

Aus Tabelle 2 ergibt sich die Möglichkeit, die Näherung generell mit einer durchschnittlichen Unsicherheit von  $\sigma\% \approx 4\%$  zu verwenden.

Die Oberflächendifferenzen einzelner Knollen sind mit Hilfe der Näherung gesichert bestimmt, sofern ihre Grenzdifferenz

$$G D_0 = \frac{\sigma\% \cdot \sqrt{2} \cdot t_{tab.}}{\sqrt{100}} \approx 7,5\% \quad (5)$$

nicht unterschreitet.

Das entspricht einem Gewichtsunterschied der einzelnen Knollen von

$$G D_G = 3/2^*) G D_0 \approx 11\% \quad (6)$$

Die Oberflächensumme von Stichproben ermittelt sich aus den Einzelflächen wie folgt:

$$\Sigma O \approx O_1 + O_2 + \dots + O_n \quad (7)$$

Hierbei ist mit einer durchschnittlichen Unsicherheit von

$$\sigma\% \Sigma \approx \frac{4\%}{\sqrt{n}}$$

zu rechnen.

$$*) \frac{\Delta V}{\Delta O} = \frac{f'v(r) \cdot f_0(r)}{f'_0(r) \cdot f_v(r)} = \frac{3 r^2 \cdot r^2}{2 r \cdot r^3} = 3/2.$$

Die erforderliche Grenzdifferenz beträgt

$$G D_{\Sigma 0} \approx 0,4 \sqrt{n} \cdot t_{tab.} \quad (8)$$

Für die Differenz von 2 Stichproben zu je 20 Knollen ergibt sich daher

$$G D_{\Sigma 0} \approx 5\%.$$

Anstelle der Einzelknollenwägung wird zweckmäßigerweise das mittlere Knollengewicht der Stichprobe verwendet:

$$\Sigma O \approx n \sqrt[3]{36 \pi \left(\frac{\Sigma G}{n \bar{v}}\right)^2} = \sqrt[3]{36 \pi n \left(\frac{\Sigma G}{\bar{v}}\right)^2} \quad (9)$$

Der Fehler des mittleren Knollengewichtes kann bei sortiertem Material mit einer Gewichtsstreuung bis zu 30% vernachlässigt werden. Auch dann gilt noch die obige Unsicherheit von

$$\sigma\% \approx \frac{4\%}{\sqrt{n}}.$$

#### Literatur

1. HOFFMANN, J.: Atmung verschieden großer Kartoffelknollen. Jb. Landwirtschaft 64, 289—300 (1916). —
2. MEINL, G.: Atmungs- und Keimverluste von Kartoffelknollen bei unterschiedlichen Lagertemperaturen. DDL 11, 600—601 (1960). —
3. WEBER-DAHLMANN, M.: Beiträge zur Einwirkung organisch-chemischer Substanzen auf die Lagerfähigkeit von Kartoffeln. Z. f. Bot. 45, 395—420 (1957).

Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Göttingen

## Über die Kreuzungsunverträglichkeit verschiedener *Brassica*-Arten als Folge eines gehemmten Pollenschlauchwachstums

Von GERHARD RÖBBELEN

Mit 10 Abbildungen

Zur Gattung *Brassica* gehört eine große Anzahl von Kulturpflanzen, die als Öl-, Gemüse-, Futter- oder Gewürzpflanzen weit verbreitet sind. Die morphologische Vielgestaltigkeit vor allem ihrer vegetativen Organe regte frühzeitig zu Kreuzungsversuchen an, bei denen nicht selten auch verschiedene Arten verwendet wurden.

SAGERET (zit. n. FOCKE 1881) beschrieb schon um 1830 erfolgreiche Artbastardierungen zwischen *B. napus* (sowie *B. rapa*) und *B. oleracea*. Sein Hinweis, daß sich *B. oleracea* als Mutterpflanze durch keine fremde Art befruchten läßt, sondern nur ihr Pollen andere *Brassica*-Arten, ja sogar *Raphanus*-Formen zu befruchten vermag, ist im vorliegenden Zusammenhang besonders bemerkenswert. DARWIN (1876) verwendete später verschiedene *Brassica*-Varietäten, um die Wirkungen von Kreuz- und Selbstbefruchtung zu studieren. SUTTON (1908) hingegen führte eine Reihe von Art- und Varietätenkreuzungen innerhalb dieser Gattung durch, weil er Zweifel an der Behauptung in einem der „derzeit führenden landwirtschaftlichen Journale“ hegte, daß sich bestimmte *Brassica*-Arten in der Natur nicht bastardieren und ihre Samenträger daher in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander angebaut werden könnten. In den folgenden Jahren wurden zahlreiche Bastardierungsversuche zwischen verschiedenen *Brassica*-Arten in der Absicht unternommen, in neuen Kulturformen wirtschaftlich wertvolle Eigenschaften zu vereinigen. Diese Bemühungen erhielten in neuerer Zeit durch die cytotonomischen Befunde vor allem japanischer Forscher (MORINAGA 1928, 1929a, b, c, 1931, 1933, 1934; SASAOKA 1930) besonderen Auftrieb. Es ließ sich nämlich nachweisen, daß die höherchromosomigen *Brassica*-Arten *B. napus* L. (mit den

Genomen AACC,  $2n=38$ ), *B. juncea* Coss. (AABB,  $2n=36$ ) und *B. carinata* Braun (BBCC,  $2n=34$ ) als natürliche Amphidiploide zwischen den drei Grundformen *B. campestris* L. (AA,  $2n=20$ ), *B. oleracea* L. (CC,  $2n=18$ ) und *B. nigra* Koch (BB,  $2n=16$ ) entstanden sind. Wenn aber die Artbastardierung während der Evolution dieses Formenkreises eine derartig bedeutsame Rolle gespielt hat, war zu erwarten, daß in dieser Gattung auch die experimentelle Artkreuzung züchterische Vorteile bringt. Tatsächlich konnten durch entsprechende Auswahl der Elternformen z. B. TROLL (1947) und RUDORF (1951, 1958) die ersten praktischen Züchtungserfolge mit verschiedenen synthetischen Ölrapstämmen aufzeigen, OLSSON et al. (1955) aussichtsreiche Linien von experimentell erzeugten Kohlrüben entwickeln und HOSODA (1950) durch Kreuzung blattreicher Varietäten von *B. pekinensis*  $\times$  *B. oleracea* eine neue für Futterzwecke geeignete Rapssorte herstellen.

Die Möglichkeit, ein solches für die Züchtung völlig neues Ausgangsmaterial zu erhalten, findet in der unterschiedlichen Fruchtbarkeit der Kreuzungen ihre erste Begrenzung. Überschaute man die diesbezügliche Literatur, so fällt insbesondere auf, daß die Kreuzungsergebnisse der einzelnen Autoren stark voneinander abweichen. So erhielten z. B. bei ihren Versuchen zur Herstellung synthetischer *B. napus*-Formen aus der Kreuzung *B. campestris*  $\times$  *B. oleracea* je 100 bestäubte Blüten U (1935) und BRUNE (1949) etwa 0,6 Samen, HOFFMANN u. PETERS (1958) 0,25, OLSSON et al. (1955) 0,04 sowie SUTTON (1908), NELSON (1927), CALDER (1937) und BECKER

(1951, 1952) praktisch überhaupt keinen Bastardsamen, während RUDORF aus 8 bestäubten Blüten 19 Hybriden (= 250 je 100 Blüten!) aufzog. Andererseits gelang, wie schon SAGERET (loc. cit.) erwähnte, die reziproke Kreuzung bislang in der Regel nicht. Nur ein einziges Mal erzielten HOFFMANN u. PETERS (1958) in langjährigen Kreuzungsversuchen einen unerwartet guten Ansatz bei der Kreuzung *B. oleracea* × *B. campestris* (und zwar im Jahre 1956: 64 Bastarde aus 1383 Blüten).

Da der Züchter stets daran interessiert sein muß, für eine Auslese züchterisch wertvoller Kombinationen ein möglichst breites Ausgangsmaterial zur Verfügung zu haben, ist es von entscheidender Bedeutung, durch eine geeignete Handhabung den Samenertrag vor allem bei jenen Artkreuzungen zu heben, die im allgemeinen schlecht ansetzen. Dafür aber ist es Voraussetzung, daß die Ursachen für das Mißlingen der Kreuzungen bekannt sind. Von Bedeutung scheinen nicht nur die Umweltfaktoren während der Bestäubung (vgl. HOFFMANN u. PETERS 1958), der Genotyp (vgl. SINSKAJA 1927 u. a.) oder das Geschick des Bearbeiters, sondern auch der physiologische Zustand der verwendeten Elternpflanzen (Lit. bei MIZUSHIMA 1952) zu sein. Fast sämtliche älteren Arbeiten aber beschränken sich darauf, den Kreuzungserfolg lediglich mit der Anzahl und Beschaffenheit der resultierenden Samen zu erfassen. Einzelheiten der Befruchtung oder Embryoentwicklung nach artfremder Bestäubung sind kaum untersucht. Darum machten wir es uns erstmals im Jahre 1957 zur Aufgabe, dieser Frage in umfangreicheren Kreuzungsversuchen nachzugehen. Die vorliegende Mitteilung berichtet von Untersuchungen über die Pollenkeimung und das Pollenschlauchwachstum als ersten Schritt zum Gelingen einer Kreuzung zwischen verschiedenen *Brassica*-Arten. Die Veröffentlichung unserer Befunde über die sich anschließenden Vorgänge bei der Befruchtung, Embryoentwicklung und Samenbildung in denselben Kreuzungen soll in einer weiteren Arbeit folgen.

### Material und Methode

Das Ausgangsmaterial für die interspezifischen Kreuzungen bestand aus je einer weitgehend homozygoten Linie der drei wichtigsten diploiden *Brassica*-Arten und ihrer zugehörigen Amphidiploiden. Um diese Linien zu erhalten, wurden von jeder Art aus der morphologisch einheitlichsten Population, die im Kruziferen-Sortiment des Instituts für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung in Göttingen vorhanden war, je 15 Pflanzen ausgelesen und in den folgenden drei Generationen einzelpflanzenweise mit sich selbst bestäubt. Bei den amphidiploiden Arten war es für einen Selbstungsansatz ausreichend, die betreffenden Pflanzen kurz vor dem Aufblühen der ersten Blüten mit Pergamintüten zu isolieren und diese im Verlauf der Blütezeit mehrmals kräftig zu schütteln. Die diploiden Arten hingegen sind weitgehend selbststeril, so daß dieselbe Methode hier nur sehr spärlichen Ansatz ergibt. Wie schon seit langem bekannt ist (vgl. Literatur bei MURABAA 1957a), erhält man jedoch bessere Ergebnisse, wenn nicht offene Blüten, sondern Knospen bestäubt werden. Deshalb wurden zur Selbstbestäubung dieser Arten die Knospen 2—3 Tage vor dem Aufblühen mit einer Schere (nach WIERING 1958) geöffnet und mit reifem Pollen aus offenen Blüten bestäubt.

Während durch mikroskopische Kontrolle des Pollenschlauchwachstums und Berücksichtigung des Samenertrages bei den amphidiploiden Arten auf hohe Selbstfertilität geachtet wurde, wurden die diploiden auf hochgradige Selbststerilität hin ausgelesen. Dem-

entsprechend wurden für die interspezifischen Kreuzungen folgende Linien ausgewählt:

- B. oleracea* var. *botrytis*, Brokkoli „De Cicco“-Linie 237/10
- B. campestris* ssp. *navinosa* (Svalöf)-Linie 85/4
- B. nigra* (Herk. Tripolis)-Linie 102/2
- B. napus*, Sommerraps „Svalöfs Regina II“-Linie 53/15
- B. juncea* (Herk. Sofia)-Linie 95/13
- B. carinata* (Herk. Harron)-Linie 99/6.

Diese Arten wurden seit 1958 während der Monate März bis Oktober im Freiland angezogen. Standraum und Düngung wurden ausreichend für einen gleichmäßigen, kräftigen Wuchs jeder Einzelpflanze bemessen. Zu den Bestäubungen wurden im Normalfalle nur diejenigen gesunden Blüten im mittleren Teil der Hauptinfloreszenzen herangezogen, die sich am gleichen Tage öffneten. Sie wurden am Vortage mit einer Pinzette kastriert, danach durch Pergamintüten isoliert und am folgenden Tage (zum Zeitpunkt ihres erstmaligen Öffnens) bestäubt. Jeweils die Hälfte der an jeder Infloreszenz verwendeten Blüten wurde später zur Untersuchung des Pollenschlauchwachstums fixiert; die übrigen wurden an der Pflanze belassen, um an ihnen Embryoentwicklung und Samenansatz verfolgen zu können.

In anderen Versuchen, in denen reproduzierbare Veränderungen der Umweltfaktoren notwendig waren, wurden die Infloreszenzen kurz vor dem Kastrieren der Blüten etwa 30 cm lang unter Wasser abgeschnitten und für die Dauer des Versuchs in Wassergläser eingestellt. In Vergleichen mit Kreuzungsergebnissen an Freilandpflanzen wurde nachgewiesen, daß die Befruchtungverhältnisse durch das Abschneiden der Infloreszenz in den folgenden drei Tagen nicht beeinflusst waren.

Zur Pollengewinnung wurden in der Regel morgens vor Beginn des Insektenfluges aus Blüten, die sich gerade zum ersten Male öffneten, Antheren entnommen und bis zum Abend bei 20°C in einem Exsikkator über Silikagel aufbewahrt. Dann wurden die Pollen mit einem feinen Haarpinsel abgestrichen und vorsichtig auf die Narben der vorher kastrierten Blüten in gleichmäßig dünner Schicht aufgetragen. Dabei wurde angestrebt, etwa soviel Pollen zu verwenden, daß ihre Anzahl im mikroskopischen Präparat etwa der Zahl der Narbenpapillen entsprach (vgl. S. 303). Bestäubt wurden nur vollständig unversehrte, turgeszente Narben. Darum war es beim Kastrieren vor allem von jüngeren Knospen notwendig, darauf zu achten, daß Kelch und Korolle beim Öffnen möglichst wenig beschädigt wurden, daß beim Entfernen der Antheren die Filamente in der Blüte belassen und hernach die Blütenblätter wieder sorgfältig zusammengelegt, d. h. die Knospe geschlossen wurde. Kastrierte Blüten, die verspätet aufblühten oder deren Griffel sich zu diesem Zeitpunkt schon gelblich färbte, wie es bei der verwendeten Brokkoli-Sorte zuweilen der Fall war, wurden verworfen.

Die zahlreichen Präparations- und Färbeverfahren zur Darstellung von Pollenschläuchen im Griffelgewebe (vgl. Zusammenfassung bei GLENK 1958) setzen entweder Paraffinschnitte voraus oder waren aus anderen Gründen für die vorliegenden Untersuchungen zu aufwendig oder zu ungenau. Da es erforderlich war, den Ablauf dieser Befruchtungsvorgänge in größeren Serien von Präparaten zu studieren, mußte eine Methode gefunden werden, die es erlaubte, Pollenkeimung und Schlauchwachstum bis in den Fruchtknoten hinein schnell und sicher zu verfolgen. In Weiterentwicklung des von SROU (1931) bzw. OLSSON (1953) verwendeten Verfahrens (vgl. kürzlich auch DIONNE u. SPICER 1958) wurde darum folgendermaßen vorgegangen: Zu verschiedenen Zeiten nach der Bestäubung wurden die Griffel kurz unterhalb ihres Ansatzes am Fruchtknoten abgenommen und in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert. Nach 24 Stunden oder später wurden sie in drei bis fünf parallele Längsstreifen zerschnitten. Dabei bewährte sich ein Rasierapparat, in den gleichzeitig mehrere Klängen eingelegt wurden, die durch dünne Zwischenscheiben voneinander getrennt waren. Jeweils die medianen Schnitte wurden mindestens 4—5 Stunden lang in Karmin-Anilinblau-Lösung gefärbt, d. h. in 5%igem Essigsäurekarmin, dem soviel gesättigte Anilinblau-Lösung in 45%iger Essigsäure zugesetzt worden war, daß das Gemisch einen violetten Farbton erhielt. Die gefärbten Schnitte wurden zur

Mazeration und Differenzierung in 45%iger Essigsäure auf einem Objektträger gekocht und zu Quetschpräparaten verarbeitet. Das Quetschen mit einer kleinen Gummirolle geschah so, daß der Griffel nur quer zu seiner Längsachse ausgebreitet wurde und die räumliche Zuordnung der einzelnen Zellen sowie der Längszusammenhalt des Leitgewebes erhalten blieb. In den Präparaten konnte die Anzahl der gekeimten und folglich mehr oder weniger

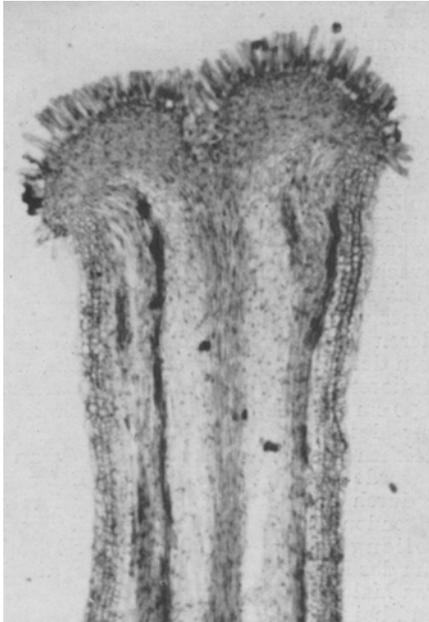


Abb. 1. Längsschnitt durch Narbe und Griffel von *B. napus*. Vergr. 38 ×.

entleerten Pollenkörner auf Grund ihrer geringeren Färbbarkeit auch dann genau ermittelt werden, wenn diese bei der Präparation von ihrem zugehörigen Pollenschlauch abgerissen waren; denn stets waren die ungekeimten Pollen tief blau gefärbt. Ebenso waren in allen Präparaten die kräftig blauen Pollenschläuche zwischen den rotviolett gefärbten Leitgewebezellen den ganzen Griffel hindurch ohne Mühe zu verfolgen (vgl. Abb. 4 b).

Die im folgenden angegebenen Werte für die Pollenkeimung und das Schlauchwachstum stellen in allen Fällen Mittelwerte dar, die sich aus den mikroskopischen Beobachtungen an mindestens 10 verschiedenen Präparaten zusammensetzen. Die Photographien der Abb. 1, 4a und 5 wurden von Paraffinschnitten aufgenommen, die in Karmin-Anilinblau gefärbt worden waren.

Die statistische Auswertung der Versuchsergebnisse erfolgte mit Hilfe der  $\chi^2$ -Methode und des *t*-Testes nach STUDENT. Die entsprechenden *P*-Werte wurden den Tafeln von FISHER u. YATES (1957) entnommen.

### Ergebnisse der Versuche

#### Der Normalverlauf des Pollenschlauchwachstums

Abb. 1 zeigt einen Längsschnitt durch den Griffel einer *Brassica*-Art. Man erkennt die halbkugelförmige Narbe und das zentrale Leitgewebe des Griffels. Die Zellen der Narbenepidermis sind zu Papillen ausgezogen, die am Grunde flaschenförmig erweitert sind und ähnlich wie Drüsenzellen einen großen Kern besitzen. Sie sind zudem von einer durchgehenden Kutikula bedeckt, die man bei stärkerer Vergrößerung schon mikroskopisch von der inneren, zellulosehaltigen Zellwand unterscheiden kann.

Arteigene, fertile Pollenkörner, die auf diese Narbenoberfläche gelangen, beginnen nach kurzer Zeit zu keimen und ihren Pollenschlauch in der Regel durch die der Narbe zugewandte Keimpore hinauszuschieben. Das weitere Wachstum veranschaulicht Abb. 2. Zunächst wächst der Pollenschlauch an die Papillen heran und heftet sich mit seiner Spitze in ihrem oberen Drittel an. Diese verbreitert sich dabei (Abb. 2a) und sitzt nun wie ein angepreßter Saugnapf der Papillenzellwand auf. Darüber hinaus läßt Abb. 2b im Längsschnitt erkennen, daß der unter dieser Stelle liegende Cytoplasmawandbelag der Papille deutlich (oft um das zwei- oder dreifache) verdickt ist. Im folgenden kann die Schlauchspitze die Kutikula durchdringen und schiebt sich nun zwischen dieser und der Zellulosewand an der Papillenzelle hinab. Daß der Pollenschlauch selbst tatsächlich nicht in die Zelle eindringt, lassen der Längsschnitt in Abb. 2c und der Querschnitt in Abb. 2d eindeutig erkennen. Der Pfeil in Abb. 2c deutet auf die Stelle hin, an der der Pollenschlauch die Kutikula durchbohrt hat und bis zu der seine Spitze nun zwischen dieser und der Zellwand eingeschlossen ist. Auch Abb. 2d zeigt (vor allem unterhalb des Schlauchquerschnitts), daß der Pollenschlauch in diesem Stadium ausschließlich von der

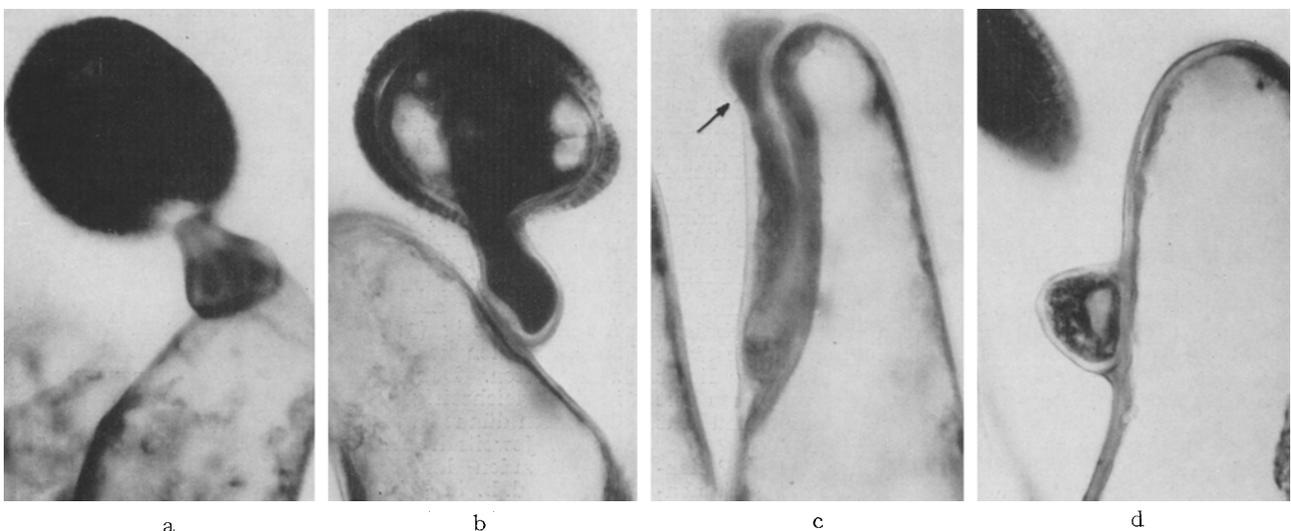


Abb. 2. Eindringen eines Pollenschlauchs in die Wand einer Narbenpapille nach artgleicher Fremdbestäubung von *B. carinata*. Näheres vgl. Text. Vergr. 600 ×.

Kutikula der Papille umhüllt wird. Weiterhin ist in Abb. 3 eine Papille dargestellt, aus der der Pollenschlauch offensichtlich beim Quetschen des Präparats herausgezogen wurde und deren Zellwand unter dem Loch in der Kutikula augenscheinlich vollständig intakt ist. Auch während seines weiteren Wachstums tritt der Pollenschlauch niemals in eine Zelle ein. Wie Abb. 4a an einem Längsschnitt durch das Narbengewebe und Abb. 5 an einem weiter proximal gelegenen Querschnitt durch das Griffelgewebe darstellen, sind die dunkelblauen Pollenschläuche stets nur in den Interzellularen bzw. zwischen den Zellen zu finden.

daß bei sonst fertilen Bestäubungen dann niemals eine Pollenkeimung erfolgte, wenn sich in einem Präparat nur weniger als 8 bis 10 Pollenkörner statt der bei normaler Bestäubung üblichen 350 bis 500 vorfanden. Eine bestimmte Mindestmenge an Pollen

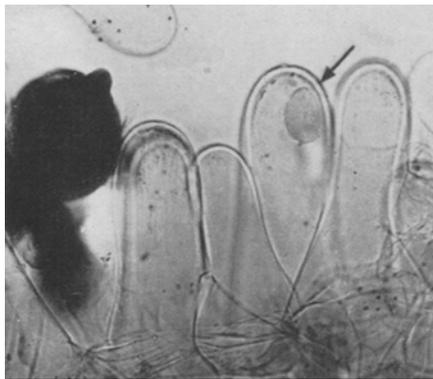


Abb. 3. Narbenpapille von *B. napus* mit einem Loch in der Kutikula (bei Pfeil), durch das ein Pollenschlauch in die Wand eingedrungen ist. Vergr. 480 $\times$ .

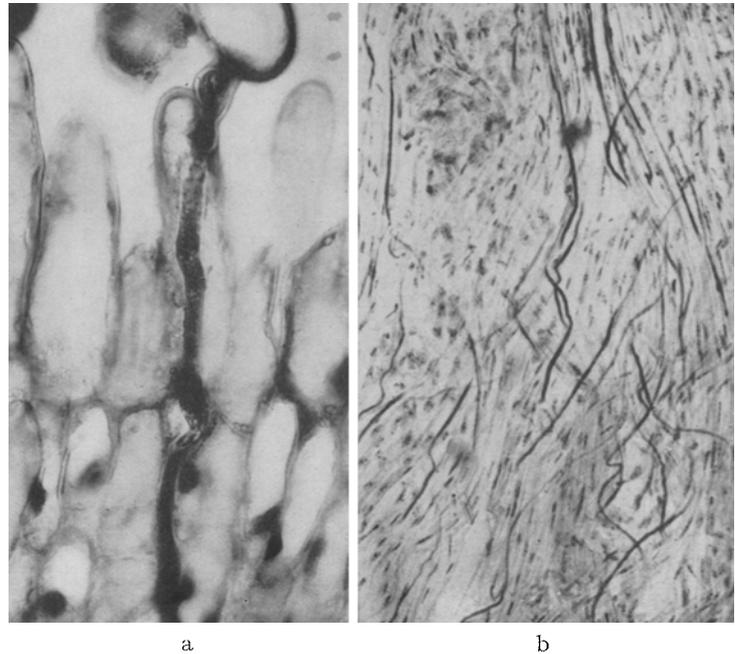


Abb. 4. In das subepidermale Narbengewebe eindringender Pollenschlauch bei *B. napus* (a: Mikrotomschnitt) und Pollenschläuche im Leitgewebe von *B. oleracea* (b: Quetschpräparat). Vergr. 480  $\times$  bzw. 120  $\times$ .

Die Dauer dieser ersten Stadien des Pollenschlauchwachstums bei fertilen Bestäubungen innerhalb der verschiedenen untersuchten *Brassica*-Arten (d. h. bei Fremdbestäubung der diploiden bzw. Fremd- oder Selbstbestäubung der amphidiploiden Formen) läßt sich nur ungefähr angeben, da die Ergebnisse im einzelnen je nach Witterung und anderen Faktoren streuen. In vergleichenden Untersuchungen waren jedoch vor allem bei *B. napus* gegenüber *B. carinata* sichere Unterschiede in der Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit nachzuweisen. Durch Fixierung von je 3  $\times$  10 Griffeln zu 14 verschiedenen Zeiten nach einer Fremdbestäubung wurden die Werte der Tab. 1 erhalten. Diese stellen Durchschnittswerte für die Zeit dar, die vergeht, bis mindestens 50% aller im Präparat beobachteten Pollenschläuche das betreffende Wachstumsstadium erreicht bzw. mindestens 10 Pollenschläuche nach ihrem Eindringen in die Narbe auf dem Weg zur Samenanlage die angegebene Stelle im Griffel passiert haben.

scheint also für einen normalen Befruchtungsablauf notwendig zu sein. Andererseits keimten bei reichlicher Bestäubung (>1000 Pollenkörner je Präparat) sämtliche, auch die entfernter liegenden Pollen aus,

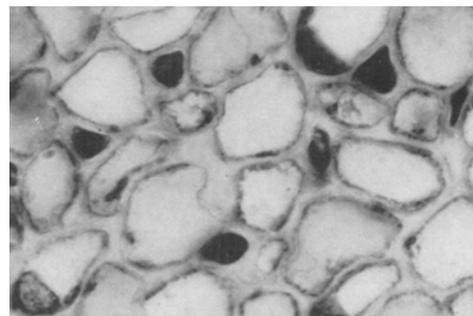


Abb. 5. Querschnitt durch einen Narbenkopf von *B. napus* mit Pollenschläuchen zwischen den Zellen. Vergr. 520  $\times$ .

In weiteren Voruntersuchungen wurde der Einfluß der Pollenmenge auf die Pollenkeimung und das Schlauchwachstum beobachtet. Dabei ergab sich,

letztere allerdings zuweilen verzögert. Die Pollenschläuche erreichten in diesem Falle häufig mehr als das Zehnfache ihrer üblichen Länge, ehe sie oft zu mehreren (bis zu 4) in eine Papille eindringen konnten. Sie blieben jedoch auch unter diesen Umständen

Tabelle 1. Zeitlicher Verlauf des Pollenschlauchwachstums nach artgleicher Bestäubung.

Entwicklungsstadium	<i>B. oleracea</i>	<i>B. nigra</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. carinata</i>	<i>B. juncea</i>	<i>B. napus</i>
gekeimt	50 min	40 min	50 min	60 min	50 min	40 min
Spitze an Papille angeheftet	—	—	—	80 min	—	50 min
in Papillenwand eingedrungen	80 min	70 min	80 min	120 min	80 min	60 min
in Narbe eingewachsen	—	—	—	3 h	—	70 min
Narbenkopf durchwachsen	—	—	—	4 h	—	80 min
Griffel halb durchwachsen	—	—	—	5 h	—	—
in Fruchtknoten eingedrungen	4 h	3 h	4 h	7 h	4 h	2 h

stets mehr oder weniger gerade und ausnahmslos unverzweigt. In entsprechender Weise war ihre Wachstumsgeschwindigkeit von der Anzahl der auf die Narbe aufgetragenen Pollenkörner abhängig. Bei spärlicher Bestäubung benötigten die Pollenschläuche zuweilen die doppelte Zeit und mehr, um die in Tabelle 1 angeführten Stadien zu erreichen.

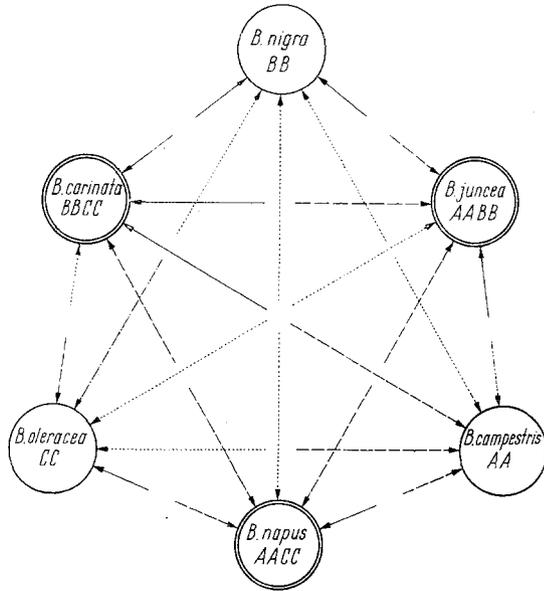


Abb. 6. Schematische Darstellung der Kreuzungsverträglichkeit verschiedener *Brassica*-Arten auf Grund ihres unterschiedlichen Pollenschlauchwachstums nach artfremder Bestäubung. Die Pfeile weisen von der väterlichen zur mütterlichen Elternpflanze.  
Es bedeuten: Pollenschlauchwachstum > 50% ———>; 10—50% - - - ->; > 10% .....> und 0% —·—·>.

Bei einer reichlichen Bestäubung hingegen waren im Vergleich zu einer normalen (auch bei den im folgenden beschriebenen interspezifischen Kreuzungen!) keine Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der Schläuche zu beobachten.

den artgleichen Bestäubungen bestehen. Demgegenüber verhalten sich die Pollenschläuche in den Kreuzungen, die durch punktierte Pfeile markiert sind, grundsätzlich anders. Schon die Keimung war insbesondere in der Kreuzung *B. oleracea* × *B. nigra* generell stark verzögert; im Mittel waren selbst 24 Stunden nach der Bestäubung erst 54,1% aller Pollenkörner (gegenüber 77,9% nach artgleicher Fremdbestäubung von *B. nigra*) gekeimt. Zudem waren sämtliche Schläuche völlig abnorm gestaltet. Aus zahlreichen Pollen waren zwei oder sogar drei Schläuche ausgetreten (Abb. 7c), die oft am Ende unförmig verdickt oder verzweigt (Abb. 7b) waren. Andere hefteten sich in der beschriebenen Weise mit ihrer Spitze an die Narbenpapillen an, waren jedoch offensichtlich nicht in der Lage, die Kutikula zu durchdringen; denn in keinem Falle konnte ein Eindringen der Pollenschläuche in die Papillenwand beobachtet werden. Da sie aber trotzdem noch eine Zeitlang weiterwuchsen, legten sie sich nach rückwärts um und bogen dabei zumeist schleifenförmig aus (Abb. 7a). Dadurch entstand innerhalb von 72 Stunden nach der Bestäubung schließlich ein wirres Knäuel, das oft größer als das Pollenkorn werden konnte, bis der Pollenschlauch schließlich in der Nähe seiner Spitze aufplatzte und damit sein Wachstum einstellte.

Zwischen diesen beiden Extremen, bei denen die Pollenschläuche entweder weitgehend ungestört bis in die Samenanlage hinabwuchsen oder an den Papillen vollständig blockiert waren, traten in den verschiedenen Kreuzungen alle Übergänge auf. Mit zunehmender Verträglichkeit der beiden Partner fanden sich häufiger einzelne Pollenschläuche, die die Kutikula durchdringen konnten. Die meisten von diesen blieben allerdings noch in der Papillenwand oder im Gewebe des Narbenkopfes stecken und

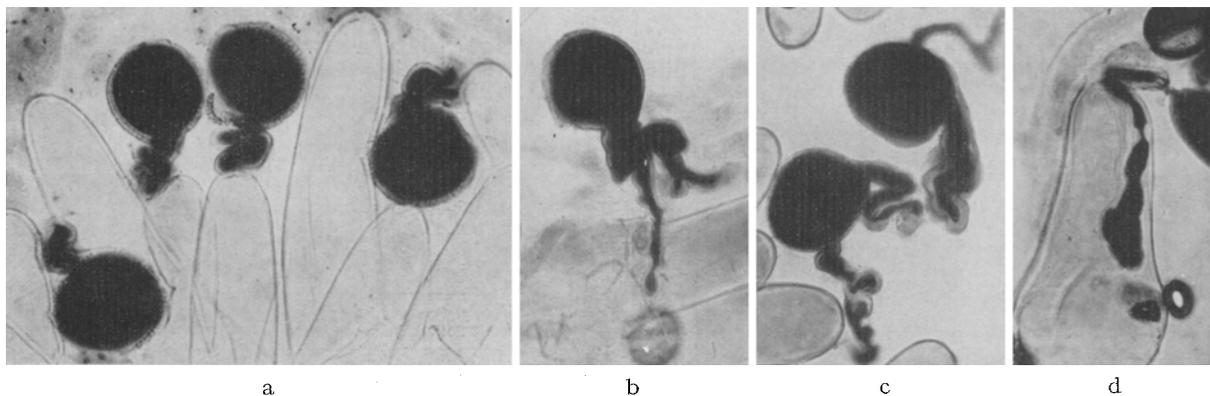


Abb. 7. Pollenschlauchwachstum nach artfremder Bestäubung von *B. oleracea* × *B. nigra* (a—c) und *B. carinata* × *B. oleracea* (d). Näheres vgl. Text. Vergr. 400 ×.

Pollenkeimung und Schlauchwachstum nach artfremder Bestäubung

Das Schema in Abb. 6 stellt eine summarische Übersicht über das Pollenschlauchverhalten bei den 30 möglichen Bastardierungen zwischen den verwendeten sechs *Brassica*-Arten dar. Die ausgezogenen Pfeile bezeichnen diejenigen Artkreuzungen, in denen das Pollenschlauchwachstum weitgehend den beschriebenen normalen Verlauf nimmt und in der Regel nur quantitative Unterschiede in der Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit gegenüber

waren 48 Stunden nach der Bestäubung an ihrer Spitze blasig aufgetrieben oder geplatzt (Abb. 7d). In anderen Kreuzungen waren einzelne Schläuche in der Lage, im Griffel hinab oder sogar bis in den Fruchtknoten einzuwachsen. Oft war dieses Wachstum aber so stark verlangsamt, daß die Eizelle, sofern sie überhaupt erreicht wurde, offenbar schon nicht mehr befruchtungsfähig war. Diese unterschiedlichen Grade der Pollenschlauchhemmung sind aus Tab. 2 an einer Serie (Nr. 3/58) von Kreuzungen zwischen allen sechs Linien ersichtlich.

Tabelle 2. *Pollenkeimung und Schlauchwachstum 24 Stdn. nach artfremder Bestäubung.*

Die Zeichen bedeuten: + = vorhanden, — = nicht vorhanden, F = Fremd- und S = Selbstbestäubung.

Kreuzung	gekeimt %	Schlauchspitze an Papille angeheftet %	in Papillenwand eingedrungen %	gekrümmte Pollen- schläuche	Narbenkopf durch- wachsen	Griffel halb- durch- wachsen	in Frucht- knoten ein- gedrungen
<i>B. oleracea</i> × <i>B. oleracea</i>	F	97,3			—		+
	S	31,7	14,2	0	+	—	
	× <i>B. nigra</i>	54,1	39,4	0	+	—	
	× <i>B. campestris</i>	85,6		21,3	+	—	
	× <i>B. carinata</i>	32,4		4,5	—	—	
	× <i>B. juncea</i>	79,4		1,4	+	—	
<i>B. nigra</i> × <i>B. nigra</i>	F	77,9			—		+
	S	68,4	88,3	0	+	—	+
	× <i>B. oleracea</i>	49,3		7,2	+	—	
	× <i>B. campestris</i>	77,1		17,3	+	—	
	× <i>B. carinata</i>	94,3			—		+
	× <i>B. juncea</i>	91,8			—		+
<i>B. campestris</i> × <i>B. campestris</i>	F	86,3		24,4	+	—	
	S	74,3			—		+
	× <i>B. oleracea</i>	61,2	79,7	0	+	—	
	× <i>B. nigra</i>	79,6		6,4	+	+	
	× <i>B. carinata</i>	81,3			+	—	
	× <i>B. juncea</i>	51,9		15,3	+	—	+
<i>B. carinata</i> × <i>B. carinata</i>	F	82,7			+		+
	S	97,4			—		+
	× <i>B. oleracea</i>	84,8			—		+
	× <i>B. nigra</i>	54,6	41,6	1,2	+	—	
	× <i>B. campestris</i>	89,3			—		+
	× <i>B. juncea</i>	96,1			—		+
<i>B. juncea</i> × <i>B. juncea</i>	F	88,7			—		+
	S	81,4			+		+
	× <i>B. oleracea</i>	95,3			—		+
	× <i>B. nigra</i>	79,5	63,9	0,6	+	—	+
	× <i>B. campestris</i>	72,8			+	+	
	× <i>B. carinata</i>	86,3			—		+
<i>B. napus</i> × <i>B. napus</i>	F	92,7			+	+	+
	S	68,3			+		+
	× <i>B. oleracea</i>	90,4			+		+
	× <i>B. nigra</i>	91,7			—		+
	× <i>B. campestris</i>	86,3			—		+
	× <i>B. carinata</i>	69,2			+		+
<i>B. juncea</i> × <i>B. juncea</i>	F	92,8			+	+	+
	S	87,6		12,4	+	—	+
	× <i>B. oleracea</i>	87,6			—		+
	× <i>B. nigra</i>	92,8			+	—	+
	× <i>B. campestris</i>	87,6			—		+
	× <i>B. carinata</i>	61,5			+	+	+
× <i>B. juncea</i>	81,9			+		+	

In dieser Versuchsreihe wurde das Pollenschlauchwachstum 24 Stunden nach der Bestäubung wie üblich in jeweils mindestens 10 Präparaten festgestellt. Um möglichst vergleichbare Werte zu erhalten, erfolgten alle Bestäubungen am gleichen Tage (21. 8. 1958). Um weiterhin bei der Auswertung der Versuche den Einfluß ausschalten zu können, den — wie schon die ersten Beobachtungen zeigten — der physiologische Zustand der Mutterpflanze auf das Pollenschlauchwachstum ausüben kann, wurde jede der drei bis fünf an einer Infloreszenz zur Verfügung stehenden Blüten mit Pollen einer anderen Art bestäubt. Gleichzeitig wurde an allen verwendeten Mutterpflanzen außer einer artgleichen Fremdbestäubung (F) zumindest auch eine Selbstbestäubung (S) durchgeführt. Kreuzungen auf Pflanzen, die sich nachträglich bei der mikroskopischen Untersuchung als nicht vollständig selbststeril (bei den diploiden) bzw. selbstfertil (bei den amphidiploiden Arten) erwiesen, wurden verworfen. Der Anteil dieser Pflanzen war aber bei allen sechs Linien kleiner als 5%.

Dieselbe Kreuzungsreihe wurde in den Jahren 1958 und 1959 unter recht verschiedenen Witterungsbedingungen insgesamt fünfmal wiederholt. Dabei ergab sich besonders in den vielen Fällen einer mittleren bis geringen Kreuzungsverträglichkeit eine nicht unerhebliche Streuung der Ergebnisse. Während in allen Wiederholungen Kreuzungen wie *B. oleracea*

× *B. napus* oder *B. nigra* × *B. carinata* ausnahmslos positiv oder die Kreuzung *B. oleracea* × *B. nigra* ausschließlich negativ ausfielen, waren Pollenkeimung und Schlauchwachstum bei den übrigen Kombinationen variabel. In der Kreuzung *B. oleracea* × *B. campestris* z. B. hatten in der Serie Nr. 2/58 nach 24 Stunden mehr als 10 Pollenschläuche den Narbenkopf durchwachsen, während bei derselben Kreuzung in der Serie Nr. 4/59 während dieser Zeit nur weniger als 5% aller Pollenschläuche die Hemmzone der Narbenepidermis durchdringen konnten.

Auf Grund dieser Befunde lag daher der Gedanke nahe zu versuchen, die eingangs gestellte Aufgabe, bei den verschiedenen Artbastardierungen in der Gattung *Brassica* zu einem höheren Ansatz zu kommen, durch eine Analyse der einzelnen Faktoren anzugehen, die hier das Pollenschlauchwachstum bestimmen. Aus einem Vergleich der sechs Kreuzungsserien ergaben sich Hinweise, daß offenbar Unterschiede im physiologischen Zustand der Mutterpflanze die Kreuzungsverträglichkeit ebenso beeinflussen können, wie es aus der praktischen Züchtung der kultivierten *Brassica*-Formen von Umweltfak-

toren, vor allem der Luftfeuchtigkeit und Temperatur zur Zeit der Kreuzung bekannt ist.

Eine dritte Möglichkeit, die Kreuzungsunverträglichkeit zwischen verschiedenen Arten zu überwinden, besteht häufig darin, daß man sich aus dem Sortiment der verschiedenen Varietäten jeweils die Vertreter der betreffenden Art herausucht, die sich erfahrungsgemäß am besten als Kreuzungspartner eignen. Diese Frage, die u. a. WATKINS (1932), ROEMER (1935) und BRUNE (1949) in verschiedenen *Brassica*-Kreuzungen untersuchten, wurde nicht weiter verfolgt; bei allen unseren Versuchen blieb die genetische Grundlage unverändert.

#### Die Beeinflussung der Hemmung von Pollenkeimung und Schlauchwachstum durch Umweltfaktoren

Um den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Ergebnisse von artfremden Bestäubungen zu prüfen, wurden bei den in Tab. 3 angeführten Kreuzungen

Tabelle 3. Pollenkeimung und Schlauchwachstum bei unterschiedlicher Luftfeuchtigkeit 24 Stdn. nach artfremder Bestäubung ( $n = 10$ ).

Kreuzung	gekeimt (% $\pm$ m)		in Papillen eingedrungen (% $\pm$ m)	
	trocken	feucht	trocken	feucht
<i>B. oleracea</i> $\times$ <i>B. nigra</i>	2,1 $\pm$ 0,76	73,2 $\pm$ 4,07	0	0
<i>B. oleracea</i> $\times$ <i>B. campestris</i>	36,7 $\pm$ 5,29	88,3 $\pm$ 6,81	18,3 $\pm$ 1,24	22,5 $\pm$ 2,16
<i>B. nigra</i> $\times$ <i>B. oleracea</i>	5,4 $\pm$ 1,08	71,0 $\pm$ 5,24	8,4 $\pm$ 0,73	7,3 $\pm$ 0,54
<i>B. nigra</i> $\times$ <i>B. campestris</i>	18,3 $\pm$ 1,02	85,7 $\pm$ 6,37	19,4 $\pm$ 1,53	21,5 $\pm$ 1,98
<i>B. campestris</i> $\times$ <i>B. oleracea</i>	22,4 $\pm$ 3,85	91,6 $\pm$ 5,99	48,6 $\pm$ 4,04	40,9 $\pm$ 3,54
<i>B. campestris</i> $\times$ <i>B. nigra</i>	11,9 $\pm$ 2,34	80,3 $\pm$ 7,23	9,2 $\pm$ 0,74	7,3 $\pm$ 0,58
<i>B. campestris</i> $\times$ <i>B. juncea</i>	44,8 $\pm$ 8,23	85,6 $\pm$ 9,12	14,7 $\pm$ 1,32	16,2 $\pm$ 1,78
<i>B. carinata</i> $\times$ <i>B. oleracea</i>	21,3 $\pm$ 4,91	77,4 $\pm$ 6,41	0,4 $\pm$ 0,27	2,1 $\pm$ 0,43
<i>B. napus</i> $\times$ <i>B. nigra</i>	36,1 $\pm$ 5,04	94,5 $\pm$ 7,28	14,9 $\pm$ 1,36	12,7 $\pm$ 1,02

unmittelbar nach der Bestäubung einzelne Infloreszenzen möglichst lang abgeschnitten und in Wassergläser eingestellt. Sodann wurden ihre Spitzen mit den Blüten herabgebogen und in Erlenmeyer-Kolben eingeschlossen, von denen einige wasserfreies Sili-

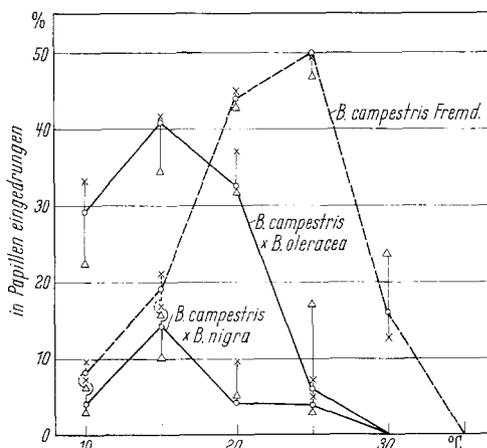


Abb. 8. Pollenschlauchwachstum bei verschiedener Temperatur 24 Stunden nach artfremder (—) bzw. 1 Stunde nach artgleicher (---) Bestäubung.

kagel, andere feuchtes Filtrierpapier enthielten (vgl. CHRIST 1959). Die mikroskopische Auszählung der nach 24 Stunden gekeimten Pollenkörner ergab, daß sich die Hemmung der Pollenkeimung bei niedriger Luftfeuchtigkeit durch eine höhere Wasserdampfsättigung der die Narben umgebenden Luft weitgehend beseitigen läßt. Die Zahl der gleichzeitig in die Papillenwand eingedrungenen Pollenschläuche hingegen ließ keine gesicherte Abhängigkeit von der Wasserdampfspannung erkennen.

In Abb. 8 sind drei Wiederholungen eines Bestäubungsversuchs an abgeschnittenen Infloreszenzen im Lichtthermostaten ( $\pm 2^\circ\text{C}$ ) bei verschiedenen Temperaturen dargestellt. Während das Pollenschlauchwachstum 1 Stunde nach artgleicher Fremdbestäubung von *B. campestris* ein Temperaturoptimum bei etwa  $25^\circ\text{C}$  zeigt, ist der Prozentsatz der artfremden Pollen, die 24 Stunden nach der Bestäubung zum mindesten in die Papillenwand eingedrungen sind, bei einer Temperatur von etwa  $15^\circ\text{C}$  deutlich am höchsten ( $P < 0,001$ ). Dieselbe Temperaturabhängigkeit des Schlauchwachstums von *B. nigra*- und *B. oleracea*-Pollen fand sich in entsprechenden Kreuzungsversuchen mit *B. napus* und *B. nigra* als Mutter, wenn auch die Differenzen hier nicht so gut wie bei *B. campestris* gesichert waren ( $P < 0,05$ ). Gleichzeitig läßt Abb. 8 die auch in anderen Versuchen beobachtete Tatsache erkennen, daß die Streuung

der Einzelwerte bei unverträglichen Kreuzungen erheblich größer als bei fertilen ist.

Leider fehlten die technischen Hilfsmittel, um bei diesem Temperaturversuch, wie es eine exakte Versuchsanstellung erfordert hätte, auch die Luftfeuchtigkeit konstant zu halten. Es war darum lediglich möglich, bei den gewählten Temperaturen durch Aufstellen von Wasserschalen jeweils für eine Wasserdampfsättigung der umgebenden Luft zu sorgen. Wie die Auszählungen ergaben, wurde auf diese Weise nach 24 Stunden in allen Kreuzungen eine vollständige (der artigen Bestäubung entsprechende) Pollenkeimung erreicht.

Die folgenden Untersuchungen im Lichtthermostaten an abgeschnittenen Infloreszenzen, die Aufschluß über die Beeinflussung der Pollenschlauchhemmung durch den physiologischen Zustand der Mutterpflanze geben sollten, mußten aus den gleichen versuchstechnischen Gründen oberhalb dieses Temperaturoptimums für die artfremde Bestäubung und zwar bei  $20^\circ\text{C}$  durchgeführt werden.

#### Die Abhängigkeit der Hemmung des Pollenschlauchwachstums vom physiologischen Zustand der Mutterpflanze

Die in der Literatur beschriebenen Kreuzungen zwischen verschiedenen *Brassica*-Arten wurden, wie sich den Angaben der Autoren z. T. entnehmen läßt, offensichtlich recht unterschiedlich gehandhabt. In einigen Fällen z. B. wurde unmittelbar nach dem Kastrieren, in anderen erst einige Tage später bestäubt. Selten nur ist das Entwicklungsstadium oder der Wuchs der Mutterpflanze vermerkt, mit der gekreuzt wurde, oder beschrieben, ob die ersten oder spätere Blüten einer Pflanze verwendet wurden. Darum erschien es denkbar, daß derartige physiologische Faktoren mit für die unterschiedlichen Kreuzungsergebnisse der verschiedenen Autoren verantwortlich sein könnten. Das nachzuprüfen, sollte die Aufgabe der folgenden Versuche sein.

Als erstes wurde in drei verschiedenen, wenig verträglichen Kreuzungen das Alter der bestäub-

ten Blüte variiert. Dazu wurden an jeweils mehreren Infloreszenzen von Freilandpflanzen die ungefähr 10 bis 15 ältesten, sowie 3 bzw. 6 Tage später wiederum je etwa 10 der folgenden Knospen kastriert. Zugleich wurden vom ersten Tage an täglich die Knospen, die sich gerade zum ersten Male öffneten, mit Schildchen markiert. Unmittelbar nach dem

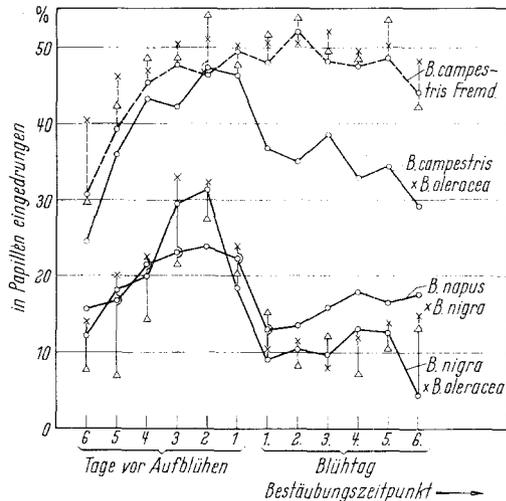


Abb. 9. Pollenschlauchwachstum bei verschiedenem Alter der Blüte 24 Stunden nach artfremder (—) bzw. 1 Stunde nach artgleicher (---) Bestäubung. Versuchsdaten: 5. 5. 1958  $\Delta$ - $\Delta$ ,  $\Delta$ , 12. 8. 1958  $\circ$ - $\circ$ - $\circ$  und 10. 9. 1959  $\times$ - $\times$ - $\times$ .

letzten Kastrieren, also am 6. Tage des Versuchs, wurden die Infloreszenzen abgeschnitten, bestäubt und bis zum Fixieren der Griffel (nach 24 Stunden) in den Lichtthermostaten gestellt. Abb. 9 zeigt das Ergebnis dieses Versuchs; die Mittelwerte von zwei Wiederholungen, die zu anderen Jahreszeiten durchgeführt wurden, wurden der Übersichtlichkeit halber nur bei zwei Kreuzungen eingezeichnet. Es ergibt sich in allen Fällen, daß Pollenkeimung und Schlauch-

infloreszenzen einzelner Pflanzen die jeweils aufblühenden Blüten bestäubt und nach 24 Stunden Pollenkeimung und Schlauchwachstum beobachtet. Wie Tab. 4 zeigt, sind die Werte in der zweiten Hälfte der Blütezeit gegenüber der ersten vor allem für den Pollen von *B. oleracea* gesichert um mehr als das Doppelte erhöht. Wenn auch im einzelnen infolge unterschiedlicher Witterung stärkere Schwankungen vorliegen, so ist doch offensichtlich, daß die Hemmung, die die *Brassica*-Pollen auf einer artfremden Narbe erfahren, um so größer ist, je stärker die vegetativen Funktionen der Mutterpflanze bzw. Infloreszenz noch ausgeprägt sind. Dafür sprechen auch die nachstehend beschriebenen Beobachtungen.

Im Zusammenhang mit Pfropfungsversuchen zwischen verschiedenen Kreuziferen-Arten wurden auch die zu den vorliegenden Kreuzungen verwendeten *Brassica*-Linien im Frühjahr 1958 im Gewächshaus in kleinen Töpfen angezogen. Einige übriggebliebene Pflanzen wurden im Anschluß an diese Versuche in denselben kleinen Töpfen in einen offenen Mistbeetkasten gestellt und kamen dort etwa gleichzeitig (15. 5.) zur Blüte wie Pflanzen, die rechtzeitig ins Freiland ausgepflanzt worden waren. Während sich letztere jedoch üppig entwickelt hatten, war die vegetative Phase bei ersteren stark reduziert; sie wurden z. B. nur etwa halb so hoch wie die Freilandpflanzen. Zur gleichen Zeit kamen in den erwähnten Versuchen auch einige Pfropfreiser zum Blühen.

Solche Pfropfungen gelingen innerhalb der Gattung *Brassica* leicht. Mit der üblichen Methode der Keilpfropfung war die Kombination aller sechs verwendeten Arten untereinander sowie mit *Sinapis alba*, *Raphanus sativus* und (etwas schwieriger) auch mit *Eruca sativa* als Reis wie als Unterlage möglich. Alle Pfropfungen führten zu blühfähigen Reisern.

Aus diesem Material wurden je drei blühende Reiser von den Pfropfungen von *B. campestris* auf

Tabelle 4. Pollenschlauchwachstum bei verschiedenem Alter der Mutterpflanze (Anzahl der Pollenschläuche, die 24 Std. nach der artfremden Bestäubung in die Papillen eingedrungen sind in %).

Kreuzung	Datum				1. Hälfte der Blütezeit	Datum				2. Hälfte der Blütezeit
	22. 5.	25. 5.	28. 5.	31. 5.		3. 6.	6. 6.	9. 6.	12. 6.	
<i>B. nigra</i> × <i>B. oleracea</i>	1,9	2,4	0	7,6	3,0 ± 0,52	11,2	10,8	18,7	16,9	14,4 ± 2,04
<i>B. campestris</i> × <i>B. nigra</i>	4,2	5,9	4,3	6,3	5,2 ± 0,89	7,9	16,5	21,3	19,0	13,7 ± 1,46
<i>B. juncea</i> × <i>B. oleracea</i>	0	1,3	0	1,1	0,6 ± 0,11	2,3	5,7	5,1	7,2	5,1 ± 0,93
<i>B. napus</i> × <i>B. nigra</i>	4,3	11,6	10,3	10,8	9,3 ± 1,24	11,9	24,3	29,5	31,3	24,3 ± 3,51

wachstum auf der Narbe schon etwa 6 Tage vor dem Öffnen der Blüten möglich ist, daß sie jedoch 2 bis 3 Tage vor der Anthese ein Maximum erreichen, dem kurz nach dem Aufblühen ein Minimum und schließlich bei älteren Narben abermals ein Ansteigen des Prozentsatzes der Pollenschläuche folgt, die wenigstens in die Papillen eindringen können. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum ist in allen drei Fällen gesichert ( $P < 0,02$ ). Sie ist offenbar um so größer, je stärker die Hemmung ausgeprägt ist. In den artgleichen Kontrollbestäubungen war, wie Abb. 9 für eine Fremdbestäubung von *B. campestris* darstellt, während des Aufblühens keinerlei Minderung des Pollenschlauchwachstums zu erkennen.

Die Empfängnisbereitschaft der Narbe scheint jedoch nicht allein von ihrem individuellen Alter, sondern auch vom Alter der ganzen Pflanze abhängig zu sein. Während der ganzen Blühdauer wurden darum wiederholt von denselben Haupt-

*B. oleracea* (Abb. 10a) und *B. napus*, von *B. napus* auf *B. nigra* und *B. carinata* (Abb. 10b) sowie von den homoplastischen Kombinationen zu Bestäubungsversuchen ausgewählt und gleichzeitig mit Infloreszenzen der oben erwähnten getopften bzw. Freilandpflanzen für die Kreuzung *B. campestris* × *B. oleracea* bzw. *B. napus* × *B. nigra* verwendet. Tab. 5 zeigt das Pollenschlauchwachstum nach 24 Stunden. Man erkennt, daß die Hemmung auf den Narben der üppig gewachsenen Pflanzen am größten, hingegen in allen anderen Fällen gesichert ( $P < 0,005$ ) um etwa die gleiche Größenordnung geringer ist.

Darüber hinaus ist bei den beiden Pfropfungen, bei denen die pollenspendende Art zugleich als Unterlage diente, keinerlei Anzeichen für eine sogen. „vegetative Annäherung“ in bezug auf das Pollenschlauchwachstum auf der Narbe des artfremden Reises zu erkennen. Der Einfluß des Pfropfens ist in diesem Versuch weder andersartig noch im Endeffekt größer als derjenige anderer

Kulturmaßnahmen, die die vegetative Entwicklung der Mutterpflanze vermindern.

Abschließend sei in diesem Zusammenhang noch eine letzte Beobachtung erwähnt. Einzelne Blüten der in den vorstehenden Versuchen verwendeten

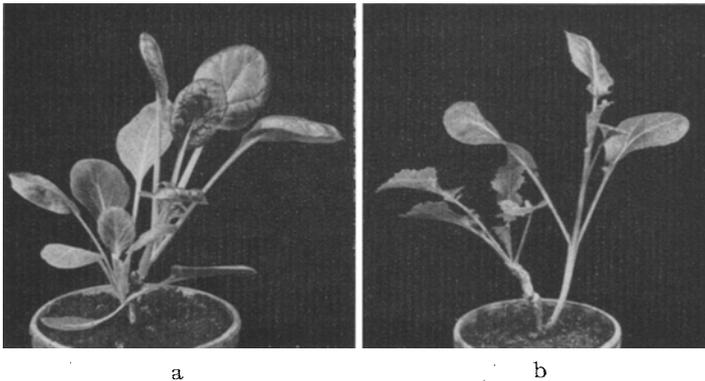


Abb. 10. Pfropfung von *B. campestris* auf *B. oleracea* (a) und von *B. napus* auf *B. carinata* (b).

Linie von *B. oleracea* neigen unter bestimmten Umweltbedingungen schon während der Blütezeit zu vorzeitigem Vergilben und Absterben. Diese physiologischen Störungen machen sich besonders früh an den Fruchtknoten bemerkbar. Bestäubt man solche bereits gelblichen Narben von *B. oleracea* mit Pollen von *B. campestris* oder *B. juncea*, so ist die Hemmung der Pollenschläuche anfangs stark vermindert und viele Schläuche können bis in den

Tabelle 5. Pollenschlauchwachstum bei verschiedenem physiologischem Zustand der Mutterpflanze (Anzahl der Pollenschläuche, die 24 Stdn. nach der artfremden Bestäubung in die Papillen eingedrungen sind in %;  $n = 10$ ).

Mutterpflanze	Kreuzung	
	<i>B. campestris</i> × <i>B. oleracea</i>	<i>B. napus</i> × <i>B. nigra</i>
im Freiland	43,6 ± 4,01	10,1 ± 0,92
getopft	66,3 ± 5,93	18,3 ± 1,43
gepfropft:		
<i>B. campestris</i> / <i>B. oleracea</i>	59,4 ± 5,80	—
<i>B. campestris</i> / <i>B. napus</i>	67,2 ± 6,25	—
<i>B. campestris</i> / <i>B. campestris</i>	58,7 ± 4,97	—
<i>B. napus</i> / <i>B. carinata</i>	—	34,8 ± 2,87
<i>B. napus</i> / <i>B. nigra</i>	—	22,1 ± 1,93
<i>B. napus</i> / <i>B. napus</i>	—	25,9 ± 2,08

Fruchtknoten einwachsen. Selbst bei der Kreuzung *B. oleracea* × *B. nigra*, bei der das Pollenschlauchwachstum unter allen anderen Bedingungen praktisch 100%ig gehemmt war, fanden sich bei ausreichender Luftfeuchtigkeit in absterbenden Griffeln zahlreiche Pollenschläuche im Leitgewebe. Samenansatz ergaben diese Bestäubungen naturgemäß nicht.

### Besprechung der Ergebnisse

Wie im vorstehenden Absatz aufgezeigt wurde, hat bei den untersuchten interspezifischen *Brassica*-Kreuzungen ein besseres Pollenschlauchwachstum nicht unbedingt auch einen besseren Samenansatz zur Folge. Das weitgehend normale Wachstum der Pollenschläuche z. B. von *B. napus* auf *B. oleracea* entspricht weder dem Samenansatz in den eigenen, noch dem in den Kreuzungsversuchen von SUTTON (1908), BAUR (1922), ROEMER (1935), BECKER (1951) u. a. Autoren. In allen Fällen war diese Kreuzung steril — offenbar also als Folge von Störungen während der späteren Befruchtungsvorgänge oder der Embryoentwicklung. Dasselbe trifft für die Kombination *B. nigra* × *B. juncea*, die außer in unseren Versuchen z. B. auch bei SINSKAJA (1927) und OLSSON (1960) erfolglos war, und für andere Kreuzungen zu. Auch die

Tatsache, daß bei Kreuzungen, die wie z. B. *B. napus* × *B. campestris* einen relativ guten Samenansatz zeigen, die reziproken Kombinationen nur kümmerkörniger hervorbringen (SUTTON 1908, KAJANUS 1917, ROEMER 1935 u. a.), weist darauf hin, daß das Pollenschlauchwachstum bei einer Bastardierung nur der erste Schritt ist. Unsere Befunde über Pollenkeimung und Schlauchwachstum bei interspezifischen *Brassica*-Kreuzungen können daher vorerst nur im Zusammenhang mit der Frage nach der Art der beobachteten Hemmung von Interesse sein.

Das Auffälligste an den beschriebenen Wachstumshemmungen der Pollenschläuche auf artfremden Narben ist die augenscheinliche Übereinstimmung mit dem Mechanismus der Selbststerilitätsreaktion, wie er bei zahlreichen Kruziferen bekannt ist. Während das Pollenschlauchwachstum bei den meisten selbststerilen Pflanzen erst im Griffel gehemmt wird, wird es bei den selbststerilen Arten der Kruziferen bereits unterbunden, ehe die Schläuche in die Narbe eindringen können (vgl. BATEMAN 1955). CORRENS (1913) beobachtete als erster bei *Cardamine pratensis*, daß die Pollenkörner nach Selbstbestäubung hier nur zu einem geringen Prozentsatz auskeimen und daß die wenigen Pollenschläuche, die gebildet werden, noch auf der Narbe ihr Wachstum einstellen. Später fand man denselben Mechanismus bei *Capsella* (RILEY 1936), *Raphanus* (TATEBE 1940, KROH 1956, OELKE 1957), *Iberis* (BATEMAN 1954) und schließlich bei verschiedenen *Brassica*-Formen (KAKIZAKI 1930, STOUT 1931, SEARS 1937, TATEBE 1951 u. a.). Es besteht heute wohl kein Zweifel, daß diese Hemmung primär nicht mechanischer Art, sondern stofflicher Natur ist. Offensichtlich werden in den Narbenpapillen unter der Wirkung der bekannten Selbststerilitätsallele spezifische Stoffe gebildet, die nach außen gelangen und bei einer Bestäubung Keimung und Schlauchwachstum derjenigen Pollen hemmen, die die gleichen Allele wie die Narbe besitzen (TATEBE 1947, 1955, KROH 1956).

Die Entwicklungsgeschichte dieser Vorgänge bei einer Selbststerilitätsreaktion ist im einzelnen kürzlich sehr eingehend von CHRIST (1959) bei *Cardamine pratensis* beschrieben worden. Es sei darum an dieser Stelle lediglich hervorgehoben, daß die beobachtete Hemmung bei allen bisher untersuchten Kruziferen im wesentlichen zwei Stadien betrifft: die Pollenkeimung, die verhindert oder doch stark verzögert ist, und das Eindringen der Schlauchspitze durch die Kutikula in die Wand einer Narbenpapille, das bei Selbstbestäubung unterbleibt. Im Zusammenhang mit letzterem ergeben sich die zahlreichen morphologischen Anomalien der Pollenschläuche — die Verzweigungen oder die typischen Krümmungen, die schon STOUT (1931) bei Selbstbestäubung von *B. pekinensis* feststellte, das Auftreten von Pollen mit mehreren Schläuchen oder Verdickung und Platzen jener Schläuche, die gelegentlich (nach Verletzung der Kutikula?) doch einmal in das Narbengewebe eindringen können — also alle jene Erscheinungen, die auch nach Selbstbestäubung

der drei in dieser Arbeit von uns verwendeten *Brassica*-Arten *B. oleracea*, *B. campestris* und *B. nigra* das mikroskopische Bild bestimmen.

Daß sich bei unseren Kreuzungsversuchen zwischen den verschiedenen *Brassica*-Arten dieselben Bilder einer Wachstumsstörung der Pollenschläuche erkennen ließen, deutet bereits darauf hin, daß hier offenbar ein ähnlicher Mechanismus wirksam ist. Überdies war nachzuweisen, daß die Hemmungsreaktionen bei Selbststerilität und bei Kreuzungsunverträglichkeit von *Brassica* nicht nur in ihrer morphologischen Ausprägung, sondern auch in ihrem physiologischen Verhalten einander gleichen. Die Methoden, mit denen es möglich ist, die Selbststerilität zu überwinden, verminderten auch die Pollenschlauchhemmung nach artfremder Bestäubung.

In beiden Fällen kann man die Hemmung der Pollenkeimung durch eine gute Wassersättigung der die Narben umgebenden Luft weitgehend beseitigen, wie wir in Parallele zu den Versuchen von CHRIST (1959) über die Selbstbestäubung von *Cardamine* an einigen *Brassica*-Artkreuzungen nachweisen konnten. In der Natur scheint jedoch die Keimungshemmung auch für die Selbststerilität nur von geringerer Bedeutung zu sein, da sie nicht bei allen selbststerilen Kreuziferen, sondern nur bei *Brassica* (STOUT 1931, SEARS 1937 u. a.), *Capsella* (RILEY 1936), *Raphanus* (SEARS 1937, KROH 1956, OELKE 1957) u. a. auftritt und vor allem, da ihre Beseitigung noch keineswegs zum Samenansatz führt.

Wichtiger für eine Überwindung sowohl der Selbststerilität als auch der Kreuzungsunverträglichkeit scheinen alle Faktoren zu sein, die das spätere Pollenschlauchwachstum fördern. Als erster hat LEWIS (1942) die Temperaturabhängigkeit des Pollenschlauchwachstums bei der selbststerilen *Oenothera organensis* untersucht. Er fand, daß die „Selbstungsschläuche“ bei einer Temperatur von 15°C bedeutend weiter wachsen als bei höheren Temperaturen, während das Temperaturoptimum für das Wachstum der „Fremdungsschläuche“ etwa bei 30°C lag. Ähnliches berichtete STRAUB (1958) von *Petunia*. Auch bei Kruciferen, die eine spezifische Hemmzone besitzen, läßt sich eine entsprechende Temperaturabhängigkeit nachweisen, wenn man mit Formen arbeitet, die nicht 100%ig selbststeril sind. Bei ihnen ist gleichfalls ein Temperaturbereich zwischen 12 und 18°C für eine erfolgreiche Selbstbestäubung am günstigsten (ATTIA 1950, ATTIA u. MUNGER 1950, ODLAND u. NOLL 1950, BECKER 1952). In Übereinstimmung mit diesen Befunden konnte in Abb. 8 der vorliegenden Arbeit aufgezeigt werden, daß auch in Kreuzungen zwischen verschiedenen *Brassica*-Arten ein optimales Schlauchwachstum nur bei einer niedrigeren Temperatur erreicht werden kann, als sie für artgleiche Bestäubungen erforderlich ist.

Bisher das einzige von dieser Norm abweichende Ergebnis beschrieb MURABAA (1957b) beim Radieschen. Hier führte eine Selbstbestäubung bei 26°C zu einem höheren Samenansatz als bei 17°C. Da jedoch bei den fremdbestäubten Kontrollpflanzen der Ansatz bei 26°C niedriger als bei 17°C war, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß diese erhöhte Selbstfertilität bei höherer Temperatur überwiegend im Zusammenhang mit einem nicht optimalen vegetativen Wachstum der Mutterpflanze (vgl. unten) zu sehen ist und nicht auf einer andersartigen

Temperaturabhängigkeit der biochemischen Vorgänge bei der Selbststerilitätsreaktion selbst beruht.

Die physiologischen Veränderungen, die sich im Verlauf des Blühens in den Narbenpapillen abspielen, beeinflussen ebenso wie die hier beschriebenen artfremden Bestäubungen (Abb. 9) auch die Selbststerilitätsreaktion. Insbesondere ist die Pseudofertilität der Knospen bei selbststerilen Pflanzen allgemein verbreitet. PEARSON (1929), KAKIZAKI (1930), SEARS (1937) u. a. beschrieben sie bei *B. oleracea*, KAKIZAKI u. KASAI (1933) bei *B. pekinensis* und *Raphanus sativus* oder ALAM (1936) bei *Eruca*. Vor allem bei hochgradig Selbststerilen läßt sich die Selbstfertilität durch eine solche Knospenbestäubung stark erhöhen (LEE 1948). Der Vorteil, den eine Selbstbestäubung älterer Blüten von selbststerilen Pflanzen mit sich bringen kann, ist demgegenüber in der Regel gering, wie KAKIZAKI (1930) und MURABAA (1957a) an *B. oleracea* und MOHAMMAD (1935) an *B. campestris* nachwiesen. Bei *Raphanus sativus* allerdings ist eine Selbstbestäubung von 2 bis 3 Tage alten Blüten ebenso erfolgreich wie eine Selbstbestäubung von Knospen 2 Tage vor ihrem Aufblühen (TATEBE 1940, MURABAA 1957a).

Hinweise auf weitere Faktoren, die die Selbststerilität beeinträchtigen können, finden sich erstmals in Untersuchungen von EAST u. PARK (1917) an *Nicotiana* und in der Arbeit von STOUT (1922) an *B. pekinensis* und *B. chinensis*. Die „endseasonfertility“, d. h. die höhere Selbstfertilität einer genetisch selbststerilen Pflanze gegen Ende ihrer Blütezeit, scheint jedoch nicht so allgemein verbreitet zu sein wie die erwähnte Knospenfertilität; sie konnte z. B. bei *Eruca sativa* (ALAM 1936) und *Raphanus raphanistrum* (KROH 1956) nicht festgestellt werden. Weiterhin berichtete STOUT (1923), der einzelne Pflanzen von *B. pekinensis* in kleinen Töpfen ausgesprochen kümmerlich aufgezogen hatte, daß diese bei Selbstbestäubung anstatt wie üblich zu etwa 10% nun zu 65% selbstfertil waren. In Versuchen von SEARS (1937) störte bereits das Umsetzen von Brokkoli-Pflanzen aus dem Gewächshaus ins Freiland die Selbststerilitätsreaktion. Auch die Erfahrung in der praktischen Pflanzenzüchtung, daß es vorteilhaft ist, die Samenträger des Kohls einjährig zu ziehen, beruht vermutlich auf dem gleichen Phänomen, daß nämlich schwächere Pflanzen besser fertil sind.

In die gleiche Richtung weisen Beobachtungen von MUNRO (1868). Dieser pflanzte selbststerile *Passiflora*-Pflanzen auf eine (nicht beschriebene) Unterlage und stellte bei anschließenden Bestäubungen fest, daß die Reiser weitgehend selbstfertil geworden waren. Die Nachkommen aus diesen Bestäubungen hingegen waren wieder selbststeril. Ähnliche Beobachtungen neueren Datums finden sich u. a. bei EAST (1929), EVANS u. DENWARD (1955) und LEWIS (1956, S. 99). Bei Pflanzungen von Radieschen auf Kohlrabi stellte OELKE (1957) jedoch keine solche Änderung des Sterilitätsverhaltens fest. Da sich aber nach seiner Beschreibung die Pflanzreiser im allgemeinen vegetativ besser als die Kontrollen entwickelten, läßt sich auch dieser Fall in die aufgezählten Befunde einordnen. Die gleichen Bedingungen, die offensichtlich durch Reduktion der vegetativen Phase die Selbststerilität herab-

setzen, fördern, wie in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen wurde, auch die Kreuzungsverträglichkeit zwischen verschiedenen *Brassica*-Arten.

DAVIES u. WALL (1960) berichteten kürzlich von Versuchen, in denen es ihnen gelang, die Unverträglichkeit der Kreuzung *B. oleracea* × *B. nigra* durch  $\gamma$ -Bestrahlung der männlichen bzw. weiblichen Gameten in verschiedenen Entwicklungsstadien vor der Bestäubung zu brechen und dadurch in dieser Kreuzung erstmalig zu einem Samenansatz zu kommen. Sie versuchten zwar, diese Ergebnisse als Folge von Veränderungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Embryo und mütterlichem bzw. Endosperm-Gewebe zu deuten. Angesichts unserer Befunde, nach denen gerade die Pollenschläuche von *B. nigra* niemals in die Narbe von *B. oleracea* eindringen, ist es aber wohl kaum zweifelhaft, daß eine Änderung des Pollenschlauchverhaltens an diesem Ergebnis zumindest beteiligt ist.

In bezug auf die eingangs gestellte Frage, unter welchen Bedingungen eine Artkreuzung in der Gattung *Brassica* die größte Aussicht auf Erfolg hat, ergeben sich folglich — soweit die vorliegenden Befunde eine Aussage erlauben — vier Hinweise:

1. Die Luftfeuchtigkeit soll möglichst hoch, die Temperatur während der Bestäubung hingegen möglichst niedrig (etwa 15°C) sein.
2. Der optimale Zeitpunkt für die Bestäubung ist 2 bis 3 Tage vor dem Aufblühen der Knospen.
3. Die als Mutter verwendeten Pflanzen dürfen vegetativ nicht zu üppig entwickelt sein.
4. Die Kreuzung soll nicht an den ersten Blüten einer Pflanze, sondern erst in der Mitte oder der zweiten Hälfte der Blütezeit erfolgen.

Eine 5. Möglichkeit, bei *Brassica*-Artkreuzungen zu einem besseren Samenansatz zu kommen, müßte nach den Befunden von SEARS (1937) an *B. oleracea*, von KROH (1956) an *Raphanus* und von SWAMINATHAN (1955) an *Solanum*-Arten darin bestehen, daß vor der Bestäubung die Hemmzone entfernt, also die Narbe abgeschnitten wird. Entsprechende Versuche waren bei uns bislang noch nicht erfolgreich. Es wurde jedoch begonnen, nach geeigneteren Methoden zu suchen, mit denen man auch auf diesem Wege einen Samenansatz erzielen kann.

Theoretisch ist die beschriebene Wachstumshemmung der Pollenschläuche vorerst nur sehr unvollständig zu deuten. LEWIS (1956) und LEWIS u. CROWE (1958) haben als Ergebnis umfangreicher Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten aus den Familien der *Cruciferae*, *Onagraceae* und *Solanaceae* die Hypothese aufgestellt, daß diese Kreuzungsbarriere dort wirksam wird, wo der Pollen einer selbstfertilen Art auf die Narbe einer verwandten Art gelangt, die selbststeril ist. Bei der reziproken Kreuzung ist das Pollenschlauchwachstum nach ihren Beobachtungen nicht gehemmt. Wie Abb. 6 und Tab. 2 der vorliegenden Arbeit ausweisen, ist diese Erscheinung bei *Brassica*-Artkreuzungen nicht festzustellen. Es finden sich Beispiele für (z. B. *B. campestris* × *B. juncea*, *B. carinata* oder *B. napus*) wie gegen (z. B. *B. nigra* × *B. juncea*; *B. oleracea* × *B. napus*) diese Regel sowie reziproke Kreuzungen, die sich gleich verhalten (z. B. *B. nigra* × *B. carinata* oder *B. napus*). Darüber hinaus erfolgt die gleiche Hemmreaktion auch zwischen zwei

selbstfertilen *Brassica*-Arten (z. B. *B. carinata* × *B. napus*). Auch LEWIS u. CROWE selbst haben in ihren Kreuzungsreihen einige Ausnahmen von dieser Regel der einseitigen Kreuzungsunverträglichkeiten gefunden. Sie deuten diese durch den Hinweis, daß sich alle Formen, die sich abweichend verhalten, während der Evolution erst vor kurzem aus ursprünglich selbststerilen Arten entwickelt haben. Bekanntlich trifft das auch für die selbstfertilen *Brassica*-Arten zu. Andererseits besteht zweifellos auch in unseren Bastardierungsversuchen mit verschiedenen *Brassica*-Arten die Tendenz, daß das Pollenschlauchwachstum jeweils aller anderen *Brassica*-Arten auf den Narben der selbststerilen diploiden Arten quantitativ stärker beeinträchtigt ist als auf denjenigen der selbstfertilen Formen. (Im einzelnen ist es allerdings wahrscheinlich, daß dieses Ergebnis durch unterschiedliche Genkombinationen mindestens ebenso entscheidend beeinflusst wird.)

In diesem Zusammenhang sei eine letzte Beobachtung aus Untersuchungen über die Selbststerilität zitiert, die SEARS (1937) berichtete. Bei der von ihm untersuchten *B. oleracea*-Form (Brokkoli) keimt und wächst auch ein fertiler Pollen, der also keine aktiven S-Gene enthält, auf der Narbe eines selbststerilen Individuums derselben Art bei Knospenbestäubung schneller als auf der Narbe einer offenen Blüte dieser Pflanze. Diese Tatsache, daß die unreife Narbe generell empfänglicher als die reife ist, zeigt, daß offenbar alle Pollen, auch wenn sie nicht die gleichen S-Gene tragen, bis zu einem gewissen Grade auf den Narben einer selbststerilen Pflanze gehemmt werden. Die Selbststerilitätsreaktion scheint demnach nichts anderes zu sein, als der stärkere Ausdruck eines Vorgangs, der sich bei diesen Pflanzen auch bei (artgleicher) Fremdbestäubung zwischen Pollen und Narbe abspielt.

Zusammenfassend ergibt sich für uns aus allen diesen Befunden die Vorstellung, daß die Hemmungen des Pollenschlauchwachstums auf der Narbe von *Brassica*-Formen nach Selbstbestäubung und nach Artbastardierung eine einander entsprechende Ursache haben. Bei Organismen, bei denen diese Hemmung nach Selbstbestäubung erst im Griffel stattfindet, scheint es sicher zu sein, daß sie nach Art einer Immunitätsreaktion zwischen Griffelgewebe und Pollenschlauch zustande kommt, wie es bereits von EAST (1929, 1934) angenommen wurde. Neuerdings konnten LEWIS (1952) und LINSKENS (1955, 1958, 1959, 1960; LINSKENS u. ESSER 1959) durch serologische Untersuchungen, Papierelektrophorese und Verwendung von Isotopen wahrscheinlich machen, daß an diesem Vorgang tatsächlich bestimmte Kohlenhydrat-Eiweiß-Komplexe als sogen. „Abwehrkörper“ beteiligt sind. Für Objekte, bei denen in der Narbenepidermis eine scharf umrissene Hemmzone nachweisbar ist, stehen derartige Untersuchungen noch aus. Auch erhebt sich die Frage, ob sich hier die bisher vorliegenden Versuchsergebnisse auf der Basis einer solchen „Immunitätsreaktion“ erklären ließen. Die Bildung der reaktionsfähigen Antikörper wäre in diesem Falle ausschließlich auf die Narbenoberfläche beschränkt. Ihre Wirksamkeit würde kurze Zeit vor der Anthese beginnen, zur Zeit des Aufblühens der Knospen ein Maximum erreichen und hernach wieder abnehmen.

Da aber bereits die Keimungsrate des Pollens vermindert ist, müßte die „Abwehrreaktion“ schon kurz nach dem Aufbringen des Pollens auf die Narbe eintreten.

Darum erscheint die andere Möglichkeit naheliegender, die Hemmreaktion auf der Narbe durch Annahme von Mechanismen zu deuten, die bereits ohne eine Wechselwirkung zwischen spezifischen Narben- und Pollensubstanzen Hemmwirkungen ausüben können (vgl. MORITZ 1958). So vermuten STRAUB (1947) und nach ihm sein Schüler CHRIST (1959), daß jeder Pollenschlauch, um überhaupt wachsen zu können, einen Stoff abgibt, der wahrscheinlich Fermentnatur besitzt. Dieser „Pollenschlauchstoff“, der für das Eindringen des Pollenschlauchs in das Narbengewebe verantwortlich ist, ist nur in einer begrenzten Menge vorhanden. Auf diese Weise ließen sich alle Grade auch einer interspezifischen Pollenschlauchhemmung erklären, ohne daß die Kreuzungspartner dazu wie bei einem Antigen-Antikörper-System bis ins einzelne genetisch aufeinander abgestimmt sein müßten. Dasselbe gilt, wenn man annimmt, daß das begrenzende System in den Narbenpapillen lokalisiert ist und es sich um einen „Hemmstoff“ handelt, der die Pollenkeimung und das Schlauchwachstum unterdrückt (STOUT 1931, BEATUS 1934, KROH 1956 u. a.). Solange es jedoch nicht gelingt, die wirksamen Substanzen bzw. Mechanismen zu isolieren, muß die Entscheidung zwischen diesen Vorstellungen offen bleiben. Erst dann wird sich auch die Frage endgültig beantworten lassen, ob die Hemmung des Pollenschlauchwachstum nach Selbstbestäubung und nach Artbastardierung tatsächlich auf einem vergleichbaren Prinzip beruht.

### Summary

Crosses were made in all possible combinations between the following six species of the genus *Brassica*: *B. oleracea*, *B. nigra*, *B. campestris*, *B. carinata*, *B. juncea*, and *B. napus*. This was done in order to determine the causes of the differences in seed set after these interspecific crosses and to obtain some methods for improving the yield. The present publication deals with several investigations on the pollen tube growth in interspecific pollinations, and the following results were reported:

1. The germination of the pollen is retarded, and the growth of the pollen tube is inhibited with different intensities for the individual crosses. Consequently, the pollen tubes are unable to penetrate the stigma or to reach the ovules in time.

2. The inhibitory effects may be weakened or strengthened by changes of the environmental conditions which affect the mutual relations between pollen and stigma. The deficiency of pollen germinations is thus eliminated by high air humidity. The inhibition of pollen tube growth depends mainly on temperature, age of pollinated flower, and physiological stage of the mother plant. It is particularly reduced by lower temperatures (about 15°C) and less remarkable in buds and, to a certain extent, in older flowers than in those recently opened.

3. Therefore it is advantageous to carry out hybridizations of the studied *Brassica* species under cool and humid weather conditions and to use plants

which are not very luxurious as well as buds which would open 2 to 3 days later.

4. The same morphological and physiological peculiarities of pollen tubes that were observed in *Brassica* after interspecific cross-pollination are also found after self-pollination of the three diploid species of *Brassica* used for this work. Therefore in the discussion of our results the interspecific inhibition of the pollen tube growth has been compared with the self-sterility reaction as it is common in many cruciferous plants.

### Literatur

1. ALAM, Z.: Self-sterility in *Eruca sativa* Lam. J. Genet. (Cambridge) 32, 257—276 (1936).
2. ATTIA, M. S.: The nature of incompatibility in cabbage. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 56, 369—371 (1950).
3. ATTIA, M. S., and H. M. MUNGER: Self-incompatibility and the production of hybrid cabbage seed. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 56, 363—368 (1950).
4. BATEMAN, A. J.: Self-incompatibility systems in angiosperms. II. *Iberis amara*. Heredity (Lond.) 8, 305—332 (1954).
5. BATEMAN, A. J.: Self-incompatibility systems in angiosperms. III. *Cruciferae*. Heredity (Lond.) 9, 53—68 (1955).
6. BAUR, E.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 6. Aufl., S. 272, Berlin: Borntraeger (1922).
7. BEATUS, R.: Die Selbststerilität von *Cardamine pratensis*. Jb. wiss. Bot. 80, 457—503 (1934).
8. BECKER, TH.: Siebenjährige blütenbiologische Studien an den Cruciferen *B. napus* L., *B. oleracea* L., *Raphanus* L. und *Sinapis* L. 1. Teil. Z. Pflanzenzücht. 29, 222—240 (1951).
9. BECKER, TH.: Siebenjährige blütenbiologische Studien an den Cruciferen *Brassica napus* L., *Brassica rapa* L., *Brassica oleracea* L., *Raphanus* L. und *Sinapis* L. 2. Teil. Z. Pflanzenzücht. 31, 72—103 (1952).
10. BRÜNE, W.: Genetische Beobachtungen innerhalb der Gattung *Brassica*. Z. Pflanzenzücht. 28, 144—185 (1949).
11. CALDER, R. A.: Interpollination of Brassicas. New Zealand J. Agric. 55, 299—308 (1937).
12. CHRIST, B.: Entwicklungsgeschichtliche und physiologische Untersuchungen über die Selbststerilität von *Cardamine pratensis* L. Z. Bot. 47, 88—112 (1959).
13. CORRENS, C.: Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Zbl. 33, 389—423 (1913).
14. DARWIN, CH.: The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. S. 98—103. London: Murray (1876).
15. DAVIES, D. R., and E. T. WALL: Effect of gamma radiation on interspecific incompatibility within the genus *Brassica*. Z. Vererbungslehre 91, 45—51 (1960).
16. DIONNE, L. A., and P. B. SPICER: Staining germinating pollen and pollen tubes. Stain Technol. 33, 15—17 (1958).
17. EAST, E. M.: Self-sterility. Bibliogr. Genet. 5, 331—368 (1929).
18. EAST, E. M.: The reaction of the stigmatic tissue against pollentube growth in selfed self-sterile plants. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 20, 364—368 (1934).
19. EAST, E. M., and J. B. PARK: Studies on self sterility. I. The behavior of self sterile plants. Genetics 2, 509—609 (1917).
20. EVANS, H., and TH. DENWARD: Grafting and hybridization experiments in the genus *Trifolium*. Nature (Lond.) 175, 687—688 (1955).
21. FISHER, R. A., and F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 5. Aufl., London: Oliver and Boyd (1957).
22. FOCKE, W. O.: Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. S. 38 u. 455. Berlin: Borntraeger (1881).
23. GLENK, H. O.: Methoden der Sichtbarmachung von Pollenschläuchen im Griffelgewebe an Ganzpräparaten. Mikrokosmos 47, 121—125 (1958).
24. HOFFMANN, W., und R. PETERS: Versuche zur Herstellung synthetischer und semisynthetischer Rapsformen. Züchter 28, 40—51 (1958).
25. HOSODA, T.: On new types of *Brassica napus* obtained from artificial amphidiploids. I. A new type as a forage crop. Ikushyu Kenhyu (Tokyo) 4, 91—95 (1950).
26. KAJANUS, B.: Über Bastardierungen zwischen *Brassica napus* L. und *Brassica rapa* L. Z. Pflanzenzücht. 5, 265—322 (1917).
27. KAKIZAKI, Y.: Studies on the genetics and physiology of self- and cross-incompatibility in the common cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.). Japan. J. Bot. 5,

- 133—208 (1930). — 28. KAKIZAKI, Y., and T. KASAI: Bud pollination in cabbage and radish. Some examples of conspicuous „pseudofertility“ in normally self-incompatible plants. *J. Heredity* (Wash.) **24**, 359—360 (1933). — 29. KROH, M.: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Selbststerilität von *Raphanus raphanistrum*. *Z. Vererbungslehre* **87**, 365—384 (1956). — 30. LEE, S. H.: The effects of bud pollination on fertility and  $F_1$  fruit characters of some Chinese brassicas. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* **52**, 435—440 (1948). — 31. LEWIS, D.: The physiology of incompatibility in plants. I. The effect of temperature. *Proc. roy. Soc. (Lond.) B* **131**, 13—26 (1942). — 32. LEWIS, D.: Serological reactions of incompatibility substances. *Proc. roy. Soc. (Lond.) B* **140**, 127—135 (1952). — 33. LEWIS, D.: Incompatibility and plant breeding. *Brookhaven Symp. Biol.* **9**, 89—100 (1956). — 34. LEWIS, D., and L. K. CROWE: Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. *Heredity* (Lond.) **12**, 233—256 (1958). — 35. LINSKENS, H. F.: Physiologische Untersuchungen der Pollenschlauch-Hemmung selbststeriler Petunien. *Z. Bot.* **43**, 1—44 (1955). — 36. LINSKENS, H. F.: Zur Frage der Entstehung der Abwehrkörper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia*. I. Versuche zur Markierung der Griffel mit  $P^{32}$  und  $C^{14}$ -Verbindungen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **71**, 3—10 (1958). — 37. LINSKENS, H. F.: Zur Frage der Entstehung der Abwehrkörper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia*. II. Versuche mit radioaktiv markiertem Pollen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **72**, 84—92 (1959). — 38. LINSKENS, H. F.: Zur Frage der Entstehung der Abwehrkörper bei der Inkompatibilitätsreaktion von *Petunia*. III. Serologische Tests mit Leitgewebs- und Pollen-Extrakten. *Z. Bot.* **48**, 126—135 (1960). — 39. LINSKENS, H. F., and K. ESSER: Stoffaufnahme der Pollenschläuche aus dem Leitgewebe des Griffels. *Proc. kon. ned. Akad. Wet. (Amsterd.) C* **62**, 150—154 (1959). — 40. MIZUSHIMA, U.: Karyo-genetical studies on *Brassicaceae*. (Japanisch) Tokyo: Gihodo (1952). — 41. MOHAMMAD, A.: Pollination studies in toria (*Brassica napus* L. var. *dichotoma* Prain) and sarson (*Brassica campestris* L. var. *sarson* Prain). *Indian J. agr. Sci.* **5**, 125—154 (1935). — 42. MORINAGA, T.: Preliminary note on interspecific hybridization in *Brassica*. *Proc. Imp. Acad. Japan* **4**, 620—622 (1928). — 43. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. I. The cytology of  $F_1$ -hybrids of *B. napella* and various other species with 10 chromosomes. *Cytologia* (Tokyo) **1**, 16—27 (1929a). — 44. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. II. The cytology of  $F_1$  hybrids of *B. cernua* and various other species with 10 chromosomes. *Japan. J. Bot.* **4**, 277—289 (1929b). — 45. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. III. The cytology of  $F_1$  hybrid of *B. cernua* and *B. napella*. *J. Dept. Agr. Kyushu Imp. Univ.* **2**, 199—206 (1929c). — 46. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. IV. The cytology of  $F_1$  hybrids of *B. carinata* and some other species with 10 chromosomes. *Cytologia* (Tokyo) **3**, 77—83 (1931). — 47. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. V. The cytology of  $F_1$  hybrid of *B. carinata* and *B. alboglabra*. *Japan. J. Bot.* **6**, 467—476 (1933). — 48. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. VI. The cytology of  $F_1$  hybrids of *B. juncea* and *B. nigra*. *Cytologia* (Tokyo) **6**, 62—67 (1934). — 49. MORITZ, O.: Die Serologie der pflanzlichen Eiweißkörper. In: *Hdb. d. Pflanzenphysiologie* (Hrsg. W. RÜHLAND) Bd. **8**, S. 356—451, Berlin: Springer (1958). — 50. MUNRO, R.: On the reproduction and cross-fertilization of *Passifloras*. *Transact. Proc. bot. Soc., Edinburgh* **9**, 399—402 (1868). — 51. MURABAA, A. I. M. EL: Factors affecting seed set in brussels sprout, radish and cyclamen. *Meded. Landb. Hooges., Wageningen* **57**, 1—33 (1957a). — 52. MURABAA, A. I. M. EL: Effect of high temperature on incompatibility in radish. *Euphytica* (Wageningen) **6**, 268—270 (1957b). — 53. NELSON, A.: Fertility in the genus *Brassica*. *J. Genet. (Cambridge)* **18**, 109—135 (1927). — 54. ODLAND, M. L., and C. J. NOLL: The utilization of cross-incompatibility and self-incompatibility in the production of  $F_1$  hybrid cabbage. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* **55**, 391—402 (1950). — 55. OELKE, J.: Zur Physiologie der Selbst- und Kreuzungssterilität beim Radieschen (*Raphanus sativus* L.). *Züchter* **27**, 358—369 (1957). — 56. OLSSON, G.: Undersökning av självfertiliteten hos artificiell raps. *Kungl. Lantbruksakad. (Stockh.)* **92**, 394—402 (1953). — 57. OLSSON, G.: Species crosses within the genus *Brassica*. I. Artificial *Brassica juncea* Coss. *Hereditas* (Lund) **46**, 171—223 (1960). — 58. OLSSON, G., A. JOSEFSSON, A. HAGBERG, and S. ELLERSTRÖM: Synthesis of the ssp. *rapifera* of *Brassica napus*. *Hereditas* (Lund) **41**, 241—249 (1955). — 59. PEARSON, O. H.: Observations on the type of sterility in *Brassica oleracea* var. *capitata*. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* **26**, 34—38 (1929). — 60. RILEY, H. P.: The genetics and physiology of self-sterility in the genus *Capsella*. *Genetics* **21**, 24—39 (1936). — 61. RÖMER, W.: Fruchtbarkeits- und Vererbungsstudien bei *Brassica*-Artkreuzungen. *Z. Pflanzenzücht.* **20**, 377—416 (1935). — 62. RUDOLF, W.: Über die Erzeugung und die Eigenschaften synthetischer Rapsformen. *Z. Pflanzenzücht.* **29**, 35—54 (1951). — 63. RUDOLF, W.: Experimentell aus ihren Ursprungsarten hergestellte Rapsformen im Vergleich mit natürlichem Raps. *Fette u. Seife* **60**, 635—637 (1958). — 64. SASAKI, T.: Karyological observations in different interspecific hybrids of *Brassica*. *Japan. J. Genet.* **6**, 20—32 (1930). — 65. SEARS, E. R.: Cytological phenomena connected with selfsterility in the flowering plants. *Genetics* **22**, 130—181 (1937). — 66. SINSKAJA, E. N.: Geno-systematical investigations of cultivated *Brassica*. *Bull. appl. Bot., Genet. a. Plant Breeding* (Leningrad) **17**, (1), 1—166 (1927). — 67. SUTTON, A. W.: *Brassica* crosses. *J. Linnean Soc. (Lond.)* **38**, 337—349 (1908). — 68. SWAMINATHAN, M. S.: Overcoming cross-incompatibility among some Mexican diploid species of *Solanum*. *Nature* (Lond.) **176**, 887—888 (1955). — 69. STOUT, A. B.: Cyclic manifestations of sterility in *Brassica pekinensis* and *B. chinensis*. *Bot. Gaz.* **73**, 110—132 (1922). — 70. STOUT, A. B.: The physiology of incompatibilities. *Amer. J. Bot.* **10**, 459—461 (1923). — 71. STOUT, A. B.: Pollen-tube behaviour in *Brassica pekinensis* with reference to self-incompatibility in fertilization. *Amer. J. Bot.* **18**, 686—695 (1931). — 72. STRAUB, J.: Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von *Petunia*. II. Das Prinzip des Hemmungsmechanismus. *Z. Naturforsch.* **26**, 433—444 (1947). — 73. STRAUB, J.: Das Überwinden der Selbststerilität. *Z. Bot.* **46**, 98—111 (1958). — 74. TATEBE, T.: Studies on the behaviour of incompatible pollen in the Japanese radish. *J. hort. Ass. Japan* **11**, 207—234 (1940). — 75. TATEBE, T.: Studies on the inhibiting substance that prevents the self-fertilization of the Japanese radish. *J. hort. Ass. Japan* **16**, 106—125 (1947). — 76. TATEBE, T.: Studies on the behaviour of incompatible pollen in *Brassica*. IV. *Brassica oleracea* L. var. *capitata* and var. *botrytis* L. *J. hort. Ass. Japan* **20**, 19—26 (1951). — 77. TATEBE, T.: Studies on the self-incompatibility of the common cabbage. II. On inhibiting substance. *J. hort. Ass. Japan* **24**, 168—174 (1955). — 78. TROLL, H. J.: Beobachtungen über die Winterfestigkeit und deren Vererbung an verschiedenen Rapsformen und ihren Bastarden. *Züchter* **17**, 439—447 (1947). — 79. U, NAHAGARU: Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Japan. J. Bot.* **7**, 389—452 (1935). — 80. WATKINS, A. E.: Hybrid sterility and incompatibility. *J. Genet. (Cambridge)* **25**, 125—162 (1932). — 81. WIERING, D.: Artificial pollination of cabbage plants. *Euphytica* (Wageningen) **7**, 223—294 (1958).