nach den am besten untersuchten Bastarden zu urteilen, sollte man in Anlehnung an die Befunde von KIHARA und MATSUMURA jedoch auch in der Nachkommenschaft des Bastards zwischen *V. tricolor* L. und *V. lutea* HUDS. neben einer Vermehrungsgruppe auch eine Verminderungsgruppe finden, d. h. Gartenstiefmütterchen mit der Zahl $n = 13$, die sich auf die Chromosomenzahl des *tricolor*-Elters herabreguliert hätten. Das Fehlen solcher Pflanzen läßt sich aber mit der züchterischen Selektion auf Großblumigkeit erklären; denn Formen mit $n = 13$ Chromosomen wären mit einiger Wahrscheinlichkeit kleinblütiger als die mit $n = 24$ Chromosomen und wären vermutlich darum im Verlaufe der Massenselektion eliminiert worden.

So erscheint die Entwicklung des Gartenstiefmütterchens *V. tricolor maxima* hort. in folgendem Bild: Nach spontaner und künstlicher Kreuzung hauptsächlich der Arten *V. tricolor* L. ($n = 13$) und *V. lutea* HUDS. ($n = 24$) entstanden in der Nachkommenschaft des Primärbastards zunächst Pflanzen mit den verschiedensten Chromosomenzahlen, die zwischen denen der Eltern lagen. Im Laufe der weiteren Entwicklung bildeten sich Gameten heraus, deren Chromosomenzahlen denen der Eltern zustrebten. Die Ursache hierfür ist in gewissen meiotischen Anomalien zu suchen. Die aneuploiden Gonen und Zygoten waren offenbar den euploiden unterlegen, und die mit höherer Chromosomenzahl hatten gegenüber denen mit niedrigerer einen Selektionsvorteil, so daß sich — u. U. auch infolge Rückkreuzung mit dem *lutea*-Elter — schließlich die heutige Zahl $n = 24$ für das Gartenstiefmütterchen entwickelte. Die Regulation auf diese Chromosomenzahl dürfte durch die züchterische Selektion auf Großblumigkeit unterstützt gewesen sein.

III. Die Genomkonstitution

Das Paarungsverhalten der Chromosomen des Gartenstiefmütterchens in der Meiosis ruft besondere Aufmerksamkeit hervor, da sich Konfigurationen finden, die mehr als zwei Chromosomen umfassen. Bei Diploiden geht die Chromosomenpaarung nach ganz bestimmten Gesetzmäßigkeiten vor sich. Die beiden homologen Partner konjugieren in ihrer ganzen Länge, und zwischen je zwei ihrer Chromatiden bilden sich Chiasmen. Sind mehr als zwei homologe Genome vorhanden, so paaren sich auch in diesem Falle nur je zwei Chromosomen miteinander, jedoch können die Homologen ihren Partner im Verlaufe der Gesamtpaarung wechseln. Durch folgende Chiasmenbildung entstehen dann multivalente Assoziationen. Bei LINNERT (1948) sind die Voraussetzungen für ein Auftreten von Quadrivalenten ausführlich dargestellt worden. In der Regel werden demnach nur die Autotetraploiden Quadrivalente bilden. Zahlreiche Untersuchungen an polyploiden Pflanzen haben jedoch ergeben — sie sind bei MÜNTZING (1935b), LINNERT (1948, 1949) und GAUL (1953) diskutiert worden —, daß selbst bei artifizialen Autotetraploiden nur selten alle Chromosomen in Vierergruppen gepaart sind.

Generell ist die Multivalentbildung bei phylogenetisch jungen natürlichen und bei induzierten Autoploiden höher als bei alten natürlichen. Es gibt sogar Fälle, in denen nachweislich Autoploide nur Bivalente bilden. Für diese Tendenz zur steigenden Bivalentbildung bei Autoploiden finden sich — außer in den von den genannten Autoren diskutierten Beispielen — Untersuchungen aus neuerer Zeit bei PATHAK (zit. nach TISCHLER), wo bei der spontanen Autotetraploiden *Cajanus cajan* ($n = 22$) 0 — 11 Quadrivalente gefunden wurden. GILLES und RANDOLPH beobachteten bei künstlich autotetraploidem Mais ein Absinken der Quadrivalentenhäufigkeit innerhalb von 10 Jahren von durchschnittlich 8,47 auf 7,46. GRUN berichtete von der natürlichen Tetraploiden *Medicago sativa* ($n = 16$), daß nur in 40% aller untersuchten Pollenmutterzellen 1—4 Quadrivalente auftraten, nach WARMKE (zit. nach TISCHLER) bildeten sich bei *Panicum maximum* ($n = 16$) niemals acht Quadrivalente aus, sondern vorwiegend nur 2—5. Die Evolution führt also offenbar bei den Autoploiden von hoher Multivalentbildung zu einer Bivalent-Konjugation. Autotetraploide, die nur Bivalente bilden, sind *Bryum corrensii* (v. WETTSTEIN und STRAUB) und *Lotus corniculatus* sowie *Tulipa chrysantha* (DARLINGTON und MATHER). Die Faktoren, die für eine solche Regulation des Paarungsmechanismus verantwortlich sind, wurden von LINNERT (1948, 1949) untersucht bzw. diskutiert und sollen hier im einzelnen nicht weiter betrachtet werden.

Quadrivalente werden im allgemeinen also nur in der Meiosis autotetraploider Pflanzen gefunden. Bei *V. tricolor maxima* hort. traten 1—8 Quadrivalente auf, und es liegt darum nahe, auch hier auf Grund der vorstehenden Überlegungen Autotetraploidie anzunehmen, vorausgesetzt daß man diese folgendermaßen definiert: autotetraploid sind alle solche Organismen, deren Chromosomen Quadrivalente zu bilden vermögen und deren Merkmale tetrasomisch spalten. Die Grenzen zu den bivalentbildenden Polyploiden sind fließend. Nach den vorgelegten Ergebnissen ist man berechtigt, 12 Gruppen von jeweils vier homologen Chromosomen anzunehmen, d. h. aber, daß dann die Grundzahl für das Gartenstiefmütterchen $x = 12$ sein und eine natürliche Autotetraploidie vorliegen müßte. Dieser Annahme stehen allerdings zwei Überlegungen im Wege, nämlich daß es *Viola*-Arten gibt, die $n = 6$ und $n = 7$ Chromosomen aufweisen, und daß 12 als Basiszahl darum etwas hoch erscheint. Außerdem müssen die Befunde von CLAUSEN (1931) berücksichtigt werden. Auf Grund der Ergebnisse über die Chromosomenpaarung bei Artbastarden innerhalb der Sektion *Melanium* der Gattung *Viola* diskutierte dieser Autor die Möglichkeit, daß die Chromosomensätze der Subsektion *Tricolores* auf der Grundzahl 6 aufgebaut sein könnten, und zwar in folgender Weise: es gibt drei verschiedene Grundgenome A, B und C mit jeweils 6 Chromosomen. *V. tricolor* L. mit $n = 13$ enthält AA BB + 1, wäre also hyper- und allotetraploid, *V. arvensis* MURR. mit $n = 17$ setzt sich aus AA BB CC—1 zusammen und wäre hypo- und allohexaploid, und alle 24-chromosomigen Arten wie *V. lutea* HUDS. sind mit dem Genom AA BB CCCC auto-allo-oktoploid.

Die hier vorgelegten Ergebnisse über die Chromosomenkonjugation in der Meiosis von *V. tricolor maxima* hort. mit $n = 24$ Chromosomen können mit dieser

Hypothese nicht ohne weiteres in Einklang gebracht werden, denn danach dürften höchstens 6 Quadrivalente gebildet werden. Wie aber gezeigt werden konnte, wird dieser Maximalwert in einer größeren Zahl von Fällen nicht nur erreicht, sondern sogar überschritten. Eine Genomkonstitution des Gartenstiefmütterchens von AA BB CCCC könnte nur unter Zuhilfenahme einiger nicht beweisbarer Annahmen aufrecht erhalten werden, wie etwa der, daß infolge einer doppelten Univalententeilung einzelne Chromosomen des A- oder B-Genoms in den Gameten verdoppelt worden wären und auf diesen die über 6 erhöhte Multivalentenzahl beruhe. Eine solche Hypothese ist aber allein darum unwahrscheinlich, weil bei einer Kreuzung *V. tricolor* AA BB \times *V. lutea* AA BB CCCC gerade die Chromosomen des A- und B-Genoms ihre Partner finden sollten und die auftretenden Univalente eher dem C-Genom zuzurechnen wären. Sollten die überzähligen Quadrivalente aber aus C-Chromosomen bestehen, so könnte für einzelne Chromosomen Oktosomie angenommen werden. In diesem Falle müßte man aber mit einiger Regelmäßigkeit in der Meiosis der Gartenstiefmütterchen höhere multivalente Assoziationen finden als nur Quadrivalente. Es konnten zwar tatsächlich in sehr seltenen Fällen Pentavalente beobachtet werden, die aber auf die erhöhte Chromosomenmutabilität bei polyploiden Pflanzen (LINNERT 1948) zurückgeführt werden. So erscheint die Annahme nur zweier Grund-Genome A und B auf Grund der vorliegenden Untersuchungsergebnisse zwangloser durchführbar. Damit wird dem Gartenstiefmütterchen *V. tricolor maxima* hort. die Genomkonstitution AAAA BBBB gegeben, d. h. es ist nach der Nomenklatur von STEBBINS eine Auto-Allo-Oktoploide, die im Maximum 12 Quadrivalente zu bilden vermag.

Die Befunde aus den Kreuzungen des Gartenstiefmütterchens mit den Wildarten *V. lutea*, *V. arvensis* und *V. tricolor* sind geeignet, diese Hypothese zu stützen. Die im folgenden angegebenen Genomformeln für die Species sind in gewisser Weise noch als hypothetisch zu werten. AA BB + 1 für *V. tricolor* hat eine hohe Wahrscheinlichkeit für sich, weil sowohl in eigenen wie in Untersuchungen anderer Autoren in der Meiosis nur Bivalente auftraten, wie das für eine Amphidiploide nicht anders zu erwarten ist. AAAA BB—1 oder AA BBBB—1 für *V. arvensis* ist bisher nicht beweisbar. Andere wie eigene Befunde ergaben stets 17 Bivalente und nie Multivalente; das spricht zwar nicht gegen die angenommene Konstitution, wie eingangs dieses Abschnittes dargelegt wurde, aber auch nicht dafür. Diese Frage muß offenbleiben. AAAA BBBB für *V. lutea* hat wiederum eine große Wahrscheinlichkeit für sich. Von Quadrivalenten und trivalenten Ketten berichteten hier sowohl CLAUSEN als auch FOTHERGILL, so daß die eigenen, diesbezüglich gleichen Ergebnisse nicht allein stehen.

In einer Kreuzung AAAA BBBB \times AA BB + 1, die einer solchen von *V. lutea* \times *V. tricolor* bzw. *V. tricolor maxima* \times *V. tricolor* entspricht, können 0—12 Trivalente und ein Univalent auftreten. Gefunden wurden durchschnittlich 3 Trivalente und gelegentlich 1—2 Quadrivalente, außerdem etwa 9 Bivalente. Die Quadrivalente lassen sich zwanglos durch Syndese eines Univalents mit einem Trivalent erklären (vgl.

Tab. 2 und Abb. 3). Formuliert man für *V. arvensis* das Genom AAAA BB — 1 bzw. AA BBBB— 1, so würden aus der Kreuzung mit *V. tricolor maxima* 0—5 Quadri- und 0—7 Trivalente erwartet. Beobachtet wurden 1 Quadrivalent und 5 Trivalente neben etwa 8 Bivalenten. Der Bastard zwischen *V. lutea* und *V. tricolor maxima*, beide AAAA BBBB, sollte 0—12 Quadrivalente führen, von denen sechs tatsächlich gefunden wurden.

Nach diesen Ergebnissen darf man für das Gartenstiefmütterchen dieselbe Genomkonstitution annehmen, wie sie *V. lutea* besitzt. Die Paarung beider Genome geht ohne Schwierigkeiten unter Bildung von Quadrivalenten vor sich. Die Einregulation der variierenden Chromosomenzahl der Nachkommen des *tricolor-lutea*-Bastards, der den Ausgangspunkt für *V. tricolor maxima* hort. bildete, auf die Zahl $n = 24$ ist demnach mit der Restituierung eines vollständigen *lutea*-Genoms verbunden, und das Gartenstiefmütterchen ist somit als eine modifizierte *V. lutea* HUDS. anzusprechen. Auch bei den *Triticum*-Bastarden von KIHARA und MATSUMURA fand bei der Regulation der schwankenden Chromosomenzahl auf $n = 21$ die Restitution des Dinkel-Genoms (AA BB DD) statt, so daß die Vorgänge bei diesen Hybriden und die beim *tricolor-lutea*-Bastard analoge Verhältnisse widerspiegeln.

Neben den cytologischen Ergebnissen aus Untersuchungen am Gartenstiefmütterchen und seinen Bastarden mit verschiedenen Arten unterstützen auch die genetischen Befunde eine Genomkonstitution von AAAA BBBB, wie noch gezeigt werden wird. Der Name *V. tricolor maxima* hort. für das Gartenstiefmütterchen ist darum nicht korrekt und daher irreführend. WITTRÖCK (1895) war auf Grund seiner morphologischen Studien zu einem ähnlichen Ergebnis gekommen und schlug darum *V. × hortensis grandiflora* vor, eine Bezeichnung, die von uns für praktischer gehalten wird als die von GAMS eingeführte und von CLAUSEN übernommene Benennung als *V. wittrockiana*.

An dieser Stelle muß zu den Einzelheiten der durch WITTRÖCK (1895) überlieferten Entstehungsgeschichte der Gartenstiefmütterchen Stellung genommen werden. Danach sind neben *V. lutea* HUDS. und *V. tricolor* L. auch *V. cornuta* L. ($n = 11$) und *V. altaica* PALL. ($n = ?$) an der Entwicklung der heutigen Kulturformen maßgebend beteiligt gewesen. An den Einkreuzungen von *V. tricolor* ist nicht zu zweifeln, da *V. tricolor maxima* einige von dieser Species her bekannte Eigenschaften schon in alten Abbildungen aufweist und die vorliegenden Untersuchungen sowie die von CLAUSEN und FOTHERGILL es gestatten, die Evolution des Gartenstiefmütterchens zu rekonstruieren. Die wenigen *tricolor*-Merkmale, die sich bei ihm finden, sind offenbar durch Austausch in das *lutea*-Genom hineingebracht worden oder durch die Einführung ganzer *tricolor*-Chromosomen, eines Vorganges, der in den behaarten Weizenformen von KATTERMANN die Parallele findet. Die Beteiligung der *V. cornuta* L. an der Entwicklung des Gartenstiefmütterchens kann nicht bezweifelt werden, da einige Abbildungen alter Sorten bei WITTRÖCK (1895) ganz fraglos *cornuta*-Einfluß erkennen lassen. Außerdem sind darüber hinaus bei STUART Kreuzungen der *V. cornuta* mit *V. tricolor maxima* und Rückkreuzungen der F_1 mit dem Garten-

stiefmütterchen genau beschrieben. Es soll aber dennoch darauf hingewiesen werden, daß alle eigenen Versuche, das Gartenstiefmütterchen mit *V. cornuta* zu kreuzen, bisher fehlschlügen. In den Kreuzungen trat häufig Parthenokarpie auf, in einzelnen Fällen konnte sogar Samen gewonnen werden, der allerdings bisher niemals keimte. *V. cornuta* ließ sich auch in die sog. „Tufted Pansies“ englischer Herkunft nicht einkreuzen, die ausdrücklich als von *V. cornuta* abstammend bezeichnet werden. Die Bemühungen von CLAUSEN (1931), *V. tricolor* und *V. lutea* mit *V. cornuta* zu kreuzen, führten gleichfalls zu keinem Erfolg. So muß angenommen werden, daß *V. cornuta* nur von geringer Bedeutung für die Entwicklung des heutigen Gartenstiefmütterchens ist und die *cornuta*-Merkmale gewisser Sorten auf ähnliche Weise in das *V. tricolor maxima*-Genom hineingekommen sind wie die *tricolor*-Eigenschaften. Den Einfluß von *V. altaica* PALL. hat bereits WITTRÖCK (1895) für minimal gehalten, obgleich ältere Quellen die Beteiligung dieser Art bei der Entwicklung des Gartenstiefmütterchens besonders betonen. Meist wird die tiefdunkelviolette Blütenfarbe auf *V. altaica* zurückgeführt, die zu der fraglichen Zeit zweifellos in England eingeführt gewesen war. Es sei aber darauf hingewiesen, daß schon CLAUSEN (1930) den Erbgang der „schwarzen“ Blütenfarbe bei *V. tricolor* L. analysiert hat. Seine Ergebnisse konnten im Verlaufe der eigenen Arbeiten bestätigt werden. Das zeigt, daß dieser Farbton durchaus auch im *tricolor*-Sortiment vorkommt. Leider war es nicht möglich, die Frage der Beteiligung von *V. altaica* genauer zu prüfen, da es nicht gelang, keimfähiges Saatgut dieser Art zu erhalten.

IV. Die genetischen Ergebnisse

Im Verlauf der genetischen Experimente gelang es, tetrasomische Erbgänge für fünf verschiedene Faktoren nachzuweisen. Diese spalten unabhängig voneinander, sind also nicht gekoppelt, d. h. mit anderen Worten, die fünf untersuchten Gene liegen wahrscheinlich auf fünf verschiedenen Chromosomen. Dieser Befund spricht für die im vorigen Abschnitt geforderte Genomkonstitution AAAA BBBB des Gartenstiefmütterchens und gegen die von CLAUSEN (1931) postulierte Struktur AA BB CCCC. Jedes Grundgenom umfaßt nämlich sechs Chromosomen, und nach der Theorie von CLAUSEN könnten nur die im C-Genom lokalisierten Faktoren tetrasomisch spalten, während die der anderen beiden Sätze disomisch vererbt werden würden. Es ist unwahrscheinlich, daß die in den vorliegenden Untersuchungen gefundenen Merkmale, die auf in fünf Chromosomen lokalisierte Gene zurückgehen, alle im C-Genom liegen sollen ($P = (1/3)^5$). Ebenso auffallend ist es, daß neben den verschiedenen tetrasomischen Erbgängen kein wirklich disomischer auftrat. Beide Überlegungen unterstützen die Ablehnung der Genomstruktur AA BB CCCC für das Gartenstiefmütterchen.

Von fünf insgesamt untersuchten Faktoren kontrollieren vier Blütenfarbeneigenschaften. Diese vier ordnen sich den allgemeinen Prinzipien der Blütenfarbenvererbung ein, wie sie aus den Arbeiten von BENL, SCOTT-MONCRIEFF und SEYFFERT hervorgehen. Nach den Darstellungen in dem Sammelreferat von BENL kann man alle die Blütenpigmentierung und -zeichnung beeinflussenden Gene in drei Kategorien

einteilen: 1. Basalfaktoren, 2. Modifikatoren und 3. Lokalisatoren. Die Basalfaktoren bilden die Voraussetzung für die Wirkung weiterer Gene, zu den Modifikatoren gehören die Verstärkungs-, Abschwächungs- und Hemmungsfaktoren und solche, die irgendwelche Abänderungen eines gegebenen Farbstoffes bedingen. Die Lokalisatoren sind verantwortlich für die Verteilung der Pigmente auf bestimmte Regionen der Blüte.

Spaltungen bezüglich eines Basalfaktors konnten nicht untersucht werden; solche lagen in dem zur Verfügung stehenden Material offenbar nur homozygotisch vor. Auf Grund der papierchromatographischen Untersuchungen wurde jedoch für jegliche Anthozyanbildung der Grundfaktor A angenommen, der die Voraussetzung schafft für den Verteiler P. Ist A nicht vorhanden, so ist die Blüte anthozyanfrei. Derartige Basalgene für Anthozyanbildung sind für *Viola* bereits von CLAUSEN (1926, 1930, 1931) nachgewiesen worden. Bei *V. tricolor* L. ist die Pigmentierung durch derartige Farbstoffe polymer bedingt; die Gene A_1 , A_2 und A_3 rufen schon in einfacher Dosis eine violette Färbung hervor, sie werden bei dieser Art mit $n = 13$ Chromosomen disomisch dominant und voneinander unabhängig vererbt. Auch das Gen L, das eine \pm intensive Gelbfärbung verursacht, ist aus den genannten Arbeiten CLAUSENS an Wildarten bekannt. Dort erwies es sich als epistatisch über violett und rosafarben und spaltete disomisch. Beim Gartenstiefmütterchen wird es durch einen Hemmungsfaktor überlagert, der tetrasomisch spaltet. L und F wurden in den vorliegenden Untersuchungen nur an Hand ihrer im Papierchromatogramm nachweisbaren Genprodukte erschlossen. F ist als Basalfaktor für ein weiteres Flavonoid anzusprechen.

Die beiden Faktoren H und S sind als partielle Hemmungsgene aufzufassen, die auf bestimmte Regionen der Blüte wirken. H unterdrückt die Ausprägung des Flavonoids L in Bezirken außerhalb des Honigflecks, und S verhindert die Wirkung des Verteilers P in den oberen Blütenblättern bestimmter Typen. V ist ein Modifikator, der für die Aufhellung der Blütenfarbe in einem Falle verantwortlich gemacht wird.

Die Gene P und G sind der dritten Kategorie, den Lokalisatoren, zuzurechnen. P bewirkt mit seinem dominanten Allel die Ausdehnung von Anthozyan auch auf die oberen Petalen, während die Wirkung von G eine durch Anthozyan bedingte Ausfärbung der gesamten Blütenblattspreite zur Folge hat. Homozygotische g-Pflanzen besitzen nur teilgefärbte Blüten.

Es scheinen also beim Gartenstiefmütterchen keine Faktoren zu wirken, die sich nicht in die allgemeine Wirkungsweise von Blütenfarbgenen einordnen lassen. Ähnliches ist auch von dem aufgetretenen Chlorophyllfaktor zu sagen. Chlorophylldefekte, wie sie durch das rezessive Allel von G hervorgerufen werden, sind vielfach untersucht worden (Lit. s. BRIX). Danach kann man bei Chlorophyllfaktoren sowohl mit völliger Dominanz als auch mit intermediärem Erbgang rechnen. Sie wirken über die Färbung, Zahl und Ausbildung der Chloroplasten. Man unterscheidet stabile und labile Chlorophylldefekte, und die letztgenannten sind in hohem Maße von Außenfaktoren wie Licht und Temperatur abhängig. Der Faktor C wird dominant vererbt, und sein rezessives Allel bedingt einen labilen Chlorophylldefekt.

V. Zur züchterischen Bearbeitung von *V. tricolor maxima* hort.

Das Gartenstiefmütterchen ist für die Gestaltung gärtnerischer Anlagen eine wichtige Blütenpflanze; man ist bestrebt, mit Hilfe seiner leuchtenden Farben möglichst einheitliche Farbeffekte zu erzielen. Die Homozygotie der vielen Sorten in bezug auf die Blütenfarbe ist allerdings noch nicht soweit erreicht, daß nicht in nahezu allen Sorten Farbabweicher auftreten. Da dies aber in vielen Fällen unerwünscht ist, ist die Konstanzzüchtung der Blütenfarben eine vorzügliche Aufgabe in der Stiefmütterchenzüchtung. Auf Grund der Ergebnisse von CLAUSEN schien es, als ob die mangelnde Konstanz in den Blütenfarben auf eine Inkonzanz der Chromosomenzahl zurückzuführen sei. Die vorliegenden Untersuchungen haben erwiesen, daß nicht die chromosomalen, sondern allein die genischen Verhältnisse die Variation der Blütenfarbe bedingen. Wenn also eine Homozygotie in dieser Eigenschaft noch nicht erreicht wurde, so dürfte das seine Ursache in der durch Polyploidie komplizierten Heterozygotie und in der bisher angewandten Züchtungsmethodik haben.

Zur Beurteilung des Grades der Durchzüchtung des Stiefmütterchen-Sortiments standen in den Jahren 1953 und 1954 ein Sortiment in Berlin-Dahlem zur Verfügung und 1955 eines in Hannover-Herrenhausen¹. Beide Sortimente umfaßten zusammen 255 z. T. gleichnamige Sorten aus 23 in- und ausländischen Herkünften. Unter all diesen erwiesen sich nur 32 als soweit einheitlich in der Blütenfarbe, daß es für die praktischen Belange genügen würde. In den verbleibenden 223 Sorten war der Anteil an stark abweichenden Typen zu groß, um die Reinheit der Sorte als befriedigend bezeichnen zu können. Auf Grund der zahlreichen im Verlaufe dieser Arbeit durchgeführten Selbstungen und Kreuzungen konnte eine Unterteilung der abweichenden Typen in Abkömmlinge aus Bestäubungen innerhalb der Sorte und in solche aus sortenfremden Einkreuzungen durchgeführt werden. Es ergab sich bei der entsprechenden Beurteilung des Sortiments folgendes Bild: in 104 Fällen, zu denen Sorten von 22 Herkünften gehörten, war neben der Heterozygotie mehrerer oder aller Pflanzen auch eine \pm starke Fremdbestäubung durch andere Sorten die Ursache für die Uneinheitlichkeit bezüglich der Blütenfarben, d. h. nichts anderes, als daß die Isolation des Samenträger-Bestandes vor sortenfremder Bestäubung nicht genügend durchgeführt worden war. In sechs dieser Sorten war die Einkreuzung von Wildarten ganz unverkennbar, ein Zeichen, daß die als Ackerunkräuter auftretenden Wildarten nicht früh genug ausgemerzt worden waren.

In 119 Sorten ist eine mangelhafte Isolierung nicht nachweisbar. Hier sind die abweichenden Typen mit großer Wahrscheinlichkeit lediglich darauf zurückzuführen, daß die Samenträger hinsichtlich der Sorteneigenschaften heterozygot waren. Diese Daten zeigen deutlich, wieviel Arbeit noch geleistet werden muß, um beim Gartenstiefmütterchen eine befriedigende Konstanz der Blütenfarben zu erreichen. Bei Tetra-

¹ Herr Professor MAATSCH in Hannover-Herrenhausen stellte das dortige Sortiment liebenswürdigerweise zu Vergleichszwecken zur Verfügung. Hierfür und für die Hilfe bei der Beschaffung von Saatgut möchte ich ihm sehr herzlich danken.

somen ist jedoch bekanntlich die Züchtung auf Homozygotie außerordentlich erschwert durch die Tatsache, daß bereits bei monofaktoriell bedingten Eigenschaften in der Spaltungsgeneration drei verschiedene Heterozygoten auftreten im Gegensatz zu einer einzigen bei disomischem Erbgang. Von den drei verschiedenen Heterozygoten lassen sich in der ersten Selbstungsnachkommenschaft nur zwei durch die Abspaltung rezessiver Merkmalsträger erkennen. Außerdem beträgt bei tetrasomischer Vererbung der Anteil an dominanten bzw. rezessiven Homozygoten nur je 2,7% im Gegensatz zu 25% bei entsprechenden Diploiden. Eine Züchtung auf Konstanz dominanter Merkmale ist demnach auch bei sorgfältiger Individualauslese und genügend großen Nachkommenschaften außerordentlich langwierig. Bei mehrjährigen und vegetativ vermehrbaren Pflanzen ist es aber dennoch möglich, nicht spaltendes Saatgut durch eine Methodik zu erzeugen, wie sie KAPPERT (1941) für die züchterische Bearbeitung von *Cyclamen persicum* empfohlen hat. Sie beruht auf den folgenden Überlegungen. In einer normalen Spaltungsgeneration treten bei monohybrider tetrasomischer Vererbung die einzelnen Genotypen im Verhältnis $1 A_4 : 8 A_3 : 18 A_2 : 8 A_1 : 1 A_0$ auf, wobei der Index jedesmal die Zahl dominanter Allele in den Zygoten angibt. Mit Ausnahme der A_4 - und der A_3 -Pflanzen sind alle Typen spätestens nach einer Selbstungsgeneration erkennbar. Jedes Individuum mit einem A_4 - oder A_3 -Genotyp ergibt aber sowohl bei Selbst- als auch bei Fremdbefruchtung mit Gonen von Pflanzen beliebigen Genotyps eine phänotypisch einheitliche Nachkommenschaft. Zur Erreichung einer solchen Nachkommenschaft ist es also lediglich notwendig, sich einen Stamm von Elitepflanzen aufzubauen, die den Genotyp A_3 oder A_4 besitzen. Sie werden, sofern sie nicht mehrjährig sind, vegetativ vermehrt. Da allerdings keine Pflanze eine unbegrenzte Lebensdauer hat, müssen immer wieder neue Elitepflanzen herangezogen werden.

Die prinzipielle Verwendbarkeit einer solchen Methodik für das Gartenstiefmütterchen konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit erwiesen werden. Im Frühjahr eines ersten Jahres werden die phänotypisch dem Zuchtziel entsprechenden Pflanzen ausgewählt und selbstbestäubt. Nach dem Ernten einer gewissen Samenmenge, ausreichend für die Anzucht einer genügend großen Nachkommenschaft, werden diese Pflanzen vegetativ vermehrt und im Gewächshaus überwintert. Die Samen werden etwa zwei Wochen nach der Ernte wieder ausgesät und ergeben im Frühjahr eines zweiten Jahres bezüglich eines bestimmten Merkmals spaltende und nicht spaltende Nachkommenschaften von Einzelpflanzen. Die Mutterpflanzenklone werden dann zu Bestäubungsgruppen zusammengestellt, aus denen phänotypisch einheitliche Zuchtsorten hervorgehen müssen. Die Erhaltung der Pflanzen über das erste Jahr hinaus und ihre Vermehrung konnte in eigenen Versuchen durch Teilung in 3—5 Teilpflanzen oder durch Stecklinge erreicht werden. Vermehrung durch Stecklinge führt zu einer größeren Nachkommenschaft und sollte möglichst bevorzugt werden, wenn es auf große Zahlen ankommt. Eine entsprechende Methodik ist von CRANE beschrieben worden.

KAPPERT (1941) diskutierte im Zusammenhang mit Empfehlungen für die züchterische Bearbeitung des

autotetraploiden *Cyclamen persicum* auch die Bedeutung einer künstlichen oder spontanen Halbierung des Chromosomensatzes, wodurch alle durch Polysomie bedingten Züchtungsschwierigkeiten in Wegfall gebracht werden würden. Eine eventuell erforderliche Rückpolyploidisierung nach erfolgter Konstanzzüchtung würde heute auf keine Schwierigkeiten mehr stoßen. Theoretisch ist es durchaus möglich, auch beim Gartenstiefmütterchen so vorzugehen. Der Auswertung dieser Methode stehen jedoch in der Praxis große Schwierigkeiten entgegen. Die bei *Cyclamen* erfolgreiche Methodik zur Gewinnung Polyhaploider, durch Kreuzung von Tetraploiden mit Diploiden und Rückkreuzung der F_1 mit dem diploiden Elter, scheidet z. B. für Stiefmütterchen aus, da für die Durchführung der Kreuzung auto-allo-oktoploid \times amphidiploid eine amphidiploide Kulturform nicht zur Verfügung steht. Grundsätzlich wäre es aber durchaus möglich, solche künstlich abregulierten Polyploiden auf andere Weise zu erhalten, wie z. B. durch Bestrahlung des Pollens mit Röntgenstrahlen oder dgl.

Von besonderer Wichtigkeit für die Erreichung und Erhaltung einer Einheitlichkeit des Sortencharakters ist aber die Berücksichtigung der Befruchtungverhältnisse des Gartenstiefmütterchens, über die schon viel diskutiert wurde. Der Blütenbau bei *Viola* wurde von WITTRICK (1897), CLAUSEN (1922) und KRISTOFFERSON beschrieben, der bei *V. tricolor maxima* hort. von WITTRICK (1895), KAPPERT (1937) und CRANE. Danach ist die Blüte so eingerichtet, daß eine spontane Selbstbestäubung verhindert wird (Herkogamie). Die bei KAPPERT zitierten Ergebnisse einer Rundfrage bei Züchtern bejahen alle das Vorkommen von Fremdbefruchtung, im einzelnen gingen jedoch die Meinungen weit auseinander. Auf Grund gewisser Unvollkommenheiten der Schutzvorrichtungen gegen Selbstbestäubung und der Selbstfertilität der Stiefmütterchen kam KAPPERT (1937) zu dem Schluß, daß *V. tricolor maxima* zu den Selbstbefruchtern zu rechnen sei, die eine gewisse Neigung zur Fremdbefruchtung haben. Zur Verbesserung der Sortenreinheit und zur Verhinderung von Sortenbastardierungen schlug er deshalb eine Isolierung der einzelnen Typen voneinander vor.

Nach den Beobachtungen, die während der vorliegenden Arbeit gemacht wurden, scheint der Grad der Fremdbefruchtung jedoch höher zu sein, als bisher geglaubt wurde. Fremdbefruchtung als Regel wird auf Grund folgender Befunde angenommen: 1. Unter Gazekäfigen isolierte Pflanzen brachten keinerlei spontanen Ansatz. 2. In Pergaminttüten isolierte Blüten zeigten ein gleiches Ergebnis, obgleich sie der Luftbewegung ausgesetzt waren. 3. An Pflanzen im Insekten-isolierten Gewächshaus wurde kein spontaner Ansatz gefunden, obwohl die Pflanzen zur Ermöglichung einer Selbstbestäubung bewußt geschüttelt wurden; die gleichen Pflanzen setzten sofort an, sobald sie in ein nicht isoliertes Gewächshaus gebracht wurden. 4. Selbstfertile Pflanzen, die in geringer Zahl in einen von niedrigen Gebäuden an drei Seiten geschlossenen Innenhof gebracht wurden und die nicht in der Nachbarschaft anderer blühender Pflanzen standen, so daß kein nennenswerter Insektenflug beobachtet werden konnte, brachten keinerlei spontanen Ansatz. Neben diesen direkten Hinweisen spricht das Auftreten zahlreicher Anomalien in künstlichen

Selbstungsnachkommenschaften gegen ein Vorkommen überwiegender Selbstbefruchtung, da in frei abgeblühten Beständen ähnliche Verbildungen nicht gefunden wurden. Zu solchen Anomalien gehören Pollensterilität, Chlorophylldefekte in größerer Zahl, die Reduktion von Blütenorganen und die Mißbildung einzelner Blütenblätter. Verwachsung der beiden unteren Kelchblätter trat ebenfalls auf, so daß der Sporn gezwungen wurde, in das Blüteninnere hineinzuwachsen. Diese Beobachtungen neben dem Vorkommen zweifelsfreier Fremdbestäubung innerhalb des Handelssortiments, sprechen gegen die Annahme einer überwiegenden Selbstbestäubung. Der Grad der Fremdbestäubung ist allerdings nach diesen Ergebnissen noch nicht genau festlegbar; mit sortentypischen Schwankungen muß überdies gerechnet werden. Immerhin sollte der Nachweis häufig vorkommender Fremdbefruchtung genügen, um eine Isolierung der Samenträgerbestände zu rechtfertigen. In Verbindung mit der Anwendung einer den Besonderheiten der tetrasomen Vererbung gerecht werdenden Züchtungsmethode wäre es so durchaus möglich, samenechte Stiefmütterchensorten zu schaffen.

Zusammenfassung

Eine größere Zahl von Sorten des Gartenstiefmütterchens *Viola tricolor maxima* hort. (*V. wittrockiana* GAMS) wurde cytologisch, ein Teil davon auch genetisch untersucht. Entgegen den bisherigen Vermutungen hatten alle Sorten einheitlich eine konstante Chromosomenzahl von $n = 24$. Die Chromosomen sind in hohem Maße partiell heterochromatisch. In der Diaknese von Pollenmutterzellen aus 44 Sorten fanden sich 1—8 Quadrivalente: Die Meiosis verläuft in der Regel normal. Vorzeitige Univalententeilung in der Anaphase I ist jedoch nicht selten.

F_1 -Bastarde von *V. tricolor maxima* hort. einerseits mit *V. tricolor* L., *V. arvensis* MURR. und *V. lutea* HUDS. andererseits wiesen in ihren Pollenmutterzellen gleichfalls Tri- und Quadrivalente auf. Die Univalentenzahl lag relativ niedrig. Kreuzungen des Gartenstiefmütterchens mit *V. cornuta* L. gelangen bisher in keinem Falle.

Durch genetische Experimente konnte in 11 verschiedenen Selbstungs- und Kreuzungsnachkommenschaften für fünf nicht gekoppelte Gene ein tetrasomischer Erbgang erwiesen werden. Weitere vier Faktoren wurden an Hand ihrer Genprodukte mit Hilfe papierchromatographischer Untersuchungen bestimmt. Von den genannten neun Faktoren sind acht Blütenfarbfaktoren.

Fußend auf diesen Ergebnissen und denen anderer Autoren wird die Evolution des Gartenstiefmütterchens und seine Genomkonstitution diskutiert. Es wird als modifizierte *V. lutea* HUDS. angesprochen mit der auto-allo-oktoploiden Genomstruktur AAAA BBBB.

Die aus der Tetrasomie sich ergebenden Probleme für die Züchtung samenechter Stiefmütterchensorten werden erörtert, und es werden Hinweise gegeben für eine Verbesserung der Züchtungsmethodik.

Literatur

1. AVERS, C. J.: Chromosome behaviour in fertile triploid *Aster* hybrids. *Genetics* **39**, 117—126 (1954). — 2. BATE-SMITH, E. C. and R. G. WESTALL: Chromatographic behaviour and chemical structure I. Some naturally occurring phenolic substances. *Biochim. biophys. acta* **4**, 427—440 (1950). — 3. BENL, G.: Die genetischen Grundlagen der Blütenfarben. *Ztschr. Vererbungslehre* **74**, 242—329 (1938). — 4. BREMER, G.: A cytological investigation of some species and species hybrids of the genus *Saccharum*. *Genetica* **5**, 98—148 (1923). — 5. BRIX, K.: Quantitative Untersuchungen an chlorophylldefekten und normalen diploiden und tetraploiden Pflanzen. *Züchter* **25**, 246—252 (1955). — 6. CLAUSEN, J.: Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II. *Bot. Tidskr.* **37**, 363—416 (1922). — 7. CLAUSEN, J.: Increase of chromosome number in *Viola* experimentally induced by crossing. *Hereditas* **5**, 29—32 (1924). — 8. CLAUSEN, J.: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. *Hereditas* **8**, 1—156 (1926). — 9. CLAUSEN, J.: Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. *Ann. Botany* **41**, 677—714 (1927). — 10. CLAUSEN, J.: Inheritance of variegation and of black flower colour in *Viola tricolor* L. *Hereditas* **13**, 342—356 (1930). — 11. CLAUSEN, J.: Cytogenetic and taxonomic investigations in *Melanium* violets. *Hereditas* **15**, 219—308 (1931). — 12. CRANE, H. H.: *Pansies and Violas*. London/New York 1951. — 13. DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* III. *Journ. Genet.* **22**, 65—93 (1930). — 14. DARLINGTON, C. D. and K. MATHER: *The elements of genetics*. 3rd edit. London/New York 1952. — 15. FEDERLEY, H.: Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaeva anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. *Ztschr. Vererbungslehre* **9**, 1—110 (1913). — 16. FOTHERGILL, P. G.: Studies in *Viola* I. The cytology of a naturally occurring population of hybrids between *V. tricolor* L. and *V. lutea* HUDS. *Genetica* **20**, 159—186 (1938). — 17. GAMS, H.: *Viola* in G. HEGI: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Bd. 5. 586—656, (1926). — 18. GILLES, A. and L. F. RANDOLPH: Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of 10 years. *Amer. Journ. Bot.* **38**, 12—17 (1951). — 19. GRUN, P.: Variations in the meiosis of Alfalfa. *Amer. Journ. Bot.* **38**, 475—482 (1951). — 20. GAUL, H.: Genomanalytische Untersuchungen bei *Triticum* × *Agropyrum intermedium* unter Berücksichtigung von *Secale cereale* × *A. intermedium*. *Ztschr. Vererbungslehre* **85**, 505—546 (1953). — 21. HORN, W.: Cytologische und genetische Untersuchungen an dem polyploiden Artbastard *Viola tricolor maxima* hort. *Diss.* Berlin 1955. — 22. KAPPERT, H.: Befruchtungsverhältnisse der Stiefmütterchen. *Gartenbauwirtsch.* **27**, (1937). — 23. KAPPERT, H.: Die Bedeutung der Polyploidie in der Cyclamenzüchtung. *Züchter* **13**, 106—114 (1941). — 24. KARPECHENKO, G. D.: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. *Ztschr. Vererbungslehre* **48**, 1—85 (1928). — 25. KATTERMANN, G.: Zur Cytologie halmbehaarter Stämme aus Weizen-Roggen-Bastardierungen. *Züchter* **9**, 196—199 (1937). — 26. KIHARA, H. and S. MATSUMURA: Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. XII. Schlußmitteilung. *Jap. Journ. Bot.* **11**, 27—39 (1940). — 27. KOSTOFF, D.: Studies on polyploid plants XXI. Cytogenetic behaviour of the allopolyploid hybrids *Nicotiana glauca* GRAH. × *N. langsdorffii* WEINM. and their evolutionary significance. *Journ. Genet.* **37**, 129—210 (1938). — 28. KRISTOFFERSON, K. B.: Crossing in *Melanium* violets. *Hereditas* **4**, 251—289 (1923). — 29. LEVAN, A.: Cytologische Studien an *Allium schoenoprasum*. *Hereditas* **22**, 1—126 (1936). — 30. LEVAN, A.: The effect of chromosomal variation in sugar beet. *Hereditas* **28**, 345—399 (1942). — 31. LINNERT, G.: Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen I. *Chromosoma* **3**, 328—356 (1948). — 32. LINNERT, G.: Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen II. *Chromosoma* **3**, 399 bis 417 (1949). — 33. LINNERT, G.: Die Struktur der Pachytänchromosomen in Euchromatin und Heterochromatin und ihre Auswirkung auf die Chiasmenbildung bei *Salvia*-Arten. *Chromosoma* **7**, 90—128 (1955). — 34. MEURMAN, O.: Cytological studies in the genus *Ribes*. *Hereditas* **11**, 289—356 (1928). — 35. MÜNTZING, A.: Chromosome behaviour in some *Nicotiana*-Hybrids. *Hereditas* **20**, 251—271 (1935 a). — 36. MÜNTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* **21**, 263—378 (1935 b). — 37. MÜNTZING, A.: The effects of chromosomal variation in *Dactylis*. *Hereditas* **23**, 113—235 (1937). — 38. O'MARA, J. G.: Acetic acid methods for chromosome studies at prophase and metaphase in meristems. *Stain Technol.* **23**, 201—204 (1948). — 39. OWCZARZAK, A.: A rapid method for

pollengrain mounting. Stain Technol. 27, 249—251 (1952). — 41. RENNER, O.: Die 15-chromosomigen Mutanten der *Oenothera lamarckiana* und ihrer Verwandten. Zeitschr. Vererbungsl. 83, 1—25 (1949). — 42. SCHWANITZ, F.: Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. In G. HEBERER: Die Evolution der Organismen. Stuttgart 1954. — 43. SCHLÖSSER, L. A.: Zur Frage der Genomstabilisierung bei Heteroploiden. Biol. Zentralbl. 54, 436 (1934). — 44. SCOTT-MONCRIEFF, R.: The genetics and biochemistry of flower colour variation. Ergebn. Enzymforsch. 8, 277—306 (1939). — 45. SEYFFERT, W.: Über die Wirkung von Blütenfarbgenen bei *Cyclamen*. Ztschr. Vererbungsl. 87, 311—334 (1955). — 46. STEBBINS, G. L.: Types of polyploids: Their classification and significance. Adv. Genet. 1, 403—430 (1947). — 47. STUART, C.: A few notes on reproduction in hardy

plants by means of hybridising species and crossing varieties. Journ. Roy. Hort. Soc. 24, 280—287 (1900). — 48. TÄCKHOLM: Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta hort. berg. 7, 97—381 (1922). — 49. TISCHLER, G.: Angewandte Karyologie. Ergänzt. Bd. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, Berlin 1954. — 50. WEBBER, J. M.: Interspecific hybridisation in *Nicotiana* XI. The cytology of the sesquidiploid hybrid between *N. tabacum* and *N. silvestris*. Univ. Calif. Publ. Bot. 11, 319—354 (1930). — 51. WETTSTEIN, F. v. und J. STRAUB: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem III. Weitere Beobachtungen an polyploiden *Bryum*-Sippen. Ztschr. Vererbungsl. 80, 271—280 (1942). — 52. WITTRÖCK, V. B.: *Viola* Studier II. Acta hort. berg. 2/7, 3—78 (1895). — 53. WITTRÖCK, V. B.: *Viola* Studier I. Acta hort. berg. 2/1, 1—142 (1897). —

(Aus der Forschungsstelle für Agrobiologie und Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin)

Ergebnisse von Untersuchungen an kurzbehaarten und kleinsamigen Mutanten von *Lupinus luteus*

Von HEINZ KRESS und FRITZ ZACHOW

Mit 1 Textabbildung

Im Jahre 1953 konnte über die Ergebnisse der Röntgenbestrahlung bei der Gülzower Süßen Gelblupine berichtet werden (KRESS 1). Unter den aufgefundenen Mutationen waren besonders zwei für die praktische Züchtung wertvolle Neubildungen, die kurzhaarigen und die kleinsamigen Mutanten. Letztere schienen mit ihrem durchschnittlichen Tausendkorngewicht von nur 87 g als Ausgangsmaterial für die Züchtung einer kleinsamigen Grünfutterlupine geeignet, während die kurzhaarige Mutante auf Grund ihrer kurzen Behaarung der Hülsen sowie der Stengel und Blätter ein schnelleres Abtrocknen bei Tau und Regen versprach und somit besonders für den Körnerlupinenanbau im maritimen Klimagebiet von Bedeutung sein konnte.

Schon 1950 wurden zwei ähnliche kurzbehaarte, aber spontane Mutationen bei einer Großauslese aus verschiedenen frohwüchsigen Kreuzungsstämmen ausgelesen (KRESS 2). Es soll daher in dieser Arbeit über die Vererbung des Merkmals Kurzhaarigkeit, über den Einfluß der Behaarung auf die Kornqualität sowie über die Nachkommenschaftsprüfungen der kleinsamigen Mutanten berichtet werden.

1. Vererbung des Merkmals Kurzhaarigkeit

Mit der Auffindung der ersten kurzbehaarten spontanen Mutanten 1950 und der kurzbehaarten Mutante 1952 nach der Röntgenbestrahlung traten damit in verschiedenem Ausgangsmaterial phänotypisch gleiche Mutationen auf, im letzteren Fall allerdings erst nach der Behandlung mit einem mutationsauslösenden Mittel. Wir stellten uns daher die Frage, ob in beiden Fällen dasselbe Gen mutierte oder ob ähnlich wie die Alkaloidarmut auch die Kurzhaarigkeit durch verschiedene Gene ausgelöst werden kann. Als Ursache für die Entstehung der kurzbehaarten Mutante in dem bestrahlten Material mußte evtl. auch eine Fremdbestäubung in Betracht gezogen werden, ging doch das Material aus frei abgeblühten Einzelpflanzen hervor. Bei der Rezessivität des Merkmals „kurzhaarig“ hätte diese Fremdbestäubung schon 1950 erfolgt sein müssen, um in der X_2 1952 in

Erscheinung zu treten. 1950 wurden zwar die ersten zwei spontanen, kurzhaarigen Mutanten aufgefunden, aber das Material stand räumlich so weit entfernt, daß diese Möglichkeit unwahrscheinlich war, wie auch durch die Kreuzungsexperimente bestätigt wurde.

Für die genetischen Untersuchungen des Merkmals „kurzhaarig“ standen uns als Ausgangsmaterial also zwei kurzbehaarte Stämme zur Verfügung, die zunächst mit A und B bezeichnet werden sollen. Als normal behaarte Form wurde die seit 1951 als Sorte zugelassene Gülzower Süße Gelblupine ausgewählt.

Die einzelnen Formen hatten folgende erbliche Konstitution:

1. Stamm A — kurzhaarig, aus einer spontanen Mutation hervorgegangen:

Alkaloidarm,	Genbezeichnung	<i>dulcis</i>
Platzfest,	„	<i>invulnerabilis</i>
Weißsamig,	„	<i>albus</i>
Frohwüchsig,	„	<i>celer</i>
Kurzhaarig,	„	<i>brevis</i>

2. Stamm B — kurzhaarig, nach der Behandlung mit Röntgenstrahlen aus der Gülzower Süßen Gelblupine ausgelesen:

Alkaloidarm,	Genbezeichnung	<i>dulcis</i>
Platzfest,	„	<i>invulnerabilis</i>
Weißsamig,	„	<i>albus</i>
Normal wüchsig,	„	<i>Celer</i>
Kurzhaarig,	„	bis zur Klärung,
		ob es sich um gleiche oder verschiedene Gene für kurzhaarig handelt, soll es mit <i>brevis</i> , bezeichnet werden.

3. Gülzower Süße Gelblupine:

Alkaloidarm,	Genbezeichnung	<i>dulcis</i>
Platzfest,	„	<i>invulnerabilis</i>
Weißsamig,	„	<i>albus</i>
Normal wüchsig,	„	<i>Celer</i>
Normal behaart,	„	<i>Brevis</i>

Die Haarlängen der drei Ausgangsformen sind in der Tabelle 1 enthalten: