

DER ZÜCHTER

29. BAND

1959

HEFT 4

Aus dem Institut für Landw. Botanik der Universität Bonn

Genomanalytische Untersuchungen bei Kürbis (*Cucurbita* L.)

Von FRANZ WEILING

Mit 19 Abbildungen

In einer früheren Veröffentlichung (WEILING 1955) wurde über erstmalig gelungene Artkreuzungen zwischen *Cucurbita maxima* Duch. und *C. pepo* L. bzw. *C. ficifolia* Bouché berichtet und an Hand der dabei beobachteten Fertilitätsverhältnisse versucht, tieferen Einblick in die Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse der kultivierten Kürbisarten zu gewinnen. In der vorliegenden Untersuchung wird das Ergebnis cytologischer Untersuchungen mitgeteilt, die inzwischen mit entgegenkommender Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft an vorgenannten sowie weiteren Artbastarden zwischen kultivierten Kürbisarten durchgeführt worden sind.

Für die kultivierten Kürbisarten (*C. maxima* Duch., *C. pepo* L., *C. moschata* Duch., *C. ficifolia* Bouché und *C. mixta* Pangalo) werden heute allgemein $2n = 40$ Chromosomen angegeben (vgl. WHITAKER u. BOHN 1950a, YAMANE 1950, u. a.). Die gleiche Chromosomenzahl ist auch für die Wildarten *C. andreana* Naudin (COVAS u. SCHNACK 1946, WHITAKER 1954), *C. digitata* Gray, *C. foetidissima* H.B.K., *C. palmata* Watson (MCKAY 1931, vgl. DARLINGTON u. WYLIE 1955), ferner für *C. lundelliana* Bailey (WHITAKER 1956) ermittelt worden.

Vorgeschichtliche Funde (WHITAKER u. BIRD 1949, WHITAKER 1956) haben gezeigt, daß die Arten *C. moschata*, *C. ficifolia* und *C. pepo* bereits um 3000 v. Chr. genutzt wurden.

Ein ähnliches Alter ist wohl auch *C. maxima* zuzuschreiben, während die ältesten Funde von *C. mixta* in die Zeit um 650 bis 1050 v. Chr. reichen (WHITAKER, CUTLER u. MACNEISH, zit. nach CUTLER u. WHITAKER 1956, vgl. auch WHITAKER u. CARTER 1946). Damit gehören die kultivierten Kürbisarten zu den ältesten Kulturpflanzen der Erde. Leider liegen über die Frage ihrer Entstehung, die ZHUKOVSKY (1956) als „eines der schwierigsten Probleme“ der Kulturpflanzen - Geschichte bezeichnet, nur Mutmaßungen vor, da eine genomanalytische Un-

tersuchung bislang fehlte. Die wenigen Arbeiten, die sich dieser Frage widmen (vgl. Übersicht Tab. 1) beschränken sich auf Teilprobleme. Vielfach ist das untersuchte Pflanzenmaterial gering oder die Ergebnisse werden nur am Rande mitgeteilt.

Material und Untersuchungsmethode

Diesen Untersuchungen liegen folgende Artbastarde und Herkünfte zugrunde (vgl. WEILING 1955):

- C. maxima* (Herkünfte Kattenvenne und Schaugarten) × *C. pepo* (Herkünfte Hamburg, Tschermak (convar. *givomontivina* I. Greb., var. *oleifera* Pietsch) und Salerno (convar. *citrullinina* I. Greb.),
- C. maxima* (Herkünfte Philadelphia und Erfurt × Philadelphia) × *C. ficifolia* (Herkünfte Gatersleben),
- C. mixta* (Herkünfte Gatersleben) × *C. pepo* (Herkünfte Hamburg), ferner *C. maxima* (Herkünfte Philadelphia) × *C. moschata* (Herkünfte Coimbra).

Die F_1 -Bastarde wurden mit Hilfe künstlicher Embryonenanzucht gewonnen und zwecks Erzielung ausreichenden Antherenmaterials verklont. Einzelne Pflanzen wurden mittels Wattebauschauflage colchiciniert, wonach mehrfach die ersten männlichen Blüten im Gegensatz zu den nicht behandelten Pflanzen fast ausschließlich normal ausgebildete, stark vergrößerte Pollenkörner aufwiesen, so daß erfolgreiche Behandlung angenommen werden muß. Jedoch blieben die mit diesem Pollen durchgeführten Kreuzungen ohne Ansatz.

Für die cytologischen Untersuchungen wurden die Meiosisstadien der PMZ herangezogen. Das Untersuchungsmaterial wurde nach CARNOY fixiert und bis zur Untersuchung im Eisschrank bei ca. $2-4^\circ$ C aufgehoben.

Tabelle 1. Übersicht über die in der Literatur vorliegenden cytogenetischen Untersuchungen.

Bastardkombination	Zahl der untersuchten PMZ	Bindungen je PMZ				Autor
		IV	III	II	I	
<i>C. maxima</i> (Buttercup, Banana, Golden Hubbard, Gregory) × <i>C. moschata</i> (Butternut, Golden Cushaw, Kentucky Field)	?			2—4	32—36	PEARSON, HOPP and BOHN 1951
<i>C. max.</i> (White Marrow) × <i>C. mosch.</i> (Wasekurokawa)	41			19	2	YAMANE 1952
<i>C. max.</i> (Iwateirokuri) × <i>C. mosch.</i> (Wasekurokawa)	1		1	17	3	YAMANE 1953a
<i>C. max.</i> (Iwateirokuri) × <i>C. mosch.</i> (Wasekurokawa)	20			19	2	
<i>C. max.</i> (Iwateirokuri) × <i>C. max.</i> (Iwateirokuri)	3			20		HAYASE 1956
<i>C. max.</i> (Iwateirokuri) × <i>C. max.</i> (Delicious)	21			19	2	
<i>C. max.</i> (Aizu Gokuwase) × <i>C. max.</i> (Delicious)	4			20		
<i>C. moschata</i> (Kogiku) × <i>C. pepo</i> (Sömen)	35	0,40	0,14	18,57	0,83	
<i>C. moschata</i> (Kogiku) × <i>C. pepo</i> (Sömen)	20			20		YAMANE 1953b
<i>C. moschata</i> (Long Genoa Queen) × <i>C. mixta</i> (Mexiko)	?	sehr selten		11—18 meist	4—18 meist	CUTLER and WHITAKER 1956
<i>C. andreana</i> × <i>C. ficifolia</i>	?			17 ≤ 10	6 ≥ 20	WHITAKER 1954
<i>C. lundelliana</i> × <i>C. max.</i>	?	ver-ein-zelt		meist	meist	WHITAKER 1956
„ × <i>C. mosch.</i>	?		19—20	0—2		
„ × <i>C. fic.</i>	?					

Zur besseren Anfärbung des Chromatins wurden der Fixierungsflüssigkeit einige Tropfen Karminessig beigefügt. Die endgültige Färbung (Dauer 4—5 Tage) erfolgte bei etwa 30° C in gesättigtem Karminessig unter Zusatz einiger Tropfen Eisenchloridlösung. Die von verschiedenen Autoren (RICHARIA u. GHOSH 1953, WHITAKER u. BOHN 1950 a u. b, MCGOLDRICK, BOHN and WHITAKER 1954 u. a.) besprochenen Schwierigkeiten der cytologischen Untersuchung von Kürbisarten beruhen nicht so sehr in der geringen Größe der Meiosischromosomen (die mittlere Länge der Metaphasechromosomen (eines Univalentes) beträgt etwa 1,5 μ) als ihrer schwachen selek-

tierten Herkunftskombinationen varianzanalytisch ausgewertet.

Ergebnis der Untersuchungen

Beobachtungen an frühen Meiosestadien¹

Die Chromosomen der Kürbispflanzen sind stark heteropyknotisch. In Ruhekernen finden sich im Durchschnitt etwa 40 stark gefärbte Prochromosomen. Als frühestes Meiosisstadium, dessen Analyse in etwa gelingen dürfte, wurden ganz vereinzelt PMZ im Diplotänstadium beobachtet. Der Grund für das seltene Auftreten hinreichend klarer Diplotänstadien mag einmal darin beruhen, daß auch dieses Stadium relativ schnell durchlaufen wird; zum anderen ist das Cytoplasma meist zu dicht, um die feinen Chromosomenfäden, insbesondere ihre euchromatischen Anteile, erkennen zu können. Aus dem zuletzt genannten Grunde sind die noch früheren Meiosisstadien völlig unzugänglich. Die Länge der Bivalente schwankt im Diplotän zwischen 2 und 12 μ , wobei 3 oder 4 Chromosomenpaare durch besondere Länge auffallen. Gelegentlich — es handelt sich dabei wohl um besonders frühe Stadien — sind die heterochromatischen Abschnitte stark mit Heterochromatin beladen, wie das Abb. 1 für *C. ficifolia* zeigt. Eine gesetzmäßige Lage des Heterochromatins in bestimmten Chromosomenbezirken scheint wohl nicht gegeben. Während in Abb. 1 verschiedene, und zwar vorwiegend die kurzen Chromosomenpaare nur einen großen heterochromatischen Abschnitt aufweisen, der im allgemeinen an einem Chromosomenende gelegen ist, besitzen andere 2—3. Auch in diesen Fällen scheint durchweg ein großer heterochromatischer Abschnitt am Chromosomenende gelegen zu sein, wohingegen bei mehr als zwei heterochromatischen Abschnitten einer etwa in der Mitte des Chromosoms gelegen ist. Die euchromatischen Abschnitte sind keineswegs homogen, sondern zeigen gelegentlich (z. B. das obere, links vom Nucleolus gelegene Bivalent) kleine Verdickungen, deren Natur (Chromomer oder Spiralwindung) wegen der geringen Größe des Chromosoms nicht erkennbar war. Die Lage des Centromers ist an den Chromosomen des Diplotäns nicht feststellbar.

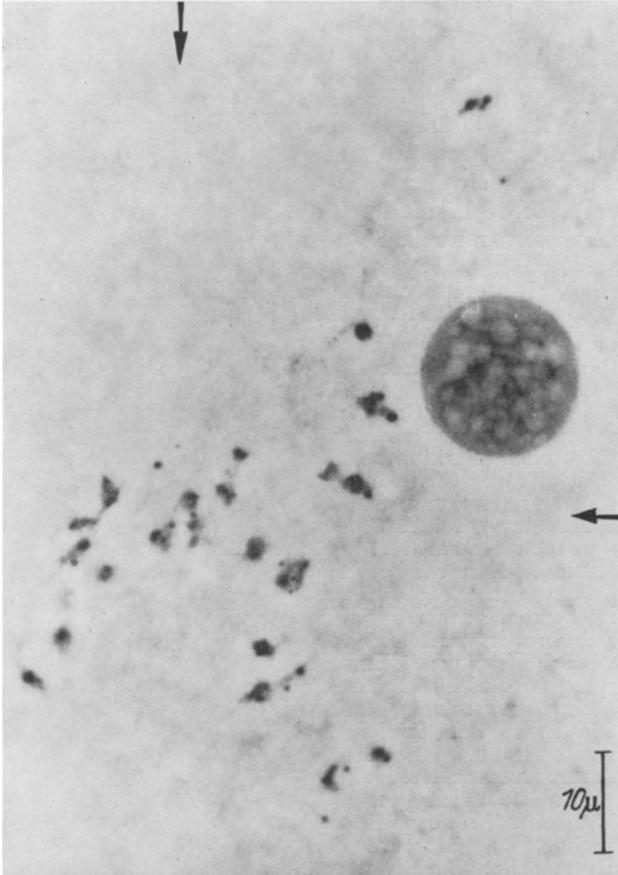


Abb. 1. *C. ficifolia*. Diplotän. Kernausschnitt einer mit KE gefärbten PMZ. Quetschpräparat. Phasenkontrast.

tiven Anfärbung gegenüber dem Cytoplasma. Dieses führt vielfach stark farbspeichernde Bestandteile („micronucleoli“ nach EFTHIMIU-HEIM 1937), die das Kernchromatin unter Umständen weitgehend verdecken. Das wirkliche Ausmaß der technischen Schwierigkeiten geht aus den dieser Veröffentlichung beigegebenen Abbildungen nur unvollkommen hervor. Die frühen Stadien der meiotischen Prophase sind daher kaum analysierbar, während das Diakinesestadium relativ selten gesehen wurde, da es offensichtlich schnell durchlaufen wird. Am besten gelang die Untersuchung im Stadium der Metaphase und beginnender Anaphase I. Die Chromosomen sind dann stark kondensiert und liegen nicht allzu weit voneinander entfernt. Für die Untersuchung stand Phasenkontrastoptik der Firma E. LEITZ, Wetzlar, zur Verfügung.

Beim Studium der Metaphasechromosomen wurden in erster Linie deren Bindungsverhältnisse (d. h. die Anzahl der Univalente/PMZ und die Zahl der Chiasmata je PMZ bzw. je gebundenes Chromosom) berücksichtigt. Die Zahl der gebundenen Chromosomen je PMZ ergibt sich als Differenz: Gesamtchromosomenzahl (bei den vorliegenden Arten und Bastarden = 40) minus Zahl der Univalente. Die Auszählungen erfolgten an Hand von Skizzen, und zwar durchweg bei etwa 20 PMZ je Pflanze. Das auf diesem Wege erzielte Zahlenmaterial wurde anschließend unter Berücksichtigung der ver-

Damit dürfte Kürbis von dem Verhalten zahlreicher Pflanzen, z. B. *Solanum lycopersicum* L. (BROWN 1949, BARTON 1950, GOTTSCHALK 1954 u. a.), verschiedener anderer Solanaceen (GOTTSCHALK 1954), *Agapanthus umbellatus* L'Hérit. (LIMA-DE-FARIA 1953, 1954), *Oenothera* L. (MARQUARDT 1937, JAPHA 1939), *Ricinus communis* L. (JACOB 1956), *Linum usitatissimum* L. (PIRSON 1955), Acanthaceen (TAKIZAWA 1957) u. a. abweichen, bei denen die heterochromatischen Abschnitte vorwiegend zu beiden Seiten des Centromers, die erheblich längeren euchromatischen Abschnitte hingegen, ausgenommen beim Satellitenarm der Nucleolenchromosomen, an den Chromosomenenden gelegen sind. Auch die sehr kleinen Chromosomen von *Epilobium* L. bestehen nach den Untersuchungen von STRAUB (1941) „aus einem kräftigen heterochromatischen Mittelstück, das die Insertionsstelle trägt, und zwei euchromatischen Enden“. Indessen fand GOTTSCHALK bei *Solanum ehegarayi* Hieron., *Hyoscyamus niger* L. und *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., desgleichen LIMA-DE-FARIA (1952 a u. b) bei *Secale cereale* L. eine größere Anzahl heterochromatischer Endabschnitte, die aber im Vergleich zu den heterochromatischen Mittelabschnitten relativ kurz waren (Knobs). Andererseits fand LINNERT (1955) bei *Salvia*-Arten neben kompakt knopförmigen, langgestreckte, leicht aufgelockerte Chro-

¹ Herrn Dozenten Dr. GOTTSCHALK danke ich für eine Diskussion dieses Abschnittes.

momeren und diffus verteiltes Heterochromatin, wobei *S. argentea* L. in verschiedenen Zellen des gleichen Präparates wechselnde Heterochromasie, ein- und dasselbe Chromosom also in einzelnen Zellen einen heterochromatischen Abschnitt zeigte, der in anderen Zellen „anscheinend zu Euchromatin aufgelöst“ war.

Zumeist waren die beobachteten Diplotänstadien nicht so stark mit Heterochromatin beladen wie in Abb. 1 bei *C. ficifolia*. Ferner ist auf Grund der Untersuchungsschwierigkeiten die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß auf die heterochromatischen Endabschnitte noch kurze euchromatische Abschnitte folgen, die einfach nicht sichtbar waren. Schließlich ist zu erwähnen, daß von den Bivalenten in Abb. 1 die beiden längsten (in Abb. 1 durch zwei Pfeile gekennzeichnet) deutlich gleiche Anordnung des Heterochromatins sowie möglicherweise *secondary association* zeigen (Abb. 2). Es scheinen jedoch noch

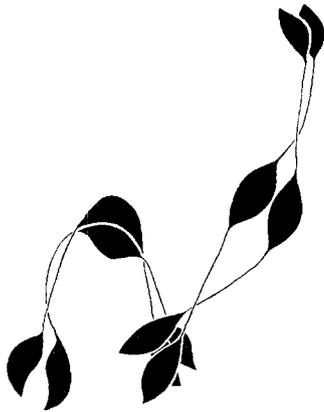


Abb. 2. *C. ficifolia*. Die beiden längsten Bivalente aus Abb. 1 (dort durch Pfeile gekennzeichnet). Sie stimmen in ihrem morphologischen Verhalten überein und zeigen möglicherweise *secondary association*.

ein paar weitere Bivalente gleichen morphologischen Bau zu besitzen und einander so stark genähert zu sein, daß sie in der Abb. 1 zugrunde liegenden Aufnahme, bei der kein Chromosom außerhalb des Bildausschnittes sowie der optischen Ebene gelegen war, nicht klar erkannt werden konnten. Einwandfrei sichtbar sind in dieser Aufnahme 16 Doppeleinheiten. Es ist jedoch kaum wahrscheinlich, daß die fehlenden vier Bivalente hinter dem großen, stark vakuolisierten Nucleolus gelegen sind. Aufmerksam zu machen ist endlich noch auf einzelne sehr kleine, wie Chromatin gefärbte Kügelchen oder Tröpfchen, die teils im Plasma verstreut, teils offensichtlich einzelnen Chromosomen anliegen und auch in anderen Präparaten immer wieder beobachtet wurden. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um feinste Nukleinsäuretröpfchen.

Das Bindungsverhalten bei den Ausgangsarten der untersuchten Artbastarde

Durchweg zeigen die kultivierten Kürbisarten in der *Metaphase I* alle Chromosomen gebunden. Nur vereinzelt finden sich zwei Univalente, wobei keine Aussage darüber möglich ist, ob zwischen diesen überhaupt keine Bindung bestanden hat oder ob sie vorzeitig gelöst worden ist. Multivalente dürften, insbesondere auf Grund der Beobachtungen an früheren Stadien, gleichfalls in gewissem Umfang vorkommen. Jedoch lassen sie sich bei der dichten Anordnung der Chromosomen im Metaphasestadium, das sich dem Beobachter zumeist in der Seitenansicht darbietet, ein-

wandfrei nur dann nachweisen, wenn sie in Ketten- oder Ringform auftreten. Mit Ausnahme von etwa zwei bis vier lassen alle Bivalente zwei terminal oder subterminal gelegene Chiasmata erkennen. Die Spindelansatzstelle ist meist median gelegen. Durchweg sind die homologen Chromosomen bereits zu Beginn der Metaphase im Bereich ihrer Spindelansatzstellen auseinandergerückt, so daß sie wie Stabbivalente aussehen, da die kurzen Chromosomenschenkel nicht abgespreizt sind, sondern mehr oder weniger parallel verlaufen. Eine Unterscheidung der einzelnen Paare ist im allgemeinen nicht möglich, obwohl etwa vier Chromosomenpaare sich in ihrer Größe etwas von den übrigen abheben. Lediglich bei *C. maxima* sowie bei Artbastarden zwischen *C. maxima* und *C. pepo*, bei denen die Artkreuzung bereits mehrere Generationen zurückliegt und infolge Rückkreuzung mit *C. maxima* die Chromosomen des anderen Kreuzungspartners weitgehend eliminiert sind, konnte ein Bivalent auf Grund seiner besonderen Größe in zahlreichen PMZ wiedererkannt werden. Tab. 2 zeigt in den Spalten 1—7 eine Auswertung der Bindungsverhältnisse bei verschiedenen Einzelpflanzen der für die Artkreuzungen herangezogenen Arten. Zur Kennzeichnung der Bindungsverhältnisse wurde die durchschnittliche Anzahl der *Univalente* angegeben. Diese ist hier durchweg gleich Null. Sie erreicht nur bei *C. pepo* den Betrag von etwa 7%. Jedoch zeigen umfangreiche Beobachtungen, die in dieser Tabelle nicht berücksichtigt werden konnten, daß dieser Wert zu hoch ist und im Mittel höchstens mit 1—2% nicht gebundener Chromosomen (*Univalente*) zu rechnen ist. Die Anzahl der *Chiasmata* je PMZ schwankt im Durchschnitt zwischen 36 und 39. Rechnerisch ergibt sich aus diesen Größen die durchschnittliche Anzahl der *Chiasmata* je gebundenes Chromosom, die bei den aufgeführten Arten zwischen 0,90 und 0,97 schwankt. Unter den für die einzelnen Arten errechneten Durchschnittswerten sind die Ergebnisse der varianzanalytischen Verrechnung mitgeteilt. Sie besagen, daß zwischen den einzelnen Pflanzen je Art sowohl hinsichtlich der Zahl der *Chiasmata*/PMZ als auch der Zahl der *Chiasmata*/gebundenes Chromosom signifikante Unterschiede bestehen. Da das untersuchte Blütenmaterial schon aus technischen Gründen nicht am gleichen Tag den Pflanzen entnommen werden konnte, läßt sich nicht einwandfrei entscheiden, ob diese Unterschiede auf äußere oder innere, insbesondere genetische Einflüsse zurückzuführen sind. Auf Grund der für einige Artkreuzungen später mitzuteilenden Befunde dürfte jedoch die letzte Möglichkeit die größere Wahrscheinlichkeit besitzen. Für diese Deutung spricht auch die Beobachtung GAULS (1953), wonach die Zahl der Bindungen bei Bastarden zwischen *Triticum aestivum* und *Agropyrum intermedium* unter Einfluß genetischer Unterschiede erheblich stärker schwankt als infolge unterschiedlicher äußerer Einflüsse. Wie die in Abb. 3—7 zusammengestellten Aufnahmen und Darstellungen zeigen, weichen die einzelnen Arten hinsichtlich Größe und Gestalt ihrer Chromosomen nicht wesentlich voneinander ab. Es fiel jedoch auf, daß bei *C. moschata* — von dieser Art konnte leider nur eine Pflanze cytologisch analysiert werden — die homologen Partner schon sehr frühzeitig stark auseinander weichen und die *Chiasmata* somit entsprechend langegezogen sind. Da auch die

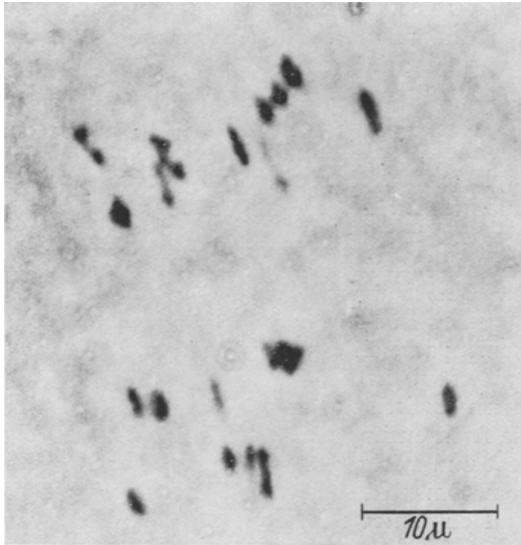


Abb. 3. *C. maxima*. Beginnende M_I , schräg von oben gequerschnitten. Etwas unterhalb der Bildmitte ein Quadrivalent. Technische Angaben (auch in den späteren photographischen Abb.) wie in Abb. 1.



werte Störung der Fertilität zu erwarten sein dürften, läßt sich dieser Befund wohl nur auf Grund der sekundär polyploiden Natur dieser Art erklären.

Entsprechend den nur geringfügigen und nur gelegentlich auftretenden leichten Störungen des Teilungsverlaufes ist auch das Ergebnis der Reifeteilung bei den untersuchten Arten durchweg normal. Mit mittleren Anteilen zwischen 94 und 100% wurden normale Tetraden beobachtet. Lediglich bei *C. pepo*, Herkunft Tschermak, wies der zur Untersuchung

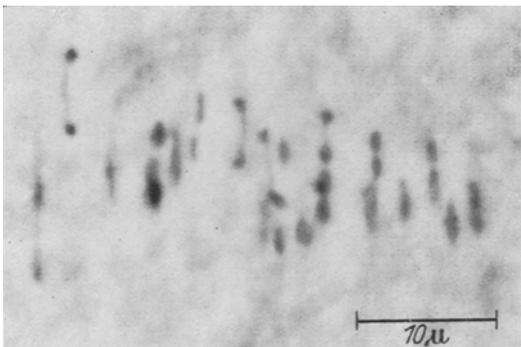


Abb. 4. *C. pepo*. Metaphase-Anaphase I.

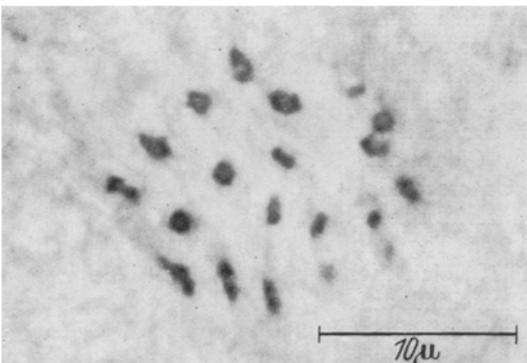


Abb. 5. *C. ficifolia*. M_I . Rechts oben in der Abb. ein Quadrivalent.



herangezogene Stamm im Durchschnitt nur 81% normale Tetraden auf.

Die cytologischen Verhältnisse bei den F_1 -Artbastarden

a) *C. maxima* × *C. pepo* und *C. pepo* × *C. maxima*. Den Untersuchungen lagen Pflanzen aus drei verschiedenen Herkunftskombinationen zugrunde: *C. max.* Schaug. × *C. pepo* Tschermak, *C. max.* Kattv. × *C. pepo* Hamburg sowie *C. max.* Schaug. × *C. pepo*

Bastarde *C. maxima* × *C. moschata* diese Eigentümlichkeiten zeigten (vgl. weiter unten S. 174), dürfte es sich dabei vielleicht um eine Eigentümlichkeit dieser Art bzw. der zur Untersuchung herangezogenen Herkunft handeln. Zu erwähnen ist noch, daß bei *C. mixta* eine Pflanze (526a/3) mit 18 PMZ im Diakinesestadium zur Untersuchung gelangte, von denen 2 PMZ drei, 5 PMZ zwei und 8 PMZ ein Quadrivalent aufwiesen, während die restlichen 3 PMZ kein Quadrivalent besaßen (vgl. Abb. 8). Auf den weiteren Verlauf der Teilung hatten die Multivalente jedoch keinen störenden Einfluß. Da Chromosomenumbauten als Ursache der Multivalentbildung kaum mit derartiger Regelmäßigkeit, in solcher Zahl sowie ohne nennens-

Salerno. Bei der Kreuzungskombination *C. max.* Kattv. × *C. pepo* Hamburg lagen auch Pflanzen aus reziproker Kreuzung vor. Nachdem diese Kreuzungskombination erstmalig 1954 gelungen war, konnten im folgenden Jahre erneut 11 F_1 -Pflanzen aufgezogen werden, aus denen durch Verklonen 45 Pflanzen gewonnen wurden. Von diesen Pflanzen wurden 8 Früchte geerntet, aus denen im Jahre 1956, gleichfalls mittels künstlicher Embryonenaufzucht, 21 Pflanzen aufgezogen wurden. Diese Pflanzen gingen aus zwei, aus freiem Ansatz stammenden, Früchten hervor, während die übrigen, aus Rückkreuzung mit den Ausgangsarten gewonnenen Früchte keine lebensfähigen Embryonen enthielten. Die Pflanzen der zweiten

Tabelle 2. Übersicht über die Zahl der Univalente und Chiasmata je PMZ, die Anzahl der Chiasmata je gebundenes Chromosom sowie die errechnete Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen je PMZ bei den untersuchten Kürbisarten. Die Anzahl der gebundenen Chromosomen je PMZ ergibt sich als Differenz: 40 (= Gesamtchromosomenzahl) minus Zahl der Univalente je PMZ. Alle Zählungen, ausgenommen *C. mixta* 526a/3, sind an Meta-Anaphasestadien der RT I durchgeführt worden.

1	2	3	4	5	6	7	8
Kreuzungs-Nr.	Art u. Herkunft	Pflanzen-Nr.	PMZ	Univalente/PMZ	Chiasmata/PMZ	Chiasmata/gebundenes Chromosom	errechnete Zahl der paarungsfähigen Chromosomen/PMZ
a) <i>C. maxima</i>							
	Kattv.	451/VIII/12	20	0	37,2	0,93	40,1
		491/II/4	24	0	36,3	0,91	40,3
		493/I/7	20	0	36,8	0,92	40,2
		495 Zw. 1**	21	0	37,4	0,94	40,1
		495 Zw. 2**	16	0,1	38,1	0,96	39,9
		498/3	20	0	36,5	0,91	40,3
		499/1	21	0	38,6	0,96	40,0
	Mittel		142	0,01	37,2	0,93	40,1 ± 0,06
Unterschied zwischen den Pflanzen				—*	+++	+++	
b) <i>C. pepo</i>							
	Hbg.	430/1	20	0	37,7	0,94	40,1
		430/2	20	0,2	36,4	0,91	40,0
	Mittel		40	0,1	37,1	0,93	
	Tschermak	431/1	20	0	34,5	0,86	40,9
	Gesamtmittel		60	0,07	36,2	0,90	40,3 ± 0,28
Unterschied zwischen den Pflanzen				—	+++	+++	
Unterschied zwischen den Herkünften				—	—	—	
c) <i>C. ficifolia</i>							
	Gatersleben	406	21	0	36,9	0,92	40,2
		524/3	20	0	39,6	0,99	40,0
	Mittel		41	0	38,2	0,95	40,1 ± 0,10
Unterschied zwischen den Pflanzen				—	+++	+++	
d) <i>C. moschata</i>							
	Coimbra	521/1	37	0,03	37,8	0,95	40,0
e) <i>C. mixta</i>							
	Gatersleben	526a/6	10	0	37,9	0,95	40,1
		526a/7	30	0	39,0	0,98	40,0
		526a/10	20	0	38,0	0,95	40,1
	Mittel		60	0	38,5	0,97	40,1 ± 0,08
Unterschied zwischen den Pflanzen				—	++	++	
	Diakinese-stadien	526a/3	18	0	38,9	0,97	40,0

* Die Bewertungssymbole bedeuten:
 +++ signifikant an der Grenze $P = 0,001$
 ++ signifikant an der Grenze $P = 0,01$
 + signifikant an der Grenze $P = 0,1$
 — nicht signifikant.

** Zwillingpflanzen.

Generation zeigten keine große Lebenskraft. Nur zwei Pflanzen gelangten zur Fruchtbildung. Indessen reiften die Früchte infolge ungünstiger Witterungsbedingungen nicht aus, so daß eine dritte Generation nicht mehr aufgezogen werden konnte.

Das Ergebnis der cytologischen Untersuchungen (vgl. Abb. 9) ist in Tab. 3a u. b (Spalte 1—7) aufgeführt. Dabei sind wiederum nur die Univalente, jedoch keine multivalenten Bindungen angegeben. In der Tat wurden bei 22 unter 154 PMZ (= 14,3%) in der MI Multivalente (vorwiegend in der Form von Ketten) festgestellt. Doch dürfte diese Zahl die wirklichen Verhältnisse vielleicht zu niedrig wiedergeben.

Die beobachteten Mehrfachbindungen bestehen mit abnehmender Häufigkeit aus Trivalenten, Quadri- valenten und Quinquevalenten (17_{III}, 12_{IV} und 2_V Bindungen auf 22 PMZ). Bei etwa 4% der PMZ wurden auch kleine „Chromosomenbruchstücke“ beobachtet, kleine mit Karmin in gleicher Weise wie die Chromosomen anfärbbare Gebilde, die kleiner als die Univalente sind und wie diese keine feste Lage- beziehung zur Äquatorialplatte aufweisen. Möglicher- weise handelt es sich dabei um B-Chromosomen.

Bei den reziproken Bastarden konnten vari- ationsstatistisch gesicherte Unterschiede nicht er- mittelt werden. Wohl ergibt sich ein signifikanter

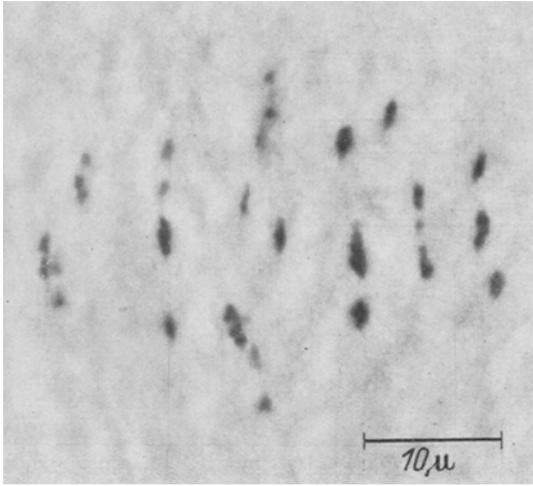


Abb. 6. *C. moschata*. M_I schräg von oben gequetscht.

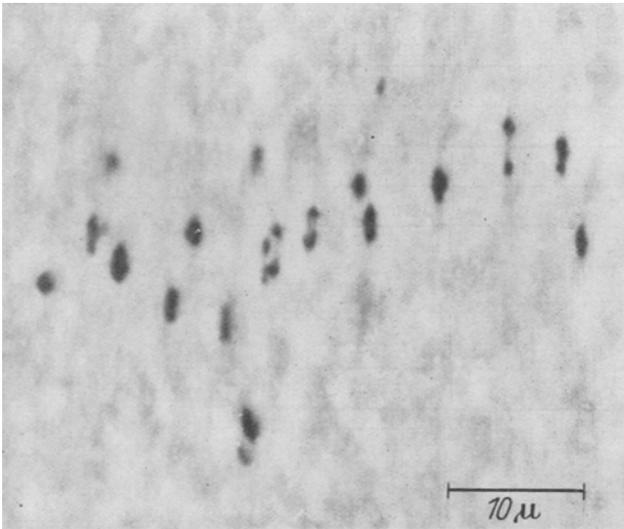


Abb. 7. *C. mixta*. Beginnende M_I , seitlich gequetscht.

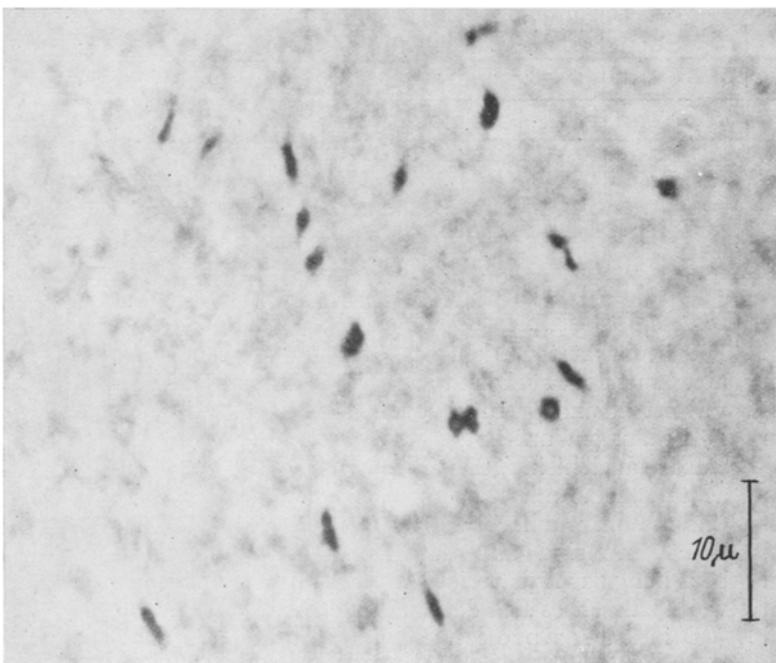


Abb. 8. *C. mixta*. Diakinese, $1_{IV} 18_{II}$; ein Bivalent außerhalb der Bildfläche, ein Bivalent außerhalb der optischen Ebene gelegen.

Unterschied in der Anzahl der Univalente/PMZ, wenn alle Pflanzen der Kreuzung *C. max.* × *C. pepo* (unabhängig von der Sortenkombination) den Pflanzen *C. pepo* × *C. max.* gegenübergestellt werden. Es ist jedoch nicht möglich, daraus einen Schluß auf etwaige Unterschiede zwischen den reziproken Artbastarden herzuleiten, da diese Unterschiede aller Wahrchein-

Signifikant sind damit die auffallend gegen die Verhältnisse bei den Ausgangsarten tendierenden Werte bei den Bastarden *C. max.* Schaug. × *C. pepo* Salerno.

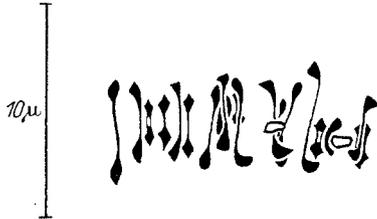


Abb. 9. *C. maxima* × *C. pepo*. Metaphase-Anaphase I, 19 II 2I.

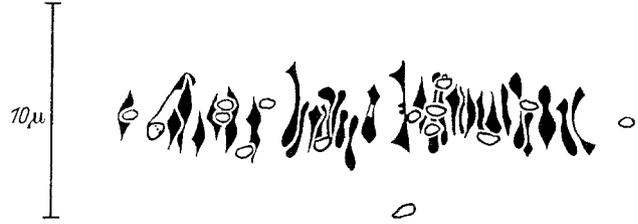


Abb. 10. *C. maxima* × *C. pepo*. Tetraploid, Metaphase-Anaphase I, 32 II 16I.

lichkeit nach durch die genetische Verschiedenheit der verschiedenen Sortenkombinationen bedingt sind. Die varianzanalytische Prüfung ergibt ferner für alle drei Größen (Univalente/PMZ, Chiasmata/PMZ und Chiasmata/gebundenes Chromosom) signifikante Unterschiede sowohl zwischen den Bastardgruppen als auch zwischen den Pflanzen innerhalb der Bastardgruppen.

Dieser Unterschied ist ohne Zweifel als genetisch bedingt anzusehen, während die zwischen den beiden übrigen Sortenkombinationen sowie den Einzelpflanzen dieser Kombination ermittelten Unterschiede durch innere oder äußere Faktoren bedingt sein können, wahrscheinlich aber auf inneren Faktoren (insbesondere Genwirkung) beruhen.

Tabelle 3. Übersicht über die Zahl der Univalente und Chiasmata je PMZ, die Anzahl der Chiasmata je gebundenes Chromosom sowie die errechnete Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen je PMZ bei den untersuchten Artbastarden. Die Anzahl der gebundenen Chromosomen je PMZ ergibt sich als Differenz : 40 (= Gesamtchromosomenzahl) minus Zahl der Univalente je PMZ. Alle Zählungen sind an Meta-Anaphasestadien der RT I durchgeführt worden.

1	2	3	4	5	6	7	8
Kreuzungs-Nr.	Bastardkombination	Pflanzen-Nr.	PMZ	Univalente/PMZ	Chiasmata/PMZ	Chiasmata/gebundenes Chromosom	errechnete Zahl der paarungsfähigen Chromosomen/PMZ
a) <i>C. maxima</i> × <i>C. pepo</i>							
15 293	Schaug. ×	70	19	8,3	19,7	0,62	48,8
15 293	Tschermak	72	20	6,3	22,4	0,67	44,2
15 293		73	20	8,6	22,0	0,70	37,7
15 233		48a	20	9,5	18,9	0,60	47,3
15 228		64a	20	7,2	20,9	0,64	47,2
	Mittel		99	8,0	20,8	0,65	
15 247	Kattv. × Hbg.	79	12	8,4	18,8	0,60	56,8
15 247		82	20	6,6	22,0	0,66	44,6
	Mittel		32	7,3	20,8	0,64	
15 229	Schaug. × Salerno	32/1	20	0,5	33,7	0,85	40,5
	Gesamtmittel (<i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i>)		151	6,8	22,5	0,70	45,9 ± 2,03
b) <i>C. pepo</i> × <i>C. maxima</i>							
15 296	Hbg. × Kattv.	53b	20	13,7	20,3	0,60	28,4
15 296		57a	20	14,7	16,2	0,64	35,7
15 296		60a	19	10,5	16,1	0,69	91,0
	Mittel		59	12,9	17,5	0,64	51,7 ± 19,76
Gesamtmittel (<i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i> + <i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i>)			210	8,5	21,1	0,66	47,5 ± 4,92
Unterschied zwischen den Pflanzen				+++	+++	+++	Unterschied für <i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i> + <i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i> gegen 40: —
Unterschied zwischen den Bastardgruppen 15293, 15233, 15228, 15247, 15229, 15296				++	+++	+	
Unterschied zwischen den Pflanzen innerhalb der Bastardgruppen				+++	+++	+++	
Unterschied zwischen den Bastardkombinationen <i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i> und <i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i>				++	—	—	
Unterschied zwischen den Bastardkombinationen <i>C. max.</i> Kattv. × <i>C. pepo</i> Hbg. u. <i>C. pepo</i> Hbg. × <i>C. max.</i> Kattv.				—	—	—	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

1	2	3	4	5	6	7	8
Kreuzungs-Nr.	Bastardkombination	Pflanzen-Nr.	PMZ	Univalente/PMZ	Chiasmata/PMZ	Chiasmata/gebundenes Chromosom	errechnete Zahl der paarungsfähigen Chromosomen/PMZ
c) <i>C. maxima</i> × <i>C. ficifolia</i>							
15 243	Philadelphia	37c/m	10	34,2	2,9	0,45	—
15 243	× Gatersleben	37i	10	36,0	2,2	0,44	7,6
15 243		38a/f	20	32,4	4,4	0,51	13,5
15 243		39a	20	35,3	2,5	0,46	13,5
15 243		40c	20	35,0	2,9	0,43	7,9
15 243		41a/b	20	31,9	4,4	0,55	22,4
	Mittel		100	33,9	3,3	0,48	
15 221		77	20	33,1	4,0	0,55	11,9
15 221		78a	20	32,4	4,0	0,47	31,0
	Mittel		40	32,8	4,0	0,51	
	Mittel (Phil. × Gatersleben)		140	33,6	3,5	0,49	
13 573	(Erf. × Phil.) × Gatersleben	5/3	20	25,8	7,9	0,54	35,1
Gesamtmittel <i>C. max.</i> × <i>C. fic.</i>			160	32,6	4,1	0,49	17,9 ± 3,70
Unterschied zwischen den Pflanzen				+++	+++	—	Unterschied gegen 20: — Unterschied gegen 40: +
Unterschied zwischen den Bastardgruppen 15 243, 15 221 und 13 573				++	++	—	
Unterschied zwischen den Pflanzen innerhalb der Bastardgruppen				+	+	—	
Unterschied zwischen den Bastardkombinationen Phil. × Gatersl. und (Erf. × Phil.) × Gatersleben				++	++	—	
d) <i>C. mixta</i> × <i>C. pepo</i>							
13 575	Gatersleben × Hbg.	2	20	1,2	32,6	0,84	40,0
13 575		3	20	2,0	32,1	0,85	39,1
13 575		7	20	0,3	31,3	0,79	42,4
13 575		14	20	1,7	32,2	0,84	39,5
13 575		27	20	1,6	31,8	0,83	39,9
	Mittel		100	1,4	32,0	0,83	40,2 ± 0,58
Unterschied zwischen den Pflanzen				—	—	++	
e) <i>C. maxima</i> × <i>C. moschata</i>							
15 239	Philadelphia	3a	19	17,3	13,3	0,59	42,9
15 239	× Coimbra	5a	20	10,8	17,9	0,59	46,8
15 239		6a/c	21	9,4	19,9	0,65	41,9
15 239		12a	11	4,7	20,0	0,57	81,9
	Mittel		71	11,2	17,4	0,60	
15 229	Philadelphia × Coimbra	32a/c	20	5,0	21,9	0,63	53,0
Gesamtmittel			91	9,8	18,4	0,61	53,3 ± 7,41
Unterschied zwischen den Pflanzen				+++	+++	++	
Unterschied zwischen den Bastardgruppen 15 239 und 15 229				—	—	—	
Unterschied zwischen den Pflanzen innerhalb der Bastardgruppen				+++	+++	++	

Der weitere Verlauf der meiotischen Teilung erfolgt in der für Artbastarde typischen Weise. Frühzeitig getrennte Bivalente, die GAUL (1953, 1954) bei *Triticum* × *Agropyrum intermedium*-Bastarden z. T. mit auffallend hohem Anteil beobachtete, wurden nur vereinzelt gefunden. Die außerhalb der Äquatorialplatte polwärts gelegenen Univalente bewegen sich offensichtlich unter dem Einfluß der auseinanderweichenden Chromosomenplatten, vielfach vor diesen zu den Polen, während die in der Äquatorialebene

gelegenen Univalente zunächst zurückbleiben, sich dann des öfteren teilen, wobei die Spalzhälften ebenfalls zu den Polen wandern. Zahlreiche späte Anaphasen lassen somit drei polwärts sich bewegende Chromosomen-, „fronten“ erkennen. Dieses Verhalten entspricht nicht den Angaben anderer Forscher (z. B. DARLINGTON 1937), wonach die außerhalb der Äquatorzone gelegenen Univalente zusammen mit der Gruppe der Bivalentabkömmlinge zu den Polen wandern. Jedoch erfolgt die getrennte Wanderung dieser Uni-

valente bei Kürbis keineswegs aktiv bzw. unter unmittelbarem Einfluß des Spindelzuges, vielmehr dürften diese Univalente von der polwärts wandernden Spindelsubstanz mitsamt einem Teile der Kernsubstanz mitgeführt werden (vgl. BLEIER 1934). Die Verhältnisse bei Kürbis sind somit auch gänzlich andere, als sie von CHRISTOFF (1928) für *Nicotiana*-Hybriden angegeben werden, wo (etwa bei *N. rustica* × *N. paniculata*) die Bivalente sich erst teilen, nachdem diese Univalente die Pole erreicht haben.

Einzelne Univalente bleiben in der Äquatorialebene zurück bzw. werden nicht in die Tochterkerne aufgenommen. Die Metaphase II wurde nur gelegentlich untersucht, wobei als Folge von Fehlverteilungen in der M I von der Norm abweichende Chromosomenzahlen beobachtet wurden. Meist ist auch die Anaphase II mehr oder weniger stark gestört, so daß neben den durch ihre Größe sogleich in die Augen fallenden vier Tochterkernen einzelne Univalente sowie aus mehreren Chromosomen bestehende Gruppen im Cytoplasma verteilt liegen und im weiteren Verlauf der Entwicklung Polysporie sowie einen hohen Prozentsatz geschrumpfter Pollenkörner bedingen. Je nach Bastardkombination treten bei den *C. max.* × *C. pepo*-Bastarden im Mittel zwischen 56 und 70% normale, d. h. aus vier gleich großen Gonon bestehende Tetraden auf, während die reziproken Bastarde nur 43,5% normale Tetraden zeigten (Tabelle 4, Spalte 2—5). Die übrigen Gononverbände enthalten neben 4 annähernd normalgroßen Mikrosporen bis zu 6 Zwergpollen. Ein geringer Prozentsatz besteht aus Dyaden, Triaden oder Monaden, eventuell in Verbindung mit einer Anzahl Zwergpollen. Als Entstehungsursache der Dyaden werden in der Literatur Kernverschmelzung, Restitutionskernbildung und Spindelfusion (vgl. TISCHLER 1951) angegeben. Letztere wurde bei den vorliegenden Untersuchungen gelegentlich beobachtet. In bestimmten Fällen kann auch die homöotypische Teilung auf Grund von Genwirkung ausbleiben (SATINA u. BLAKESLEE bei *Datura* 1935). Die Monaden können

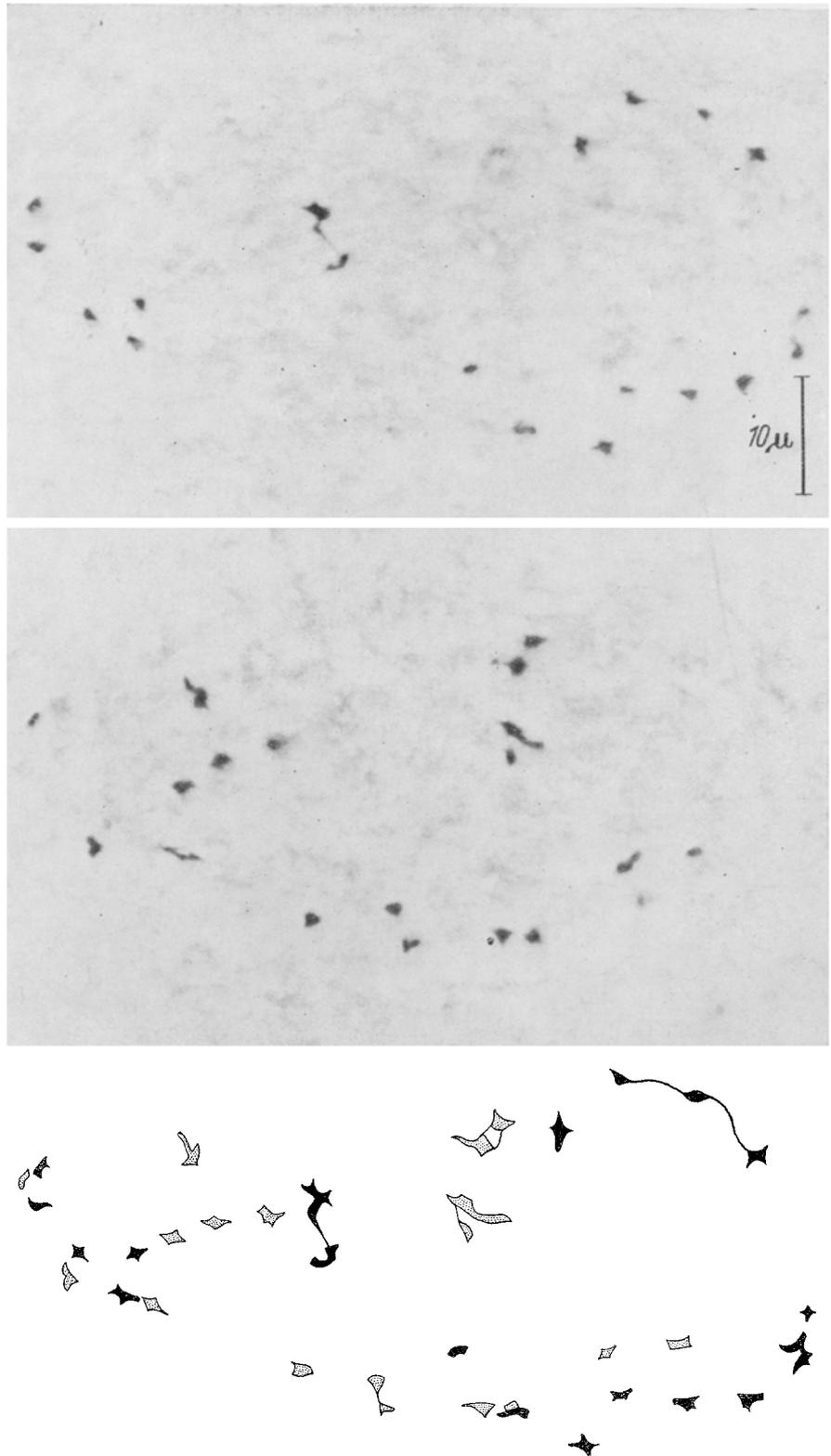


Abb. 11. *C. maxima* × *C. pepo*. Tetraploid, Diakinese, 2VI 51V 24II. Photographische Wiedergabe in zwei verschiedenen optischen Ebenen. Die in der Zeichnung punktierten Chromosomen liegen in einer, die übrigen in einer anderen optischen Ebene.

durch eine Kombination dieser Ursachen oder infolge Ausbleibens der RT entstanden sein. Über die Entstehung der Triaden (Verbände mit drei etwa gleich großen jungen Gonon) liegen keine Beobachtungen vor.

Als Besonderheit ist zunächst eine Pflanze der Kombination *C. max.* Schaug. × *C. pepo* Tschermak zu erwähnen, bei der das Antherengewebe der untersuchten Blütenknospe eine größere Gruppe tetra-

ploider PMZ enthielt (Abb. 10), die sich bereits auf Grund ihrer Größe von den normalen PMZ unterschieden. Bei einigen dieser PMZ konnten Diakinese-stadien studiert werden, die neben Bivalenten Quadrivalente und Hexavalente (in der Abb. 11 zugrundeliegenden PMZ 2_{VI} und 5_{IV}) aufwiesen. Da diese PMZ das vollständige *maxima*- und *pepo*-Genom enthalten, können diese Multivalente als die Summe der bei den Ausgangsarten auftretenden Multivalente gedeutet werden. Die Partner eines Multivalentes gehören dann entweder dem Gesamtgenom der einen oder dem der anderen Art an. Ebenso gut möglich ist aber auch, daß homologe Bivalente von beiden Arten zu Multivalenten zusammengetreten sind. Die Entscheidung in dieser Frage kann nur an Hand einer größeren Anzahl von Analysen sowohl bei den Bastardeltern als auch bei tetraploiden Bastarden erfolgen, die leider nicht erzielt wurden. Als Entstehungsursache

valentbildung, in der M I (Abb. 13) durchweg 20 Bivalente (einschließlich Multivalente) und 20 Univalente, so daß offensichtlich Autosyndese zwischen den homologen Chromosomen des mütterlichen Chromosomenbestandes vorliegt. Die Verteilung der Chromosomen während der M I und M II ist, wie auch das Ergebnis der Reifeteilung zeigt, erheblich gestört. Die Entstehung triploider Artbastarde als Folge der Verbindung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gane ist eine bei Artkreuzungen nicht seltene Erscheinung (vgl. Übersicht z. B. bei DARLINGTON (1937)). Unlängst hat auch SKIÈBE (1956) bei Artbastardierungen in der Gattung *Cheiranthus* L. Triploide beobachtet. Ihre relativ große Häufigkeit nach Artbastardierung beruht offensichtlich darauf, daß triploide (und allgemein polyploide) Zygoten vielfach eine bessere Entwicklungsmöglichkeit aufweisen als normale Bastardzygoten. Eine der triploiden Pflanzen

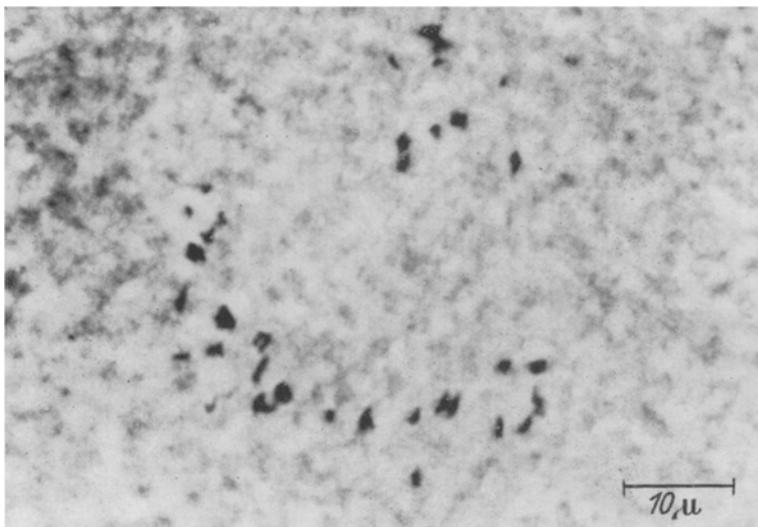


Abb. 12. *C. maxima* × *C. pepo*. Triploid, Diakinese, $21V^{16II} 20I$.

der tetraploiden PMZ ist Restitutionskernbildung während der Bildung des sporogenen Gewebes anzunehmen, als deren Folge ein größeres Nest tetraploider PMZ resultiert sein muß, die alle evtl. auf eine sporogene Zelle mit verdoppelter Chromosomen-garnitur zurückgehen. Eine derartige Genomverdoppelung bei Einzelzellen oder Zellnestern des Sporengewebes, die bei diploiden Pflanzen wohl nicht allzu häufig ist, beobachtete unlängst RIEGER (1958) bei haploiden Formen von *Antirrhinum majus* L., wo sie bei allen zur Untersuchung gelangten Pflanzen beobachtet wurde.

Ferner wurden zwei triploide F_1 -Bastarde ermittelt, die, wie morphologische Merkmale schließen lassen, aus der Befruchtung einer unreduzierten *maxima*-Eizelle durch einen reduzierten *pepo*-Pollen hervorgegangen sein müssen. Eine dieser Pflanzen wurde cytologisch untersucht, während der triploide Chromosomenbestand der zweiten auf Grund von Zell- und Pollenvergrößerung, verschiedener morphologischer Merkmale (z. B. Blatt- und Blütengröße) sowie des von diploiden Pflanzen stark abweichenden Ergebnisses der Reifeteilung (Tab. 4, Spalten 1—9) geschlossen wurde. Die cytologische Untersuchung zeigt in der Diakinese (Abb. 12) gelegentlich Multi-

wurde ohne große Schwierigkeit durch Verklonen im Gewächshaus überwintert und auf diese Weise über zwei Vegetationsperioden beobachtet, was bei gewöhnlichen Artbastarden nicht gelang.

b) *C. maxima* × *C. ficifolia*. Im Gegensatz zu den früher besprochenen Kreuzungsuntersuchungen (WEILING 1955) konnten nur Bastarde mit *C. maxima* als Mutter berücksichtigt werden, da die reziproken Kreuzungen diesmal erfolglos blieben. Untersucht wurden Pflanzen aus zwei Kreuzungen zwischen *C. maxima* Philadelphia und *C. ficifolia* Gatersleben sowie eine Pflanze, bei der der *maxima*-Elter einen Bastard aus den Herkünften Erfurt und Philadelphia darstellt. Auffallend ist bei den Pflanzen besonders aus den beiden ersten Kreuzungen die hohe Anzahl an Univalenten und entsprechend die geringe Anzahl an Chiasmata je PMZ (Tab. 3c). Bei 7 von insgesamt 160 PMZ wurde 1 Trivalent, bei einer PMZ 2 Trivalente beobachtet. Auch die durchschnittliche Anzahl der Chiasmata/gebundenes Chromosom ist verhältnismäßig niedrig. Die varianzanalytische Untersuchung ergibt für die mittlere Anzahl der Univalente sowie der Chiasmata/PMZ signifikante Unterschiede sowohl zwischen den drei Kreuzungsgruppen als auch zwischen den Pflanzen innerhalb

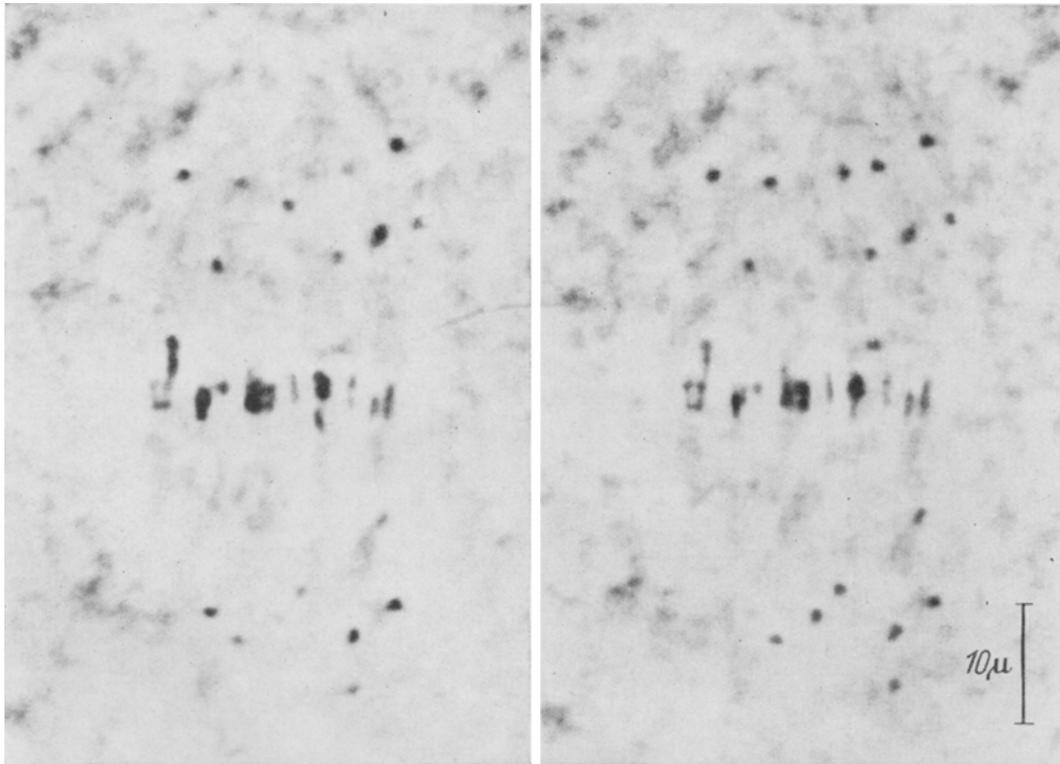


Abb. 13. *C. maxima* × *C. pepo*. Triploid, M_I seitlich, 20_II 20_II (z. T. außerhalb der optischen Ebene). 2 Aufnahmen der gleichen PMZ mit verschiedener Tiefeneinstellung.

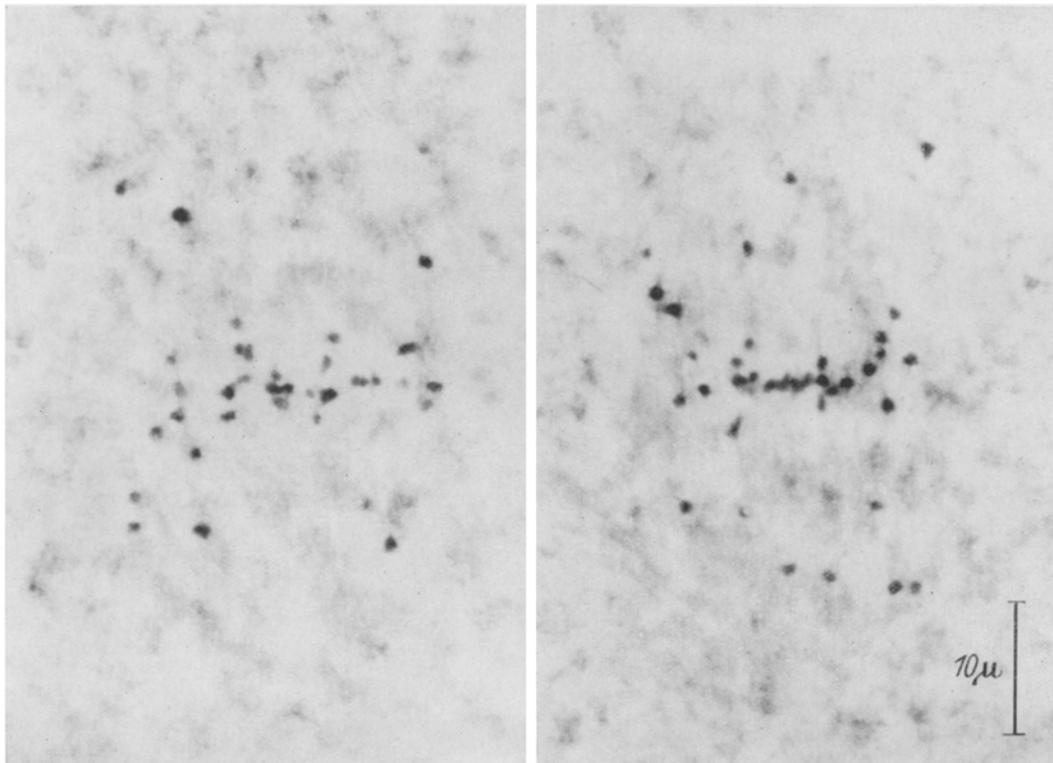
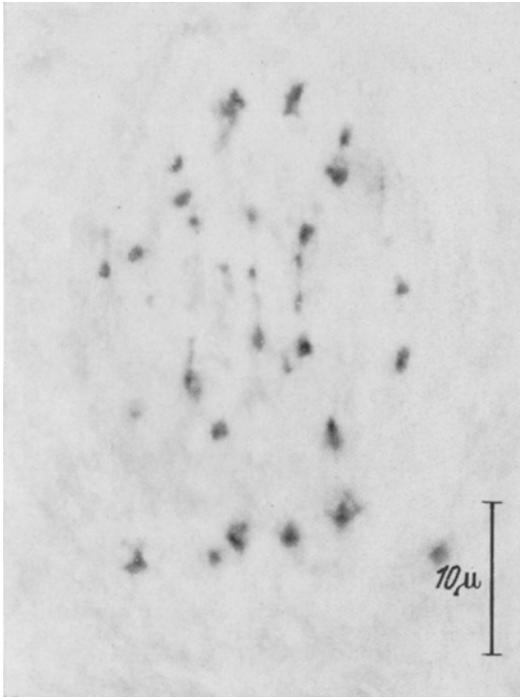


Abb. 14, a und b. *C. maxima* × *C. ficifolia*. Metaphase-Anaphase, seitlich. Zwei verschiedene PMZ.

der Kreuzungsgruppen, während die mittlere Anzahl der Chiasmata/gebundenes Chromosom keine signifikanten Unterschiede zeigt.

Die Univalente liegen in der M I zum Teil neben den wenigen Bivalenten in der Äquatorialebene (Abb. 14). Während der Anaphase I bieten die Chromosomen ein Bild völliger Unordnung dar, da die Chromosomen

nicht in gemeinsamer Front polwärts wandern, sondern regellos im Spindelraum liegen (Abb. 15). Im Verlauf der Telophase und Interkinese zeigen sich zahlreiche Einzelchromosomen bzw. kleine Nukleolen, die die Lage eines Chromosoms anzeigen, im Plasma-raum zwischen den beiden Tochterkernen. Auch die zweite Reifeteilung weist starke Störungen auf, wobei

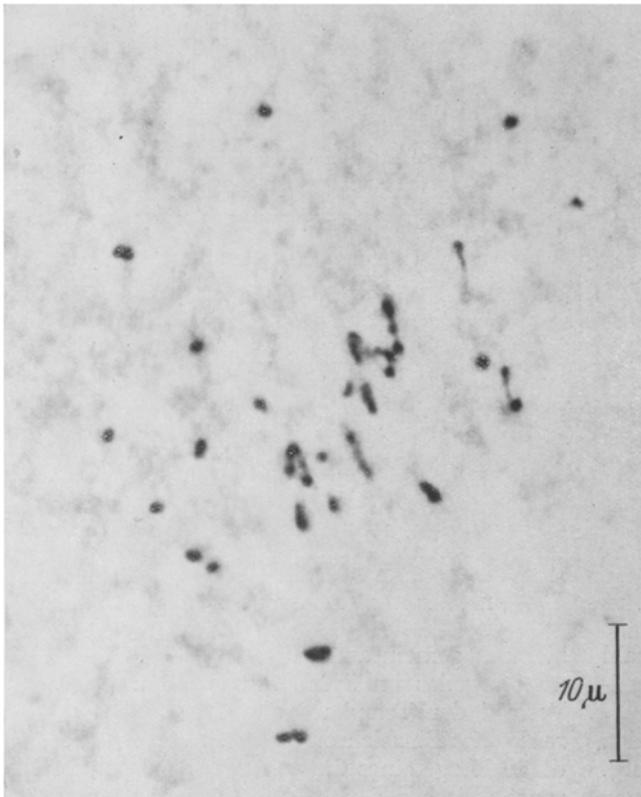
Abb. 15. *C. maxima* × *C. ficifolia*. Anaphase I.

im Cytoplasma gelegene Chromosomengruppen vielfach ebenfalls Spindelbildung zeigen. Trotz dieser Störungen zeigte das Ergebnis der Reifeteilung bei 4 Pflanzen im Mittel 37% normal erscheinende Tetraden (Tab. 4, Spalte 10), wohingegen reife Antheren gut ausgebildeten Pollen nicht enthielten. Auffallend hoch ist mit 20,4% der Anteil der Monaden. Dieser Wert liegt erheblich über der Monadenanzahl bei den

übrigen Artbastarden. Er ist wohl eine Folge der erheblichen Teilungsstörungen des Chromosomenbestandes, die in zahlreichen Fällen eine Cytoplasma-Teilung nicht zulassen.

c) *C. mixta* × *C. pepo*. Diese bislang cytologisch nicht untersuchte Bastardkombination, bei der die Herkünfte *C. mixta* Gatersleben und *C. pepo* Hamburg als Eltern fungierten, zeigt in der MI nur geringe Störungen (Tab. 3d). Die durchschnittliche Zahl der Univalente/PMZ schwankt bei den untersuchten Pflanzen zwischen 0,3 und 2,0, die der Chiasmata/PMZ zwischen 31,3 und 32,6. Die varianzanalytische Prüfung ergab für diese beiden Größen keine signifikanten Unterschiede, obgleich die Fixierungen an verschiedenen Tagen erfolgt waren. Wohl ergab sich ein signifikanter Unterschied hinsichtlich der durchschnittlichen Anzahl der Chiasmata/gebundenes Chromosom, die von Pflanze zu Pflanze zwischen 0,79 und 0,85 schwankt. Das Ergebnis der Tetradenteilung wurde nicht geprüft. Reife Antheren enthielten im Mittel von 10 Pflanzen $62,1 \pm 3,95\%$ gut ausgebildete Pollenkörner. Die Pollenausbildung ist damit erheblich besser als bei den übrigen zur Untersuchung gelangten Artbastarden (vgl. WEILING 1955).

d) *C. maxima* × *C. moschata*. Die sehr unterschiedlichen Ergebnisse der an Artbastarden dieser Kombination von anderen Forschern erzielten cytologischen Befunde sowie die relativ leichte Kreuzbarkeit der von mir für diese Kreuzung verwendeten Herkünfte *C. maxima* Philadelphia und *C. moschata* Coimbra veranlaßten mich, Pflanzen dieser Kreuzung in die Untersuchungen einzubeziehen. Von 35 aus zwei Kreuzungen hervorgegangenen Pflanzen konnte bei 5 die Meiosis studiert werden. Diese Pflanzen zeichnen sich

Abb. 16. *C. maxima* × *C. moschata*. Einordnung der Chromosomen in die M_I , $2IV$, $10II$, $12I$.

in der F_1 durch einen hohen Anteil an Tri- und Quadrivalenten aus (35_{III}, 16_{IV} in 32 von insgesamt 91 PMZ) (Abb. 16), wobei die angegebenen Zahlen wahrscheinlich unterhalb des wahren Wertes liegen. HAYASE (1956) fand bei *C. moschata* × *C. maxima*-Bastarden 5 Tri- und 14 Quadrivalente in 22 von insgesamt 35 PMZ. Besonders fallen bei unseren Bastarden die bereits zu Beginn der MI stark getrennten Bivalentpartner mit den lang ausgezogenen Chiasmabrücken auf (Abb. 17), wie sie bei den Artbastarden der übrigen

und -gattungen, insbesondere bei *Triticum*-, *Aegilops*-, *Agropyrum*- und *Nicotiana*-Bastarden gezeigt haben, in weit ausgiebigerem Maße Aufschluß über die Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse der Kreuzungspartner, als dies auf Grund morphologischer Merkmale möglich ist. Da nur homologe Chromosomen bzw. Chromosomenabschnitte echte Paarungen eingehen, lassen diese Rückschlüsse auf die Herkunft der Partner und damit unter Umständen ganzer Genome zu. Die Untersuchungen werden bei Kürbis allerdings

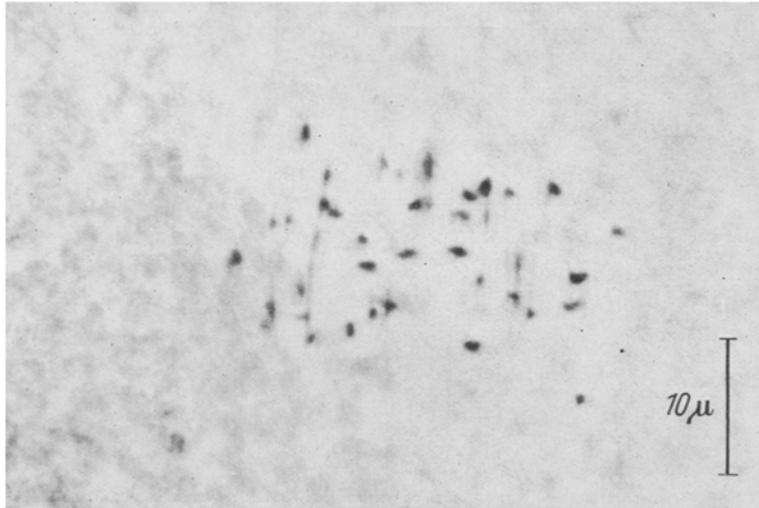


Abb. 17. *C. maxima* × *C. moschata*. Beginnende Anaphase, 1IV 11II 14I.

Kreuzungskombinationen nicht, wohl aber bei *C. moschata*, gefunden wurden. Es hat den Anschein, daß die Abstoßungskräfte zwischen den Homologen und insbesondere deren Centromere hier sehr groß sind, andererseits die Lösungsfähigkeit der Endchiasmen noch relativ gering ist.

Die Anzahl der Univalente/PMZ schwankt im Durchschnitt zwischen 4,7 und 17,3, die der Chiasmata/PMZ zwischen 13,3 und 21,9, die der Chiasmata/gebundenes Chromosom zwischen 0,57 und 0,65 (Tab. 3e). Die varianzanalytische Untersuchung ergibt für alle drei Größen signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Pflanzen. Jedoch bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Kreuzungsgruppen. Als Ergebnis der Reifeteilung (Tab. 4) wurden im Mittel von 5 Pflanzen nur 35,6% normal aussehende Tetraden festgestellt. HAYASE (1956) zählte 60%. Der geringe Anteil normaler Tetraden beruht bei unseren Artbastarden auf einem auffallend hohen Anteil an Dyaden (10,0% bzw. 34,3% bei Berücksichtigung der Zwergpollen führenden Verbände), während HAYASE nur 0,15% Dyaden zählte. Der Anteil gut ausgebildeter Pollen betrug im Mittel von 10 Pflanzen $29,1 \pm 7,09\%$. Dieser Wert liegt im Fehlerbereich der bei früheren Untersuchungen (WEILING 1955) erzielten Ergebnisse von $21,03 \pm 1,64\%$ guter Pollen. HAYASE fand bei seinen Bastarden (*C. max.* × *C. mosch.* und *C. mosch.* × *C. max.*) zwischen 0 und 25,8% (im Mittel nur $9,0 \pm 1,08\%$) gute Pollen.

Diskussion

Die Bindungsverhältnisse der Chromosomen bei F_1 -Artbastarden geben, wie zahlreiche Untersuchungen bei den verschiedensten Pflanzenfamilien

dadurch erschwert, daß nicht das Paarungsstadium sondern im allgemeinen erst das Metaphasestadium einer umfassenden Untersuchung zugänglich ist. In diesem Stadium sind aber die Chiasmata bereits völlig oder weitgehend terminalisiert und in ihrer Zahl reduziert. Andererseits können die Paarungen ohne Chiasmabildung verlaufen oder aus entsprechenden Gründen sogar unterbleiben (Asynapsis). Auch können Strukturheterozygotie sowie autosyn-detische Bindungen die Deutung erschweren.

Für die untersuchten Bastardkombinationen und Arten ergeben sich die in Tab. 5 aufgeführten Mittel- und Extremwerte der gebundenen Chromosomen. Danach können in allen Fällen, ausgenommen *C. maxima* × *C. ficifolia*, maximal sämtliche 40 Chromosomen gebunden sein (zwischen den reziproken Bastarden *C. maxima* × *C. pepo* u. *C. pepo* × *C. maxima* sind statistisch gesicherte Unterschiede nicht nachweisbar). Wie nun Beobachtungen von HAYASE

Tabelle 5. Die Bindungsverhältnisse bei den untersuchten Bastardkombinationen und Arten nach ihren Mittel- und Extremwerten.

Kombination	Pflanzen	Anzahl der gebundenen Chromosomen	
		Mittelwerte der einzelnen Pflanzen	Extremwerte
<i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i>	8	30,5—39,5	22—40
<i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i>	3	25,3—29,5	16—38
<i>C. max.</i> × <i>C. fic.</i>	9	4,0—14,2	0—26
<i>C. mixta</i> × <i>C. pepo</i>	5	38,0—39,7	26—40
<i>C. max.</i> × <i>C. mosch.</i>	5	22,7—35,3	12—40
<i>C. maxima</i>	7	39,9—40,0	38—40
<i>C. pepo</i>	3	39,8—40,0	38—40
<i>C. ficifolia</i>	2	40,0	40
<i>C. moschata</i>	1	39,07	39—40
<i>C. mixta</i>	3	40,0	40

(1954) an einem haploiden Zwillingpaar aus der F_1 einer Kreuzung *C. maxima* \times *C. moschata* (diese Haploiden besaßen das Aussehen der Mutterpflanze, dürften also haploide *maxima*-Pflanzen gewesen sein) zeigen, die in der Meiosis im allgemeinen 20_1 und nur gelegentlich $1-2_{II}$ oder 1_{III} aufwiesen, ist wenigstens die Mehrzahl der bei den einzelnen Artbastarden beobachteten Bindungen als *allosyndetisch* anzusehen. Damit sind für die Arten *C. maxima*, *C. pepo*, *C. moschata* und *C. mixta* die gleichen Genome anzunehmen, die jedoch durch gewisse Chromosomen-Umbauten verändert sein können, wie dies bei den Bastarden in relativ hohem Maß auftretende Chromosomenketten und -ringe schließen lassen. Nun sind, wie verschiedene Beobachtungen zeigen, die kultivierten und übrigen, $2n = 40$ -Chromosomen aufweisenden Kürbisarten als sekundär polyploid aufzufassen. Jede dieser Arten besitzt daher mindestens 2 Genompaare (AABB). In einer früheren Veröffentlichung (WELING 1958) wurde auf Grund des gelegentlichen Vorkommens von Okto- und Hexavalenten in der frühen Meiosis von *C. pepo* sowie der Tatsache, daß die niedrigste Chromosomenzahl innerhalb der Familie 7 beträgt, sogar die Vermutung ausgesprochen, daß die Basiszahl der Gattung *Cucurbita* noch unter 10 liege. Dies ist jedoch nur eine Vermutung und nicht gesichert, zumal derartige Bindungen auch als Folge kleinerer Chromosomen-Umbauten auftreten können, mit denen bei Kürbis als Fremdbefruchter gerechnet werden muß. Sollten die ursprüngliche Chromosomenzahl der Gattung tatsächlich bei 5 liegen und zwei Chromosomenverdoppelungsschritte anzunehmen sein, so müßte zwischen diesen ein entsprechender Zeitabstand liegen, um die Differenzierung der verschiedenen Genome erklären zu können. Wir wollen diese Frage offen lassen. Um die zwischen den einzelnen Arten bestehenden, durch Chromosomen-Umbau bedingten Strukturunterschiede zu kennzeichnen, empfiehlt es sich, die Genomsymbole mit Indices zu versehen; z. B. würde die für *C. maxima* anzusetzende Genomformel $A^{ma} A^{ma} B^{ma} B^{ma}$ lauten, entsprechend für *C. pepo*: $A^{pe} A^{pe} B^{pe} B^{pe}$ usw. Die Genome A und B dürften recht erheblich voneinander verschieden sein, wie die eben erwähnten Befunde HAYASES (1954) an haploiden Zwillingpflanzen aus der Kreuzung *C. maxima* \times *C. moschata* nahelegen. Unsere Kürbisarten mit $2n = 40$ Chromosomen müssen somit allopolyploid sein, wie auch die später zu besprechenden Befunde bei den *C. maxima* \times *C. ficifolia*-Bastarden bestätigen. Wechselnde Bindungszahlen sind auch bei anderen Artbastarden beobachtet worden (vgl. DARLINGTON 1937 und TISCHLER 1956). Sie sind in erster Linie auf innere Faktoren, insbesondere Asynapsis bedingende Gene, zurückzuführen.

Bei den Bastarden *C. maxima* \times *C. ficifolia* besaßen alle 9 zur Untersuchung gelangten Pflanzen im Mittel je Pflanze nur 4,0—14,2 gebundene Chromosomen, wobei lediglich 2 unter 160 PMZ mehr als 10_{II} aufwiesen (bei einer Pflanze je einmal 11_{II} und 13_{II}). Vereinzelt traten auch $1-2$ Trivalente auf. Danach lassen sich die Verhältnisse bei diesen Artbastarden so deuten, daß *C. maxima* und *C. ficifolia* nur im Genom A übereinstimmen, während das zweite Genom verschieden ist (Genom C bei *C. fic.*). Innere Faktoren, z. B. Asynapsis bedingende Gene, sind auch hier dafür verantwortlich zu machen, daß nicht alle 20 paarungs-

fähigen Chromosomen stets gebunden sind. Das gelegentliche Auftreten von mehr als 10_{II} läßt sich durch Autosyndese oder eine gewisse, wenn auch schwache Ähnlichkeit der Genome B und C erklären, die unter bestimmten Bedingungen zur Paarung einzelner Chromosomen dieser Genome führen kann.

Diese Deutung, nach der *C. ficifolia* und *C. maxima* nur in einem Genom übereinstimmen, läßt sich durch die Feststellung WHITAKERS (1954) stützen, daß F_1 -Bastarde zwischen *C. andreana* Naudin — vielfach als Wildform von *C. maxima* angesehen (WHITAKER und CARTER 1946, WHITAKER 1951 u. a.), während ihr GREBENŠČIKOV (1958) den Artcharakter abspricht — und *C. ficifolia* nur bis zu 10 Bivalente aufweisen. Andererseits ist jedoch zu bedenken, daß der Grad der Asynapsis bei verschiedener Herkunft der Kreuzungspartner, wie insbesondere die Untersuchungen von GAUL (1953, 1954) an *Triticum* \times *Agropyrum*-Bastarden zeigen, sehr unterschiedlich sein und von totaler Asynapsis bis zur Paarung aller homologer Chromosomen reichen kann. Damit dürften auch die extrem verschiedenen Bivalentzahlen in den Untersuchungen von PEARSON, HOPP und BOHN (1951) sowie YAMANE (1952, 1953) und HAYASE (1956) bei den Bastarden *C. maxima* \times *C. moschata* zu erklären sein. Für unseren Fall könnte dies bedeuten, daß bei den Bastarden *C. maxima* \times *C. ficifolia* bisher nur Kombinationen vorgelegen haben, die fast völlige Asynapsis zeigen, während an sich alle Chromosomen paarungsfähig wären, d. h. B und C würden ein und dasselbe Genom darstellen. Diese Annahme entspräche dann sehr gut den jüngsten Befunden WHITAKERS (1956), wonach die Wildart *C. lundelliana* Bailey mit allen fünf Kulturkürbissen kreuzbar ist und die Bastarde mit *C. maxima*, *C. moschata* und *C. ficifolia* zumeist 19—20 Bivalente aufweisen. WHITAKER spricht daher vom „gemeinsamen Nenner“ der Gruppe der Kulturkürbisse und äußert die Vermutung, daß *C. lundelliana* die Stammart dieser Gruppe sei, zumal ihr Verbreitungsgebiet mit dem mutmaßlichen Entstehungszentrum der Kulturkürbisse übereinstimme. Doch weist bereits GREBENŠČIKOV (1958), dem inzwischen die Kreuzung *C. moschata* mit der ausdauernden Wildart *C. foetidissima* H.B.K. gelang, darauf hin, daß bei entsprechenden Versuchen möglicherweise weitere Wildarten sich mit den Kulturkürbissen als kreuzbar erweisen, wobei jedoch zu beachten ist, daß nicht so sehr die Kreuzbarkeit an sich, als die Bindungsverhältnisse der Chromosomen über die Abstammungsverhältnisse ein klares Bild vermitteln können.

Zur weiteren Klärung der Frage, ob die Bastarde *C. maxima* \times *C. ficifolia* nur das Genom A gemeinsam bzw. nur 20 paarungsfähige Chromosomen besitzen, wurde die von GAUL (1953, 1954) zur Berechnung der Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen angegebene Formel

$$P = \frac{X^2 + X - B}{2X - B}$$

(P = Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen, X = Anzahl der Chiasmata, B = Anzahl der gebundenen Chromosomen) herangezogen. Diese Formel fußt auf der Beobachtung, daß Chiasmazahl und Anzahl der gebundenen Chromosomen in einem gesetzmäßigen Zusammenhang stehen, mithin der Chiasmataverteilungsmechanismus im Gegensatz zur Chiasmatafrequenz durch äußere und innere Faktoren nicht

beeinflusst wird. Dieser Zusammenhang äußert sich graphisch in der Gestalt einer Parabel, wobei der Grenzwert, dem die Parabel zustrebt, die Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen angibt. Dieser Zusammenhang ist auch an unserem Zahlenmaterial erkennbar, insofern die Mittelwerte der gebundenen Chromosomen und der Chiasmata angenähert auf einer Parabel liegen (Abb. 18). Die Anwendung der obigen Formel ergibt, wie Spalte 8 in Tab. 2 und 3 zeigt, gute Übereinstimmung zwischen der theoretisch

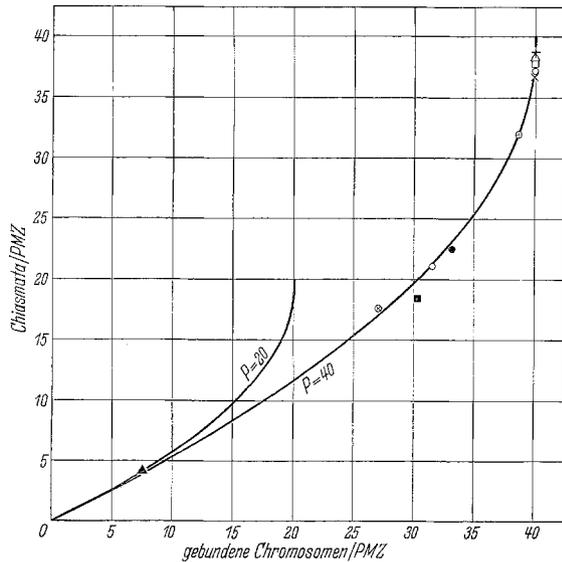


Abb. 18. Durchschnittliche Anzahl der Chiasmata/PMZ sowie durchschnittliche Anzahl der gebundenen Chromosomen/PMZ bei den untersuchten Arten und Artbastarden. Die ausgezogenen Kurven stellen die (auf Grund einer Formel nach GAUL) für $P = 20$ bzw. $P = 40$ paarungsfähige Chromosomen theoretisch sich ergebende Beziehung zwischen beiden Größen dar.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| ○ <i>C. max.</i> ; | ⊗ <i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i> ; |
| × <i>C. pepo</i> ; | ⊙ <i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i> + <i>C. pepo</i> × <i>C. max.</i> ; |
| △ <i>C. fic.</i> ; | ▲ <i>C. max.</i> × <i>C. fic.</i> ; |
| + <i>C. mixta</i> ; | ⊕ <i>C. mixta</i> × <i>C. pepo</i> ; |
| □ <i>C. mosch.</i> ; | ■ <i>C. max.</i> × <i>C. mosch.</i> ; |
| ⊙ <i>C. max.</i> × <i>C. pepo</i> ; | |

berechneten und tatsächlichen Anzahl der paarungsfähigen Chromosomen (40) bei den Bastarden *C. mixta* × *C. pepo* sowie den Ausgangsarten. Bei den Bastarden zwischen *C. maxima* und *C. pepo* sowie *C. maxima* × *C. moschata* ist die Übereinstimmung schlecht. Jedoch zeigen die für diese Bastarde errechneten Durchschnittswerte keine signifikante Abweichung von 40. Lediglich die *C. maxima* × *C. pepo*-Bastarde für sich genommen zeigen mit $P < 0,05$ signifikante Abweichung. Diese Abweichungen beruhen auf ungenauen Zählungen. So würden sich z. B. bei *C. maxima* × *C. pepo* richtige Werte ergeben, wenn die Zahl der gebundenen Chromosomen je PMZ im Durchschnitt um zwei vermindert bzw. die Zahl der Chiasmata/PMZ um zwei vermehrt würde, d. h. es sind je PMZ im Durchschnitt zwei nicht gebundene Chromosomen oder zwei Chiasmata übersehen worden. Die erste Möglichkeit dürfte kaum, hingegen die zweite sehr gut gegeben sein, da bei diesen Bastarden, vor allem bei *C. maxima* × *C. moschata*, die Bivalente vielfach stark auseinandergezogen waren und infolgedessen, besonders bei PMZ mit etwas dichtem Cytoplasma, die lang ausgezogenen Endbindungen nicht in jedem Falle einwandfrei erkannt werden konnten. Überdies beruht die gegenüber den Werten bei GAUL stärkere Variabilität der vorgelegten Zahlenwerte auch darauf, daß durchweg je Pflanze nur 20 PMZ ausgezählt werden konnten, während GAUL zumeist 50 Zählungen mittelte.

Für die Hybriden *C. maxima* × *C. ficifolia* ergibt sich als Mittel der paarungsfähigen Chromosomen der Wert $17,9 \pm 3,70$. Dieser Wert ist von 20 nicht, von 40 hingegen bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit $P < 0,001$ signifikant verschieden. Es sind also 20 paarungsfähige Chromosomen anzunehmen, d. h. die beiden Arten *C. maxima* und *C. ficifolia* haben nur ein Genom (A) gemeinsam. Dieser Schluß dürfte berechtigt sein, obwohl die Formel, wie auch GAUL betont und der Kurvenverlauf in Abb. 18 zeigt, im Bereich niedriger Chiasmazahlen — der Nenner $2X - B$ stellt dann eine nur wenig von Null verschiedene Größe dar — ungenaue Werte gibt. Jedoch dürfte diese Ungenauigkeit durch die Mittelbildung aus 9 Einzelpflanzen eliminiert sein. Andererseits ist zu beachten, daß bei Vorliegen des gleichen systematischen Fehlers, der offensichtlich für die Abweichungen bei den Bastarden zwischen *C. maxima* und *C. moschata* bzw. *C. pepo* verantwortlich ist, die Zahl der paarungsfähigen Chromosomen eher zu hoch als zu niedrig gemessen worden ist. Was nun den Befund WHITAKERS angeht, wonach auch der Bastard *C. lundelliana* × *C. ficifolia* zumeist 19—20 Bivalente besitzt, so geht aus den kurzen Angaben WHITAKERS der Umfang der diesen Beobachtungen zugrunde liegenden Untersuchungen leider weder hinsichtlich Pflanzenzahl noch der Zahl der PMZ hervor. Es wurde aber bereits oben darauf hingewiesen, daß auf Grund des cytologischen Verhaltens zwischen den Genomen A, B und C gewisse Ähnlichkeiten bestehen können, die hin und wieder zu Paarungen zwischen Chromosomen dieser Genome führen. Es ist nun denkbar, daß die Wildart *C. lundelliana* neben dem allen gemeinsamen Genom A ein vielleicht noch wenig differenziertes Genom W besitzt, das sowohl zu B wie zu C so starke Ähnlichkeit aufweist, daß unter Umständen beide Genome mit ihm paarungsfähig sind. Vielleicht kann man die Genome B und C als das Resultat einer stark auseinander gelaufenen Differenzierung auffassen, die gegenüber dem weniger stark differenzierten Wildgenom W noch nicht in Erscheinung tritt. Diese Deutung dürfte den verschiedenen Befunden mit einem Mindestaufwand an Annahmen gerecht werden.

Mehr oder weniger stark ausgeprägte Affinität zwischen unterschiedlichen Genomen ist in der Literatur, vorab in der *Aegilops*- und *Agropyrum*-Literatur, wiederholt bekannt geworden. Bei *Aegilops* weisen fast alle verschiedenen Genome (etwa 20 sind bislang bekannt) eine zumindest schwache Affinität untereinander auf (KIYARA 1946, LILIENFELD 1951). Beim Bastard *Aegilops aucheri* × *Triticum durum* können nach KIHARA und LILIENFELD (1932) im extremen Fall 7_{III} gebildet werden, d. h. die Chromosomen des Genoms S (*Aeg. auch.*) vermögen sowohl mit den Chromosomen des A- wie des B-Genoms (*Tv. durum*) Bindungen einzugehen, während sich normalerweise die Genome A und B als ziemlich scharf getrennt erweisen (SEARS 1956). Die beiden Autoren (KIYARA und LILIENFELD 1932) schließen daraufhin auf eine Abstammungsgemeinschaft der Genome S, A und B, die LILIENFELD in seiner späteren Veröffentlichung (1951) auf Grund der beobachteten Affinität sowie der geographischen Verbreitung der entsprechenden *Aegilops*-Arten auch für die Genome C, M und S für möglich hält. Auch das Genom X_m von *Agropyrum intermedium* besitzt nach GAUL (1953) neben einer starken Affinität zum Genom D von *Triticum aestivum* eine schwächere zu den Genomen A und B dieser Art.

Für unseren Fall wäre aus diesen Vergleichen zu folgern, daß auf Grund der von WHITAKER bei den Bastarden *C. lundelliana* × *C. ficifolia*, *C. lundelliana*

× *C. maxima* und *C. lundelliana* × *C. moschata* beobachteten starken Affinität nicht auf eine Identität des auf Grund meiner Untersuchungen für *C. ficifolia* angenommenen Genoms C mit dem Genom B geschlossen werden kann. Endgültig können diese wie alle weiteren Fragen, z. B. die nach dem Vorkommen der Genome A, B, C und W in den noch nicht untersuchten Wildarten, erst anhand weiterer Kreuzungsversuche geklärt werden. Von ganz besonderem Interesse ist dabei die Frage, ob unter den zahlreichen cytologisch noch nicht geprüften Wildarten nicht vielleicht noch Arten mit $2n = 20$ Chromosomen, d. h. nur einem Genom, existieren.

Das Ergebnis unserer genomanalytischen Untersuchungen läßt sich anschaulich durch Abb. 19 wiedergeben, in der die einzelnen Arten mit ihren Genomen sowie die bei den Artbastarden beobachtete Zahl der paarungsfähigen Chromosomen (ausgezogene Linien geben das Ergebnis eigener, gestrichelte das fremder Untersuchungen an) angegeben sind.

Sinn der vorliegenden Untersuchung war es nicht, auf cytologischem Gebiet grundsätzlich Neues zu erfahren. Vielmehr kam es darauf an, bei einer Gattung, die zu den ältesten Kulturpflanzen der Erde gerechnet werden muß, die überdies ein vielseitiges Objekt für physiologische Untersuchungen abgegeben hat und deren systematische Gliederung infolge einer oft erstaunlich großen Variabilität der einzelnen Merkmale nicht leicht ist, tieferen Einblick in die Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse sowie das Wesen der zwischen den Kulturkürbissen bestehenden Sterilitätsbarriere zu erlangen, zumal sich dieses Problem in seiner Lösungsnotwendigkeit immer mehr aufdrängt (vgl. GREBENŠČIKOV 1958).

Betrachten wir das Ergebnis der cytologischen Untersuchungen nun im Hinblick auf frühere Ergebnisse (WEILING 1955), so hat sich die bereits auf Grund des morphologischen sowie des Kreuzungsverhaltens geäußerte Auffassung bestätigt, daß *C. ficifolia*, die einzige, wenn auch fakultativ perennierende unter den Kulturarten, die sich überdies in ihrer Herkunft (Hochland Mittelamerikas und Mexikos) sowie in ihrem physiologischen Verhalten (stärkere Frost- und Krankheitsresistenz) von den übrigen, aus dem Flachland stammenden Kulturkürbissen abhebt, diesen gegenüber einen relativ großen Abstand aufweist. Die vier übrigen Kulturarten (einschließlich der Wildformen *C. andreana* Naudin und *C. texana* A. Gr.) stellen auch cytologisch eine eigene, gegenüber *C. ficifolia* deutlich abgegrenzte Gruppe dar. Das häufige Auftreten von Ring- und Kettenbildungen bei den Artbastarden kann durch Chromosomen-Umbau, insbesondere reziproke Translokation, bedingt sein. Bei *C. maxima* konnte inzwischen eine reziproke Translokation festgestellt und untersucht werden (WEILING unveröffentlicht).

Nun ist aber die Sterilitätsbarriere keineswegs ausschließlich cytogenetisch, sondern weitgehend auch genetisch sowie evtl. plasmatisch bedingt. LAMPRECHT (1954, 1956 dort weitere Literatur) gibt auf Grund langjähriger Untersuchungen an *Phaseolus* und *Chrysanthemum*-Artbastarden „interspezifische“ Gene an, deren Allele ein äußeres Merkmal bestimmen können und normalerweise in verschiedenen Arten vorkommen. Die Vereinigung dieser Allele in einem Artbastard gelingt entweder überhaupt nicht oder nur

selten, wobei die Bastarde steril sind. Wie die Sterilitätsbarriere physiologisch wirkt, gibt LAMPRECHT nicht näher an. Wir wissen aber, daß sie nicht ein Einzelhindernis, sondern ein kompliziertes System von Hemmnissen darstellt. Dazu gehören neben den cytologischen und cytogenetischen Hindernissen (Genomverschiedenheit, unterschiedliche Chromosomenzahl, Unterschiede in der Chromosomenstruktur, Asynapsis usw.) eine Reihe Hemmungen im reproduktiven und somatischen Geschehen, z. B. Störungen im Befruchtungsmechanismus, Hemmung des Pollenschlauchwachstums sowie der Gametenverschmelzung, Störung der Leistungsfähigkeit des Endosperms, Entwicklungshemmungen von Gone, Zygote, Embryo und heranwachsendem Organismus (Letal-, Subletalgene), Hem-

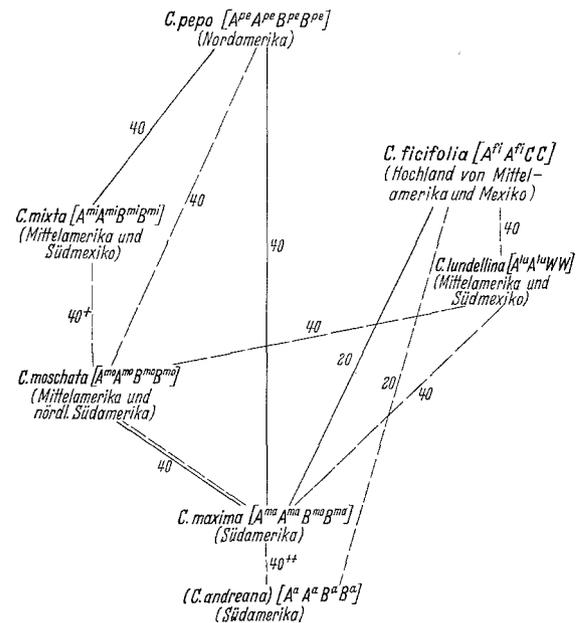


Abb. 19. Schematische Übersicht über die auf Grund eigener (ausgezogene Linien) und fremder Untersuchungen (gestrichelte Linien) erschlossenen Genomverhältnisse. Die Zahlen neben den die Bastardkombinationen kennzeichnenden Linien geben die Anzahl der jeweils paarungsfähigen Chromosomen an.

+ beobachtet maximal 36 gebundene Chromosomen.

++ cytologisch nicht untersucht. Die Zahl 40 ist auf Grund der Fertilitätsverhältnisse der Artbastarde angenommen.

mung der Blütenbildung und Blütenfunktion usw. Alle diese Störungen sind genetisch oder plasmatisch reguliert und können daher nicht nur von Art zu Art, sondern auch von Herkunft zu Herkunft erheblich verschieden sein. Dabei sind diese Gesichtspunkte bei der objektiven Beurteilung der Sterilitätsbarriere unter Berücksichtigung einer Rangfolge zu beachten. Die Beurteilung ist daher sehr schwierig, zumal noch berücksichtigt werden muß, daß einzelne Hemmungen vom Menschen artifiziell behoben oder in etwa umgangen werden können (z. B. durch künstliche Bestäubung, Embryonenkultur und dergleichen mehr). Als Beiträge zu diesem Problemkomplex bei Kürbis sind die Arbeiten von WEILING (1955), SCHAGEN (1956) und SCHLOMS (1958) zu werten, die der Frage der Kreuzbarkeit verschiedener Arten sowie der embryologischen Entwicklung nach Artkreuzung gewidmet sind. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, wobei u. a. die Variabilität von Sortenkombinationen mehr studiert werden müßte, um zu einer einwandfreien Beurteilung der Bastardkombination zu gelangen und einem subjektiven, auf einem Geleitetserfolg beruhenden Urteil vorzubeugen.

Dem Direktor des Institutes für Landwirtschaftliche Botanik, Herrn Prof. Dr. ULLRICH, der diese Untersuchungen durch Bereitstellung von Versuchsgelände, Instrumenten und Gerät entgegenkommend unterstützt hat, sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Der Landw. Fakultät der Universität Bonn danke ich für die zeitweilige Bereitstellung einer technischen Hilfskraft, wodurch der Abschluß der Untersuchungen ermöglicht wurde.

Zusammenfassung

1. Bei Pflanzen der kultivierten Kürbisarten *Cucurbita maxima* Duch., *C. pepo* L., *C. ficifolia* Bouché, *C. mochata* Duch. und *C. mixta* Pangalo sowie bei F₁-Artbastarden *C. max.* × *C. pepo*, *C. pepo* × *C. max.*, *C. max.* × *C. fic.*, *C. mixta* × *C. pepo* und *C. max.* × *C. mosch.* wurden cytologische Untersuchungen während der Reifeteilung der PMZ durchgeführt.

2. Als frühestes Teilungsstadium war vereinzelt das Diplotän zugänglich. Bei *C. ficifolia* besitzen die 2—12 μ langen Chromosomenpaare 1—3 heterochromatische Abschnitte, von denen jeweils 1 bis 2 an den Chromosomenenden liegen. Die beiden längsten Chromosomenpaare zeigen übereinstimmenden Bau und möglicherweise secondary association.

3. In der Metaphase-Anaphase der heterotypischen Teilung wurden Univalente und Chiasmata in unterschiedlich großer Anzahl beobachtet. Auch Multivalente traten in gewissem Umfang auf. Die verschiedenen Artbastarde zeigen signifikante Unterschiede. Signifikant z. T. in beiden Größen, unter Umständen auch in der daraus errechneten Zahl der Chiasmata je gebundenes Chromosom, sind vielfach auch die Unterschiede zwischen den Einzelpflanzen sowie zwischen manchen Bastardgruppen unterschiedlicher Herkunft.

4. Das Ergebnis der Reifeteilung zeigt gleichfalls charakteristische Unterschiede. Die Bastarde *C. max.* × *C. fic.* weisen einen relativ hohen Anteil an Monaden, die Bastarde *C. max.* × *C. mosch.* einen relativ hohen Anteil an Dyaden auf.

5. Anhand der beobachteten Chromosomenbindungen sowie rechnerisch (Formel für die Beziehung zwischen Anzahl der Chiasmata und der gebundenen Chromosomen nach GAUL) ergeben sich für die untersuchten Arten und Artbastarde, ausgenommen *C. max.* × *C. fic.*, 40 paarungsfähige, für die Bastarde *C. max.* × *C. fic.* 20 paarungsfähige Chromosomen. Diese Paarungen sind allosyndetisch.

6. Da die Arten mit $2n = 40$ Chromosomen sekundär polyploid sind, werden auf Grund der eigenen Beobachtungen und in Verbindung mit den Befunden in der Literatur für die Arten *C. max.*, *C. pepo*, *C. mosch.* und *C. mixta* die Genompaare AABB, für *C. fic.* die Genompaare AACC angenommen. Die Genome A und B sowie B und C sind einander nicht homolog bzw. weisen nur schwache Affinität zueinander auf. Sie können von Art zu Art durch kleinere Chromosomen-Umbauten modifiziert sein. Zur Erklärung der Ergebnisse WHITAKERS bei Kreuzungen zwischen der Wildart *C. lundelliana* Bailey und verschiedenen Kulturarten wird bei ersterer die Genomausstattung AAWW angenommen, wobei das Genompaar WW (noch) starke Affinität zu BB und CC aufweist.

Literatur

1. BAILEY, L. H.: Species of *Cucurbita*. Gentes Herbarum 6, 267—322 (1943). — 2. BARTON, D. W.: Pachytene morphology of the tomato chromosome complement. Amer. J. Bot. 37, 639—642 (1950). — 3. BLEIER, H.:

Neuere karyologische Probleme und Ergebnisse. II. Arbeiten über Bastardzytologie. Zeitschr. f. Bot. 26, 597 bis 626 (1934). — 4. BROWN, S. W.: The structure and meiotic behavior of the differentiated chromosomes of tomato. Genetics 34, 437—461 (1949). — 5. CHRISTOFF, M.: Cytological studies in the genus *Nicotiana*. Genetics 13, 233 bis 277 (1928). — 6. COVAS, G. u. SCHNACK, B.: Rev. argent. Agron. 13, 153 (1946). — 7. CUTLER, HUGH C. a. THOMAS W. WHITAKER: *Cucurbita mixta* Pang., its Classification and Relationships. Bull. Torrey Bot. Club. 83, 253—260 (1956). — 8. DARLINGTON, C. D.: Recent Advances in Cytology. London 1937. — 9. DARLINGTON, C. D. und A. P. WYLIE: Chromosome Atlas of Flowering Plants. London 1955. — 10. EFTIMIU-HEIM, PAUCA: Micronucleole et caryocinèse chez les Cucurbitacées. Le Botaniste 28, 55—83 (1937). — 11. GAUL, HORST: Genomanalytische Untersuchungen bei *Triticum* × *Agropyrum intermedium* unter Berücksichtigung von *Secale cereale* × *A. intermedium*. Z. Vererbungslehre 85, 505—546 (1953). — 12. GAUL, HORST: Asynapsis und ihre Bedeutung für die Genomanalyse. Z. Vererbungslehre 86, 69—100 (1954). — 13. GOTTSCHALK, W.: Die Chromosomenstruktur der Solanaceen unter Berücksichtigung phylogenetischer Fragestellungen. Chromosoma 6, 539—626 (1954). — 14. GRĚBENŠČIKOV, I.: Über zwei *Cucurbita*-Artkreuzungen. Der Züchter 28, 233—237 (1958). — 15. HAYASE, HIROSHI: Cucurbita-crosses. V. Occurrence of a haploid twin pair from an F₁ progeny of *C. maxima* × *C. moschata*. (Japan. m. engl. Zus.) Jap. J. Breeding 4, 115—121 (1954). — 16. HAYASE, HIROSHI: Cucurbita-crosses. VII. On the reciprocal interspecific hybrids between *C. maxima* and *C. moschata*. (Japan. m. engl. Zus.) Res. Bull. Hokkaido Nat. Agr. Exp. St. 70, 15—29 (1956). — 17. JACOB, KARL M.: The Pachytene Chromosomes of the Castor Oil Plant. Cytologia 21, 76—80 (1956). — 18. JAPHA, BRIGITTE: Die Meiosis von *Oenothera* II. Zeitschr. f. Botanik 34, 321—369 (1939). — 19. KIHARA, H.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. IX. Systematischer Aufbau der Gattung *Aegilops* auf genomanalytischer Grundlage. Cytologia 14, 135—144 (1946). — 20. KIHARA, H. und F. LILIENFELD: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. IV. Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum*- und *Aegilops* × *Aegilops*-Bastarden. Cytologia 3, 384—456 (1932). — 21. LAMPRECHT, H.: Die genetisch-plasmatische Grundlage der Art-Barriere. Agr. Hort. Genet. 2, 75—142 (1944). — 22. LAMPRECHT, H.: Die Art-Kreuzung *Chrysanthemum carinatum* Schousb. × *Chrysanthemum coronarium* L. Zur genetisch-plasmatischen Grundlage der Art-Barriere. Agri. Hort. Genetica 14, 203—254 (1956). — 23. LILIENFELD, F. A.: Genome-Analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X. Concluding Review. Cytologia 16, 101—123 (1951). — 24. LIMA-DE-FARIA, A.: Chromomere analysis of the chromosome complement of rye. Chromosoma 5, 1—68 (1952a). — 25. LIMA-DE-FARIA, A.: The chromomere size gradient of the chromosomes of rye. Hereditas (Lund) 38, 246—248 (1952 b). — 26. LIMA-DE-FARIA, A.: The regions of special cycle of division of *Agapanthus* chromosomes. Chromosoma 6, 33—44 (1953). — 27. LIMA-DE-FARIA, A.: Chromosome gradient and chromosome field in *Agapanthus*. Chromosoma 6, 330—370 (1954). — 28. LINNERT, GERTRUD: Die Struktur der Pachytänchromosomen in Euchromatin und Heterochromatin und ihre Auswirkung auf die Chiasmabildung bei *Salvia*-Arten. Chromosoma 7, 90—128 (1955). — 29. MARQUARDT, HANS: Die Meiosis von *Oenothera* I. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anatomie 27, 159—210 (1937). — 30. MCGOLDRICK, P. T., G. W. BOHN und THOMAS W. WHITAKER: An acetocarmine technic for *Cucurbita*. Stain Techn. 29, 127—130 (1954). — 31. MCKAY, J. W.: Chromosome studies in the *Cucurbitaceae*. Univ. Calif. Publ. Bot. 16, 339—350 (1931). — 32. PEARSON, O. H., RICHARD HOPP and G. W. BOHN: Notes on Species Crosses in *Cucurbita*. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 57, 310—322 (1951). — 33. PIRSON, HELMUT: Über die Meiosis bei *Linum usitatissimum* L. Der Züchter 25, 186—190 (1955). — 34. RICHARIA, R. H. and P. N. GHOSH: Use for iron alum in improving acetocarmine smear preparations in Cucurbits. Current Science 22, 83—84 (1953). — 35. RIEGER, RIGOMAR: Das Meioseverhalten von Gonotokonten mit abnormen Chromosomenzahlen bei *Antirrhinum majus* L. I. Mehrkernige Pollenmutterzellen bei haploiden Formen. Biol. Zbl. 77, 237—244 (1958). —

36. SATINA, S. and A. F. BLAKESLEE: Cytological effects of a gene in *Datura* which causes dyad formation in sporogenesis. Bot. Gaz. **96**, 521—532 (1935). — 37. SCHAGEN, R.: Embryologische Untersuchungen am Feigenblattkürbis (*Cucurbita ficifolia* Bouché) nach Bestäubung mit Pollen des Gartenkürbis (*C. pepo* L.). Flora **143**, 91 bis 126 (1956). — 38. SCHLOMS, M.: Zur Frage der unterschiedlichen Embryonalentwicklung nach reziproker Artkreuzung. Eine Untersuchung bei Riesenkürbis (*Cucurbita maxima* Duch.) und Gartenkürbis (*C. pepo* L.). Flora **146**, 586—615 (1958). — 39. SEARS, E. R.: The Systematics, Cytology and Genetics of Wheat. Handb. der Pflanzenzüchtung, 2. Auflage, **2**, 164—187. Berlin u. Hamburg: Verlag P. Parey 1956. — 40. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. Der Züchter **26**, 353—363 (1956). — 41. STRAUB, J.: Die Zytologie der haploiden Epilobien und die Phylogenie der Gattung. Biol. Zbl. **61**, 573—588 (1941). — 42. TAKIZAWA, YOSHIRO: Die Struktur der Pachytänchromosomen einiger Acanthaceen, sowie eine Reihe neu bestimmter Chromosomenzahlen. Cytologia **22**, 118—126 (1957). — 43. TISCHLER, GEORG: Allgemeine Pflanzenkaryologie Bd. II². Berlin-Nikolassee 1951. — 44. TISCHLER, GEORG: Allgemeine Pflanzenkaryologie Bd. II, Erg.-Bd. Berlin-Nikolassee 1956. — 45. WEILING, F.: Über die interspezifische Kreuzbarkeit verschiedener Kürbisarten. Der Züchter **25**, 33—57 (1955). — 46. WEILING, F. und R. SCHAGEN: Über die Ursache des Auftretens tauber Samen bei Ölkürbis (*Cucurbita pepo* L.). Die Gartenbauwissenschaft **23** (5), 87—101 (1958). — 47. WHITAKER, THOMAS W.: A species cross in *Cucurbita*. Jour. Hered. **42**, 65—69 (1951). — 48. WHITAKER, THOMAS W.: A cross between an annual species and a perennial species of *Cucurbita*. Madroño **12**, 213—217 (1954). — 49. WHITAKER, THOMAS W.: The origin of the cultivated *Cucurbita*. The Am. Naturalist **90**, 171—176 (1956). — 50. WHITAKER, THOMAS W. and JUNIUS B. BIRD: Identification and significance of the Cucurbit materials from Huaca Prieta, Peru. Am. Mus. Novitates, Nr. 1426, 1—15 (1949). — 51. WHITAKER, THOMAS W. and G. W. BOHN: The taxonomy, genetics, production and uses of the cultivated species of *Cucurbita*. Econ. Bot. **4**, 52—81 (1950 a). — 52. WHITAKER, THOMAS W. and G. W. BOHN: A smear technic for the *Cucurbitaceae*. Stain Techn. **25**, 133—136 (1950 b). — 53. WHITAKER, THOMAS W. and G. F. CARTER: Critical notes on the origin and domestication of the cultivated species of *Cucurbita*. Amer. J. Bot. **33**, 10—15 (1946). — 54. YAMANE, YOSHIFUMI: Chromosome numbers in the genus *Cucurbita*. (Japan. m. engl. Zus.) Rep. Kihara Inst. Biol. Res. **4**, 72—74 (1950). — 55. YAMANE, YOSHIFUMI: Studies on species hybrids in the genus *Cucurbita* I. *C. maxima* × *C. moschata* and its reciprocal cross. (Japan. m. engl. Zus.) Rep. Kihara Inst. Biol. Res. **5**, 94—99 (1952). — 56. YAMANE, YOSHIFUMI: Studies on species hybrids in the genus *Cucurbita* II. F₁-hybrids between *C. moschata* and *C. maxima*. (Japan. m. engl. Zus.) Rep. Kihara Inst. Biol. Res. **6**, 112—116 (1953 a). — 57. YAMANE, YOSHIFUMI: Studies on species hybrids in the genus *Cucurbita* III. F₁-hybrids of *C. moschata* × *C. pepo* with the special reference to varieties Kogiku (*C. moschata*) and Sömen (*C. pepo*). (Japan. m. engl. Zus.) Biol. J. Okayama Univ. **1**, 202 bis 208 (1953 b). — 58. ZHUKOVSKY, P. M.: Die Entstehung der Kulturpflanzen. Sitzungsberichte der Dtsch. Akad. der Landwirtschaftswissenschaften Berlin, Bd. **5**, Heft 23, 1—33 (1956).

Aus dem Institut für Züchtung und Akklimatisation der Pflanzen — Abteilung Beta/Rüben Bydgoszcz/Polen

Artbastarde zwischen Zuckerrüben und *Beta patellaris* Moq.

Von A. FILUTOWICZ und A. KUŹDOWICZ

Mit 6 Abbildungen

Man ist seit längerer Zeit bestrebt, die züchterisch wichtigen Merkmale, das sind Einzelfrüchtigkeit, Resistenz oder wenigstens Toleranz gegen Nematoden, Cercospora, Mosaik-Virus, Curly-top sowie Mehltau, von Wildarten der Sektion *Patellares* durch Kreuzungen auf Kultursorten zu übertragen.

Die ersten Kreuzungen zwischen den Zuckerrüben und einer Art der Sektion *Patellares*—*Beta procumbens* hat SCHNEIDER (1937) durchgeführt; drei Bastarde aus dieser Kreuzung waren fertil und der eine war steril, die Mehrzahl der Pflanzen der F₂-Generation war den Zuckerrüben ähnlich. In der F₃-Generation der einzelnen F₂-Nachkommenschaften sind 4—25% *B. procumbens*-ähnliche Typen aufgetreten. Leider haben wir keine weiteren Mitteilungen darüber.

STEWART (1950) hat bei Bestäubung von Zuckerrüben mit Pollen von drei Arten der *Patellares*-Sektion Bastarde bekommen. Doch diese Bastarde gingen im 2- bis 3-Blattstadium zugrunde. Nur eine Pflanze kam zur Blüte. Ihr Pollen war aber steril. Bei Bestäubung mit Pollen von Zuckerrüben hat sie 45 einzelkeimige Knäuel gegeben. Von dieser Menge sind 25 Pflanzen ausgekeimt, zur Blüte sind aber nur 2 gekommen. Die anderen sind eingegangen. Diese zwei Pflanzen mußten auch mit Pollen von Zuckerrüben bestäubt sein. Aus dieser Rückkreuzung erhielt STEWART 2 Keimpflanzen, die jedoch vor der Blüte eingegangen sind.

Wie COE (1956) gezeigt hat, ist das Absterben der Bastarde der Kreuzungen zwischen Zuckerrüben und

den Arten der *Patellares*-Sektion darauf zurückzuführen, daß keine sekundären Wurzeln gebildet werden. Um diese Pflanzen am Leben zu halten, muß man sie auf Zuckerrüben pfpflanzen.

Über weitere gelungene Kreuzungen zwischen Zuckerrüben und den Arten der *Patellares*-Sektion berichten RIETBERG (1956) und JOHNSON (1956). RIETBERG hat einen Bastard zwischen der Zuckerrübe und *Beta webbiana* erhalten. Die Bastarde der F₁-Generation hat er auf die Schoßtriebe der *Beta procumbens* aufgepfropft.

JOHNSON (1956) erhielt Bastarde mit allen drei Arten der *Patellares*. Die Pflanzen der F₁-Generation hat er mit Pollen der Zuckerrübe bestäubt. Es war nötig, die Pflanzen aus dieser Rückkreuzung ebenfalls auf Zuckerrüben zu pfpflanzen. Sie waren phänotypisch den Zuckerrüben ähnlich.

OLDEMEYER (1954) und OLDEMEYER und BREWBAKER (1956) haben gezeigt, daß es möglich ist, lebensfähige Bastarde zwischen den Arten der *Patellares* und den Arten der *Vulgares* wie *Beta maritima*, *Beta macrocarpa* und *Beta atriplicifolia* zu erhalten. Dieselben Verfasser haben auch Bastarde zwischen den Salatrüben und zwei Arten der *Patellares*-Sektion, *Beta procumbens* und *Beta webbiana*, erreicht. Diese Bastarde waren jedoch steril.

J. SIMON (1956) hat tetraploide Formen von Zucker- und Futterrüben mit *B. patellaris* gekreuzt. Diese Bastarde (2n = 36) waren sehr einheitlich im Habitus, wichen aber von ihren Eltern im Phänotypus ab,