

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

(Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 50)

## Befruchtungsbiologie und Allopolyploidie bei der Artkreuzung Sommerraps × Chinakohl

(*Brassica napus* f. *typica* Pospichal × *B. pekinensis* Rupr. var. *cylindrica* Tsen et Lee)\*

Von W. JAHR

Mit 1 Abbildung

Die Verbesserung von Kulturpflanzen, die schon natürliche Allopolyploide sind, stellt ein vordringliches Problem der Pflanzenzüchtung dar. In den letzten Jahren sind bei diesen Arten mit den üblichen Verfahren der Auslese-, Kreuzungs- und auch Mutationszüchtung keine besonderen Erfolge mehr erzielt worden. Die Polyploidiezüchtung schien ebenfalls nicht aussichtsreich zu sein, da einfache Genomverdoppelungen sogar vielfach zu Formen führten, die in der Leistung schlechter waren als ihre allopolyploiden Ausgangsformen. In neuerer Zeit aber sind gerade in der Polyploidiezüchtung erfolgversprechende moderne Verfahren entwickelt worden, die sich speziell bei Allopolyploiden anwenden lassen. Es handelt sich vor allem um das Einkreuzen von neuen Genomen, wodurch entweder einzelne Chromosomen substituiert oder vollständige Genome eingefügt werden können.

Für die Durchführung und Weiterentwicklung solcher Verfahren ist die Kenntnis des befruchtungsbiologischen Geschehens eine wichtige Voraussetzung, wobei unter Befruchtungsbiologie alle Vorgänge bei der Gametenbildung, bei der Befruchtung und bei der Embryoentwicklung zu verstehen sind (BECKER 1953). Die Zusammenhänge zwischen diesen Vorgängen und der Entstehung von Allopolyploiden sollen in der vorliegenden Arbeit in erster Linie behandelt werden.

### Material und Methode

Eine wichtige Voraussetzung für unsere Untersuchungen war die Wahl eines geeigneten Ausgangsmaterials. Methodisch ist es dabei von großem Vorteil, mit Kreuzungspartnern zu arbeiten, die eine unterschiedliche Chromosomenzahl besitzen, weil man an Hand der Chromosomenzahlverhältnisse der Bastarde relativ leicht auf die Befruchtungsbiologie des männlichen und des weiblichen Elters schließen kann. Es mußte also eine Gattung gesucht werden, in der neben natürlichen Allopolyploiden auch diploide Arten vorkommen. Günstige Voraussetzungen für diesen Zweck bot die Gattung *Brassica*. In dieser Gattung gibt es drei Arten, deren allopolyploide Natur — sogar zudem noch experimentell — nachgewiesen ist (*B. napus* L. — U 1935; *B. juncea* Coss. — RAMANUJAM u. SRINIVASACHAR 1943; *B. carinata* Braun — FRANDSEN 1947). Für uns hat *Brassica napus* (Raps) die größte Bedeutung. Es kam nun zunächst darauf an, einen passenden Partner für den Raps zu finden. Um für unsere Untersuchungen ein genügend großes Material zu erhalten, mußte dieser Partner mit Raps relativ gut kreuzbar sein. Dafür kamen die Arten, die in Tab. 1 zusammengefaßt sind, in Frage.

Am nächsten lag es, *B. nigra* zu wählen, weil diese Art das im Raps noch nicht vorhandene Genom B enthält. Da diese Kreuzung in der üblichen Form praktisch überhaupt nicht gelingt (PEARSON 1928), mußte diese Kombination

Tabelle 1. Einteilung der *Brassica*-Arten  
(geändert nach MORINAGA 1934).

Art	Grundzahl x	Bezeichnung des Genoms
a) <i>Brassica nigra</i> Koch	8	B
b) <i>Brassica oleracea</i> L.	9	C
c) <i>Brassica campestris</i> L.	10	A
<i>Brassica rapa</i> L.	10	A
<i>Brassica pekinensis</i> Rupr.	10	A
<i>Brassica chinensis</i> L.	10	A
<i>Brassica japonica</i> Sieb.	10	A
d) <i>Brassica carinata</i> Braun	17	BC
e) <i>Brassica juncea</i> Coss.	18	AB
f) <i>Brassica napus</i> L.	19	AC

leider ausscheiden. Damit waren wir gezwungen, uns auf Kreuzungspartner zu beschränken, die wie schon der Raps entweder ein A- oder ein C-Genom besitzen. Um nun aber trotzdem genügend genetische Unterschiede zu erhalten, mußten wir solche Formen verwenden, die vermuten ließen, daß ihre Genome von denen des Rapses deutlich abwichen. Da der Raps sehr wahrscheinlich in Europa entstanden ist (Übersicht bei ANDERSSON u. OLSSON 1959), war es am sichersten, eine Art zu verwenden, die ihr Ursprungsgebiet nicht in Europa hat. Nur in der „*Campestris*“-Gruppe (Genom A) sind Arten vorhanden, die außereuropäischen Ursprungs sind. Von diesen Arten, deren Heimat Ostasien ist, erschien uns *B. pekinensis* als Kreuzungspartner für *B. napus* am zweckmäßigsten. Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten sind schon mehrfach gelungen (SINSKAJA 1927, PEARSON 1928, SASAOKA 1930 und MIZUSHIMA 1944). Außerdem hat *B. pekinensis* auch in den verschiedensten geographischen Gebieten eine züchterische Bedeutung erlangt.

Für die Kreuzung *B. napus* × *B. pekinensis* verwendeten wir folgendes Material:

<i>Brassica napus</i> f. <i>typica</i> Pospichal	Sommerraps
(2n = 38, Genom AACC)	
Herkunft Saatgut Boldebuk	
Sorte „Gülzower“	
<i>Brassica pekinensis</i> Rupr. var.	Chinakohl
<i>cylindrica</i> Tsen et Lee	
(2n = 20, Genom AA)	
Herkunft DS.-HB. Quedlinburg	
Sorte „Cantonier“	

Die Kreuzungen und Versuche wurden in den Jahren 1956 bis 1959 durchgeführt. Für die Versuche kastrierten wir die Blüten im Knospenstadium, wenn die Kronblätter etwas über die Kelchblätter hinausspitzten, um sie dann 24 Std. bzw. 48 Std. später am frühen Morgen zu bestäuben. Stiegen die Temperaturen über 20°C an, so wurde keine Kreuzung mehr vorgenommen. Nach dem von KAPPERT (1934) vorgeschlagenen Verfahren isolierten wir die kastrierten bzw. bestäubten Blüten mit Stanniolröllchen. Sämtliche voll ausgebildeten Samen, die wir aus den einzelnen Kreuzungen erhielten, wurden unter optimalen Keimbedingungen zur Aussaat gebracht. Diese Maßnahme war notwendig, weil wir von den Chromosomenzahlen der Keimpflanzen auf befruchtungsbiologische Vorgänge bei den Eltern schließen wollten und darum möglichst von allen Samen Pflanzen erhalten mußten. Die somatischen Chromosomenzahlen der Pflanzen wurden an den Wurzelspitzen mit Hilfe der KES-Quetschmethode bestimmt.

\* Herrn Professor Dr. Dr. h. c. H. STUBBE zum 60. Geburtstag.

Tabelle 2. *Ergebnisse der Kreuzung B. napus  $\times$  B. pekinensis und reziprok.*

Kombinationsart	Schotenansatz			Samenansatz			Keimfähigkeit		
	bestäubte Blüten	angesetzte Schoten	Schoten in %	gebildete Samen	voll ausgebildete Samen	voll ausgebildete Samen in %	ausgesäte Samen	gekeimte Samen	gekeimte Samen in %
<i>B. napus</i> $\times$ <i>B. pekinensis</i>	116	94	81,03	1022	709	69,37	709	692	97,60
<i>B. pekinensis</i> $\times$ <i>B. napus</i>	189	102	53,97	1238	389	31,42	389	122	31,36

**Experimentelle Ergebnisse**

Die Ergebnisse der Kreuzung zwischen *B. napus* und *B. pekinensis* sind in Tab. 2 zusammengefaßt.

Wie aus diesen Resultaten ersichtlich ist, war die Bastardierung mit *B. napus* als Mutter erfolgreicher. Diese Tatsache zeigt sich vor allem in dem größeren Anteil an voll ausgebildeten Samen und in ihrer besseren Keimfähigkeit. Auch SINSKAJA (1927) kreuzte in beiden Richtungen und erzielte mit *B. napus* als weiblichem Elter gleichfalls einen besseren Erfolg.

Alle aufgewachsenen Pflanzen wurden cytologisch untersucht. Sie hatten folgende Chromosomenzahlen (Tab. 3).

Die überwiegende Anzahl der Pflanzen hatte  $2n = 29$ . Sie waren in der üblichen Weise aus der Kombination von zwei reduzierten Gameten entstanden.

Eine Pflanze mit  $2n = 19$  trat bei der Verwendung von *B. napus* als Mutter auf. Wahrscheinlich hat hier eine haploide Apomixis stattgefunden. Das Auftreten von Haploiden kommt bei *B. napus* gelegentlich vor. So fanden OLSSON u. HAGBERG (1955) in einem Sommerrapsbestand einige haploide Pflanzen; auch MORINAGA und FUKUSHIMA (1933) sowie KOMATSU (1936) berichteten von Haploiden bei verschiedenen Formen von *B. napus*.

Je nach der Kreuzungsrichtung besaßen einige Pflanzen die Chromosomenzahl  $2n = 38$  oder  $2n = 20$ . Beide Formen waren sowohl in der Chromosomenzahl als auch im Habitus muttergleich. Zunächst kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Pflanzen trotz aller Vorsichtsmaßnahmen bei dem Kastrieren und dem Bestäuben auf ungewollte Selbstungen zurückgehen. Dagegen spricht aber, daß kastrierte Blüten von *B. napus* und *B. pekinensis* niemals einen Samenansatz zeigten. Es können daher auch apomiktische Vorgänge, die durch einen Befruchtungsreiz des artfremden Pollens ausgelöst wurden, eine Rolle gespielt haben. Für diese Annahme spricht, daß solche Fälle bei *Brassica*-Artkreuzungen bereits analysiert werden konnten. So stellte NOGUCHI (1932) bei der Kreuzung *B. campestris* L. var. *oleifera* DC.  $\times$  *B. oleracea* L. var. *gemmifera* DC. eine diploide Apomixis fest, die durch den Befruchtungsreiz eines artfremden Pollens ausgelöst war. Außerdem hat man schon mehrfach nach *Brassica*-Artkreuzungen Fälle von muttergleichen Artbastarden beobachtet, ohne die Ursache dafür zu ermitteln (KAKIZAKI 1924/25, SASAOKA 1930, U 1935, RAMANUJAM u. SRINIVASACHAR 1943, NISHI, KAWATA u. TODA 1959, OLSSON 1960b). Uns scheint wahrscheinlich, daß die Pflanzen mit  $2n = 20$  und  $2n = 38$  auf apomiktische Weise entstanden sind.

Besonders überraschend in der  $F_1$ -Generation war das Auftreten von fünf Pflanzen mit  $2n = 58$ . Sie stellen neue konstante Allopolyploide dar, bei denen dem Raps zwei neue A-Genome hinzugefügt sind.

Diese Artbastarde können entweder durch eine somatische Chromosomenverdoppelung oder durch die Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten der beiden Eltern entstanden sein. Da diese allopolyploiden Formen besonders interessant sind, galt es zu klären, ob sich Beweise für die eine oder andere Entstehungsart finden lassen.

Tabelle 3. *Chromosomenzahlen nach der Kreuzung B. napus  $\times$  B. pekinensis und reziprok.*

Kreuzungsrichtung	untersuchte Pflanzen	$2n=29$	$2n=19$	$2n=20$	$2n=38$	$2n=58$
<i>B. napus</i> $\times$ <i>B. pekinensis</i>	689	670	1	0	13	5
<i>B. pekinensis</i> $\times$ <i>B. napus</i>	105	103	0	2	0	0

Zunächst überlegten wir die Möglichkeit einer somatischen Verdoppelung. Wenn eine somatische Verdoppelung der Chromosomen in einem sehr frühen Stadium der eben entstandenen Zygote erfolgt, so ist praktisch ein experimenteller Nachweis für diese Entstehungsweise nicht zu führen. Findet dagegen eine somatische Verdoppelung in einem späteren Entwicklungsstadium des Embryos oder der jungen Pflanze statt, so ist hierbei der Nachweis leichter zu erbringen. Es würde dann eine Chimäre hinsichtlich der Chromosomenzahlen entstehen. Wir haben aber bei keiner dieser Pflanzen eine solche Chimärenbildung beobachten können.

Es mußte nun untersucht werden, ob die 58-chromosomigen Pflanzen über unreduzierte Gameten entstanden sein können. In der Regel wird dazu die Meiosis cytologisch analysiert. Auf diese Weise hat man bei *Brassica*-Arten schon mehrfach festgestellt, daß unreduzierte Gameten gebildet werden (FUKUSHIMA 1931, OLSSON 1960a u. b). Wesentlich wichtiger ist unserer Meinung nach aber der Nachweis, ob unreduzierte Gameten auch tatsächlich funktionsfähig sind und sich in der Nachkommenschaft manifestieren. Die Befruchtungsfähigkeit von unreduzierten Gameten läßt sich beweisen, wenn man die Arten mit ihren entsprechenden  $4x$ -Formen kreuzt und die  $2x$ -Formen als Mutter verwendet. Erhält man in der Nachkommenschaft solcher Kreuzungen  $4x$ -Formen, so müssen diese  $4x$ -Formen unter Beteiligung einer unreduzierten Gamete entstanden sein. Aus diesem Grunde nahmen wir bei den verwendeten Elternarten die entsprechenden Bastardierungen vor. Die Kreuzungen zwischen  $2x$ - ( $2n = 20$ ) und  $4x$ - ( $2n = 40$ ) Chinakohlpflanzen ergaben zwar nur einen geringen Ansatz. Unter den Pflanzen, die aus dieser Kombination hervorgingen, fanden wir aber einzeln  $4x$ -Pflanzen mit  $2n = 40$  Chromosomen. Kreuzungen zwischen  $2x$ - ( $2n = 38$ ) und  $4x$ - ( $2n = 76$ ) Raps gelangen noch seltener. Von den wenigen Pflanzen aus diesen Kombinationen besaß aber auch wieder eine  $2n = 76$  Chromosomen. Daraus ergibt sich eindeutig, daß *B. napus* und *B. pekinensis* funktionsfähige unreduzierte Gameten bilden. Auch

aus den Arbeiten von NISHIYAMA u. INAMORI (1953) bei *B. pekinensis* und von OLSSON u. HAGBERG (1955) bei *B. napus* ist zu ersehen, daß unreduzierte Gameten beider Arten befruchtungsfähig sind. Aus allen diesen Ergebnissen können wir den Schluß ziehen, daß die Artbastarde mit  $2n = 58$  auf die Beteiligung von unreduzierten Gameten zurückgehen und aller Wahrscheinlichkeit nicht auf einer somatischen Chromosomenverdoppelung beruhen.

In allen untersuchten Fällen waren zwei unreduzierte Gameten miteinander verschmolzen. Da bei den verwendeten Kreuzungspartnern in erster Linie reduzierte und nur ganz selten unreduzierte Gameten auftraten, hätte man theoretisch erwarten müssen, daß sich auch reduzierte mit unreduzierten Gameten vereinigten. Diese Gametenkombinationen hätten bei der Vereinigung einer unreduzierten *Pekinensis*-Gamete ( $n = 20$ ) mit einer reduzierten *Napus*-Gamete ( $n = 19$ ) Pflanzen mit der Chromosomenzahl  $2n = 39$  und bei der Vereinigung einer unreduzierten *Napus*-Gamete ( $n = 38$ ) mit einer reduzierten *Pekinensis*-Gamete ( $n = 10$ ) Pflanzen mit  $2n = 48$  ergeben müssen. Solche Formen wurden aber niemals festgestellt. Wir fanden immer nur Kombinationen, die entweder aus der Vereinigung von zwei reduzierten Gameten (*B. napus*,  $n = 19 \times B. pekinensis$ ,  $n = 10$ ) oder aus der Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten (*B. napus*,  $n = 38 \times B. pekinensis$ ,  $n = 20$ ) hervorgegangen waren. Da sich die gebildeten Gameten also nicht rein zufällig kombiniert haben, handelt es sich ganz offensichtlich um einen Selektionsvorgang. Dieser Vorgang kann in keiner Beziehung zur Bildung der Gameten stehen. Die Selektion muß bei der Befruchtung oder bei der Embryoentwicklung wirksam gewesen sein.

Neben der Untersuchung der  $F_1$ -Generation mußten wir zur weiteren Klärung der Befruchtungsbiologie vor allem auch die Verhältnisse in späteren Generationen analysieren.

$$1. 2n = 29 \times 2n = 29$$

Die  $F_1$ -Bastarde mit  $2n = 29$  Chromosomen waren weitgehend steril. Allerdings war es bemerkenswert, daß sie bei freiem Abblühen untereinander doch einen geringen Samenansatz zeigten. Die Samen aus dieser freien Bestäubung wurden ausgesät und ergaben insgesamt 229 lebensfähige Pflanzen. Ihre Chromosomenzahlen sind aus Tab. 4 zu ersehen.

Bei der Tabelle fällt auf, daß 212  $F_2$ -Pflanzen (92,6%) euploide Chromosomenzahlen besitzen. Es handelt sich um die Pflanzen mit

- $2n = 20$  (zwei A-Genome)
- $2n = 29$  (zwei A-Genome und ein C-Genom)
- $2n = 38$  (zwei A-Genome und zwei C-Genome)
- $2n = 48$  (drei A-Genome und zwei C-Genome)
- $2n = 58$  (vier A-Genome und zwei C-Genome)

Neben diesen euploiden Formen fanden sich nur 7,4%  $F_2$ -Pflanzen mit aneuploiden Chromosomenzahlen

( $2n = 23, 24, 25, 26, 31, 32, 33$ ). Dieses außergewöhnlich unterschiedliche Auftreten von euploiden und aneuploiden Pflanzen ist das bemerkenswerteste Ergebnis der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$ .

Um dieses erstaunliche Resultat zu analysieren, mußten wir zunächst prüfen, ob dafür Vorgänge bei der Bildung der Gameten verantwortlich gemacht werden können. Nach der gebräuchlichen Nomenklatur hat *B. napus* ( $2n = 38$ ) die Genomformel AACC und *B. pekinensis* ( $2n = 20$ ) die Genome AA. Die Artbastarde mit  $2n = 29$  mußten demnach die genomatische Zusammensetzung AAC aufweisen. Bei einer Meiosis dieser Artbastarde waren also zwei A-Genome mit je 10 Chromosomen und ein C-Genom mit 9 Chromosomen beteiligt. Aus den cytologischen Untersuchungen von SASAKI (1930) und MIZUSHIMA (1950) geht eindeutig hervor, daß es bei dem 29-chromosomigen Artbastard aus der Kreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* nur zu einer Paarung des A-Genomes von *B. pekinensis* mit dem A-Genom von *B. napus* kommt, während das C-Genom ungepaart bleibt. Das gleiche Paarungsverhalten wurde auch bei anderen 29chromosomigen Artbastarden aus Kreuzungen von *B. napus* mit *B. chinensis* bzw. *B. japonica* festgestellt (MORINAGA 1929). In keinem Fall konnte dabei die Paarung eines A-Genoms mit einem C-Genom beobachtet werden. Die A- u. C-Genome sind daher als weitgehend inhomolog anzusehen.

Nach der allgemeinen Vorstellung müssen nun die 9 Univalenten des C-Genoms in der Meiosis zufällig verteilt werden, so daß Gameten mit 10 bis 19 Chromosomen entstehen, wobei entsprechend einer binomialen Verteilung die 14- und 15chromosomigen Gameten sich am zahlreichsten bilden. Bei der cytologischen Untersuchung der Artbastarde aus der Kreuzung *B. napus*  $\times$  *B. rapa*, die auch die genomatische Zusammensetzung AAC haben, fanden CATCHESIDE (1934) und FRANDSEN (1941) tatsächlich sehr häufig die Bildung von 14- und 15chromosomigen Gameten. Außerdem haben beide Autoren bei ihren 29chromosomigen Artbastarden, wie zu erwarten war, auch unreduzierte Gameten beobachtet.

Auf Grund dieser rein cytologischen Untersuchungen von 29 chromosomigen Artbastarden hätten nach der üblichen Vorstellung in der  $F_2$ -Generation folgende Chromosomenzahlen auftreten müssen:

1. Aus der Vereinigung von zwei reduzierten Gameten Chromosomenzahlen von 20 bis 38 mit einem Maximum bei 28 bis 30 in lückenlosem Übergang;
2. aus der Vereinigung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gamete Chromosomenzahlen von 39 bis 47, wobei die Zahlen 43 und 44 häufiger auftreten mußten ( $29 \times 14$  bzw.  $29 \times 15$ );
3. aus der gelegentlichen Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten Pflanzen mit 58 Chromosomen.

Die  $F_2$ -Generation der 29 chromosomigen Artbastarde, wie sie sich in Tab. 4 tatsächlich manifestiert, stimmt nun aber durchaus nicht mit dem

Tabelle 4. Chromosomenzahlen der  $F_2$ -Generation nach der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$ .

Chromosomenzahl $2n =$	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	48	58
Anzahl Pflanzen	8	0	0	3	3	2	2	0	0	192	0	2	1	4	0	0	0	0	8	1	3

gewöhnlich = aneuploide Chromosomenzahlen

auf Grund der cytologischen Untersuchungen zu erwartenden Ergebnis überein. Zwar traten Pflanzen mit  $2n = 20$ ,  $2n = 29$  und  $2n = 38$  auf, aber es war in keiner Weise ein lückenloser Übergang zwischen diesen Chromosomenzahlen vorhanden. Pflanzen mit  $2n = 28$  Chromosomen und weniger bzw. mit 30 Chromosomen und mehr wurden kaum gefunden. Die Chromosomenzahlen von  $2n = 39$  bis zu  $2n = 47$  fehlten sogar völlig.

Um die großen Differenzen zwischen dem theoretisch zu erwartenden und dem tatsächlich erzielten Ergebnis zu klären, mußte untersucht werden, aus welchen Gametenkombinationen die aufgetretenen  $F_2$ -Pflanzen hervorgegangen sind. Die überwiegende Anzahl der  $F_2$ -Pflanzen sind euploide Formen (92,6%). Die Pflanzen mit  $2n = 20$  stammen zweifellos aus der Vereinigung von zwei 10chromosomigen Gameten, da Gameten mit weniger als 10 Chromosomen nicht gebildet wurden. Ebenso sicher entstanden die Pflanzen mit  $2n = 38$  aus der Kombination von zwei 19chromosomigen Gameten. Wir hatten schon früher festgestellt, daß reduzierte Gameten mit mehr als 19 Chromosomen nicht auftraten. Bei den Allopolyploiden mit  $2n = 58$  müssen sich zwei unreduzierte 29chromosomige Gameten vereinigt haben. Schließlich ist auch die Zusammensetzung der 48chromosomigen Pflanze ( $29 \times 19$ ) eindeutig. Lediglich für die Pflanzen mit  $2n = 29$  läßt sich nicht ohne weiteres bestimmen, aus welchen Gameten sie sich zusammensetzen, da sich hierbei 1.  $14 \times 15$ chromosomige Gameten oder 2.  $19 \times 10$ chromosomige Gameten kombiniert haben können. Die erste Annahme dürfte kaum zutreffen, da sowohl Pflanzen mit den Chromosomenzahlen  $2n = 28$  ( $14 \times 14$ ) und  $2n = 30$  ( $15 \times 15$ ), als auch Pflanzen mit  $2n = 43$  ( $29 \times 14$ ) und  $2n = 44$  ( $29 \times 15$ ) völlig fehlen. Für die zweite Möglichkeit dagegen spricht, daß sich relativ häufig euploide Pflanzen mit  $2n = 20$  ( $10 \times 10$ ) und  $2n = 38$  ( $19 \times 19$ ) manifestierten. Auf Grund dieser Überlegungen können wir annehmen, daß die Pflanzen mit  $2n = 29$  aus der Vereinigung einer 10- mit einer 19chromosomigen Gamete hervorgegangen sein müssen. Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei der Manifestierung der verschiedenartigen euploiden  $F_2$ -Pflanzen waren nur reduzierte 10- und 19chromosomige Gameten sowie unreduzierte Gameten mit 29 Chromosomen beteiligt.

In Tabelle 5 ist noch einmal dargestellt, in welchen Kombinationen sich diese euploiden Gameten manifestiert haben.

Tabelle 5. Gametenkombinationen der euploiden Gameten von 29chromosomigen Artbastarden.

Chromosomenzahl der $F_2$ -Pflanzen $2n$	Pflanzenzahl	wahrscheinliche Gametenkombination	Zahl der manifestierten Gameten mit $n =$		
			10	19	29
20	8	$10 + 10$	16	—	—
29	192	$10 + 19$	192	192	—
38	8	$19 + 19$	—	16	—
48	1	$19 + 29$	—	1	1
58	3	$29 + 29$	—	—	6
			208	209	7

Aus der Tabelle ergibt sich zunächst, daß die 10- und 19chromosomigen Gameten in praktisch gleicher Anzahl aufgetreten sind. Nach den cytologischen Vorstellungen mußten sie auch in gleicher Anzahl ge-

bildet worden sein. Vor allem aber zeigt die Tabelle, daß sich die 10- und 19chromosomigen Gameten nicht zufällig kombinierten. Während wir die Kombinationen  $19 \times 19$  ( $2n = 38$ ) und  $10 \times 10$  ( $2n = 20$ ) nur selten fanden, stellten wir in der überwiegenden Mehrzahl die Kombination  $10 \times 19$  ( $2n = 29$ ) fest. Schließlich ist aus dieser Tabelle auch noch das Verhalten der unreduzierten Gameten zu entnehmen. Sie manifestierten sich fast ausschließlich in der Kombination  $29 \times 29$ , während die Kombination  $29 \times 19$  nur einmal und die Kombination  $29 \times 10$  überhaupt nicht auftrat. Daraus ergibt sich, daß sich auch die unreduzierten Gameten nicht zufällig kombinierten.

Die bisherigen Überlegungen über die Gametenzusammensetzung bezogen sich ausschließlich auf die euploiden Formen. Wie die Tabelle 4 gezeigt hat, waren neben 92,6% Euploiden auch noch 7,4% Aneuploide aufgetreten. Bei diesen wenigen Pflanzen mit aneuploiden Chromosomenzahlen läßt sich nicht bestimmen, aus welchen Gameten sie kombiniert wurden. Mit Sicherheit läßt sich nur sagen, daß zumindest eine der Gameten aneuploid gewesen sein muß. Für unsere Überlegungen bleibt aber die Tatsache entscheidend, daß sich aneuploide Gameten nur zu einem ganz geringen Prozentsatz manifestiert haben.

Bei einer befruchtungsbiologischen Betrachtung kommt es nicht so sehr darauf an, rein cytologisch festzustellen, welche Gameten gebildet werden, sondern vor allem darauf, welche der gebildeten Gameten sich tatsächlich manifestieren und in welcher Weise sie sich kombinieren. Unter diesem Gesichtspunkt kann man aus der  $F_2$ -Generation der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$  folgende Tatsachen ableiten:

1. Es manifestieren sich fast ausschließlich euploide Gameten.
2. Diese euploiden Gameten kombinieren sich nicht zufällig.

Beide Ergebnisse zeigen, daß es bei der Manifestation bzw. Kombination der Gameten zu Selektionsvorgängen gekommen ist.

### 2. $2n = 58 \times 2n = 58$

In Ergänzung zu der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$  prüften wir auch noch die  $F_2$ -Generation der Kreuzung  $2n = 58 \times 2n = 58$ . Bei diesen 58chromosomigen Artbastarden war theoretisch von vornherein zu erwarten, daß nur Gameten mit 29 Chromosomen gebildet wurden. Tatsächlich hatten auch alle  $F_2$ -Pflanzen aus dieser Kombination einheitlich die Chromosomenzahl  $2n = 58$ . Es manifestierten sich also nur solche Pflanzen, die aus der Kombination von  $29 \times 29$ chromosomigen Gameten entstanden waren.

### 3. $2n = 29 \times 2n = 58$

Für unsere befruchtungsbiologischen Untersuchungen war es naheliegend, auch noch die Artbastarde verschiedener Valenz miteinander zu kreuzen. Dazu kamen die 29- und die 58chromosomigen Formen in Frage.

Die Kreuzung mit  $2n = 29$  als Mutter und  $2n = 58$  als Vater brachte trotz 195 Bestäubungen nur 20 keimfähige Samen mit folgenden Chromosomenzahlen (Tab. 6).

Für diese  $F_2$ -Generation war es charakteristisch, daß gehäuft Pflanzen mit  $2n = 58$  auftraten. Um dieses Ergebnis zu erklären, gehen wir wieder von der Bildung der Gameten bei den 29- und 58chromosomigen

Tabelle 6. Chromosomenzahlen aus der Kreuzung  
 $2n = 29 \times 2n = 58$ .

Pflanzenzahl	Chromosomen- zahl $2n$	Chromosomenzahl der manifestierten Gameten des	
		29chromosomigen Artbastardes ♀ $n$	58chromosomigen Artbastardes ♂ $n$
3	48	19	29
17	58	29	29

Artbastarden aus. Die 58chromosomigen Artbastarde bildeten, wie wir bereits von der Kreuzung  $2n = 58 \times 2n = 58$  her wissen, nur reduzierte Gameten mit 29 Chromosomen. Bei den 29chromosomigen Artbastarden dagegen mußten nach den allgemein üblichen Vorstellungen (vgl. S. 218) reduzierte Gameten mit 10 bis 19 Chromosomen und außerdem unreduzierte Gameten mit 29 Chromosomen entstehen. Wenn es bei dieser Kreuzung zu einer zufälligen Manifestierung der Gameten gekommen wäre, so hätten wir vor allem Pflanzen mit  $2n = 39$  ( $10 \times 29$ ),  $2n = 40$  ( $11 \times 29$ ),  $2n = 41$  ( $12 \times 29$ ) bis  $2n = 48$  ( $19 \times 29$ ) sowie einige Pflanzen mit  $2n = 58$  ( $29 \times 29$ ) finden müssen. In Wirklichkeit fehlten aber die Formen mit den Chromosomenzahlen  $2n = 39$  bis  $2n = 47$  völlig. Es traten nur sehr wenige Pflanzen mit  $2n = 48$  und relativ viele Formen mit  $2n = 58$  auf.

Aus der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 58$  ergibt sich also folgendes: Von dem Vater ( $2n = 58$ ) manifestierten sich nur reduzierte euploide 29chromosomige Gameten. Bei der 29chromosomigen Mutter dagegen sind einmal nur wenige reduzierte euploide 19chromosomige Gameten aufgetreten, die zu Pflanzen mit  $2n = 48$  ( $19 \times 29$ ) führten, zum anderen kam es in der überwiegenden Mehrzahl zur Manifestierung von unreduzierten 29chromosomigen Gameten, so daß sich dadurch relativ leicht die zahlreichen Pflanzen mit  $2n = 58$  ( $29 \times 29$ ) erklären lassen. Von all den möglichen Kombinationen wird  $29 \times 29$  bevorzugt manifestiert, während  $19 \times 29$  selten und die anderen Kombinationen ( $10 \times 29$  bzw. aneuploid  $\times 29$ ) nicht auftraten.

Für unsere Betrachtungen sei auf eine Tatsache noch einmal ausdrücklich hingewiesen. Nach der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$  manifestierten sich relativ wenig, nach der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 58$  dagegen relativ viel Allopolyploide mit  $2n = 58$ . Bei der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 29$  entstanden die 58chromosomigen Formen aus der Vereinigung von zwei unreduzierten 29chromosomigen Gameten. Da solche unreduzierten Gameten aber nur in sehr geringer Anzahl gebildet wurden, läßt sich das seltene Auftreten der Pflanzen mit  $2n = 58$  leicht erklären. Bei der Kreuzung  $2n = 29 \times 2n = 58$  mußten mehr Allopolyploide mit 58 Chromosomen in Erscheinung treten, da hierbei der 58chromosomige Elter in reduziertem Zustand nur 29chromosomige Gameten bildete. Die selten entstandenen unreduzierten 29chromosomigen Gameten des anderen Elters mit  $2n = 29$  trafen nun auf eine große Zahl ebenfalls 29chromosomiger, aber normal reduzierter Gameten. Dadurch kam es zwangsläufig zur häufigeren Bildung von allopolyploiden Pflanzen mit  $2n = 58$ . Selektive Vorgänge während der Befruchtung, die im Normalfall nur schwer feststellbar sind, können also durch eine geschickte Wahl der Kreuzungspartner deutlich gemacht werden.

$$4. 2n = 58 \times 2n = 29$$

Die reziproke Kreuzung  $2n = 58 \times 2n = 29$  gelingt wesentlich besser. Leider läßt sich aber hierbei nicht entscheiden, ob die aufgetretenen Formen mit  $2n = 58$ , auf die es uns als neue Allopolyploide besonders ankam, auf apomiktischen Vorgängen oder auf einer Gametenverschmelzung beruhen. Aus diesem Grunde haben wir diese Kreuzung für die vorliegende Betrachtung auch nicht herangezogen.

### Diskussion

Von den nach der Artkreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* entstandenen Formen haben für uns in erster Linie die neu aufgetretenen konstanten Allopolyploiden eine Bedeutung. Es handelt sich um die Pflanzen mit den Chromosomenzahlen  $2n = 38$  und  $2n = 58$ . Die Pflanzen mit  $2n = 38$  sind interessant, weil bei ihnen Substitutionen von *Napus*-Chromosomen durch *Pekinensis*-Chromosomen stattgefunden haben. Bei den Pflanzen mit  $2n = 58$  wurden zusätzliche *Pekinensis*-Genome in *B. napus* eingelagert.

Neben den 38- und 58chromosomigen Formen waren auch noch Allopolyploide mit  $2n = 48$  Chromosomen aufgetreten. Bei ihnen ist zu den *Napus*-Genomen (AACC) nur ein A-Genom hinzugekommen, so daß Typen mit fünf Genomen (AAACC) entstanden. Da die 48chromosomigen Pflanzen auch nicht konstant sind, bleiben sie bei der folgenden Betrachtung unberücksichtigt.

Die Pflanzen mit  $2n = 38$  haben dieselbe Chromosomenzahl wie der Raps (*B. napus*). Alle bei unserer Artkreuzung entstandenen 38chromosomigen Pflanzen aber waren in keinem Fall rapsgleich. Außerdem zeigten sie auch untereinander im Habitus deutliche Unterschiede. Schließlich war es auch nicht möglich, diese Formen mit Raps zu kreuzen, obwohl sie die gleiche Chromosomenzahl und die gleiche genomatische Zusammensetzung hatten. Da sich bei unseren Artbastarden die A-Genome von *B. napus* und die A-Genome von *B. pekinensis* in der Meiosis gepaart haben, muß es zwischen diesen beiden Genomen zu Umkombinationen von Chromosomen gekommen sein. Bei einer solchen Art der Substitution können die verschiedensten Chromosomen ausgetauscht werden, so daß auf diese Weise viele neue Formen schon von der  $F_2$ -Generation ab entstehen. OEHLER (1958) hat für diese Art der Substitution ein Modellbeispiel entworfen. Wenn zwei Arten mit den Genomformeln  $A_1A_1 \times A_2A_2BB$  gekreuzt werden, dann müßten in der  $F_2$ -Aufspaltung substituierte Formen auftreten. Unsere Artkreuzung entspricht in allen Einzelheiten diesem Modellbeispiel. Unseres Wissens sind auf solche Weise entstandene Substitutionen bisher nicht beschrieben worden. In den meisten Arbeiten handelt es sich um Substitutionen von Chromosomen nicht homologer Genome, die sich durch die Verwendung von monosomen Formen ergeben. Dabei sind die Möglichkeiten, eine größere Anzahl Substitutionstypen zu erhalten, begrenzt, da immer nur bestimmte Chromosomen ersetzt werden können. Außerdem ließen sich solche Substitutionen erst nach wiederholten Rückkreuzungen gelegentlich erzielen. Solche Fälle sind aus der Gattung *Nicotiana* bekannt (GERSTEL 1946, CLAUSEN u. CAMERON 1957, CHAPLIN u. MANN 1959). Bei Gramineen wurden Substitutionen sowohl bei Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Triticum* (NAYLOR 1956, WIENHUES-OHLENDORF 1960) und *Avena* (NISHIYAMA 1939) als auch bei Gattungskreuzungen von *Triticum* mit *Agropyron*

und *Aegilops* (OHLENDORF 1955, SEARS (nach STEBBINS 1956) gefunden.

Für unsere Betrachtungen sind die Allopolyploiden mit  $2n = 58$  von besonderer Bedeutung. Diese 58-chromosomigen Pflanzen entstanden nach der Artkreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* auf verschiedenen Wegen:

1. Unmittelbar nach Kreuzung der beiden Arten ( $2n = 38 \times 2n = 20$ ) durch die Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten,
2. nach Kreuzung zweier Artbastarde ( $2n = 29 \times 2n = 29$ ) durch die Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten,
3. nach Kreuzung zweier Artbastarde unterschiedlicher Valenz ( $2n = 29 \times 2n = 58$ ) durch die Vereinigung einer reduzierten Gamete des 58chromosomigen Artbastardes mit einer unreduzierten Gamete des 29chromosomigen Artbastardes.

Die verschiedenen Entstehungswege sind in Abb. 1 schematisch dargestellt.

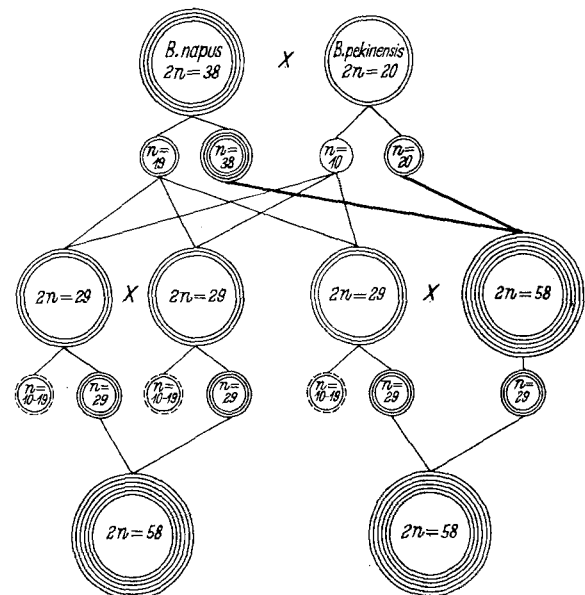
Auf dem ersten Weg entstanden Allopolyploide mit  $2n = 58$  unmittelbar nach Kreuzung der beiden Arten *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis*, d. h. es fanden sich bereits in der  $F_1$ -Generation Typen mit der verdoppelten Chromosomenzahl. Dieses Ergebnis ist besonders interessant, weil trotz der fast unübersehbaren Zahl von Veröffentlichungen über die verschiedensten Art- und Gattungskreuzungen nur sehr selten schon in der  $F_1$  Artbastarde mit spontan verdoppelter Chromosomenzahl bekannt geworden sind. In der Gattung *Brassica* haben z. B. bisher lediglich U (1935) bei der Kreuzung *B. campestris* L.  $\times$  *B. oleracea* L. und OLSSON (1960a u. b) bei der Kreuzung *B. campestris* L.  $\times$  *B. nigra* Koch bzw. *B. campestris* L.  $\times$  *B. oleracea* L. in der  $F_1$  eine Pflanze mit verdoppelter Chromosomenzahl festgestellt. FRANDSEN u. WINGE (1932) fanden in der  $F_1$  nach der Kreuzung *B. napus* L. var. *sativa rapifera*  $\times$  *B. campestris* L. var. *sativa rapifera* unter sonst nur sterilen Pflanzen eine einzige Pflanze mit guter Fertilität, deren Nachkommenschaft relativ einheitlich war und sich als allopolyploid erwies. Auch in anderen Gattungen sind auffallend selten allopolyploide Formen, die unmittelbar in der  $F_1$  nach einer Artkreuzung auftraten, beschrieben worden.

Unseres Erachtens sind zwei Gründe für diese Tatsache verantwortlich. Wenn man über Art- und Gattungskreuzungen Allopolyploide erhalten wollte, so kam man nach der üblichen Auffassung gar nicht auf den Gedanken, bereits in der  $F_1$  solche Formen zu suchen, da man sie erst in späteren Generationen erwartete. In den meisten Fällen wurde auch deshalb die  $F_1$ -Generation nicht einmal auf ihre Chromosomenzahl hin analysiert. Die chromosomale Prüfung der  $F_1$  unterblieb erst recht, seitdem es üblich geworden war, die Artbastarde mit Colchicin zu behandeln, um auf diese Weise Allopolyploide herzustellen.

Es gibt noch einen weiteren Gesichtspunkt, warum selten in der  $F_1$  Artbastarde mit der verdoppelten Chromosomenzahl beobachtet wurden. Sehr häufig führte man Art- und Gattungskreuzungen mit dem Ziel durch, lediglich die Meiosis der Bastarde zu analysieren. Zu diesem Zweck waren im allgemeinen wenige Bastarde erforderlich. Selbst wenn eine größere Anzahl von Artbastarden zur Verfügung stand, genügte es, nur einige Pflanzen als Stichproben zu

untersuchen. Dadurch war bei solchen rein cytologischen Arbeiten die Wahrscheinlichkeit von vornherein sehr gering, in der  $F_1$  überhaupt Allopolyploide zu finden.

Von besonderem Interesse war für uns, auf welche Weise die bereits in der  $F_1$  aufgetretenen Allopolyploiden mit  $2n = 58$  entstanden waren. Wir konnten für die Kreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* nachweisen, daß diese 58chromosomigen Formen auf die



1 Kreis = 1 Genom

Abb. 1. Entstehungswege der Allopolyploiden mit  $2n = 58$ .

Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten zurückgehen. In den wenigen Fällen, bei denen man unmittelbar nach Artkreuzungen Pflanzen mit der verdoppelten Chromosomenzahl fand, wird merkwürdigerweise fast ausschließlich für deren Entstehung ein anderer Weg angegeben. Diese Vorstellungen gehen alle auf eine Hypothese von WINGE, die er bereits 1917 aufstellte, zurück (WINGE 1917). Danach sollen Pflanzen mit erhöhter Chromosomenzahl in der  $F_1$  nur dann auftreten können, wenn die Chromosomenzahl auf somatischem Wege z. B. in der eben befruchteten Zygote verdoppelt wird. Diese Hypothese war so verbreitet, daß fast alle in der  $F_1$  entstandenen allopolyploiden Pflanzen von vornherein mit einer somatischen Verdoppelung erklärt wurden. So geben FRANDSEN u. WINGE (1932) für den konstanten Artbastard *Brassica napo-campestris* eine solche Entstehungsweise ausdrücklich an. U (1935) vermutet dann für seinen allopolyploiden Artbastard, der bei der Kreuzung *Brassica campestris* L.  $\times$  *B. oleracea* L. in der  $F_1$  auftrat, daß er auf dem gleichen Wege gebildet wurde. Während die bisher angeführten Autoren die somatische Verdoppelung nur als Vermutung aussprachen, sieht OLSSON (1960b) für seine in der  $F_1$  aufgetretene allopolyploide Form aus der Kreuzung *Brassica campestris* L.  $\times$  *B. nigra* Koch diese Entstehungsweise sogar als bewiesen an, da er in den Wurzelspitzen Zellen mit verschiedenen Chromosomenzahlen fand. Unserer Meinung nach reicht dieser Befund als Beweis nicht aus. Bei einer somatischen Verdoppelung der Chromosomen in einem frühen Entwicklungsstadium hätte es nicht nur



in den Wurzeln, sondern vor allen Dingen auch im Sproß zu einer Art chromosomaler Chimärenbildung kommen müssen. Diese Angaben fehlen aber.

Es ist verwunderlich, daß nicht nur in der Gattung *Brassica*, sondern auch in anderen Gattungen Artbastarde mit der verdoppelten Chromosomenzahl, die in der  $F_1$  entstanden waren, auf eine somatische Verdoppelung zurückgeführt wurden (CLAUSEN u. GOOD-SPEED 1925, ISHIJIMA 1926, NEWTON u. PELLEW 1929, MARSDEN-JONES u. TURILL 1930, SKALINSKA 1932, ELVERS 1934, TERNOVSKY 1935, YARNELL 1936). Obwohl keiner der Autoren einen Nachweis für diese Entstehungsweise erbringen konnte, haben sie trotzdem diesen Weg als selbstverständlich vermutet und nach keiner anderen Möglichkeit gesucht. Später haben dann viele Autoren diese Arbeiten sogar so zitiert, als ob in ihnen die somatische Verdoppelung direkt bewiesen wäre. Auf Grund dieser einseitigen Denkweise zog man einen anderen Entstehungsweg überhaupt nicht in Betracht. Das ist um so erstaunlicher, als WINGE selbst in einer späteren Arbeit (WINGE 1932) seine ursprüngliche Vorstellung erweiterte, daß neben der Verdoppelung in somatischen Zellen auch Vorgänge bei der Gametenbildung zu der Entstehung neuer allopolyploider Formen beigetragen haben können. Diese Feststellung trifft er grundsätzlich und bezieht selbstverständlich die in der  $F_1$  entstandenen Polyploiden mit ein. Merkwürdig ist aber, daß die erweiterte Konzeption WINGES praktisch nicht beachtet wurde! Diese Tatsache ist besonders auffallend, da man z. B. bei *Brassica*-Arten häufig die Bildung bzw. Funktionsfähigkeit von unreduzierten Gameten feststellte (MORINAGA 1929, FUKUSHIMA 1931, 1945, MORRIS u. RICHARIA 1937, U, MIDUSIMA u. SAITO 1937, MIZUSHIMA 1950, NISHIYAMA 1953, OLSSON u. HAGBERG 1955, OLSSON 1960a u. b). Auch bei vielen anderen Gattungen hat man neben reduzierten auch unreduzierte Gameten gefunden (Übersicht bei TISCHLER 1951). Wir haben nun daraufhin in allen oben angeführten Arbeiten, bei denen eine somatische Verdoppelung der Artbastarde in der  $F_1$  angenommen wurde, die Fakten kritisch geprüft. Einen einwandfreien Beweis für eine somatische Verdoppelung konnten wir nur bei TERNOVSKY (1935) für die Artbastarde *Nicotiana „digluta“* und „*ditagla*“ finden. In gewissem Sinne kann man auch den einen 1925 aufgetretenen Fall von *Primula kewensis* (NEWTON u. PELLEW 1929) dazu rechnen. Alle anderen allopolyploiden Artbastarde, die in der  $F_1$  entstanden waren, können auf Grund der Fakten nicht auf eine somatische Verdoppelung zurückgehen. Es spricht vielmehr alles für eine Entstehung über unreduzierte Gameten.

Es gibt bis heute nur ganz wenige Arbeiten, bei denen die Entstehung von Allopolyploiden in der  $F_1$  mit unreduzierten Gameten in Verbindung gebracht wird. So haben RYBIN (1936) für die Kreuzung *Prunus divaricata* Led.  $\times$  *P. spinosa* L. und OLSSON (1960a) für die Kreuzung *Brassica campestris* L.  $\times$  *B. nigra* Koch vermutet, daß die in der  $F_1$  gefundenen Allopolyploiden wahrscheinlich über unreduzierte Gameten entstanden sind. SKIEBE (1956) hat sogar bewiesen, daß bei der Kreuzung *Cheiranthus cheiri* L.  $\times$  *Ch. scoparius* Brouss. ex Willd. Allopolyploide in der  $F_1$  auftreten, die auf die Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten zurückgehen.

Neben den Allopolyploiden mit  $2n = 58$ , die unmittelbar nach der Artkreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* bereits in der  $F_1$  auftraten, fanden sich nach Kreuzung der Artbastarde  $2n = 29 \times 2n = 29$  ebenfalls 58chromosomige Allopolyploide. Diese Formen traten also in der  $F_2$ -Generation auf. Das vorliegende Ergebnis war auf Grund der uns bekannten Literatur nicht überraschend. Schon mehrfach wurde innerhalb der Gattung *Brassica* in der  $F_2$  nach Artkreuzungen das Auftreten von allopolyploiden Pflanzen beobachtet. So stellten FRANDSEN u. WINGE (1932) sowie FRANDSEN (1941) in den Nachkommenschaften von Artbastarden, die gleichfalls die Chromosomenzahl  $2n = 29$  besaßen, auch Pflanzen mit  $2n = 58$  fest. Ebenso traten bei sonstigen *Brassica*-Artkreuzungen in der  $F_2$  Allopolyploide auf (U 1935, RUDORF 1951). In gleicher Weise wurde bei anderen Gattungen das spontane Vorkommen von Polyploiden in der  $F_2$  nach Artbastardierungen häufig beschrieben (Literatur bei OEHLER 1958). Am bekanntesten ist der Fall von *Raphanobrassica* geworden (KARPEČENKO 1928). Diese neue konstante Form mit der verdoppelten Chromosomenzahl entstand in der  $F_2$  der Gattungskreuzung *Raphanus sativus* L.  $\times$  *Brassica oleracea* L.

Für unsere Allopolyploiden mit  $2n = 58$  in der  $F_2$  der Kreuzung *B. napus*  $\times$  *B. pekinensis* konnten wir nachweisen, daß sie aus der Kombination von zwei unreduzierten Gameten der Artbastarde ( $2n = 29$ ) hervorgegangen waren. Interessant ist, daß sowohl bei den *Brassica*-Artkreuzungen als auch bei den Artkreuzungen anderer Gattungen die Entstehung allopolyploider Pflanzen in der  $F_2$  immer auf unreduzierte Gameten zurückgeführt wurde. Das ist um so merkwürdiger, als man die Entstehung der Allopolyploiden in der  $F_1$  fast in allen Fällen grundsätzlich anders — über eine somatische Chromosomenverdoppelung — erklärte. Der Grund für diese unterschiedliche Auffassung scheint uns ein sehr einfacher zu sein. Die Meiosis von Artbastarden ist für cytologische Fragen von besonderer Bedeutung und wird daher im allgemeinen wesentlich häufiger untersucht als die Meiosis der Elternarten. Dabei findet man dann, daß Artbastarde relativ viel unreduzierte Gameten bilden, und schließt daraus, daß bei Artbastarden wegen der Paarungsschwierigkeiten mehr unreduzierte Gameten als bei reinen Arten gebildet werden. Diese Vorstellung hat sich so durchgesetzt, daß man selbst in den Fällen, wo die Bastarde nicht cytologisch untersucht werden, bei einem Auftreten von Allopolyploiden in der  $F_2$  fast immer auf eine Beteiligung von unreduzierten Gameten schließt.

Nach den Kreuzungen der Artbastarde mit verschiedener Valenz ( $2n = 29 \times 2n = 58$ ) erhielten wir ebenfalls allopolyploide Formen mit  $2n = 58$ . In der Literatur finden sich nur wenige entsprechende Angaben. Bei einer Kreuzung von Artbastarden aus *Brassica campestris* L.  $\times$  *B. oleracea* L. ( $2n = 19$ ) mit natürlichem Raps ( $2n = 38$ ) traten in der Nachkommenschaft neue allopolyploide Pflanzen mit  $2n = 38$  Chromosomen auf (RUDORF 1951). Nach spontanen Bastardierungen zwischen haploidem ( $2n = 19$ ) und diploidem ( $2n = 38$ ) Raps entstanden ebenfalls Pflanzen mit  $2n = 38$  (OLSSON u. HAGBERG 1955). In jüngster Zeit hat OLSSON (1960a) von Kreuzungen berichtet, bei denen sich in der Nachkommenschaft ausschließlich Allopolyploide ( $2n = 54$ )

manifestierten [*Brassica campestris* L.  $\times$  *B. nigra* Koch,  $2n = 18$ )  $\times$  *B. juncea*,  $2n = 36$ ]. v. BERG (1935) kreuzte in der Gattung *Triticum* einen Artbastard aus *Triticum turgidum* L.  $\times$  *T. villosum* L. ( $2n = 21$ ) mit der konstanten allopolyploiden Form *T. turgido-villosum* ( $2n = 42$ ) und erhielt eine Pflanze mit  $2n = 42$ . Auch zwischen neu hergestellten Gattungsbastarden von *Triticum vulgare* Vill.  $\times$  *Secale cereale* L. ( $2n = 28$ ) und schon bestehenden *Triticale*-Formen ( $2n = 56$ ) wurden Kreuzungen durchgeführt, wobei in der Nachkommenschaft sich vor allem Pflanzen mit  $2n = 56$  fanden (v. BERG u. OEHLER 1938, MÜNTZING 1939).

Unsere allopolyploiden Pflanzen mit  $2n = 58$  aus der Kreuzung von Artbastarden unterschiedlicher Valenz ( $2n = 29 \times 2n = 58$ ) entstanden aus der Kombination einer unreduzierten Gamete des niedrigerchromosomigen Artbastardes mit einer reduzierten Gamete des höherchromosomigen Artbastardes. Auch in allen aus der Literatur angeführten Fällen hat man angenommen, daß die aufgetretenen Allopolyploiden aus einer solchen Gametenkombination hervorgegangen waren. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wurde in keinem Fall in Erwägung gezogen.

Aus den vorangegangenen Erörterungen ergibt sich grundsätzlich folgendes: Allopolyploide treten nach einer Artbastardierung gelegentlich bereits in der  $F_1$  auf, häufiger werden sie in der  $F_2$  gefunden, am meisten aber bilden sie sich, wenn man zwei Artbastarde verschiedener Valenz miteinander kreuzt. Sowohl bei unseren als auch bei sehr vielen in der Literatur angegebenen Artkreuzungen wurde als wichtige Tatsache festgestellt, daß die Allopolyploiden in allen drei genannten Fällen über unreduzierte Gameten entstanden sind. Wo dieser Entstehungsweg nicht ausdrücklich betont ist, ergibt er sich bei den meisten Arbeiten aus den beschriebenen Fakten.

Wenn das Auftreten von unreduzierten Gameten bei Art- und Gattungskreuzungen im allgemeinen auch unbestritten ist, so bleibt doch die Frage offen, wie sich — befruchtungsbiologisch betrachtet — diese Gameten manifestieren. Nach der üblichen Auffassung soll dabei der Zufall eine entscheidende Rolle spielen. Die zufällige Manifestierung gilt selbstverständlich nicht nur für die reduzierten, sondern auch für die unreduzierten Gameten. Bei unserer Artkreuzung *Brassica napus* ( $2n = 38$ )  $\times$  *B. pekinensis* ( $2n = 20$ ) war aber diese zufällige Manifestierung in keinem Fall gegeben.

In der  $F_1$  trat neben der selbstverständlich häufigen Kombination reduziert  $\times$  reduziert ( $19 \times 10 = 29$ ) nur noch gelegentlich unreduziert  $\times$  unreduziert ( $38 \times 20 = 58$ ) auf. Wenn es nach dem Zufall gegangen wäre, hätte eher die Kombination  $38 \times 10 = 48$  bzw.  $19 \times 20 = 39$ , d. h. also unreduziert  $\times$  reduziert, auftreten müssen. Solche Pflanzen wurden aber niemals gefunden.

Auch in der  $F_2$  ergab sich ein ähnliches Bild. Neben der üblichen Kombination zweier reduzierter Gameten kam es zu einer bevorzugten Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten. Unter den 224 manifestierten euploiden Gameten waren 7 unreduziert (vgl. Tab. 5). Von diesen unreduzierten Gameten befruchteten sich 6 miteinander ( $29 \times 29 = 58$ ) und nur eine mit einer reduzierten Gamete ( $19 \times 29 = 48$ ).

Schließlich zeigte sich die nicht zufällige Manifestierung der Gameten auch besonders deutlich nach Kreuzung der Artbastarde verschiedener Valenz ( $2n = 29 \times 2n = 58$ ). Hierbei wurden fast ausschließlich in der Nachkommenschaft Allopolyploide mit  $2n = 58$  gefunden, die auf der Befruchtung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gamete beruhen ( $29 \times 29 = 58$ ). Die naheliegende Kombination reduziert  $\times$  reduziert ( $19 \times 29 = 48$ ) trat nur ganz selten und die Kombination unreduziert  $\times$  unreduziert ( $29 \times 58 = 87$ ) überhaupt nicht auf.

Alle Ergebnisse deuten darauf hin, daß bei einer Bastardierung bestimmter Eltern sich auch bestimmte Gametenkombinationen bevorzugt manifestieren. Bei unserer Artkreuzung beruht die Entstehung neuer Allopolyploider ausschließlich auf dieser Tatsache.

Es gibt in der Literatur sehr viele Arbeiten, in denen beschrieben wird, wie nach Artkreuzungen Allopolyploide auftreten. Interessanterweise ist aus den Fakten fast aller Arbeiten deutlich zu ersehen, daß die unreduzierten Gameten, die zu der Entstehung von neuen Allopolyploiden führten, sich nicht zufällig manifestiert haben. Die meisten Autoren haben diese Tatsache unbeachtet gelassen. Aus den Veröffentlichungen von CLAUSEN und GOOD-SPEED (1925), ISHIJIMA (1926), MARSDEN-JONES u. TURILL (1930), FRANDSEN u. WINGE (1932), ELVERS (1934), TERNOVSKY (1935), YARNELL (1936), RYBIN (1936), OLSSON (1960a u. b) geht eindeutig hervor, daß die in der  $F_1$  gebildeten Allopolyploiden bevorzugt aus der Kombination von zwei unreduzierten Gameten entstanden, während sich die Kombination unreduziert  $\times$  reduziert überhaupt nicht oder nur ganz gelegentlich fand.

Auch an den  $F_2$ -Generationen mehrerer Art- und Gattungskreuzungen läßt sich nachweisen, daß bestimmte Gameten-Kombinationen häufiger auftraten, als nach einer zufälligen Manifestierung der Gameten zu erwarten war. So ergab sich in der  $F_2$  nach der Kreuzung *Brassica napus* L. ( $2n = 38$ )  $\times$  *B. campestris* L. ( $2n = 20$ ) eine bevorzugte Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten, die zu Allopolyploiden mit  $2n = 58$  führte (FRANDSEN 1941). Ähnliche Ergebnisse erhielten U. (1935) und RUDOLF (1951) in der  $F_2$ -Generation aus *Brassica campestris* L.  $\times$  *B. oleracea* L. Erinnerung sei in diesem Zusammenhang auch an die Gattungskreuzung *Raphanus sativus* L.  $\times$  *Brassica oleracea* L., wo sich in der  $F_2$  ebenfalls unreduzierte Gameten bevorzugt kombinierten (KARPEČENKO 1928). Dasselbe fand sich bei den Kreuzungen *Triticum vulgare* Vill.  $\times$  *Secale cereale* L. (v. BERG u. OEHLER 1938), *Aegilops speltoides*  $\times$  *Ae. umbellulata* (KIHARA 1937), *Phleum pratense* L.  $\times$  *Ph. alpinum* L. (GREGOR u. SANSOME 1930), *Digitalis purpurea* L.  $\times$  *D. ambigua* Murr. (BUXTON u. NEWTON 1928), *Nicotiana rustica* L.  $\times$  *N. paniculata* L. (LAMMERTS 1931) und bei verschiedenen Artkreuzungen der Compositengattungen *Madia* und *Layia* (CLAUSEN, KECK und HIESEY 1945). In allen angeführten Arbeiten traten allerdings nur gelegentlich auch Kombinationen von unreduzierten mit reduzierten Gameten auf. Es gibt aber Veröffentlichungen, in denen sogar ausschließlich nur die Kombination unreduziert  $\times$  unreduziert gebildet wird. Diese Tatsache beschreibt ROZANOVA (1938) für die



Kreuzung *Rubus idaeus* L.  $\times$  *R. caesius* L. und THOMPSON (1942) für die Kreuzung *Lactuca spicata* Hitchc.  $\times$  *L. indica* L.

Das bevorzugte Auftreten einer bestimmten Gametenkombination kommt besonders deutlich nach der Kreuzung von zwei Artbastarden mit verschiedener Valenz zum Ausdruck. Aus allen diesbezüglichen Arbeiten geht hervor, daß auffällig häufig un-reduzierte Gameten mit reduzierten kombiniert werden (v. BERG 1935, v. BERG u. OEHLER 1938, MÜNTZING 1939, RUDORF 1951, OLSSON u. HAGBERG 1955, OLSSON 1960a). Bei diesen Kreuzungen entstanden besonders zahlreich konstante Allopolyploide. Auf die Vorteile solcher Kreuzungen speziell bei *Triticale* hatte schon früher KATTERMANN (1936) hingewiesen, ohne allerdings die engen Beziehungen zwischen Befruchtungsbiologie und der Entstehung von Allopolyploiden erkannt zu haben.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Gameten sich nicht zufällig manifestieren. Diese Tatsache kann nur auf dem Prinzip einer Selektion beruhen. Da wir dieses selektive Prinzip an der Zusammensetzung der Nachkommenschaft erkannt haben, können wir zur Zeit noch nicht sagen, ob diese Selektion bei der Befruchtung oder erst bei der Embryoentwicklung wirksam wurde. Auf Grund des vorliegenden Materials sind beide Entstehungsmöglichkeiten denkbar.

Die Ergebnisse dieser Arbeit wie auch zahlreiche Veröffentlichungen anderer Autoren — letzteres sei besonders betont — zeigen, daß zwischen dem Auftreten von Allopolyploiden und bestimmten befruchtungsbiologischen Vorgängen ganz besondere Beziehungen bestehen. Damit konnten die von BECKER (1959) ausgesprochenen Vorstellungen bestätigt werden. Bei der Evolution der natürlichen Polyploiden haben selektive Vorgänge bei der Gametenverschmelzung bzw. der Embryoentwicklung eine entscheidende Rolle gespielt. Solche Selektionsvorgänge sind bei der üblichen Polyploidiezüchtung ausgeschlossen, da man mit Hilfe von Colchicin oder anderen Agenzien lediglich die Chromosomenzahl verdoppelt und dabei die wichtigen befruchtungsbiologischen Vorgänge bei der Gametenverschmelzung bzw. der Embryoentwicklung völlig unberücksichtigt läßt. Die vielfachen Unterschiede zwischen den Polyploiden in der Natur und den induzierten Polyploiden beruhen aber nach BECKER (1959) gerade auf dieser Tatsache. Für die Polyploidiezüchtung kommt es daher darauf an, bei der Verdoppelung der Chromosomenzahl besondere befruchtungsbiologische Vorgänge bewußt auszunutzen, um damit, so weit wie möglich, die Entstehungsweise der Polyploiden in der Natur nachzuahmen.

### Zusammenfassung

1. In der Gattung *Brassica* wurden zwischen *Brassica napus* f. *typica* Pospichal ( $2n = 38$ ) und *B. pekinensis* Rupr. var. *cylindrica* Tsen et Lee ( $2n = 20$ ) Kreuzungen durchgeführt, um die Zusammenhänge zwischen befruchtungsbiologischen Vorgängen und der Entstehung von neuen Allopolyploiden zu untersuchen.

2. Bereits in der  $F_1$ -Generation wurden fünf allopolyploide Pflanzen mit  $2n = 58$  gefunden. Es konnte nachgewiesen werden, daß sie über un-redu-

zierte Gameten der Eltern und selektive befruchtungsbiologische Vorgänge entstanden sind.

3. In der Nachkommenschaft der Artbastarde  $2n = 29 \times 2n = 29$  traten hauptsächlich Pflanzen mit euploiden Chromosomenzahlen auf, darunter mehrere neue allopolyploide Formen ( $2n = 38$ ,  $2n = 48$ ,  $2n = 58$ ). Pflanzen mit aneuploiden Chromosomenzahlen wurden, entgegen der Erwartung, sehr selten festgestellt. Auch dieses Ergebnis beruht darauf, daß sich die Gameten nicht zufällig manifestierten.

4. Nach Kreuzung der Artbastarde mit verschiedener Valenz ( $2n = 29 \times 2n = 58$ ) traten in der Nachkommenschaft fast ausschließlich allopolyploide Formen mit  $2n = 58$  auf. An diesem Ergebnis konnte besonders deutlich gezeigt werden, daß sich bei Artkreuzungen die Gameten nicht zufällig manifestieren.

Mein herzlichster Dank gilt Herrn Professor Dr. Dr. h. c. G. BECKER, der diese Untersuchungen anregte. Mit seinem kritischen, wertvollen Rat unterstützte und förderte er jederzeit diese Arbeit.

Den technischen Assistentinnen Frau D. PAPE und Frau E. ZÄNKER danke ich besonders für die gewissenhafte und sorgfältige Durchführung der Versuche.

### Literatur

1. ANDERSSON, G., und G. OLSSON: Cruciferen — Ölpflanzen. In: Handb. d. Pflanzenz., Bd. V, 1—66 (1959). — 2. BECKER, G.: Problematik der Pflanzenzüchtung. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, Berichte u. Vorträge I/1953 Festsitzg. u. wiss. Tagung, 17.—18. Okt. 1953 in Berlin, 37—59 (1953). — 3. BECKER, G.: Rettich und Radies (*Raphanus sativus* L.). In: Handb. d. Pflanzenz., Bd. VI, 24—78 (1959). — 4. BERG, K. H. v.: Cytologische Untersuchungen an den Bastarden des *Triticum turgido-villosum* und an einer  $F_1$  *Triticum turgidum*  $\times$  *villosum*. Z. Vererbungsl. 68, 94—126 (1935). — 5. BERG, K. H. v., u. E. OEHLER: Untersuchungen über die Cytogenetik amphidiploider Weizen-Roggen-Bastarde. Der Züchter 10, 226—238 (1938). — 6. Buxton, B. H., and W. C. NEWTON: Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. J. Genet. 19, 269—279 (1928). — 7. CATCHESIDE, D. G.: The chromosomal relationships in the swede and turnip groups of *Brassica*. Ann. Bot. 48, 601—633 (1934). — 8. CHAPLIN, J. F., and T. J. MANN: Interspecific gene transfer and chromosomal substitution in *Nicotiana*. Abstr. of Annual Meeting of Amer. Soc. of Agronomy, Cincinnati, Ohio, S. 55 (1959). Ref. aus: Pl. Breed. Abstr. 30, No. 1209 (1960). — 9. CLAUSEN, R. E., and T. H. GOODSPEED: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE's hypothesis. Genetics 10, 278 bis 284 (1925). — 10. CLAUSEN, J., D. D. KECK and W. M. HIESEY: Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy with examples from the *Madiinae*. Carnegie Inst. Washington, Publ. 564, 1—174 (1945). — 11. CLAUSEN, R. E., and D. R. CAMERON: Inheritance of *Nicotiana tabacum*. XXVIII. The cytogenetics of introgression. Proc. Nat. Sci. USA 43, 908—913 (1957). Ref. aus: Pl. Breed. Abstr. 28, No. 1999 (1958). — 12. ELVERS, I.: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XIV. The cytology of  $F_1$  *glutinosa*  $\times$  *tomentosa*. Univ. Calif. Publ. Bot. 17, 341 bis 354 (1934). — 13. FRANDSEN, K. J.: Beiträge zur Cytogenetik der *Brassica napus* L., der *Brassica campestris* L. und deren Bastarden, sowie der amphidiploiden *Brassica napocampestris*. K. Veter.-og Landbohøsk. Aarskr. 59 bis 90 (1941). — 14. FRANDSEN, K. J.: The experimental formation of *Brassica napus* L. var. *oleifera* DC. and *Brassica carinata* Braun. Dansk Bot. Arkiv 12 (7), 1—16 (1947). — 15. FRANDSEN, H. N., and Ö. WINGE: *Brassica napocampestris*, a new constant amphidiploid species-hybrid. Hereditas 16, 212—218 (1932). — 16. FUKUSHIMA, E.: Formation of diploid and tetraploid gametes in *Brassica*. Jap. J. Bot. 5, 273—283 (1931). — 17. FU-

- KUSHIMA, E.: Cytogenetic studies on *Brassica* and *Raphanus*. I. Studies on the intergeneric  $F_1$  hybrids between *Brassica* and *Raphanus*. J. Dept. Agr. Kyushu Univ. 7, 281—400 (1945). — 18. GERSTEL, U.: XXI. The mechanism of chromosome substitution to tobacco. Genetics 31, 421—427 (1946). — 19. GREGOR, J. W., and F. W. SANSOME: Experiments on the genetics of wild populations. II. *Phleum pratense* L. and the hybrid *P. pratense* L.  $\times$  *P. alpinum* L. J. Genet. 22, 373—387 (1930). — 20. ISHIJIMA, K.: Cytological and genetical studies on *Fragaria*. Genetics 11, 590—604 (1926). — 21. KAKIZAKI, Y.: A preliminary report of crossing experiments with cruciferous plants, with special reference to sexual compatibility and matroclinal hybrids. Jap. J. Genet. 3, 49—77 (1924/25). — 22. KAPPERT, H.: Grundriß der gärtnerischen Pflanzenzüchtung. Berlin: P. Parey 1934. — 23. KARPEČENKO, G. D.: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L.  $\times$  *Brassica oleracea* L. Z. Vererbungsl. 48, 1—85 (1928). — 24. KATTERMANN, G.: Stand und Aussichten der Weizen-Roggenbastardierung. Prakt. B. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 14, 266—278 (1936). — 25. KIHARA, H.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* VII. Kurze Übersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934—36. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. 41, 1—61 (1937). — 26. KOMATSU, T.: Investigations in progeny of haploid plants and embryo-sac formation by diploid and haploid plants of *Brassica napus*. Proc. Crop Sci. Soc., Japan, 8, 364—372 (1936). — 27. LAMMERTS, W.: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XII. The amphidiploid *rustica-paniculata* hybrid; its origin and cytogenetic behavior. Genetics 16, 191—211 (1931). — 28. MARSDEN-JONES, E. M., and W. B. TURILL: The history of a tetraploid saxifrage. J. Genet. 23, 83—92 (1930). — 29. MIZUSHIMA, U.: Some amphidiploids in *Cruciferae*. I—IV (jap.). Breed. & Hort. 2, 401—404, 441—444, 481—483, 515—516 (1944). Ref. aus: Hereditas 4, 400 (1950). — 30. MIZUSHIMA, U.: On several artificial allopolyploids obtained in the tribe *Brassicaceae* of *Cruciferae*. Tohoku J. Agric. Res. 1, 15—27 (1950). — 31. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. III. The cytology of  $F_1$  hybrids of *B. cernua* and *B. napella*. J. Dep. Agric. Kyushu Imp. Univ. 2, 199—206 (1929). — 32. MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. IV. The cytology of  $F_1$  hybrids of *B. juncea* and *B. nigra*. Cytologia 6, 62—67 (1934). — 33. MORINAGA, T., and E. FUKUSHIMA: Karyological studies on a spontaneous haploid mutant of *Brassica Napella*. Cytologia 4, 457—460 (1933). Ref. aus: Bot. Zbl. 26 (Neue Folge), 138 (1935). — 34. MORRIS, L. E., and R. H. RICHHARIA: A triploid radish  $\times$  turnip hybrid and some of its progeny. J. Genet. 34, 275—286 (1937). — 35. MÜNTZING, A.: Studies on the properties and the ways of production of rye-wheat amphidiploids. Hereditas 25, 387—430 (1939). — 36. NAYLOR, J. M.: Chromosome substitution in durum wheat. Proc. Genet. Soc. Canada 1, 29 (1956). — 37. NEWTON, W. C. F., and C. PELLEW: *Primula kewensis* and its derivatives. J. Genet. 20, 405—467 (1929). — 38. NISHI, S., J. KAWATA and M. TODA: On raising interspecific *Brassica* hybrids combining the c genome (cabbage group) and a genome (*B. pekinensis* group) by means of embryo culture (jap.). Ikushugaku Zasshi/Jap. J. Breed. 8, 215—222 (1959). Ref. aus: Pl. Breed. Abstr. 29, No. 4550 (1959). — 39. NISHIYAMA, J.: Cytogenetical studies in *Avena* II. On the progenies of pentaploid *Avena* hybrids. Cytologia 10, 89 (1939). — 40. NISHIYAMA, I., and Y. INAMORI: Polyploidy studies in the *Brassicaceae*. III. Hybridization between diploid *Brassica* species ( $2n = 20$ ) and their autotetraploids. Mem. Res. Inst. Food Sci., Kyoto Univ. 5, 1—13 (1953). — 41. NOGUCHI, Y.: Cytological studies in a case of pseudogamy in the genus *Brassica*. Proc. Imp. Acad., Tokyo, 4, 617—619 (1932). — 42. OEHLER, E.: Art- und Gattungskreuzung. In: Handb. d. Pflanzenz., Bd. I, 563—611 (1958). — 43. OHLENDORF, A.: Weitere cytologische Untersuchungen an Weizen-Quecken-Bastarden. Der Züchter 25, 331—351 (1955). — 44. OLSSON, G.: Species crosses within the genus *Brassica*. I. Artificial *Brassica juncea* Coss. Hereditas 46, 171—223 (1960a). — 45. OLSSON, G.: Species crosses within the genus *Brassica*. II. Artificial *Brassica Napus* L. Hereditas 46, 351—386 (1960b). — 46. OLSSON, G., and A. HAGBERG: Investigations on haploid rape. Hereditas 41, 227—237 (1955). — 47. PEARSON, O. H.: A suggested classification of the genus *Brassica*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 25, 105—110 (1928). — 48. RAMANUJAM, S., and D. SRINIVASACHAR: Cytogenetic investigations in the genus *Brassica* and the artificial synthesis of *B. juncea*. Indian J. Genet. & Plant Breed. 3, 73—88 (1943). — 49. ROZANOVA, M. A.: On polymorphic type of species origin. C. R. Acad. Sci. USSR. 18, 677—680 (1938). — 50. RUDOLF, W.: Über die Erzeugung und Eigenschaften synthetischer Rapsformen. Z. Pflanzenz. 29, 35—54 (1951). — 51. RYBIN, V. A.: Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschkirsche und das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. Planta 25, 22—58 (1936). — 52. SAKAKA, T.: Karyological observations in different interspecific hybrids of *Brassica*. Jap. J. Genet. 6, 20—32 (1930). — 53. SINSKAJA, E. N.: Genosystematical investigations of cultivated *Brassica* (russisch m. engl. Zusamm.). Bull. Appl. Bot. & Plant Breed. 17, (1), 1—166 (1927). — 54. SKALINSKA, M.: Cytological mechanism of segregation in the progeny of an allotetraploid *Aquilegia*. Proc. 6th Int. Congr. Genet. 2, 185—187 (1932). — 55. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. Der Züchter 26, 353—363 (1956). — 56. STEBBINS jr., G. L.: Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. Genetics, Plant breeding No. 9, 37—52 (1956). — 57. TERNOVSKY, M. F.: Erscheinungen der Polyploidie bei Artbastarden von *Nicotiana*. Z. Pflanzenz. 20, 268—289 (1935). — 58. THOMPSON, R. C.: An amphidiploid *Lactuca* produced through non-reduction in  $F_1$ -hybrids. J. Hered. 33, 253—264 (1942). — 59. TISCHLER, G.: Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. II. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Ergänzungsband: Angewandte Pflanzenkaryologie. Berlin: Borntraeger 1951. — 60. U, N.: Genome-analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Jap. J. Bot. 7, 389—452 (1935). — 61. U, N., U. MUDUSIMA and K. SAITO: On diploid and triploid *Brassica-Raphanus* hybrids. Cytologia 8, 319—326 (1937). — 62. WIENHUES-OHLENDORF, A.: Die Ertragsleistung rostresistenter 44- und 42chromosomiger Weizenqueckenbastarde. Der Züchter 30, 193—202 (1960). — 63. WINGE, Ö.: The chromosomes; their numbers and general importance. C. R. Trav. Lab., Carlsberg, 13, 131—275 (1917). Zit. nach: WINGE, Ö., On the origin of constant species-hybrids. Svensk Bot. Tidskr. 26, 107—122 (1932). — 64. WINGE, Ö.: On the origin of constant species-hybrids. Svensk Bot. Tidskr. 26, 107—122 (1932). — 65. YARNELL, S. H.: Chromosome behavior in blackberry-raspberry hybrids. J. Agric. Res. 52, 385—396 (1936).

## BUCHBESPRECHUNGEN

**ANDREAE, B.: Landbau bei hohem Lohn**, Beiträge zur Wirtschaftslehre der Landtechnik. Stuttgart: Eugen Ulmer 1962. 125 S., 33 Abb., 17 Tab. Geb. DM 16,80.

Die starken Veränderungen, die die westdeutsche Landwirtschaft in ihrer Struktur, Produktionsrichtung und Intensität sowie in der Zusammensetzung der produktiven Aufwendungen gegenwärtig erfährt, werden vom Verfasser in ihrer Bedingtheit aus den Veränderungen der Preisrelation zwischen den Produkten und Kostenfaktoren erklärt. Die erforderlichen Anpassungen sind in ihren verschiedenen Möglichkeiten durch die Stand-

ortbedingungen bestimmt, wofür die Auswirkungen kalkulatorisch ermittelt werden können. Die grundsätzliche Tendenz ist von arbeitsintensiven, vielseitigen zu kapitalintensiven, vereinfachten Betriebsorganisationen gerichtet. Die zweckmäßigsten Wege der Anpassung durch Arbeitersparnis, Ertragssteigerung und Schadensminderung bei Einsatz von entsprechenden Betriebsmitteln werden für die verschiedenen Betriebsgrößen und Produktionsbedingungen dargestellt. Tabellen und Graphiken über die Preisrelationen, Veränderungen der Kostenstruktur und Arbeitskräftelage bereichern den