

Der Züchter

Genetics and Breeding Research

Vol. 36

1966

Nr. 2

Weitere Untersuchungen an Nachkommen von Kürbis-Artbastarden

I. Die Samenausbildung, insbesondere bei Nachkommen mit „weicher“ Samenschale,
und die der Übertragung eines rezessiven Merkmales von einer Stammart in fertile Nachkommen
mit dem Habitus der anderen Stammart zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit

F. WEILING*

Institut für landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn

Further investigations on progeny of pumpkin species hybrids

I. Seed formation, especially in progeny with soft seed coat, and the regularity in transmission of a recessive trait from one parental species to fertile progeny with characteristics of the other parental species

Summary. Using embryo culture, we obtained F_1 -hybrids from interspecific crosses realized in 1950 between *Cucurbita maxima* Duch. and a form of *C. pepo* L. with "soft shell" seed or "weichschaligen Samen" (a so called "naked seed" type). These and their descendants, the latter in part also obtained by embryo culture, were back-crossed to *C. maxima*, and the F_3 selfed. In this way we obtained descendants from 4 different crosses between the two species.

Studying (in 1954 and 1955) 72 F_4 -families with a total of 733 (600 fertile) plants, we found 4 plants with "soft shell" seeds. They were descended from 3 F_4 -families or from 2 crosses respectively between the above named species.

Since these plants flowered in the presence of other progeny from our species crosses, their seed was heterozygous, and two generations of selfing were necessary to obtain (in 1956–1958) different true breeding families, whose plants furnished homozygous "soft shell" seed.

The anatomy of seed coats and results of studies by other authors on the genetic control of different seed coat types are discussed briefly. Given the segregation ratios in the F_4 of our "soft shell" seeds, as well as those obtained in F_6 after renewed selfing, it is shown that the trait "soft shell" is controlled by two genes. After a short discussion of segregation in the F_3 of pachyspermic and leptospermic plants, the variability of seed coat formation until the appearance of "soft shell" seed is described.

In a special chapter we discuss the variability of the "soft-shell" seed character in hybrid progeny, the result of our selection experiments from the 7th up to the 12th generation (1957–1964), and the variability in the seed size of our types compared with that of pure species and of a collection of *C. maxima*. To illustrate these relationships we used the method of contour-ellipses introduced by F. GALTON. These ellipses were computed and designed by means of the computer IBM 7090.

Finally we discuss Mendelian segregation of our plants in the light of abnormalities characteristic for meiosis of pollen-mother-cells and pollen development in F_1 , and the significance of the results to plant breeding. A formula is given for calculating the probability of obtaining recessive plants when the recessive trait depends on n factors, and when j backcrosses to the dominant variety are necessary to establish a stable strain. The importance of experiments of this kind to the problem of gene localization and gene analysis is also pointed out.

„Ich glaube durch diese Entdeckung in den Augen derjenigen, die eine Sache nach ihrem inneren Werthe zu schätzen wissen, wo nicht mehr, doch zum wenigsten eben so viel geleistet zu haben, als wenn ich Bley in Gold, oder Gold in Bley verwandelt hätte . . .“

Mit diesen Worten kommentiert Josef Gottlieb KÖLREUTER (1733–1806) nach den ersten planmäßigen Bastardierungsarbeiten bei Pflanzen die Überführung eines Artbastardes durch fortgesetzte Rückkreuzung in die väterliche Ausgangsart (Vorrede zur „Zweyten Fortsetzung“). Obwohl KÖLREUTERS Arbeiten zunächst wenig Anklang fanden, ist auch heute noch die „Artumwandlung“ oder, präziser ausgedrückt, die Gewinnung neuer Formen mit Hilfe einer Artkreuzung, insbesondere die Übertragung einzelner Merkmale von einer, z. B. einer Wildart, in eine andere, etwa eine Kulturart, ein lohnendes Ziel. Die Artbastardierung ist "one of the most promising and at the same time frustrating tools available to the plant breeder" (STEPHENS 1961) – aber damit wohl ein Objekt, das angestrebter wissenschaftlicher Bemühungen würdig erscheint.

A. Die Fragestellung

Im Verlauf von 1949 eingeleiteten Artbastardierungsversuchen zwischen verschiedenen Spezies der kultivierten Kürbisarten gelang nach Einsatz der Embryonenkultur ab 1950 in nennenswertem Maße die Aufzucht von Bastardpflanzen (WEILING 1955). Unter dem Einfluß der in der Nachkriegszeit herrschenden Fett- und Ölnappheit wandte sich unsere Aufmerksamkeit alsbald der Frage zu, ob die Übertragung des den „weichschaligen“ Ölkürbis der Art *Cucurbita pepo* L. kennzeichnenden Merkmals „weiche Samenschale“ mit besonders hohem Ölgehalt in vollfertile Formen mit der für die europäischen Rassen der Art *Cucurbita maxima* Duch. charakteristischen geringeren Mehltau- und Virusanfälligkeit möglich sei.

Terminologie, Anatomie und Genetik der Testaausbildung beim Kürbis

Als „pachysperm“ bezeichnen wir mit ROSEN (1920) bei *C. maxima* Formen mit dicker, zumeist brauner, gelegentlich auch gelb über rötlich bis

* Herrn Professor Dr. Dr. Dr. h. c. O. HEINISCH, geb. 23. 4. 1896, gest. 3. 5. 1966, zum Gedächtnis.

schmutzig dunkelbraun erscheinender Samenschale, während diese bei den „leptospermen“ Formen weiß ist. Wie ROSEN (1920), HEINISCH und RUTHENBERG (1951) sowie PRYM-VON BECHERER (1955) feststellten, beruht dieser Unterschied auf einer unterschiedlichen Zahl der verholzten Schichten der Samenschale. Bei der zuerst genannten Form sind alle Schichten stark verholzt, bei der an zweiter Stelle genannten dagegen bleibt die im ersten Falle aus sehr langen, dickwandigen Zellen bestehende Epidermis der Testa unverholzt und ist beim reifen Samen mit charakteristischen Veränderungen durchweg zusammengedrückt. Bei der als „weichschalig“ bezeichneten *C. pepo*-Form (vgl. HEINISCH u. RUTHENBERG, 1951 — diese Form wird gelegentlich auch als „schalenlos“ bzw. „dünnchalig“ bezeichnet —) bleiben alle übrigen Testaschichten ebenfalls unverholzt, während die Art der Verholzung der normalen, „hartschaligen“ *C. pepo*-Form dem Zustand leptospermer Formen von *C. maxima* entspricht (vgl. HEINISCH und RUTHENBERG 1951 sowie PRYM-VON BECHERER 1955).

Das Merkmal „pachysperm“ der Art *C. maxima* ist nach Untersuchungen von WEILING und PRYM-VON BECHERER (1950) sowie PRYM-VON BECHERER (1955) gegenüber dem Merkmal „leptosperm“ dominant und dem Anschein nach monofaktoriell bedingt; andererseits ist das Merkmal „hartschalig“ von *C. pepo* dominant über „weichschalig“ und mit Sicherheit durch ein Hauptgen sowie evtl. mehrere Modifikatoren bestimmt (GREBENŠČIKOV 1954, PRYM-VON BECHERER 1955). Zur Diskussion der zunächst erfolgten Annahme von mehr als einem Hauptgen siehe die Arbeiten von GREBENŠČIKOV 1950, 1954, SCHOENIGER 1950, 1952, 1955, WEILING u. PRYM-VON BECHERER 1950.

Untersuchungsmaterial

Als Kreuzungspartner dienten bei *C. maxima* u. a. eine in einem Hausgarten in Kattenvenne/Westfalen aufgefundene Form (als *C. max.* Kattv. bezeichnet), aus der sich im Verlauf der Untersuchungen eine semisterile Linie isolieren ließ (WEILING unveröffentlicht), ferner eine im Schaugarten des Institutes angebaute pachysperme Form (*C. max.* Schaug.); bei *C. pepo* u. a. die Zuchtformen Schreibers Ölkürbis, Tschermaks Ölkürbis und eine aus dem Institut für Angewandte Botanik, Hamburg, stammende Zuchtform (als *C. pepo* Schreiber, *C. pepo* Tschermak bzw. *C. pepo* Hbg. bezeichnet). Die benutzten *C. maxima*-Herkünfte waren langtriebzig, die genannten *C. pepo*-Formen zeigten das entsprechende rezessive Merkmal „Kurztriebzigkeit“.

Die von uns fast ausschließlich mit *C. maxima* als Mutter erzielten Artbastarde zwischen den beiden genannten Arten ergaben nur bei Rückkreuzung mit *C. maxima* fertile Nachkommen (MP × M). Obwohl sich auch diese Generation mit den beiden Ausgangsarten rückkreuzen und sogar selbstn ließe, erbrachte nur die erneute Rückkreuzung mit *C. maxima* in nennenswertem Umfang Nachwuchs [(MP × M) × M]. Erst diese dritte Generation ermöglichte in größerem Maße Selbstungen mit einer zahlenmäßig hinreichend starken Nachkommenschaft.

B. Die Vererbung des Merkmales „leptosperm“ von *C. maxima* nach Kreuzung mit „weichschaligem“ *C. pepo*

a) Theoretische Überlegungen

Da der anatomische Bau und der Grad der Verholzung der verschiedenen Testaschichten beim lep-

tospermen Samen von *C. maxima* den Verhältnissen beim hartschaligen Samentyp von *C. pepo* entspricht, ist der Gedanke naheliegend, daß die für diese Testa-gestaltung bei den beiden Arten verantwortlichen Gene miteinander identisch sind. Dem (oder den) Gen(en) für leptosperme Testa entspricht (bzw. entsprechen) bei *C. maxima* ein dominantes Allel (bzw. Allele) für pachysperme Testa, umgekehrt bei *C. pepo* ein rezessives Allel (resp. Allele) für „Weichschaligkeit“. Wir können somit von einer Serie multipler Allele mit charakteristischem Dominanzgefälle sprechen, wobei in jeder Art ein (oder mehrere) Allelenpaar(e) vorhanden ist (sind). Diese Verhältnisse lassen eine Verbindung der für Pachyspermie bzw. Leptospermie bei *C. maxima* und dem (den) für „Weichschaligkeit“ bei *C. pepo* verantwortlichen Allel(en) auch vom genetischen Standpunkt aus interessant erscheinen.

Unter der hier gemachten Annahme, daß das (bzw. die) Gen(e) für „Weichschaligkeit“ ein echtes (bzw. echte) Allel(e) sowohl des (der) Gens (Gene) für leptosperme wie für pachysperme Testaausbildung darstellt (darstellen), erschien es gleichgültig, ob die Ausgangskreuzung mit einer pachyspermen oder einer leptospermen Form erfolgte.

Um die Ansatzchancen zu vergrößern, wurden für die Ausgangskreuzungen überdies sowohl erbreine wie frei abgeblühte Linien von *C. maxima* herangezogen. Gleiches gilt für die Rückkreuzungen (in der F₁ und F₂).

An Hand der Testa der zum Keimen ausgelegten und der später geernteten Samen kann einwandfrei nur im Falle monofaktorieller Vererbung auf die genetische Konstitution einer bestimmten Pflanze rückgeschlossen werden. Diese Aufzeichnungen liegen größtenteils vor, sind jedoch in einigen Fällen im Laufe der Jahre verloren gegangen.

Zum Verständnis der erzielten Resultate wird es erforderlich sein, im Einzelfalle die verschiedenen möglichen genetischen Situationen zu berücksichtigen.

1. Die Verhältnisse bei Annahme eines Faktorenpaares (Hh)

Aus Zweckmäßigkeitsgründen gehen wir von den „weichschaligen“ Formen aus und untersuchen zunächst den einfachen Fall, daß das Merkmal „Weichschaligkeit“ durch ein einziges rezessives Hauptgen h bedingt sei, dem ein dominantes Allel H (sei es das Allel H^P für Pachyspermie oder das Allel H^L für Leptospermie) gegenübersteht. Die als Folge der Artkreuzung, einer doppelten Rückkreuzung mit einer leptospermen Form von *C. maxima* und einer anschließenden Selbstung resultierenden Verhältnisse sind zusammen mit den Erwartungswerten für die verschiedenen Genotypen aus Tab. 1 ersichtlich.

Für jede Generation sind in dieser Tabelle die Genotypen und Gametenverhältnisse angegeben. Rechts von den Gesamt- resp. Einzelgametentypen sind die bei der betreffenden Kreuzung (bzw. Selbstung) fungierenden väterlichen Gametentypen, durch ein x-Zeichen mit den ersten verknüpft, aufgeführt.

Man ersieht, daß der Anteil der Heterozygoten (H^Lh) von 100% in der ersten auf 12,5% in der vierten Generation sinkt, während rein „weichschalige“ Formen erstmalig in der vierten Generation, d. h. bei

Tabelle 1. Genotypen- und Gametenverhältnisse für das Merkmalspaar „weischalige“ — „nicht weischalige“. Testa in den Nachkommenschaften unserer Kürbis-Artbastarde bei Annahme eines Hauptgens. $M = C. maxima$, $F = C. pepo$ (weitere Erläuterungen siehe im Text)

Generation	Bastard-Kombination	Genkonstitution	Art der (weiteren) Kreuzung	Heterozygoter Anteil	Rezessiver Anteil
Pa	$M \times P$	$H^L H^L \times hh$ $H^L \times h$	Artbastardierung	—	—
F ₁	MP	$H^L h$ $(0,5 H^L + 0,5 h) \times H^L$	Rückkreuzung mit <i>C. maxima</i>	100 %	—
F ₂	MP × M	$0,5 H^L H^L + 0,5 H^L h$ $(0,75 H^L + 0,25 h) \times H^L$	Rückkreuzung mit <i>C. maxima</i>	50 %	—
F ₃	$(MP \times M) \times M$	$0,75 H^L H^L + 0,25 H^L h$ $0,75 H^L \times H^L + (0,125 H^L + 0,125 h) \times (0,5 H^L + 0,5 h)$	Selbstung	25 %	—
F ₄	$(MP \times M) \times M \times S$	$0,75 H^L H^L + 0,0625 H^L h + 0,125 H^L h + 0,0625 hh$ $= 0,8125 H^L H^L + 0,125 H^L h + 0,0625 hh$	Selbstung	12,5 %	6,25 %

Tabelle 2. Genotypen und Gametenverhältnisse in den nach Auffindung „weischaliger“ Samentypen zur Gewinnung erbreinen hh-Saatgutes erforderlichen weiteren Selbstungs-generationen (F = frei abgeblüht und mit H^L-Pollen bestäubt).

Generation	Bastard-Kombination	Genkonstitution	Art der weiteren Kreuzung	Heterozygoter Anteil	Rezessiver Anteil
F ₅	$(MP \times M) \times M \times S(w) \times F$	$H^L h$ $(0,5 H^L + 0,5 h) \times (0,5 H^L + 0,5 h)$	Selbstung	100 %	—
F ₆	$(MP \times M) \times M \times S(w) \times F \times S$	$0,25 H^L H^L + 0,5 H^L h + 0,25 hh$ $0,25 H^L \times H^L + (0,25 H^L + 0,25 h) \times (0,5 H^L + 0,5 h) + 0,25 h \times h$	Selbstung	50 %	25 %
F ₇	$(MP \times M) \times M \times S(w) \times F \times S \times S$	$0,375 H^L H^L + 0,25 H^L h + 0,375 hh$	Selbstung	25 %	37,5 %

Ausgangskreuzungen aus dem Jahre 1950 erstmalig beim Öffnen der aus der Ernte 1954 stammenden Früchte im Verlauf des Winters 1954/55, und zwar mit einem Anteil von 6,25% auftreten konnten.

Für die Gewinnung erbreinen (hh)-Saatgutes war es entweder erforderlich, alle F₄-Pflanzen zu selbst. Dies hätte jedoch eine allzu große arbeitstechnische Belastung mit sich gebracht. Ein anderer Weg bestand darin, aus dem erstmalig in der F₄ auftretenden „weischaligen“, infolge freien Abblühens bei Gegenwart von im Mittel 87,5% H^L-Pollen in der Gesamt-Population überwiegend heterozygoten (H^Lh-) Saatgut nach Aufzucht und Selbstung der F₅ und F₆ erbreines Saatgut zu gewinnen, das mit einem erwarteten Anteil von 25% definiert erbreine Pflanzen (neben 12,5% noch nicht definierten Pflanzen) bringen würde. Dieses Ziel war unter den gegebenen Umständen sowie bei ungestörtem Lauf der Dinge erst für das Jahr 1957 zu erwarten (Tab. 2).

Andererseits war damit zu rechnen, daß unter den „weischaligen“ Samen der F₄ mit einer Wahrscheinlichkeit von 12,5% bereits hh-Formen aus freier Kreuzung mit h-Pollen vorhanden waren. Diese mußten nach einer Kontrolle mit Selbstung in der F₅ bereits in der F₆ zu genotypisch wie phänotypisch „weischaligen“ Pflanzen führen.

Die gleichen Verhältnisse ergeben sich hinsichtlich des zu erwartenden Anteils „weischaliger“ Formen für den Fall, daß die Ausgangskreuzung sowie die Rückkreuzungen nicht mit leptospermen, sondern mit homozygoten oder heterozygoten pachyspermen Pflanzen (H^PH^P bzw. H^PH^L) erfolgen. Indessen ist die zu erwartende Genotypen-Aufspaltung unter diesen Umständen erheblich mannigfaltiger und komplizierter.

2. Die Verhältnisse bei Annahme von zwei Faktorenpaaren ($H_1^L h_1 H_2^L h_2$)

Da nach den Untersuchungen meiner Schülerin PRYM-VON BECHERER (1955) die Annahme nicht einwandfrei ausgeschlossen werden konnte, daß die „Weischaligkeit“ durch zwei Hauptgene bedingt ist, mußte die Versuchsplanung von Anfang an auch auf diese Möglichkeit abgestimmt werden.

Tabelle 3. Genotypen- und Gametenverhältnisse für das Merkmalspaar „weichschalige“ — „nicht weichschalige“ Testa in den Nachkommenschaften unserer Kürbis-Artbastarde bei Annahme von zwei Faktoren. (Weitere Erläuterungen siehe im Text).

Generation	Bastard-Kombination	Genkonstitution	Art der (weiteren) Kreuzung	Anteil doppelt Heterozygoter	Anteil doppelt Rezessiver
Pa	M × P	$H_1^1 H_1^1 H_2^1 H_2^1 \times h_1 h_1 h_2 h_2$ $H_1^1 H_2^1 \times h_1 h_2$	Artbastardierung	—	—
F ₁	MP	$H_1^1 h_1 H_2^1 h_2$	Rückkreuzung mit C. maxima	100%	—
F ₂	MP × M	$(0,25 H_1^1 H_1^1 + 0,25 H_1^1 h_2 + 0,25 h_1 H_2^1 + 0,25 h_1 h_2) \times H_1^1 H_2^1$ $0,25 H_1^1 H_1^1 H_2^1 H_2^1 + 0,25 H_1^1 H_1^1 H_2^1 h_2 + 0,25 H_1^1 h_1 H_2^1 H_2^1 + 0,25 H_1^1 h_1 H_2^1 h_2$ $(0,5625 H_1^1 H_2^1 + 0,1875 H_1^1 h_2 + 0,1875 h_1 H_2^1 + 0,0625 h_1 h_2) \times H_1^1 H_2^1$	Rückkreuzung mit C. maxima	25%	—
F ₃	(MP × M) × M	$0,5625 H_1^1 H_1^1 H_2^1 H_2^1 + 0,1875 H_1^1 H_1^1 H_2^1 h_2 + 0,1875 H_1^1 h_1 H_2^1 H_2^1 + 0,0625 H_1^1 h_1 H_2^1 h_2$ $0,5625 H_1^1 H_1^1 \times H_1^1 H_2^1 + 0,09375 H_1^1 H_2^1 + 0,09375 H_1^1 h_2) \times$ $(0,5 H_1^1 H_2^1 + 0,5 H_1^1 h_2) + (0,09375 H_1^1 H_2^1 + 0,09375 h_1 H_2^1) \times$ $(0,5 H_1^1 H_2^1 + 0,5 h_1 H_2^1) + (0,015625 H_1^1 H_2^1 + 0,015625 H_1^1 h_2 +$ $0,015625 h_1 H_2^1 + 0,015625 h_1 h_2) \times (0,25 H_1^1 H_2^1 + 0,25 H_1^1 h_2 +$ $0,25 h_1 H_2^1 + 0,25 h_1 h_2)$	Selbstung	6,25%	—
F ₄	(MP × M) × M × S	$0,660156 H_1^1 H_1^1 H_2^1 H_2^1 + 0,101562 H_1^1 H_1^1 H_2^1 h_2 + 0,101562 H_1^1 h_1 H_2^1 H_2^1 +$ $0,050781 H_1^1 H_1^1 h_2 h_2 + 0,050781 h_1 h_1 H_2^1 H_2^1 + 0,015625 H_1^1 h_1 H_2^1 h_2 +$ $0,007812 H_1^1 h_1 h_2 h_2 + 0,007812 h_1 h_1 H_2^1 h_2 + 0,003906 h_1 h_1 h_2 h_2$		1,5625%	0,3906%

Wir unterstellen daher im folgenden, daß das Merkmal „Weichschaligkeit“ durch die rezessiven Allele h_1, h_2 , fehlende „Weichschaligkeit“ durch die Allele H_1^1 und H_2^1 bzw. H_1^1 und H_2^1 bedingt sei. Tab. 3 bringt analog den Verhältnissen in Tabelle 1 die Genotypen und Gametenverhältnisse in den einzelnen Generationen für den Fall, daß als C. maxima-Partner sowohl bei der Artkreuzung wie bei den Rückkreuzungen eine $H_1^1 H_1^1 H_2^1 H_2^1$ -Pflanze fungiert.

Auch in diesem Fall wird das Merkmal „Weichschaligkeit“ frühestens in der F₄, und zwar mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,3906% zu erwarten sein. Für die Gewinnung genotypisch wie phaenotypisch erbreinen Saatgutes sind jedoch entsprechend den bereits für den Fall einer monofaktoriellen Bestimmung besprochenen Verhältnissen eine bzw. mit großer Wahrscheinlichkeit zwei weitere Generationen erforderlich. Dabei ist indessen ein anderes Spaltungsverhältnis zu erwarten.

Die Gametenausstattung der in Tabelle 3 aufgeführten F₄ beträgt bei durchschnittlich gleicher Gametenproduktion aller Genotypen, eine Bedingung, die auch bei den früheren Generationen zugrunde gelegt wurde:

$$0,765624 H_1^1 H_2^1 + 0,109374 H_1^1 h_2 + 0,109374 h_1 H_2^1 + 0,015624 h_1 h_2.$$

Aus Pflanzen des Genotyps $h_1 h_1 h_2 h_2$ dieser Generation geht auf Grund der soeben angegebenen Gametenverhältnisse bei freier Kombination der Gameten innerhalb der Gesamtgeneration in der F₅ folgende Population mit den nachstehend angegebenen Wahrscheinlichkeiten der verschiedenen Genotypen hervor:

$$0,765624 H_1^1 h_1 H_2^1 h_2 + 0,109374 H_1^1 h_1 h_2 h_2 + 0,109374 h_1 h_1 H_2^1 h_2 + 0,015624 h_1 h_1 h_2 h_2.$$

Bei Selbstung dieser Genotypen sind in der F₆ folgende Spaltungen mit den angegebenen Wahrscheinlichkeiten zu erwarten:

- 15:1 Spaltung: Genotyp ($H_1^1 h_1 H_2^1 h_2$) P = 0,765624
- 3:1 Spaltung: Genotyp ($H_1^1 h_1 h_2 h_2$ u. $h_1 h_1 H_2^1 h_2$) P = 0,218748
- keine Spaltung: Genotyp ($h_1 h_1 h_2 h_2$, d. h. „weichschalig“) P = 0,015624

Hängt das Merkmal „Weichschaligkeit“ von 2 Faktoren ab, so ist der erwartungsgemäß aus frei abgeblühten „weichschaligen“ F₄-Pflanzen hervorgehende Anteil an erbrein „weichschaligen“ F₅-Pflanzen sehr gering (1,56%). Die aus nicht erbreinem „weichschaligen“ Saatgut der F₄ hervorgehenden Pflanzen sind untereinander genotypisch unter Umständen heterogen.

3. Methodisches zur Prüfung der Zahl der wirksamen Faktoren

Nur aus jenen Genotypen, die im h-Allel (resp. den h-Allelen) heterozygot sind, spalten im Ablauf der Generationenfolge unserer Artbastarde „weichschalige“ Pflanzen heraus. Daher läßt sich neben dem erwarteten Anteil an Rezessiven in der F₄ auch der erwartete Anteil der Heterozygoten in den vorausgegangenen Generationen zur Prüfung heranziehen. Diese Anteile sind auf Grund von Tab. 1 und 3 in nachstehender Übersicht zusammengestellt (Tab. 4).

Die Analyse der Spaltungsverhältnisse in der F₆ ermöglicht eine weitere Prüfung. Die Selbstungsnachkommenschaften „weischaliger“ Formen, welche erstmalig in der F₄ herausspalten, infolge freier Bestäubung jedoch nicht erbrein sind, erlauben in der F₆ erneut eine klare Entscheidung über die Zahl der wirksamen Faktoren (vgl. S. 54f. und Tab. 8).

Tabelle 4. Anteil der Genotypen, in deren Nachkommenschaft erwartungsgemäß „weischalige“ Pflanzen herausspalten, sowie erwartete Anteile an herausspaltenden „weischaligen“ in der F₄ bei Annahme von einem bzw. zwei Faktoren.

Generation	Anteil an	wirksam	
		ein Faktor	zwei Faktoren
F ₁	Genotypen, aus denen später „weischalige“ herausspalten „weischaligen“	1,0	1,0
F ₂		0,5	0,25
F ₃		0,25	0,0625
F ₄		0,0625	0,003906

schließenden Selbstung wurde aus der Ernte 1953 Saatgut für 72 Stämme der Konstitution (MP × M) × M × S erzielt. Davon wurden 1954 24 Stämme mit 296 Pflanzen angebaut. Unter 195 fruchtbildenden Pflanzen fand sich eine aus der Kreuzung C. max. Kattv. × C. pepo Schreiber (Stamm 265), deren Frucht (insgesamt 18) „weischalige“ Samen enthielt (vgl. die „Vorläufige Mitteilung“ WEILING 1956). 1955 wurden von den im Vorjahr nicht berücksichtigten sowie von 16 bereits getesteten, mithin insgesamt 64 Stämmen, 437 Pflanzen angebaut. Von 405 fruchttragenden Pflanzen erwiesen sich 3 als „weischalig“. Zwei Pflanzen stammten aus der Kreuzung C. max. Kattv. × C. pepo Hbg. (Stamm 319 und 323). Eine weitere „weischalige“ Pflanze spaltete unter Nr. 365 aus dem Stamm 265, der bereits im Vorjahr eine Pflanze mit „weischaligen“ Samen aufwies. (Im gleichen Stamm fand sich außerdem

Tabelle 5. Übersicht über die im Zusammenhang mit der Gewinnung „weischaliger“ Bastardnachkommen erfolgten Kreuzungen und Selbstungen.

Pa = Ausgangsgeneration, M = C. maxima, P = C. pepo, S = Selbstung, GKr = Geschwisterkreuzung

Jahr	Generation	Konstitution	Bestäubung mit	Sa. der aus Embryonenanzucht hervorgegangenen Pflanzen	Sa. aller Pflanzen	Zahl der künstlichen Bestäubungen	Zahl der Fruchtansätze	Zahl der Embryonen, die auf Agar ausgelegt wurden
1950	Pa	M (P)	× P (× M)			36 (68)	14 (4)	491 (34)
1951	F ₁	MP	× M (× P)	10	11	14 (5)	9 (3)	59
1952	F ₂	MP × M	× M (× P) (S oder GKr)	38	41	72 (36) (40)	26 (3) (1)	2045*
1953	F ₃	(MP × M) × M	S (GKr.)	91	497	338 (57)	133 (13)	195
1954	F ₄	(MP × M) × M × S	S (GKr.)	—	296	164 (8)	49 (—)	
1955	F ₅	(MP × M) × M × S			437			

* In diesem Jahr wurden ausnahmsweise auch Embryonen mit einer Länge < 5 mm auf Agar ausgelegt. Doch war ihre Keimungsrate sehr gering.

b) Die Analyse der wirksamen Faktoren

Der eigentlichen Analyse der die „Weischaligkeit“ bestimmenden Faktoren sei eine gedrängte Übersicht des Pflanzenmaterials vorausgeschickt, das für die Auswertung zur Verfügung stand (Tab. 5).

1. Das Pflanzenmaterial

Für die Pa-Generation sind in dieser Tabelle die Kreuzungen zwischen allen benützten Herkünften angegeben. Bei den folgenden Generationen sind nur noch die eingangs (S. 50) aufgeführten Herkünfte berücksichtigt. Denn nur Bastarde zwischen diesen Herkünften ließen sich in der angegebenen Weise bis in die F₄ aufziehen.

Als Ergebnis einer zweimaligen Rückkreuzung der MP-Bastarde mit C. maxima und einer an-

eine fraglich „weischalige“ Pflanze. Ihre Samen waren taub, so daß eine Nachprüfung nicht möglich war.)

Das Gesamtergebnis ist aus nachstehender Tab. 6 ersichtlich. In ihr sind gleichzeitig die Gesamtzahlen der Pflanzen der einzelnen Generationen und der Anteil jener angegeben, aus deren Nachkommenschaft „weischalige“ Pflanzen herausspalteten.

Tabelle 6. Anzahl der Pflanzen, deren Nachkommenschaft bis in die F₄ verfolgt werden konnte. In Klammern bei F₁—F₃ die Zahl der Stämme, aus denen „weischalige“ Individuen herausspalteten, bei F₄ die Gesamtzahl der aufgetretenen „weischaligen“ Pflanzen.

Jahr	Generation	C. max. Kattv. × C. pepo Hbg.	C. max. Kattv. × C. pepo Schr.	C. max. Kattv. × C. pepo Tsch.	C. max. Schaug. × C. pepo Tsch.	Sa.
1951	F ₁	1 (1)	1 (1)	1 (—)	1 (—)	4 (2)
1952	F ₂	4 (2)	2 (1)	1 (—)	4 (—)	11 (3)
1953	F ₃	25 (2)	14 (1)	1 (—)	32 (—)	72 (3)
1954 1955	F ₄	186 (2)	184 (2)	14 (—)	216 (—)	600 (4)

2. Die Analyse der F_4

Das Verhältnis von 4 gesichert „weischaligen“ auf insgesamt 600 geprüften fertilen Pflanzen beträgt 0,006667. Dieser Wert steht dem Erwartungswert von 0,3906% bei Annahme von 2 Faktoren erheblich näher als dem Erwartungswert von 6,25%, der sich bei Annahme von 1 Faktor ergibt (s. Tab. 1 und 3).

Indessen ist eine derartige Rechnung in Anbetracht der Tatsache, daß die einzelnen F_4 -Stämme mit einer unterschiedlichen Anzahl von fruchtenden Pflanzen vertreten waren, etwas grob. Für die Durchführung eines exakten Tests berücksichtigen wir den Umstand, daß die Wahrscheinlichkeit, mit der in einer Nachkommenschaft resp. einem Stamm von n Pflanzen mindestens eine rezessive Pflanze auftritt,

$$P_n(1) = \sum_{x=1}^n \binom{n}{x} p^x (1-p)^{n-x} \\ = 1 - (1-p)^n$$

beträgt, wobei p den bei Aufspaltung erwarteten Anteil an „weischaligen“ Pflanzen darstellt.

Diese Wahrscheinlichkeit läßt sich zugleich als relative Häufigkeit auffassen, mit der eine Nachkommenschaft mit mindestens einer „weischaligen“ Pflanze zu erwarten ist. Die Summe der relativen, d. h. die Gesamthäufigkeit, mit der derartige Nachkommenschaften in allen untersuchten F_4 -Stämmen zu erwarten sind, beträgt:

$$\Phi = \sum_{i=1}^z P_{n_i}(1) \\ = \sum_{i=1}^z [1 - (1-p)^{n_i}] \\ = z - \sum_{i=1}^z (1-p)^{n_i} \quad (1)$$

Tabelle 7. Häufigkeitsverteilung der Individuen der F_4 -Stämme, die auf Vorliegen „weischaliger“ Pflanzen untersucht wurden.

Individuenzahl	Anzahl der Stämme	Bemerkungen
1	2	
2	3	
3	5	
4	6	
5	15	{ darunter 2 Stämme mit je einer „weischaligen“ Pflanze
6	19	
7	1	
8	1	
9	1	
10	1	
11	3	
12	6	
13	2	
14	1	
20	1	
26	1	
29	1	
30	1	
36	1	{ in diesem Stamm traten 2 „weischalige“ Pflanzen auf
44	1	
Summe	72 Stämme mit insgesamt 600 Pflanzen	4 Pflanzen mit „weicher“ Samenschale

Dabei stellt z die Gesamtzahl aller untersuchten Stämme und n_i die Pflanzenzahl des i -ten Stammes dar. Diese Daten sind in Tab. 7 aufgeführt. Setzt man in Formel (1) die Erwartungswerte ein, mit der „weischalige“ Individuen bei 1 bzw. 2 wirksamen Faktoren herauspalten ($p_{(1)} = 0,0625$ bzw. $p_{(2)} = 0,003906$), so erhält man im ersten Falle eine Gesamtsumme von 26,21, im zweiten Falle von 2,28.

Sofern das Merkmal „Weischaligkeit“ durch ein einziges Gen bedingt ist, sind demnach unter den 72 F_4 -Nachkommenschaften der Konstitution $(MP \times M) \times M \times S$ im Mittel 26,21, bei Vorliegen von 2 Faktoren hingegen 2,28 Stämme mit mindestens einer „weischaligen“ Pflanze zu erwarten. Beobachtet wurden insgesamt 3 Stämme.

Der χ^2 -Test ergibt bei Berücksichtigung der YATES-Korrektur für den ersten Fall den Wert 30,942 ($P < 0,0005$), für den zweiten Fall 0,00431 ($0,9 < P < 0,95$). Mit einer Wahrscheinlichkeit von fast 95% ist somit das Merkmal „Weischaligkeit“ als durch 2 Faktoren bedingt anzusehen. Demgegenüber scheidet die Möglichkeit des Bedingtseins durch einen Faktor als äußerst unwahrscheinlich aus.

3. Die Analyse der F_3 und F_2

Ebenso läßt sich die Zahl jener F_3 -Stämme ermitteln, in deren Nachkommenschaft erwartungsgemäß mindestens eine Pflanze zur Aufspaltung „weischaliger“ Pflanzen führt. Diese Rechnung erfolgt in der gleichen Weise, jedoch unter Berücksichtigung der Spaltungswahrscheinlichkeiten $p_1 = 0,25$ und $p_2 = 0,0625$ (s. Tab. 4). Sie sei daher nicht erneut beschrieben. Es ergibt sich eine erwartete relative Häufigkeit von 7,36 Stämmen bei Annahme von einem, sowie von 3,33 Stämmen bei Annahme von zwei wirksamen Genen. Der beobachtete Wert beträgt 3.

In gleicher Weise läßt sich die relative Häufigkeit ermitteln, mit der unter Berücksichtigung der jeweils zur Verfügung stehenden Anzahl an F_2 -Pflanzen F_2 -Linien mit mindestens einer in ihrer Nachkommenschaft herauspaltenen „weischaligen“ Pflanze zu erwarten sind. Die Spaltungswahrscheinlichkeiten betragen in diesem Falle $p_1 = 0,5$; $p_2 = 0,25$ (s. Tab. 4). Die Rechnung ergibt bei Annahme von einem Hauptgen 3,13, bei zwei Hauptgenen 2,05 Linien. Der beobachtete Wert beträgt 2. In beiden Fällen liegt der beobachtete Wert zahlenmäßig erheblich näher bei dem Erwartungswert, der sich bei Annahme von zwei Hauptgenen ergibt.

4. Die Analyse der F_6

Bei freiem Abblühen der in der F_4 erstmalig auftretenden „weischaligen“ Pflanzen und Wirksamkeit eines Faktors ist nach Selbstung in der F_5 bei aufspaltenden F_6 -Familien ausschließlich ein 3:1-Spaltungsverhältnis (3 „nicht-weischalige“ zu 1 „weischalig“) zu erwarten, während bei Wirksamkeit zweier Faktoren nur etwa jede vierte aufspaltende F_6 -Familie dieses Spaltungsverhältnis zeigt, die übrigen hingegen im Verhältnis 15 „nicht-weischalige“: 1 „weischalig“ spalten. Tab. 8 gibt die Daten dieser Spaltungen wieder. Als „nicht-weischalige“ Pflanzen traten nur leptosperme Formen auf. Leider waren die Früchte mehrerer Pflanzen taub oder die Samen so schlecht ausgebildet,

Tabelle 8. Aufspaltung leptospermer und „weischaliger“ Pflanzen in der F₆-Nachkommenschaft geselbster F₅-Pflanzen.

Stamm	Nr. und Jahr des F ₅ -Anbaus	Zahl der Pflanzen	leptosperm	„weischalig“	Zustand des Samens nicht analysierbar	sterile Pflanzen
M. Kattv.	442/1956	67	39	6	1	21
× P. Schr.	443/1956	83	40	—	4	39
265/1954	444/1956	67	44	8	10	5
	511/1957	27	23	3	1	—
M. Kattv.	592/1958	17	14	3	—	—
× P. Hbg.	319/1955					
Sa.		261	160	20	16	65

daß eine Bestimmung des Samentyps unmöglich war. Obwohl der Verdacht bestand, daß die Mehrzahl dieser Pflanzen „weischalig“ sein könnte, wurden sie bei der Genotypenanalyse zunächst außer acht gelassen.

Bei Prüfung auf Homogenität erwiesen sich die in Tab. 8 aufgeführten Spaltungen innerhalb des Zufallsbereichs ($0,1 < P < 0,2$) als miteinander verträglich, jedoch weder mit dem Spaltungsverhältnis 15:1 noch mit 3:1 vereinbar ($0,001 < P < 0,01$ bzw. $P < 0,0005$). Dieses Verhalten läßt sich folgendermaßen erklären: Wahrscheinlich sind die einzelnen Nachkommenschaften nicht groß genug, um eine tatsächlich vorhandene Inhomogenität in Erscheinung treten zu lassen. Falls etwa die „weischaligen“ Pflanzen dieser Generation besonders stark dazu neigen, taube Früchte auszubilden, ist damit zu rechnen, daß das Spaltungsverhältnis bei Nachkommenschaften, die an sich im Verhältnis 3:1 spalten, erheblich in Richtung auf das Zahlenverhältnis 15:1 verschoben sein wird. Die Wahrscheinlichkeit dazu wird bei der dritten Nachkommenschaft (Nr. 444) besonders groß sein, da sie 10 Pflanzen mit tauben Früchten, d. h. nicht ausgebildeten Samen lieferte.

Nehmen wir somit verdeckte Inhomogenität an und prüfen, veranlaßt durch die Einzel-Chiquadrate des Homogenitätstestes, die 2., 4. und 5. Nachkommenschaft (Nr. 443, 511 und 592) auf Übereinstimmung mit dem Spaltungsverhältnis 15:1, die beiden restlichen auf Übereinstimmung mit dem Spaltungsverhältnis 3:1, so ergibt sich für beide Gruppen Homogenität ($0,05 < P < 0,10$ bzw. $0,8 < P < 0,9$). Außerdem entspricht das Gesamtspaltungsverhältnis der ersten Gruppe 77:6 einer 15:1-Spaltung ($0,7 < P < 0,8$), während das Gesamtspaltungsverhältnis der zweiten Gruppe 83:14 von einem 3:1-Verhältnis abweicht ($0,01 < P < 0,05$), diesem aber innerhalb der Zufallsgrenzen entspricht, wenn wir die Zahl der „weischaligen“ Pflanzen auf Kosten der nicht bestimmbareren Pflanzen um 3 erhöhen. Wir erhalten

Tabelle 9. Spaltungen in pachysperme und leptosperme Pflanzen mit Prüfung auf ein erwartetes Spaltungsverhältnis von 0,50:0,50. Die Spaltungen erfolgten in der F₃ nach Rückkreuzung der F₂ mit H₁^LH₁^LH₂^LH₂^L-Pflanzen. Von den aufgeführten Spaltungen stammen die beiden ersten aus der Kreuzung C. max. Kattv. × C. pepo Schreiber.

Genotyp	pachysperm	leptosperm	Sa.	Fg	χ ²	P
(MP × M) × M 3868/1953	11	13	24			
(MP × M) × M 3852/1953	21	16	37			
(MP × M) × M 3968/1953	75	71	146			
Total χ ²				3	0,9519	0,8 < P < 0,9
Gesamtspaltungsverhältnis	107	100	207	1	0,2367	0,6 < P < 0,7
Heterogenität				2	0,7152	~ 0,7

alsdann Übereinstimmung mit einem 3:1-Verhältnis mit einer Wahrscheinlichkeit 0,05 < P < 0,10. Dieses Ergebnis wird weiterhin verbessert, wenn wir die Zahl der „weischaligen“ Pflanzen zu Lasten der nicht bestimmbareren erhöhen.

Diese Überlegungen zeigen, daß das Ergebnis

der in der F₆ beobachteten Spaltungen mit der Annahme von zwei Genen recht gut vereinbar ist, wenn man die geschilderten Störungen berücksichtigt. Andererseits läßt sich zeigen, daß die Möglichkeit einer 3:1-Spaltung wahrscheinlich ausscheidet. Denn das Gesamtverhältnis 160:36, das sich ergibt, wenn sämtliche Pflanzen mit tauben Früchten als „weischalig“ betrachtet werden, weicht mit $0,01 < P < 0,05$ signifikant vom 3:1-Verhältnis ab.

C. Beobachtungen zur Testaausbildung der „nicht-weischaligen“ Typen

Obwohl nach den bisherigen Ergebnissen sowohl die leptosperme wie die „weischalige“ Testa auf 2 Faktoren beruht, besteht durchaus die Möglichkeit, daß bei genetischen Analysen innerhalb der beiden Stammarten C. maxima und C. pepo nur einer der beiden Faktoren nachweisbar ist, weil etwa der zweite ausschließlich oder weitgehend durch das rezessive Allel vertreten wird.

a) Zur Genanalyse des Merkmales „pachysperm“

Leider lassen unsere Beobachtungen zu dieser Frage keinen endgültigen Schluß zu. Es liegen drei Rückkreuzungsanalysen mit Aufspaltungen nach pachyspermen und leptospermen Formen in der F₃ vor. Diese zeigen einheitlich monofaktorielles Verhalten (1:1-Spaltung) (s. Tab. 9). Doch wäre es vorteilhaft, dieses Ergebnis zu verallgemeinern und anzunehmen, daß auch bei einer größeren Zahl von Analysen alle Rückkreuzungsspaltungen bei unserem Pflanzenmaterial auf ein einziges Faktorenpaar hinweisen würden.

Erfolgt etwa eine Artkreuzung zwischen H^PH^PH₁^PH₂^P und h₁h₁h₂h₂ und wird der F₁-Bastard H^Ph₁H₂^Ph₂ mit H₁^LH₁^LH₂^LH₂^L rückgekreuzt — diese Situation ist möglicherweise bei der Artkreuzung C. max. Kattv. × C. pepo Schreiber gegeben —, so weisen 50% der F₂-Nachkommenschaft ein H^P-Allel (entweder H₁^P oder H₂^P) und nur 25% H₁^P und H₂^P auf. Nach Rückkreuzung der F₂-Genotypen mit H₁^LH₁^LH₂^LH₂^L wird in 50% aller Fälle eine Spaltung im Verhältnis 50 pachysperm : 50 leptosperm und nur in 25% aller Fälle ein Verhältnis 75:25 zu erwarten sein. Besitzt der C. max.-Elter die Konstitution H₁^PH₁^PH₂^LH₂^L oder

in 50% aller Fälle eine Spaltung im Verhältnis 50 pachysperm : 50 leptosperm und nur in 25% aller Fälle ein Verhältnis 75:25 zu erwarten sein. Besitzt der C. max.-Elter die Konstitution H₁^PH₁^PH₂^LH₂^L oder

$H_1^L H_1^L H_2^P H_2^P$, so ist unter sonst gleichen Bedingungen bei 50% der F_2 -Nachkommenschaft ein H^P -Allel und nach erneuter Rückkreuzung mit $H_1^L H_1^L H_2^L H_2^L$ in der F_3 beim gleichen Prozentsatz Aufspaltung in 50 pachysperm: 50 leptosperm zu erwarten.

Wird andererseits die Artkreuzung zwischen $H_1^L H_1^L H_2^L H_2^L$ und $h_1 h_1 h_2 h_2$ unter Rückkreuzung des MP-

Bastardes mit $H_1^P H_1^P H_2^L H_2^L$ durchgeführt, wie dies bei der Kreuzung zwischen *C. max.* Kattv. und *C. pepo* Hbg. angenommen werden kann, so liegen

nach Rückkreuzung der F_2 mit $H_1^L H_1^L H_2^L H_2^L$ die gleichen Verhältnisse wie im ersten Falle vor. Erfolgt die Rückkreuzung in der F_1 dagegen mit $H_1^P H_1^P H_2^L H_2^L$ oder $H_1^L H_1^L H_2^P H_2^P$, so werden in der F_3 25% der gesamten Nachkommenschaft im Verhältnis 50 pachysperm zu 50 leptosperm spalten, der Rest hingegen ausschließlich leptosperm sein.

Die beobachteten Spaltungen lassen somit unter den angegebenen Verhältnissen keinen allgemeingültigen Schluß auf die Zahl der wirksamen Faktoren zu, da sie zahlenmäßig zu gering sind.

b) Farbgene der leptospermen Testa

In der F_3 der Kreuzung *C. max.* Schaug. \times *C. pepo* Tschermak traten in einer größeren Nachkommenschaft nur leptosperme Pflanzen auf. Die Testa eines großen Teils dieser Bastarde und vielfach auch der Bastardnachkommen wies, offensichtlich unter dem Einfluß des Tschermakgenotyps — gleiche Verhältnisse beobachteten wir nach Kreuzung von *C. max.* Kattv. mit *C. pepo* Tschermak — eine charakteristische warzige Oberfläche und zum Teil kräftige Rand-

Tabelle 10. Spaltung von Farbausprägungen in der F_3 der Kreuzung *C. max.* Schaug. \times *C. pepo* Tschermak.

	Samenschale				Fg	χ^2	P
	bräunlich	bräunlich-weiß	weiß	Sa.			
(MP \times M) \times M 3922/1953	16	31	12	59			
(MP \times M) \times M 3964/1953	6	13	6	25			
Total χ^2					4	0,7349	0,9 < P < 0,95
Gesamtspaltung	22	44	18	84	2	0,5714	0,7 < P < 0,8
Heterogenität					2	0,1635	0,9 < P < 0,95



Abb. 1. Kreuzung *C. maxima* Kattv. \times *C. pepo* Tschermak. Samenproben der Pflanzen, von denen die Mutter (1. Reihe), der Vater (2. Reihe) und der erste *C. max.*-Rückkreuzungspartner (3. Reihe) abstammen. In der 4. Reihe Samen des F_2 -Bastardes [MP \times M] dieser Kreuzung aus 1952.



Abb. 2. Kreuzung *C. maxima* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber. Samenproben der Pflanzen, von denen die Mutter (1. Reihe), der Vater (2. Reihe) und der erste *C. max.*-Rückkreuzungspartner (3. Reihe) abstammen. In der 4. Reihe je 1 Same von F_2 -Bastarden [MP \times M] dieser Kreuzung aus 1952. Aus dem zweiten Samen gingen die in Abb. 3 dargestellte F_3 -Nachkommenschaft und in der F_1 die erste aufgefundene „weichschalige“ Form (aus Nr. 265/1954) hervor.

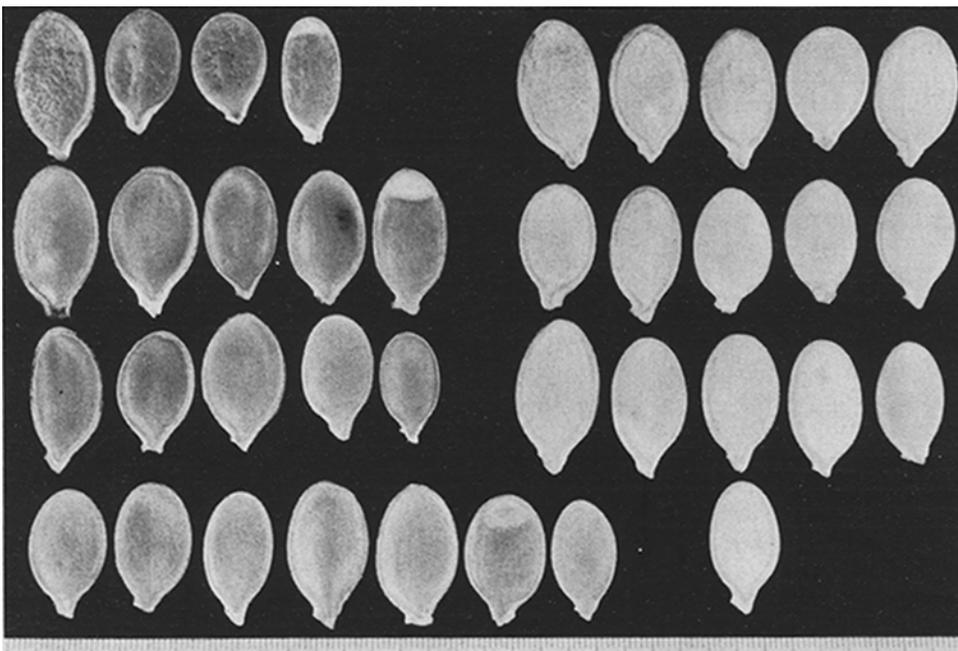


Abb. 3. F_3 (MP \times M) \times M-Bastarde des Jahres 1953 aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber. Je ein Same der in 21 pachysperme und 16 leptosperme Pflanzen aufspaltenden Familie. Das Saatgut ist mit geringer Variationsbreite normal ausgebildet.

wulstbildung auf (Abb. 1). Die Samenfarbe war nicht einheitlich weiß, sondern zeigte eine im Verhältnis 1:2:1 realisierte Farbabstufung in bräunlich, bräunlich-weiß und weiß (Tab. 10).

Eine derartige Spaltung kann nach Rückkreuzung eines F_2 -Genotyps $H_1^+h_1H_2^+h_2$ mit $H_1^+H_1^+H_2^+H_2^+$ zustande kommen (vgl. Tab. 3), wenn wir annehmen, daß etwa die h -Allele (oder auch andere, in ähnlicher Anordnung vorhandene Faktoren) des Tschermak-Genotyps entweder unmittelbar oder mittelbar die beschriebene Wirkung auslösen.

c) Die Variabilität,
insbesondere der pachyspermen Testa-
ausbildung

Erwähnenswert scheint die wohl ebenfalls unter dem Einfluß des *pepo*-Genoms auftretende Variabilität in der Testaausbildung. Während wir nach Einkreuzung von *C. pepo* Schreiber in *C. maxima* Kattv. nur geringe Variabilität und in der F_3 bereits weitgehend gleichmäßig ausgebildetes Saatgut feststellten (Abb. 2 und 3), zeigte sich nach Kreuzung von *C. maxima* Kattv. mit *C. pepo* Hbg. auffallend starke Variabilität. In Abb. 4 ist in den beiden oberen Reihen je ein typischer Same einer charakteristischen



Abb. 5. Auswahl typischer Samen (je ein Same je Pflanze) von F_3 (PM \times M) \times M-Bastarden des Jahres 1953 aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. Bei dieser Auswahl aus insgesamt 75 pachyspermen und 71 leptospermen Pflanzen eines Stammes sind neben einigen normalen vor allem die stark abweichenden Formen berücksichtigt worden.

Auswahl von F_2 -Pflanzen dieser Kreuzung entsprechenden Samenproben aus den übrigen Kreuzungen (3. und 4. Reihe) gegenübergestellt. Die Aufnahme zeigt, daß bei den Samen der ersten Kreuzung vor allem die Epidermisschicht der pachyspermen Testa, vielleicht unter Einfluß von Modifikatoren, von Pflanze zu Pflanze sehr unterschiedlich ausgebildet ist. Es treten kleine, bisweilen nur punktförmige, in anderen Fällen jedoch auch größere Lücken in der Verholzung auf. Ebenso läßt die Größe sowie der Randwulst der Samen starke Unterschiede erkennen.

Nicht minder, dem Anschein nach sogar erheblicher war die Variabilität in der Testaausbildung bei der F_3 dieser Kreuzung (Abb. 5). In einem Falle war die lückenhafte Ausbildung der Epidermisschicht besonders charakteristisch. Es traten sogar Stellen auf, die die Ausbildung „weichschaliger“ Samen zeigten. Abb. 6 vermittelt einen Eindruck von der Variabilität innerhalb dieser Einzelpflanze. Der Versuch,



Abb. 4. F_2 -Artbastarde [MP \times M] des Jahres 1952 aus den Kreuzungen *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. (1. u. 2. Reihe), *C. max.* Schaug. \times *C. pepo* Tscherm. (3. Reihe), *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber (4. Reihe, 3 Samen) und *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Tschermak (4. Reihe, Same rechts). Je F_2 -Pflanze dieser Kreuzungen ist ein typischer Same abgebildet. Die in der F_4 aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. herauspaltenden Pflanzen mit „weicher“ Samenschale stammen aus dem zweiten Samen der ersten und der zweiten Reihe (Nr. 323 bzw. 319/1955).



Abb. 6. Variation der Samenausbildung innerhalb einer F_3 (MP \times M) \times M-Pflanze aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. (viertel Same von links in der zweiten Reihe von Abb. 5). Die Testa des rechten Samens der unteren Reihe ist auf der sichtbaren Fläche größtenteils unverholzt.

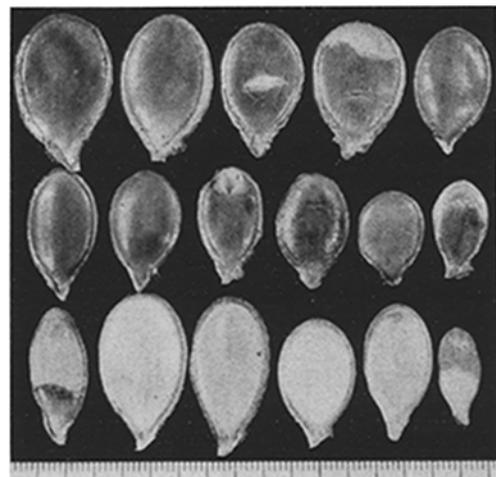


Abb. 7. Variabilität in der Testa-Ausbildung bei einem F_4 (MP \times M) \times M \times S-Stamm des Jahres 1954 aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. (1 Same je Pflanze).

diese Form durch Selbstung zu fixieren, mißlang, weil entweder männliche und weibliche Blüten an der gleichen Pflanze niemals zur selben Zeit zur Verfügung standen oder die geselbsteten Blüten keinen Ansatz erbrachten.

Auch in der F₄ unserer Bastardnachkommenschaft (*C. max.* Kattv. × *C. pepo* Hbg.) zeigte sich noch eine bemerkenswerte Variabilität (Abb. 7). Zu erwähnen ist, daß der in dieser Abbildung dargestellte Stamm einer Linie angehört, bei der in der F₂ mit einem *C. maxima*-Typ rückgekreuzt wurde, der mindestens ein H^P-Allel besaß. Abb. 8 zeigt eine Bildungsabweichung in der sonst recht regelmäßig ausgebildeten Nachkommenschaft von *C. max.* Kattv. × *C. pepo* Schreiber, bei der auf der Samenfläche je ein zusätzlicher Wulst ausgebildet ist.



Abb. 8. Bildungsabweichung der Testa (zusätzlicher Randwulst auf der Samenfläche) bei einem F₃ (MP × M) × M-Bastard aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. × *C. pepo* Schreiber.

Bemerkenswert erscheint ferner, daß zwei von jenen drei Stämmen, die in der F₄ zu „weichschaligen“ Pflanzen führten, Linien angehörten, die bereits in der F₂ normal ausgebildete Samen aufwiesen (vgl. Abb. 2 und 4). Man könnte zur Annahme neigen, daß diese Stämme, natürlich über eine bessere Fertilität, eher die Chance zur Gewinnung „weichschaliger“ Formen boten als andere.

D. Die Variabilität in der Samenausbildung bei den „weichschaligen“ Bastardnachkommen

Obwohl die Untersuchung der Bedingungen, unter denen die Übertragung eines Merkmales von einer Art in eine andere im vorliegenden Fall vor sich gegangen ist, bereits ausreichen dürfte, das Interesse erneut auf diesen recht bedeutenden Zweig der Pflanzenzüchtung zu lenken, scheint es mir von Wichtigkeit, durch das Studium des weiteren Verhaltens der neu gewonnenen Formen dieses Interesse weiterhin zu fördern. Über die in diesem Zusammenhang besonders wichtige Frage der Fertilität und verschiedene andere Gesichtspunkte soll in der Fortsetzung dieser Studie berichtet werden. Hier sei lediglich zur Frage der Variabilität der neu gewonnenen „weichschaligen“ Formen Stellung genommen.

Dies geschieht nicht auf Grund systematischer Züchtungsarbeit. Infolge äußerer Umstände mußte das Studium des vorliegenden Problems ab 1956 (so die F₆-Analyse der 1955 erstmalig herausgespaltenen „weichschaligen“ Formen, s. Tab. 8 und S. 54f.) stark eingeschränkt sowie die Bearbeitung mancher Einzelfragen ganz eingestellt werden. Dennoch glaube ich, daß die über eine Reihe von Jahren an kleinen Stichproben durchgeführten Beobachtungen ein einigermaßen vollständiges Bild vermitteln.

Bei der im Verlauf der weiteren Jahre durchgeführten Selektion achtete ich besonders auf einwandfrei „weichschalige“ sowie auf großsamige Typen. Da bei der beschränkten Anbaumöglichkeit fast regelmäßig nur wenige Nachkommen aufgezogen werden konnten, andererseits Selbstung oder Geschwister-

kreuzung nicht immer möglich war, erbrachte manche Aussaat keine Verbesserung, so daß im darauffolgenden Jahre unter Umständen auf frühere Ernten zurückgegriffen werden mußte, d. h. nicht in jedem Jahr die Generationenzahl unserer Bastardnachkommen erhöht werden konnte (vgl. Abb. 9).

Wir besprechen einmal die Variabilität in der Ausbildung der weichschaligen Testa, sodann die Größenvariabilität der Samen.

a) Variabilität der „weichschaligen“ Testa und Ergebnis der Auslese

Als Kriterium für die Ausbildung der „weichen“ Samenschale gilt der Grad ihrer Verholzung. Dieser wurde makroskopisch und subjektiv nach einer 5klassigen Skala getestet (vgl. eine ähnliche Bonitierung bei SCHOENIGER 1950, 1952). Die Bedeutung der einzelnen Klassen ist aus nachstehender Aufstellung ersichtlich:

1. völlig fehlende Verholzung,
2. kleine lokale Verholzung, bis ein Viertel der Samenfläche umfassend,
3. lokale Verholzung etwa der Hälfte der Samenschale oder ein sehr dünner Anflug von Verholzung über die ganze Samenfläche,
4. Verholzung bis etwa drei Viertel der Samenfläche,
5. stärkere Verholzung der ganzen oder nahezu der ganzen Samenfläche.

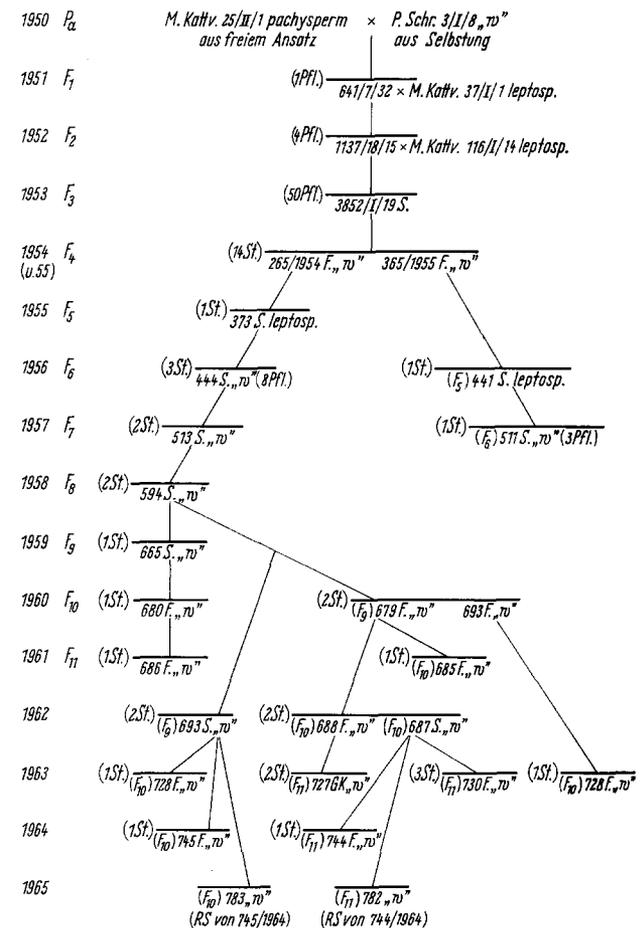


Abb. 9. Stammbaum der aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. × *C. pepo* Schreiber hervorgegangenen „weichschaligen“ Nachkommenschaften. Folgende Abkürzungen werden gebraucht: M = *C. maxima*, P = *C. pepo*, „w“ = „weichschalig“, S = geselbstet, F = frei abgeblüht, RS = Rest-Saatgut, Pfl. = Pflanze, St = Stamm resp. Stämme.
Im Jahre 1960 befanden sich nur „weichschalige“ Nachkommen aus den *C. max.* × *C. pepo*-Kreuzungen auf dem Feld. In den übrigen Jahren mußte nach freiem Abblühen stets mit Einkreuzung von H^P- oder H^L-Allelen gerechnet werden.

Die Verholzung der Samenschale erfaßt bei den „weichschaligen“ Formen jedoch keineswegs den gesamten Querschnitt der Testa, sondern nur einzelne Zelllagen und diese dann entweder ganz oder nur zum Teil. Auch Samen mit der Benotung 5 bleiben von leptospermen Formen deutlich unterscheidbar. Diese Verhältnisse sind anatomisch sowohl von SCHOENIGER 1950, 1952 wie von PRYM-VON BECHERER 1955 eingehend beschrieben, so daß hier auf eine besondere Schilderung verzichtet werden kann.

Von der Art der Verholzung muß sehr wohl die Färbung der „weichschaligen“ Testa unterschieden werden. Diese kann je nach dem Gehalt an Farbpigmenten im Nucellus (von NOACK und KIESSLING 1929 als „Protochlorophyll“ bezeichnet, vgl. MONTEVERDE und LUBIMENKO 1911) intensiv bzw. mehr oder weniger mäßig grün, gelegentlich auch weiß bis schmutzig-weiß sein (Abb. 10). Allerdings sind diese Farbpigmente nur bei völlig fehlender Verholzung sichtbar, während sie je nach dem Grad der Verholzung durch diese verdeckt werden. Es hat nach unseren Beobachtungen den Anschein, daß die Pigmentfreiheit zwar genetisch bedingt ist, jedoch durch Umwelteinflüsse mehr oder weniger stark beeinflusst wird.

Abb. 11 zeigt mehrere Samenproben aus F₇- bis F₉-Nachkommenschaften der Kreuzung *C. max.*



Abb. 10. Samen einer „protochlorophyll“-freien „weichschaligen“ und einer hartschaligen *C. pepo*-Pflanze (obere bzw. untere Reihe).

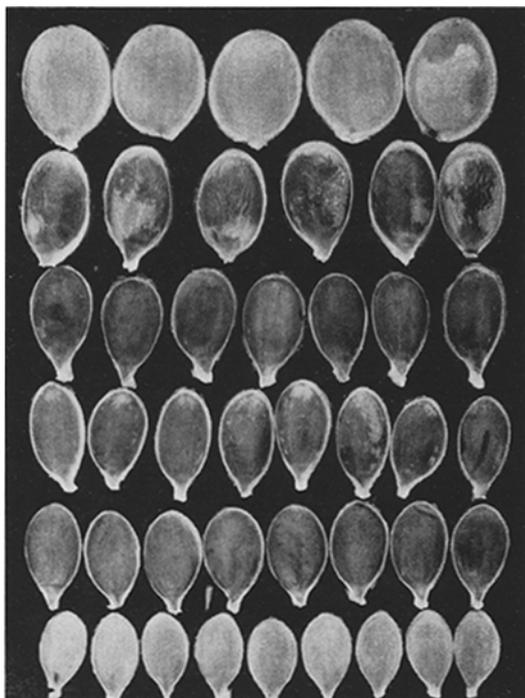


Abb. 11. Samenproben „weichschaliger“ Pflanzen aus der F₇-F₉ der Kreuzung *C. max.* Kattv. x *C. pepo* Schreiber aus den Jahren 1958 bis 1960 (weitere Erläuterungen siehe im Text).

Kattv. x *C. pepo* Schreiber, der Größe nach geordnet. Jede Reihe enthält Samen der gleichen Frucht. Sie sind, mit der oberen Reihe beginnend, mit folgenden Werten unserer Boniturskala benotet worden: 5, 3, 1, 2, 1, 3. Die Benotung der in der Abbildung 12 dargestellten Samenproben aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. x *C. pepo* Hbg. lautet, gleichfalls von oben beginnend: 1, 5, 4, 4, 3.

Tab. 11 gibt eine Übersicht über die Benotung des aus den einzelnen Versuchsjahren stammenden und fast vollständig aufgehobenen „weichschaligen“ Saatgutes. Sie läßt trotz der relativ kleinen Nachkommenschaften je Versuchsjahr deutlich den Trend zu stärkerer „Weichschaligkeit“ im Verlauf der Versuchsjahre erkennen. Der Unterschied zwischen den mittleren Bewertungszahlen in den Jahren 1957 und 1964 ist hoch signifikant ($P < 0,0005$).

Tabelle 11. Übersicht über die nach einer fünfstufigen Skala bewerteten Verholzungsgrade der „weichschaligen“ Nachkommen aus der Kreuzung *C. maxima* x *C. pepo* im Verlauf des Zeitraumes 1957-1964 (nähere Angaben siehe im Text).

Jahr	Bonitierungsskala					Sa.	\bar{x}	s ²
	1	2	3	4	5			
1957	—	1	3	4	3	11	3,8	0,9636
1958	1	10	8	9	18	46	3,7	1,5850
1959	—	—	1	—	—	1	3,0	—
1960	4	7	6	4	5	26	3,0	1,8785
1961	—	—	—	—	—	—	—	—
1962	3	16	23	12	6	60	3,0	1,0836
1963	5	5	4	4	1	19	2,5	1,5965
1964	13	8	5	2	1	29	2,0	1,2488
Sa.	26	47	50	35	34	192		

b) Variabilität der Samengröße

Die Größenvariabilität der Samen läßt sich am einfachsten in einem Koordinatensystem darstellen, dessen Achsen die Samenlänge resp. -breite angeben. Es zeigt sich, daß zwischen beiden eine lineare Abhängigkeit besteht. Dies Verhältnis kann in etwa auch als Kennwert für die Samengröße verwendet werden.



Abb. 12. Samenproben „weichschaliger“ Pflanzen der F₈ (1960) der Kreuzung *C. max.* Kattv. x *C. pepo* Hbg. (weitere Erläuterungen siehe im Text).

1. Die Contourellipse
als Maß zweidimensionaler Variabilität

Ein besseres Maß ist bei linearer Beziehung der beiden einander zugeordneten Größen die von F. GALTON entwickelte und erstmalig 1885 benutzte Korrelogrammdarstellung bzw. Contourellipse (vgl. PEARSON 1930). Im Bereich einer solchen Ellipse sind die Meßpunkte einer Abhängigkeitsbeziehung mit einer vorgegebenen Wahrscheinlichkeit gelegen. So zeigt etwa Abb. 13 eine Contourellipse, die die zugeordnete Punktwolke (es handelt sich dabei um die Meßpunkte für die Beziehung zwischen Samenbreite und -länge bei einer Stichprobe des Weltsortiments von *C. maxima* - s.w.u. -) mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% umschließt. Abb. 14 zeigt für die gleiche Stichprobe die Contourellipsen für P = 50; 80; 95; 99; 99,9%.

Die Gleichung dieser Ellipsen ist durch nachfolgende Beziehung gegeben:

$$\frac{u^2}{a^2} + \frac{v^2}{b^2} = \chi_p^2, \quad f = 2.$$

In dieser Gleichung bedeuten u und v die Koordinaten des Abstandes eines beliebigen auf einer Contourellipse gelegenen Punktes vom Ellipsenmittelpunkt. $a \cdot \chi_p$ und $b \cdot \chi_p$ stellen die beiden Achsen der Ellipse, P die Wahrscheinlichkeit dar, für die die Ellipse berechnet ist, resp. die Wahrscheinlichkeit, mit der die einzelnen Beobachtungswerte (x, y) innerhalb der Ellipse gelegen sind. a und b sind durch folgende Beziehung gegeben:

$$(a + b)^2 = S_{xx} + S_{yy} + 2 \sqrt{S_{xx} S_{yy} (1 - r^2)} / (N - 1)$$

$$(a - b)^2 = S_{xx} + S_{yy} - 2 \sqrt{S_{xx} S_{yy} (1 - r^2)} / (N - 1).$$

Dabei stellen S_{xx} und S_{yy} die Summen der Abweichungsquadrate der x und y vom Durchschnitt, ferner r^2 das Bestimmtheitsmaß dar. f = Freiheitsgrad. Der Neigungswinkel α unserer Ellipsenachse u gegen die x -Achse errechnet sich auf Grund der Beziehung:

$$\text{tg } 2\alpha = 2 \Sigma(x - \bar{x})(y - \bar{y}) / [\Sigma(x - \bar{x})^2 - \Sigma(y - \bar{y})^2]$$

(vgl. LINDER 1960).

Die Ellipsen wurden mit Hilfe der Großrechenanlage IBM 7090 berechnet und entweder vom Rechner selbst (Abb. 17-18) oder vom Plotter (Abb. 13

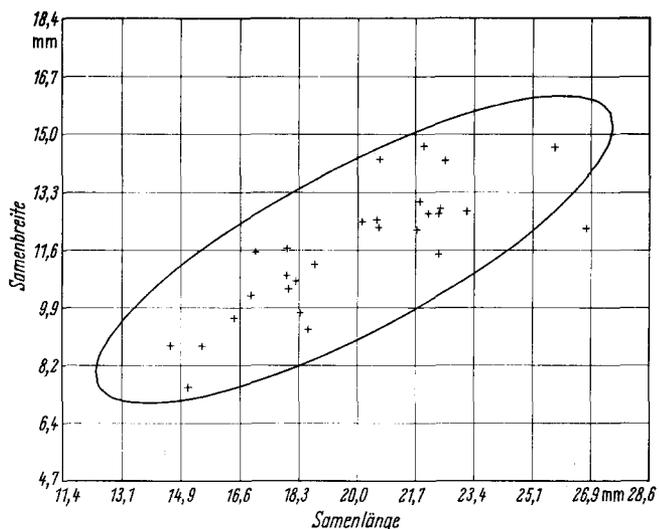


Abb. 13. Contourellipse für die Beziehung zwischen Samenbreite und Samenlänge bei einer Stichprobe des Weltsortiments von *C. maxima*. Der Ellipse liegt die Überschreitungswahrscheinlichkeit 5% zugrunde, d. h. die Meßpunkte liegen mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% innerhalb der Ellipse.

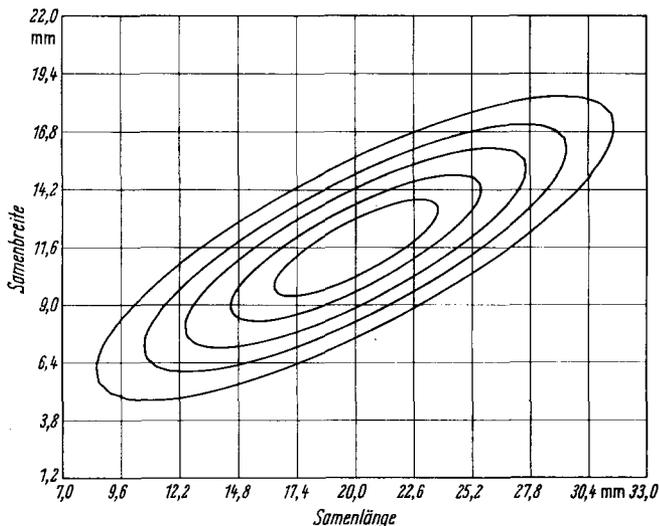


Abb. 14. Contourellipsen für die Wahrscheinlichkeiten 50, 80, 95, 99 und 99,9% (resp. die Überschreitungswahrscheinlichkeiten 50, 20, 5, 1 und 0,1%) - von innen nach außen gerechnet - , dargestellt an der der Abb. 13 zugrunde liegenden Stichprobe.

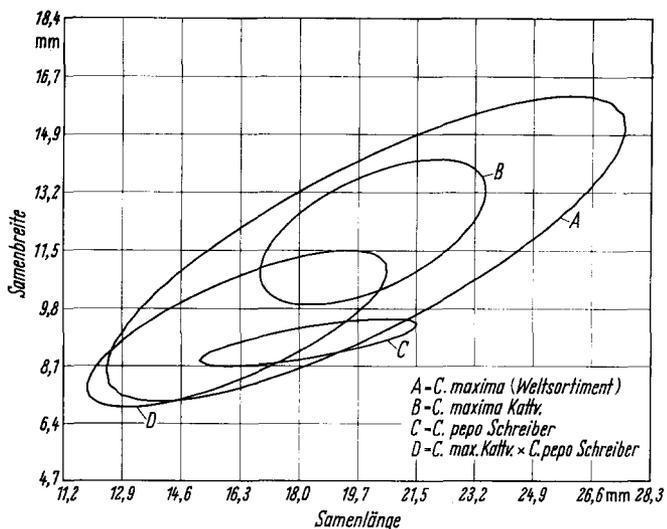


Abb. 15. Contourellipsen für die Beziehung zwischen Samenbreite und -länge bei Stichproben aus folgenden Stämmen bzw. Arten: *C. maxima* (Weltsortiment, N = 28), *C. maxima* Kattenvenne (N = 50), *C. pepo* Schreiber (N = 9) und *C. maxima* Kattv. x *C. pepo* Schreiber (N = 31) (Saatgut aus der 8. bis 10. Generation 1962). Hinter den einzelnen Herkünften ist in Klammern der Stichprobenumfang angegeben. Das Saatgut von *C. max.* Kattv. stammt aus den Jahren 1949 bis 1964, das *C. pepo*-Saatgut aus den Jahren 1949-1955.

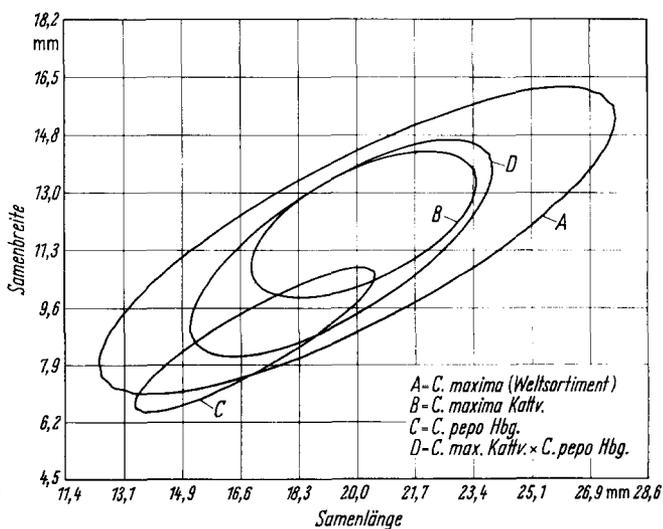


Abb. 16. Contourellipsen für die Beziehung zwischen Samenbreite und -länge bei Stichproben aus folgenden Stämmen bzw. Arten: *C. maxima* (Weltsortiment, N = 28), *C. max.* Kattv. (N = 50), *C. pepo* Hbg. (N = 40) und *C. max.* Kattv. x *C. pepo* Hbg. (N = 19) (Saatgut aus der 7. bis 9. Generation 1962). Das Saatgut von *C. max.* Kattv. und *C. pepo* Hbg. stammt aus den Jahren 1949-1964.

bis 16) gezeichnet.* Diese Zeichnungen dienen als Vorlage für die zuletzt genannten Abbildungen. Die den Contourellipsen zugrunde liegende Wahrscheinlichkeit ist (ausgenommen Abb. 14) stets gleich 95%.

2. Vergleich der „weichschaligen“ Bastardnachkommen mit den Stammarten

In Abb. 15 sind die Contourellipsen für die Beziehung Samenbreite zu Samenlänge bei *C. max.* Kattv. und *C. pepo* Schreiber, ferner bei den Bastardnachkommen der 8. bis 10. Generation aus dem Jahre 1962 angegeben, in Abb. 16 das Gleiche für Bastardnachkommenschaften aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. und die Stammarten. In allen Fällen wurde je Pflanze ein zufällig ausgewählter Same für die Analyse herangezogen.

Man erkennt, daß die Samengröße bei den Bastardnachkommen — diese stammen ausschließlich aus dem Jahre 1962 — zwischen den Ausgangsarten liegt, wobei die Nachkommen aus der Bastardierung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber mehr in Richtung auf die zuletzt genannte, die Nachkommen aus der Bastardierung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. mehr gegen die an erster Stelle genannte Stammart tendieren resp. mit dieser zum Teil zusammenfallen.

In beiden Abbildungen ist außerdem die Contourellipse einer das Weltsortiment von *C. maxima* vertretenden Stichprobe dargestellt. Diese Stichprobe besteht aus den Maßen je eines Samens einer Pflanze folgender Herkünfte, die allerdings nicht unter gleichen Bedingungen im gleichen Jahr kultiviert werden konnten. Vielmehr wurden Länge und Breite in den meisten Fällen am Originalsaatgut selbst ermittelt:

6	Herkünfte aus Argentinien
1	Herkunft aus Australien
2	Herkünfte aus Brasilien
7	Herkünfte aus Deutschland
1	Herkunft aus Italien
1	Herkunft aus Nordamerika
1	Herkunft aus Polen
1	Herkunft aus Rußland
1	Herkunft aus Südafrika
3	Herkünfte aus der Türkei
1	Herkunft aus Ungarn
2	Herkünfte aus Uruguay
1	Herkunft unbekanntem Ursprungs

Sa. 28 Herkünfte

Die Abbildungen zeigen, daß die Variationsbreite aller untersuchten Herkünfte beider Arten sowie der Bastardierungsnachkommenschaften innerhalb der Variationsbreite des Weltsortiments von *C. maxima* verbleibt, wobei hier sowohl pachysperme wie leptosperme Formen berücksichtigt wurden.

Da die Samenmaße dieser Formen auf Grund der dicken Testa natürlich größer sind als die „weichschaliger“ Formen, ist zu schließen, daß sich vor allem aus den Nachkommenschaften der Bastarde *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. Samentypen auslesen lassen, die u. U. breiter sind als die der Stammart *C. maxima*.

* Dem Direktor des Institutes für Instrumentelle Mathematik, Herrn Professor Dr. H. UNGER, sei für freundliche Unterstützung, Herrn Dr. KRÜCKEBERG für wertvolle Hilfe bei der Entwicklung des Plot-Programmes, Herrn Dipl. phys. MARTIN für freundliche Unterstützung, insbesondere bei der Korrektur des Rechenprogrammes verbindlichst gedankt.

Indessen ist darauf hinzuweisen, daß sich die Variationsbreiten bei einzelnen Sorten im Verlauf der Jahre geändert haben (s. w. u. und Abb. 17). Aus technischen Gründen ließen sich die Ausgangsarten nicht über eine panmiktische Vermehrung innerhalb der gleichen Sorte erhalten. Vielmehr wurden sie über Selbstungsnachkommenschaften weitergeführt. Dadurch war jedoch eine Selektion auf einheitliche Typen einer bestimmten mittleren Größe gegeben.

Nicht berücksichtigt wurde die Variabilität der Bastardnachkommen im Verlauf der Untersuchungsjahre. Sie hätte ohne Zweifel eine weitgehende Überlappung der beiden Bastardnachkommenschaften ergeben. Andererseits zeigen bereits die Verhältnisse eines Jahres die starke Variabilität der Samengröße unserer Bastardnachkommen, verglichen mit dem morphologisch gleichwertigen Saatgut der Stammart *C. maxima* Kattv., das ebenso wie das Saatgut der *C. pepo*-Herkünfte aus einem größeren Zeitraum von Jahren stammt.

3. Vergleich von Contourellipsen

Für den statistischen Vergleich zweier Contourellipsen resp. genauer gesagt, zweier Sätze zweidimensionaler Beobachtungsdaten, wie sie im vorliegenden Falle gegeben sind, gibt HALD (1955) folgendes Testverfahren an. Es ist die Größe

$$\frac{(N_1 + N_2 - 3) \cdot T^2}{(N_1 + N_2 - 2) \cdot 2}$$

F-verteilt mit $n_1 = 2$ und $n_2 = N_1 + N_2 - 3$ Freiheitsgraden. Dabei ist N_1 der Stichprobenumfang des ersten, N_2 der des zweiten Satzes. Ferner ist:

$$T^2 = \frac{1}{1 - r^2} (t_x^2 - 2r t_x t_y + t_y^2),$$

wobei

$$t_x = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{s'_x \sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}}} \text{ mit } N_1 + N_2 - 2 \text{ Freiheitsgraden,}$$

$$t_y = \frac{\bar{y}_1 - \bar{y}_2}{s'_y \sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2}}} \text{ mit } N_1 + N_2 - 2 \text{ Freiheitsgraden,}$$

$$s'^2_x = \frac{(N_1 - 1) s^2_{x_1} + (N_2 - 1) s^2_{x_2}}{N_1 + N_2 - 2},$$

$$s'^2_y = \frac{(N_1 - 1) s^2_{y_1} + (N_2 - 1) s^2_{y_2}}{N_1 + N_2 - 2},$$

$$s'_{xy} = \frac{(N_1 - 1) s_{x_1 y_1} + (N_2 - 1) s_{x_2 y_2}}{N_1 + N_2 - 2}$$

und

$$r^2 = \frac{s'^2_{xy}}{s'^2_x \cdot s'^2_y}$$

ist.

Voraussetzung dieses Testes ist, daß:

$$\sigma^2_{x_1} = \sigma^2_{x_2} = \sigma^2_x$$

$$\sigma^2_{y_1} = \sigma^2_{y_2} = \sigma^2_y$$

und

$$\varrho^2_{x_1 y_1} = \varrho^2_{x_2 y_2} = \varrho^2$$

ist.

Die Prüfung mit Hilfe dieses Testes ergab, daß die untersuchte Bastardnachkommenschaft aus der Kreuzung *C. maxima* Kattv. \times *C. pepo* Hbg. hinsichtlich der Samengröße von der Stammart *C. maxima* Kattv. schwach abweicht ($P < 0,05$), während dies bei den untersuchten Nachkommen aus der Kreuzung *C. maxima* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber

deutlich der Fall ist ($P < 0,0005$). In beiden Fällen wurde mit Hilfe der Artbastardierung eine erhebliche Größenzunahme des „weischaligen“ Samentypes erzielt.

Ein signifikanter Unterschied ergab sich andererseits zwischen Saatgutproben von *C. pepo* Schreiber aus den Jahren 1949 bis 1955 und 1964 (Abb. 17), ferner zwischen Pflanzen aus einer Kreuzung *C. max.* Kattv. mit F_{12} -Nachkommen aus der Kreuzung *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber einerseits und Pflanzen aus einer Kreuzung zwischen F_{11} -Nachkommen von *C. max.* Kattv. \times *C. pepo* Schreiber und *C. maxima* (Abb. 18). Die Pflanzen aus der letzten Kreuzung zeigen unter dem Einfluß der Artkreuzung signifikant stärkere Variabilität der Samengröße, während der Pollen auf die Samengröße offensichtlich keinen Einfluß besitzt.

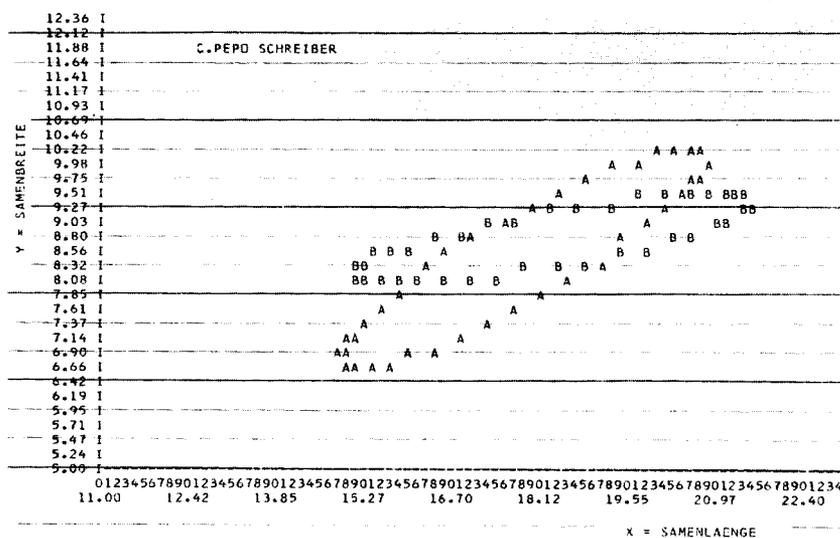


Abb. 17. Contourellipsen für die Beziehung zwischen Samenbreite und -länge (in mm) bei Stichproben von *C. pepo* Schreiber aus den Jahren 1949—1955 (N = 9) (A) bzw. aus dem Jahre 1964 (N = 6) (B).

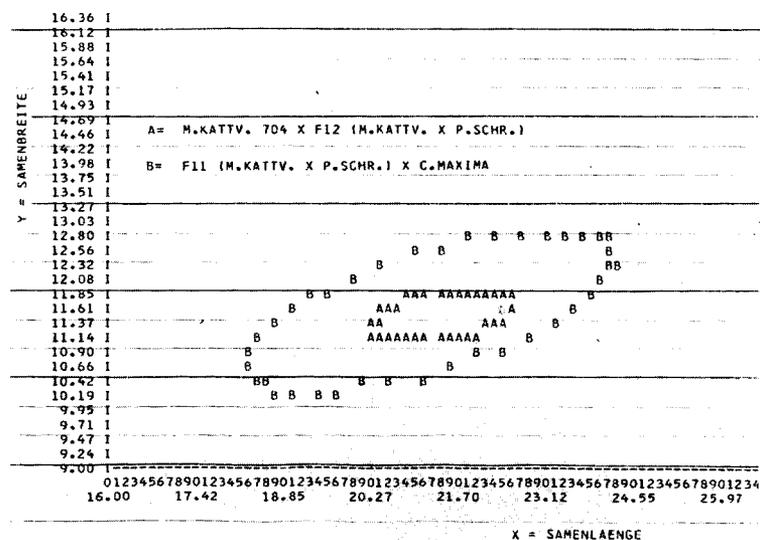


Abb. 18. Contourellipsen für die Beziehung zwischen Samenbreite und -länge (in mm) bei Stichproben von *C. max.* Kattv. \times F_{12} (M. Kattv. \times P. Schr.) (N = 6) bzw. F_{11} (M. Kattv. \times P. Schr.) \times *C. maxima* Kattv. (N = 12).

Diskussion

Kreuzungen zwischen den Arten *C. maxima* und *C. pepo* sind bisher mehrfach, jedoch mit zumeist geringem Erfolg durchgeführt worden (vgl. WEILING 1955, 1959, WHITAKER u. DAVIS 1962). Auch TSCHERMAK-SEYSENEGG (1958) berichtet in seinen Lebens-

erinnerungen von vergeblichen Versuchen. Mit *C. pepo* als Mutter erzielten nur CASTETTER (1930) und WEILING (1959) F_1 -Nachkommen, ersterer 8, letzterer 1955 und 1956 je 11 Pflanzen. Eine F_2 gelang ebenfalls CASTETTER (1930) und WEILING (1959), letzterem nach Rückkreuzung mit einer der Ausgangsarten und freiem Abblühen (insgesamt 21 Pflanzen).

Mit *C. maxima* als Mutter gelang ERWIN u. HABER (1929), CASTETTER (1930) sowie WEILING (1955) die Aufzucht von F_1 -Pflanzen. Jedoch versuchte nur letzterer, (nach Rückkreuzung) eine F_2 sowie weitere Generationen aufzuziehen. Dieser Erfolg ist eindeutig der Anwendung der Embryonenkultur zu verdanken, auf deren Bedeutung für die Artbastardierung und Pflanzenzüchtung vom Verfasser bereits 1955 hingewiesen wurde, deren Möglichkeiten durch

die Ergebnisse der modernen Gewebekultur inzwischen nachdrücklich unterstrichen wurden (vgl. KOHLLENBACH 1965, MELCHERS 1965).

a) Das Spaltungsverhalten

Besonders auffällig mag der Umstand erscheinen, daß das von uns untersuchte rezessive Merkmal im Gefolge unserer Artkreuzung einfache MENDEL-Verhältnisse aufweist. Dies vor allem deshalb, da die an jungen Pollenmutterzellen von F_1 -Artbastarden durchgeführte cytologische Untersuchung erhebliche Störungen im Verlauf der Meiosis (im Mittel 6—10 Univalente/PMZ) sowie lediglich einen mäßigen mittleren Anteil an normal ausgebildeten jungen Tetradenzellen (56—70%) ergab (WEILING 1959), während normal ausgebildete reife Pollenkörner nur in geringem Ausmaß oder kaum aufgefunden wurden (s. WEILING 1955).

Da aus 14 Fruchtsätzen des Jahres 1950 nur 4 F_1 -Pflanzen hervorgingen, deren Nachkommen bis mindestens in die vierte Generation verfolgt werden konnten, wobei aus zwei dieser Nachkommenschaften „weischalige“ Pflanzen herauspalteten, ist wohl anzunehmen, daß zumindest in diesen wenigen Fällen keine oder keine nennenswerten Störungen aufgetreten sind. Mithin muß in den Meiosen sowie im Verlauf der Ontogenese zumindest der einzelnen, genealogisch unmittelbar auf die „weischaligen“ Formen hinführenden Pflanzen eine Situation geherrscht haben, die bei Kreuzungen innerhalb der Art und ihren Nachkommenschaften die Regel ist. Dabei ist

zu betonen, daß die wenigen beobachteten, auf gelungene Artbastardierungen des Jahres 1950 zurückgehenden Fälle, in denen die Aufzucht mehrerer Folgegenerationen möglich war, auf das Zusammenwirken besonders günstiger, dabei jedoch seltener Umstände eben dieses Jahres zurückgeführt werden müssen.

Wichtig für das Gelingen unserer Untersuchungen ist vor allem der Umstand, daß die Ausgangsarten unserer Artkreuzungen die gleiche Chromosomenzahl aufweisen, eine Bedingung, die auch bei allen weiteren Überlegungen zu berücksichtigen ist.

b) Bedeutung der Artkreuzung für die Züchtung

Ein besonderer Wert der Artkreuzung liegt in ihrer Bedeutung für die Übertragung wichtiger Merkmale von einer Art (sei es eine Wild-, sei es eine Kulturart) in eine andere.

Im vergangenen Jahrzehnt sind enorme Aufwendungen gemacht worden, um mit Hilfe von mutagenen Agenzien künstlich Erbänderungen zu erzielen, aus denen alsdann zufällig gewonnene, wünschenswerte Formen ausgelesen werden können. Man beschränkte sich dabei vornehmlich auf Selbstbefruchter, da die Tatsache, daß die Mehrzahl der Mutationen rezessiv ist, bei Fremdbefruchtern umfangreiche und sehr aufwendige Selbstungs- oder Isolierungsarbeiten erforderlich gemacht hätte. Bei der großen Zahl der Fremdbefruchter ist daher die Möglichkeit, auf diesem Wege *bestimmte* Merkmalsänderungen zu erzielen, von vornherein *sehr* beschränkt.

Demgegenüber dürften die vorliegenden Untersuchungen den Nachweis erbringen, daß die Möglichkeiten, mit Hilfe einer Artkreuzung eine *bestimmte* Merkmalsänderung zu erzielen, offensichtlich keineswegs so gering sind, wie es gemeinhin erscheinen möchte, auch wenn es sich um rezessive Merkmale handelt. Vor allem wenn man bedenkt, daß Artkreuzungen innerhalb der Gattung *Cucurbita* bis vor ca. 30 Jahren als unmöglich galten (s. WEILING 1955).

1. Die der Merkmalsübertragung zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit

Die vorliegenden Untersuchungen beschränken sich auf Arten mit gleichem Chromosomenbestand. Sie zeigen, daß unter diesen Umständen ein auf zwei rezessiven Genen beruhendes Merkmal, dessen Übertragung neben der Artkreuzung *zwei* Rückkreuzungen mit der das dominante Allel aufweisenden Stammart voraussetzt, mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,3906% in der nach Selbstung aus der F_3 hervorgehenden F_4 -Nachkommenschaft zur Verfügung steht. Beruht das Merkmal auf *einem* Gen, so tritt es unter denselben Bedingungen sowie in der gleichen Generation mit einer Wahrscheinlichkeit von 6,25% auf.

Ist im Anschluß an die Artkreuzung nur *eine* Rückkreuzung erforderlich, so stehen nach anschließender Selbstung in der F_3 Individuen mit einem übertragenen rezessiven Merkmal, das nur auf *einem* Gen beruht, mit einer Wahrscheinlichkeit von 12,5%, dagegen Individuen, bei denen das übertragene Merkmal auf *zwei* Genen beruht, mit einer Wahrscheinlichkeit von 1,5625% zur Verfügung.

Allgemein läßt sich die Wahrscheinlichkeit, mit der ein rezessives Merkmal nach Artkreuzung, anfänglicher Rückkreuzung mit jener Ausgangsart, die dieses Merkmal nicht aufweist, sowie anschließender Selbstung in der $(j+2)$ ten Nachkommenschaft angetroffen wird, durch folgende Formel berechnen:

$$p = \frac{1}{2^{n(j+2)}} .$$

In dieser Formel bedeutet n die Zahl der das fragliche Merkmal bestimmenden Gene und j die Anzahl der im Anschluß an die Artkreuzung durchgeführten Rückkreuzungen.

Denn es beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß aus der Rückkreuzung eines in n -Faktoren heterozygoten Bastardes mit einem in diesen Faktoren homozygot-dominanten Individuum ein wiederum in allen n -Faktoren heterozygoter Nachkomme hervorgeht, $\frac{1}{2^n}$.

Die Wahrscheinlichkeit, mit der dieses Ergebnis nach j aufeinanderfolgenden Rückkreuzungen zu erwarten ist, ergibt sich zu $\frac{1}{2^{jn}}$. Schließlich beträgt die Wahrscheinlichkeit, mit der ein in n -Faktoren heterozygoten Individuum nach Selbstung Nachkommen erwarten läßt, die in allen n -Faktoren rezessiv sind, $\frac{1}{2^{2n}}$. Daraus folgt die oben angegebene zusammengesetzte Wahrscheinlichkeit:

$$p = \frac{1}{2^{jn}} \cdot \frac{1}{2^{2n}} \\ = \frac{1}{2^{n(j+2)}} .$$

2. Geltungsbereich dieser Gesetzmäßigkeit und nähere Umstände der Merkmalsübertragung

Unsere Formel berücksichtigt nur den Fall, daß das zu übertragende Merkmal rezessiv ist und jenem Kreuzungspartner angehört, der als Rückkreuzungspartner keine Verwendung findet. Nur dieser Fall interessiert, da die Übertragung eines Merkmales bei Dominanz keine, bei Rezessivität dann keine besonderen Schwierigkeiten bereitet, wenn der Rückkreuzungspartner das rezessive Merkmal besitzt. Ebenso interessiert nicht die Frage der Übertragung eines Merkmales durch Artkreuzung mit unmittelbar anschließender Selbstung, da dieser Fall Verhältnissen entspricht, die bei Kreuzungen innerhalb der Art als Regelfall vorliegen.

Wenn ferner von Übertragung eines Merkmales gesprochen wird, so bezieht sich dies zunächst auf das Problem, ein rezessives Merkmal einer der Stammarten in Nachkommen einer Artkreuzung in Erscheinung treten zu lassen. Ein weiteres Problem besteht in der Frage, inwieweit diese Nachkommen jener Ausgangsart entsprechen, die das fragliche rezessive Merkmal nicht besitzt. Sie hängt einmal davon ab, in welchem Ausmaß die jene Ausgangsart charakterisierenden Merkmale dominant sind, zum andern von der Chromosomenzahl sowie davon, wieviele Rückkreuzungen durchgeführt werden. Mit biometrischen Methoden läßt sich diese Frage unschwer lösen. Sie kann jedoch im Rahmen dieser Untersuchung nicht weiter verfolgt werden.

Eine besondere Schwierigkeit besteht im Falle des von uns untersuchten Merkmales darin, daß rezessive Pflanzen praktisch erst nach ihrem Tode, d. h. beim Öffnen der reifen, im allgemeinen erst wochenlang gelagerten Früchte erkannt werden können. Da nun eine Selbstung aller Pflanzen im Versuch nicht möglich ist, werden die erstmalig herauspaltenden „weischaligen“ Pflanzen überwiegend oder gar ausschließlich heterozygoten Saatgut liefern. Die aus ihnen hervorgehenden Pflanzen müssen daher erneut

geselbstet und die Nachkommen wiederum geselbstet werden. Die Wahrscheinlichkeit, mit der unter diesen Nachkommen Pflanzen mit erbrennem „weischaligen“ Saatgut auftreten, läßt sich nur in jenen Fällen für alle Nachkommenschaften einheitlich angeben, in denen das rezessive Merkmal auf *einem* Gen beruht. Sie beträgt in diesem Falle 25%. Bei zwei und mehr wirksamen Genen ist diese Wahrscheinlichkeit bei den einzelnen Nachkommenschaften nicht mehr gleich groß. Sie beträgt je nach Zahl der wirksamen Gene in steigendem Maße 6,25% bzw. weniger. Dadurch wird die Gewinnung erbrennen Saatgutes erheblich erschwert.

Dennoch läßt sich in jedem Fall die Übertragung eines rezessiven Merkmales, dessen Genetik bekannt ist, mit präziser Wahrscheinlichkeit angeben, während die Gewinnung einer gleichwertigen Mutation mit Hilfe mutagener Agenzien völlig unkontrollierbaren Verhältnissen unterliegt und über die Wahrscheinlichkeit ihres Eintreffens nichts bekannt ist.

Allerdings hat das von uns untersuchte Merkmal „Weischaligkeit“, dem in Züchterkreisen zeitweise sehr große Bedeutung beigemessen wurde (vgl. TSCHERMAK 1958, dort weitere Literatur), diese heute weitgehend verloren. Diese Entwicklung braucht jedoch keineswegs endgültig zu sein, abgesehen davon, daß nicht jede wissenschaftliche Erkenntnis zugleich mit einem wirtschaftlichen Vorteil verbunden sein muß.

c) Die Artkreuzung als Mittel der Genanalyse

Ein weiterer Vorteil einer Artbastardierung besteht darin, daß sie es zumeist gestattet, die genetische Bestimmtheit eines Merkmales einwandfrei zu erfassen. Beruht ein Merkmal etwa auf 2 Faktoren, von denen einer in der einen Art entweder nur im dominanten Allel auftritt oder bereits frühzeitig in sein rezessives Allel mutiert und nur noch in diesem wirksam ist, so wird man dieses Merkmal gemeinhin als auf einem Faktor beruhend betrachten. Erst die Artkreuzung läßt die wirklichen Verhältnisse erkennen, sofern die fehlenden Allele im Kreuzungspartner vorliegen. Dies ist aber bei der zumeist stark abweichenden Entwicklung selbst nahe verwandter Arten wohl in der Regel der Fall.

Im vorliegenden Falle hat die Faktorenanalyse innerhalb der Arten *C. maxima* und *C. pepo* sowohl für das Merkmal „Pachyspermie“ wie „Weischaligkeit“ eindeutig jeweils nur ein Gen nachweisen können, wenngleich für das zuletzt genannte Merkmal anfänglich die Vermutung geäußert wurde, daß 2 Gene wirksam seien (s. S. 50). Auf Grund unserer Spaltungsverhältnisse in der F_4 - und F_6 -Nachkommenschaft der Kreuzung *C. maxima* × *C. pepo* folgt nun eindeutig, daß dem Merkmal „Weischaligkeit“ 2 Gene zugrunde liegen. Damit sind auch für das Merkmal Pachyspermie an sich 2 Gene H_1^P und H_2^P anzusehen, wobei jedoch die Möglichkeit besteht, daß eins dieser Allele im Laufe der Zeit nach H^I mutiert ist.

Unser Befund von der Wirksamkeit zweier Gene für unsere Samenschalentypen ist auf Grund der Tatsache, daß es sich bei unseren Kürbisarten um sekundär polyploide (zumindest tetraploide) Arten

handelt (WEILING und SCHAGEN 1958, WEILING 1959), leicht verständlich.

Ein in artfremdes Genom übertragenes Gen vermag überdies wichtige Aufschlüsse über das neue genotypische und plasmotypische Milieu zu vermitteln. Dabei ist die Frage entscheidend, ob im Verlauf der Rückkreuzungen und anschließenden Selbstung ein oder mehrere Chromosomen oder auf Grund eines Stückaustausches nur ein begrenzter Chromosomenabschnitt mit dem fraglichen Gen von einer Art in ein artfremdes Milieu übertragen wurden. Da wir bei unserem Samenmerkmal zwei unabhängig spaltende Gene nachweisen konnten, ist der Austausch von mindestens zwei Abschnitten aus zwei verschiedenen *pepo*-Chromosomen in die entsprechenden *maxima*-Chromosomen oder der betreffenden *pepo*-Chromosomen selbst anzunehmen. Wären die Genotypen unserer Ausgangsarten und der für die Artkreuzungen verwendeten Sorten hinreichend bekannt, so dürfte es bereits auf Grund des Verhaltens der Nachkommenschaften einer oder weniger Ausgangskreuzungen möglich sein, zu entscheiden, ob ganze Chromosomen oder nur Chromosomenabschnitte ausgetauscht wurden. Zwar ist nach zwei auf die Artkreuzung folgenden Rückkreuzungen mit *C. maxima* und anschließender Selbstung die Annahme noch nicht zwingend, daß in unseren Bastardnachkommen nur die beiden erwähnten *pepo*-Chromosomen oder gar je ein bestimmter Abschnitt dieser Chromosomen vorliegen, während alle übrigen Chromosomen dem *maxima*-Genom entstammen. Andererseits ist diese Annahme naheliegend, wenn man berücksichtigt, daß unsere „weischaligen“ Bastardnachkommen von *C. maxima*-Pflanzen kaum zu unterscheiden sind.

Bei der großen Anzahl von 20 im haploiden Kürbisgenom vorhandenen Chromosomen vermögen Chromosomensubstitutionsrassen über die Lokalisation bestimmter Faktoren Aufschluß zu geben, vor allem, wenn es nach und nach gelingt, die verschiedenen möglichen Substitutionsrassen heranzuziehen und zu analysieren, wozu mehrere Verfahren zur Verfügung stehen (vgl. RIEGER 1963).

Zum Abschluß dieser Untersuchung sei darauf hingewiesen, daß die Artbastardierung mit ihren verschiedenartigen Fragen, verglichen etwa mit einer pflanzenphysiologischen Arbeit, untersuchungstechnisch ein Problem darstellt. Sie verlangt nicht nur vom Untersuchenden unbeirrbares Zähigkeit und Ausdauer, sondern ebensoviel Verständnis auch von allen jenen Stellen, ohne deren Unterstützung eine derartige Untersuchung heutzutage gar nicht mehr durchführbar ist. Somit ist es mir aufrichtiges Bedürfnis, allen, die mich im Verlauf der verfloßenen 17 Jahre irgendwie, und wenn auch nur für einen kurzen Zeitabschnitt, unterstützt haben, verbindlichst zu danken. Insbesondere danke ich Herrn Gartenmeister KAWALETZ, dessen Unterstützung ich mich die ganze Zeit hindurch erfreute.

Eine Personal- und Sachbeihilfe stand mir in den Jahren 1951–1953 von seiten des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen zur Verfügung. Die weiteren Arbeiten bis 1957 wurden im Rahmen einer cytologischen Analyse der verschiedenen Kürbisarten und Kürbisartbastarde (vgl. WEILING 1959) durch eine

Personal- und Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Bei den abschließenden biometrischen Untersuchungen (1964/65) erfreute ich mich im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Rechenanlagen“ erneut einer gleichen Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung

Aus 1950 durchgeführten Artkreuzungen zwischen *Cucurbita maxima* Duch. und „weischaligem“ *C. pepo* L. wurden mittels Embryonenkultur F_1 -Bastarde gewonnen. An Hand zweimaliger Rückkreuzung mit *C. maxima* und anschließender Selbstung gelang es, zum Teil wiederum mit Hilfe der Embryonenkultur, 4 verschiedene Bastardkombinationen bis in die F_4 zu verfolgen. In dieser Generation spalteten (1954 und 1955) bei Auswertung von 72 Familien mit insgesamt 733, davon 600 fertilen Pflanzen in 2 Bastardlinien resp. 3 Familien, insgesamt 4 „weischalige“ Pflanzen heraus. Da diese Pflanzen frei abblühten und das gewonnene Saatgut heterozygot war, mußten erneut zwei Selbstungsgenerationen aufgezogen werden, die in den Jahren 1956–58 mehrere erbreine Stämme „weischaliger“ Pflanzen lieferten.

Nach kurzer Einführung in die Anatomie der Samenschale und ihre verschiedenen Typen sowie in die bisherigen Ergebnisse genetischer Untersuchungen zur Frage der Testaausbildung wird an Hand der Spaltungsergebnisse beim erstmaligen Auftreten „weischaliger“ Pflanzen in der F_4 sowie der nach erneuter Selbstung in der F_6 erzielten Spaltungsverhältnisse aufgezeigt, daß das Merkmal „weischalig“ durch zwei Gene bedingt ist. Nach kurzer Besprechung von Spaltungen pachyspermer und leptospermer Pflanzen in der F_3 wird die Variabilität der Testaausbildung bis zum Auftreten „weischaliger“ Pflanzen beschrieben.

In einem weiteren Kapitel wird die Variabilität in der Ausbildung der „weischaligen“ Testa der Bastardnachkommen, das Ergebnis der Selektion auf rein „weischalige“ Typen im Verlauf der 7. bis 11. Generation (1957–1964) und die Größenvariabilität der Samen der „weischaligen“ Typen im Vergleich zu den Ausgangsarten sowie einem Weltsortiment von *C. maxima* erörtert. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse wird die erstmalig von F. GALTON benutzte Methode der Contourellipsen herangezogen, deren Berechnung und zeichnerische Darstellung mit Hilfe der Großrechenanlage IBM 7090 erfolgte.

Abschließend wurden die beobachteten MENDEL-Spaltungen unter dem Gesichtspunkt der die Pollenmeiose sowie die Pollenentwicklung der F_1 charakterisierenden Störungen, ferner die Bedeutung des erzielten Ergebnisses für die Züchtung diskutiert. Es wird eine Formel für die Berechnung der Wahrscheinlichkeit mitgeteilt, mit der unter ähnlichen Bedingungen rezessive Pflanzen erwartet werden können, wenn das rezessive Merkmal durch n Faktoren bedingt ist und im Anschluß an die Artkreuzung j Rückkreuzungen mit der dominanten Art erforderlich sind. Auch auf die Bedeutung von

Untersuchungen der vorliegenden Art für Fragen der Genlokalisierung und Genanalyse wird hingewiesen.

Literatur

- CASTETTER, E. F.: Species crosses in the genus *Cucurbita*. Amer. J. Bot. 17, 41–57 (1930). — 2. ERWIN, A. T., and E. S. HABER: Species and varietal crosses in *Cucurbits*. Agr. Exp. Sta. Iowa State Coll. of Agricult. and Mech. Arts, Bull. Nr. 263, Ames, Iowa (1929). — 3. GREBENŠČIKOV, I.: Zur Kenntnis der Kürbisart *Cucurbita pepo* L. nebst einigen Angaben über Ölkürbis. Der Züchter 20, 194–207 (1950). — 4. GREBENŠČIKOV, I.: Zur Vererbung der Dünnschaligkeit bei *Cucurbita pepo* L. Der Züchter 24, 162–166 (1954). — 5. HALD, A.: Statistical theory with engineering applications. XII, 783 S. New York: John Wiley & Sons, Inc. 1955. — 6. HEINISCH, O., und M. RÜTHENBERG: Die Bedeutung der Samenschale für die Züchtung des Ölkürbis. Z. Pfl. Züchtung 29, 159–174 (1951). — 7. KÖLREUTER, D. J. G.: Vorläufige Nachricht von einigen, das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3 (1761–66). Ostwalds Klassiker der Exakten Wissenschaften Nr. 41. Leipzig: Verlag W. Engelmann 1893. — 8. KOHLENBACH, W. H.: Die Entwicklungspotenzen isolierter Dauerzellen. Vortrag Botaniker-Tagung Bonn 6.–11. 9. 1965. — 9. LINDER, A.: Statistische Methoden. 3. Aufl. 484 S. Basel: Birkhäuser Verlag 1960. — 10. MELCHERS, G.: Einige genetische Gesichtspunkte zu sogenannten Gewebekulturen. Vortr. Botaniker-Tagung Bonn 6.–11. 9. 1965. — 11. MONTEVERDE, N., und W. LUBIMENKO: Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen. Biol. Zbl. 31, 449–458, 481–498 (1911). — 12. MUDRA, A., und D. NEUMANN: Probleme und Ergebnisse der Münchberger Ölkürbiszüchtung. Der Züchter 22, 99–105 (1952). — 13. NOACK, K., und W. KIESSLING: Zur Entstehung des Chlorophylls und seiner Beziehung zum Blutfarbstoff. I. Hoppe-Seylers Ztschr. f. physiol. Chemie 182, 13–49 (1929). — 14. PEARSON, KARL: The life, letters and labours of Francis GALTON. Vol. IIIa, XII, 439 S. Cambridge: University Press 1930. — 15. PRYM-VON BECHERER, E.: Untersuchungen zur Anatomie und zum Erbverhalten der Samenschalen von *Cucurbita maxima* Duch. und *Cucurbita pepo* L. Der Züchter 25, 1–14 (1955). — 16. RIEGER, R.: Die Genommutationen (Ploidiemutationen). In: H. STUBBE (Herausgeber), Genetik. Grundlagen, Ergebnisse und Probleme in Einzeldarstellungen. Beitrag 3. 183 S. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag 1963. — 17. ROSEN, F.: Über die Samen einiger Speisekürbisse. Beitr. Biol. Pfl. 14, 1–18 (1920). — 18. SCHOENIGER, G.: Genetische Untersuchungen an *Cucurbita pepo*. Der Züchter 20, 321–336 (1950). — 19. SCHOENIGER, G.: Vorläufige Mitteilung über das Verhalten der Testa- und Farbgene bei verschiedenen Kreuzungen innerhalb der Kürbisart *Cucurbita pepo* L. Der Züchter 22, 316–337 (1952). — 20. SCHOENIGER, G.: Beobachtungen zur Vererbung gewisser Testaeigenschaften bei *Cucurbita pepo* L. Der Züchter 25, 86–89 (1955). — 21. STEPHENS, S. G.: Species differentiation in relation to crop improvement. Crop Science 1, 1–5 (1961). — 22. TSCHERMAK-SEYSENEGG, E. VON: Leben und Wirken eines österreichischen Pflanzenzüchters. XII, 196 S. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey 1958. — 23. WHITAKER, TH. W., and G. N. DAVIS: Cucurbits. Botany, cultivation and utilization. XII, 249 S. London — New York: L. Hill (Books) Ltd. and Interscience Publ. Inc. 1962. — 24. WEILING, F.: Über die interspezifische Kreuzbarkeit verschiedener Kürbisarten. Der Züchter 25, 33–57 (1955). — 25. WEILING, F.: Die Übertragung des Merkmals „Weischaligkeit“ vom Ölkürbis (*Cucurbita pepo* L.) in fertile Artbastarde aus der Kreuzung *Cucurbita maxima* Duch. \times *Cucurbita pepo* L. (Vorläufige Mitteilung). Der Züchter 26, 22–25 (1956). — 26. WEILING, F.: Genomanalytische Untersuchungen bei Kürbis (*Cucurbita* L.). Der Züchter 29, 161–179 (1959). — 27. WEILING, F., und E. PRYM-VON BECHERER: Zur Faktorenanalyse der Testaausbildung beim Kürbis. Ber. dtsh. bot. Ges. 63, 147–148 (1950). — 28. WEILING, F., und R. SCHAGEN: Über die Ursache des Auftretens tauber Samen bei Ölkürbis (*Cucurbita pepo* L.). Die Gartenbauwissenschaft 23 (5), 87–101 (1958).