

Cytologische und genetische Studien bei wichtigen  
Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf  
das Verhalten der Chromosomen und  
die Sterilität in den Bastarden.

Von

HITOSHI KIHARA.

Mit 5 Tafeln und 117 Textfiguren.

(Eingeg. 6. November, 1923)

---

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Erster Teil. Cytologische Studien.

1. Methode der Fixierung und Kreuzung.
2. Chromosomenzahl der *Triticum*-, *Aegilops*-, *Secale*-, *Hordeum*- und *Avena*-Arten.
  - a. Die Chromosomenzahl der *Triticum*-Arten.
  - b. Die Chromosomenzahl der *Aegilops*-Arten.
  - c. Die Chromosomenzahl von *Secale cereale*.
  - d. Die Chromosomenzahl der *Hordeum*-Arten.
  - e. Die Chromosomenzahl der *Avena*-Arten.
  - f. Über Misszählungen der Chromosomen.
3. Die Reduktionsteilung bei  $F_1$ -Bastarden zwischen verschiedenchromosomigen Eltern.
  - a. Pentaploide Bastarde (Emmer  $\times$  Dinkel).
  - b. Triploide Bastarde (Emmer  $\times$  Einkorn).
  - c. Tetraploider Bastard zwischen *Triticum vulgare* und *Secale cereale*.
4. Die Chromosomenzahlen in den  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ -Generationen der pentaploiden Bastarde zwischen Emmer- und Dinkel-Reihe.

- a. Bestimmungsnorm der Chromosomenzahl.
- b. Die Chromosomenzahl in den  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ - Generationen.
- c. Die Reduktionsteilung der  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ - Nachkommen.
  - $\alpha$ . Fertile Kombination.
  - $\beta$ . Sterile Kombination.
  - $\gamma$ . Zahlenverhältnis der Vermehrungs- und Verminderungsgruppe in der  $F_2$ - Generation.
5. Die Affinität der Chromosomen bei den Speziesbastarden von Weizen und dem Weizenroggen-Bastarde.
6. Tetradenbildung.
7. Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen.
  - a. Pentaploider Bastard.
  - b. Triploider Bastard.
  - c. Tetraploider Bastard.
8. Über einige Abweichungen der Reduktionsteilung des pentaploiden Bastardes (*T. polonicum*  $\times$  *Spelta*).
9. Die Grösse der Pollenkörner.
10. Schwankung der Chromosomenzahlen in den  $F_2$ -,  $F_3$ -, ..... Generationen der pentaploiden Bastarde.
11. Die Chromosomenkombination in ihrem Zusammenhang mit der Sterblichkeit bei den pentaploiden Bastarden.
12. Die Chromosomenzahl und Chromosomenkombinationen in ihrer Beziehung zur Sterilität bei den pentaploiden Bastarden des Weizens.
  - a. Bastard zwischen *T. polonicum*  $\times$  *Spelta*.
  - b. Bastard zwischen *T. durum*  $\times$  *vulgare*.
  - c. Die sterile Kombination.
  - d. Fertilitäts- sowie Sterilitätsgrade bei pentaploiden Bastarden.
13. Über die Sterilität bei Hybriden.
14. Das Verhalten der bivalenten und univalenten Chromosomen in den meiotischen Teilungen.
15. Über die Chromosomenzahl unter naheverwandten Arten.
  - a. X-ploide Beziehung.
  - b. Nicht x-ploide Beziehung.

#### Zweiter Teil. Genetische Studien über die pentaploiden Bastarde des Weizens.

1. Die Merkmale der Elterpflanzen und ihrer  $F_1$ -Bastarde.
2. Dominanz und Rezessivität der Merkmale.
3. Vererbungsweise des Bastardes *Triticum durum*  $\times$  *T. vulgare*
  - a. Ährenform.
  - b. Kiebung.

- c. Form der Hüllspelze.
  - d. Markhaltigkeit.
  - 4. Vererbungsweise des Bastardes *Triticum polonicum* × *T. Spelta*.
    - a. Ährenform.
    - b. Hüllspelze, Deckspelze und Vorspelze.
    - c. Begrannung.
    - d. Die 40-, 41- und 42-chromosomigen Nachkommen der 41-chromosomigen Pflanzen (2-8).
  - 5. Vererbungsweise des Bastardes *Triticum turgidum* × *T. compactum*.
  - 6. Vererbungsweise des Bastardes *Triticum polonicum* × *T. compactum*.
    - a. Ährenform.
    - b. Begrannung usw.
  - 7. Der Zusammenhang zwischen der Chromosomenzahl und den somatischen Merkmalen in den pentaploiden Bastarden des Weizens.
- Zusammenfassung.  
Literaturverzeichnis.  
Erklärung der Tafeln.

---

## Einleitung.

Aus dem Grunde, dass die Getreidearten die wichtigsten Kulturpflanzen sind, hat man sich schon seit langem mit ihren stammesgeschichtlichen und Vererbungsverhältnissen beschäftigt. Das genauere Verständnis der Vererbungsphänomene, besonders des Species- oder Gattungsbastardes, obschon es teils durch genetische Studien bereits bedeutend gefördert worden ist, kann aber erst dann allseitig befriedigend erschlossen werden, wenn man cytologische Untersuchungen besonders der Chromosomen nebenher gehen lässt.

Bei den *Triticum*-Arten sind erst im Jahre 1918 von SAKAMURA die richtigen Chromosomenzahlen gefunden worden, bis dahin war eine irrige Zahl allgemein für richtig akzeptiert worden<sup>1)</sup>, was aber für die Fortschritte der cytologischen Studien dieser Pflanze kein

---

1) Siehe S. 9.

geringes Hindernis bedeutete. Durch diese Feststellung der Chromosomenzahl der *Triticum*-Arten, die bald nachher von mir selbst bestätigt werden konnte, ist es klar geworden, dass der Weizen cytologisch in drei verschiedenchromosomige Gruppen zerfällt, die mit der von SCHULZ<sup>1)</sup> aufgestellten stammesgeschichtlichen Einteilung wohl übereinstimmen. Ferner ist es eine schon lange bekannte Tatsache, dass die Bastarde unter diesen drei Stammreihen mehr oder weniger fertil sind. Diese Sachlage veranlasste mich, die Speciesbastarde und ihre Nachkommen cytologisch ausführlich zu untersuchen, und zwar unter Berücksichtigung ihrer genetischen Eigenschaften sowie der Sterilität.

Ausserdem habe ich mich auch mit Untersuchungen über das Zahlenverhältnis der Chromosomen bei *Avena*-Arten und das abnorme Verhalten der Chromosomen beim Weizenroggen-Bastarde beschäftigt, wodurch ich meine cytologischen Studien noch bedeutend erweitert habe.

Die vorläufigen Versuchsergebnisse sind seit dem Jahre 1919 unter dem Titel „Cytologische Studien bei einigen Getreidearten“<sup>2)</sup> gelegentlich mitgeteilt worden. Die vorliegende Arbeit enthält nun eine Zusammenstellung meiner bisherigen cytologischen und genetischen Untersuchungen besagter Getreidearten. Der erste Teil ist zunächst der Bestimmung der richtigen Chromosomenzahlen von wichtigen Getreidearten gewidmet, um dadurch die weiteren Studien über das Verhalten der Chromosomen in den Bastardnachkommen besonders des Weizens zu ermöglichen.

Unter Herbeiziehung der bisher von anderen Autoren veröffentlichten Arbeiten und auch der Resultate meiner eigenen Versuche habe ich die Affinitätsgrade sowie das Verhalten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Reduktionsteilung der Hybridenpflanzen festgestellt und gruppenweise vereinigt.

Zu der x- und nicht x-ploiden Beziehung der Chromosomen in den naheverwandten Arten sowie ihrer Zahlenveränderung im Laufe

---

1) SCHULZ (1913).

2) KIHARA 1919 a, b, 1921.

der phylogenetischen Entwicklung habe ich auch Stellung genommen unter Herbeiziehung zahlreicher Literatur.

Bei den Nachkommen der 35-chromosomigen pentaploiden Weizenbastarde muss man der Schwankung der Chromosomenzahl sowie der Sterilität, die durch die Kombinationsweise der verschiedenen Chromosomenkonstellationen hervorgerufen werden, besondere Aufmerksamkeit schenken. Die Vererbung dieser Nachkommen ist natürlich so kompliziert, dass die Regel der einfachen MENDELSCHEN Spaltung hier nicht gültig ist. Jedenfalls steht die Verteilung der Chromosomen in den Nachkommen mit den morphologischen Eigenschaften der Pflanzen in innigem Zusammenhang.

Daher ist man nicht berechtigt, die Sterilität, Vererbungsweise etc. der Nachkommen von Weizenbastarden zu erklären, ohne die Zahlenschwankung der Chromosomen in den Nachkommen zu berücksichtigen. Meine morphologischen Studien sind im zweiten Teile dieser Arbeit mitgeteilt.

---

Die vorliegenden Untersuchungen wurden auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. T. SAKAMURA in Sapporo ausgeführt. Ich möchte ihm hier meinen herzlichsten Dank aussprechen. Die Versuche wurden nach meiner Versetzung nach Kyôto im hiesigen Botanischen Institut fortgesetzt. Daher schulde ich ebensoviel Dank auch den Herren Professoren Dr. K. KORIBA und Dr. Y. KUWADA für ihre freundliche Unterstützung. Hier fühle ich auch die Pflicht, Herrn Prof. Dr. K. MIYABE in Sapporo und anderen Professoren und Freunden meinen verbindlichsten Dank auszudrücken.

## ERSTER TEIL. CYTOLOGISCHE STUDIEN.

### 1. Methode der Fixierung und Kreuzung.

Bei der Bestimmung der somatischen Chromosomenzahl benützte ich die Wurzelspitzen von  $F_1$ -Bastardpflanzen, die im Versuchsfeld gezogen wurden. Ferner verwendete ich auch Wurzelspitzen von Keimlingen, die im Gewächshause auf gewässertem Sand gewachsen waren. Alle Wurzelspitzen wurden mit FLEMMINGSCHER Chromosmiumessigsäurelösung fixiert. Das geeignete Stadium der meiotischen Teilung der Pollenmutterzellen wurde durch Benützung von Eisessigmethylgrün eruiert.

Als Fixierungsmittel der Ährchen der Gramineen ist bis jetzt ganz allgemein FLEMMINGSche Lösung gebraucht worden. In meinem Falle habe ich jedoch mittels dieser Fixierungsmethode keine befriedigenden Resultate bekommen, sodass ich eine zweckentsprechende Modifikation vornahm.

Nach 1 oder 2 Minuten langer Behandlung mit CARNOYScher Lösung mit Chloroform wurden die geeignetsten Ährchen sofort mit FLEMMINGScher Chromosmiumessigsäurelösung 24 Stunden lang fixiert.

Aus den fixierten Objekten wurden Paraffinschnitte hergestellt, die bei der Wurzelspitze  $10-12\mu$  und bei den Ährchen  $12-14\mu$  Dicke aufwiesen.

Die Färbung geschah mit HEIDENHAINS Eisenalaunhämatoxylin. Diese Schnitte sind beträchtlich dicker als es bisher üblich war (BALLY  $5-10\mu$ , NAKAO  $5\mu$ ). Bei den Wurzeln liegen sie in der Quer- und bei den Ährchen in der Quer- oder Längsrichtung.

Die auf diese Weise hergestellten Präparate erwiesen sich für meine Zwecke als äusserst brauchbar, da die Chromatinteile sehr gut differenziert erschienen und das Verhalten der Chromosomen deutlich verfolgt werden konnte. Die Fehler, die in der Zählung der Chromosomen von *Triticum* und *Avena* vorkommen, mögen durch die schlechte

Fixierung verursacht werden oder auf der zu geringen Dicke des Schnittes beruhen.

Meine Kreuzungsversuche wurden im Versuchsfeld ausgeführt. Etwa 16 Blütchen jeder Ähre wurden zum Zwecke der Kreuzung gebraucht. Die Kastration habe ich derart vollzogen, dass ich in den Ährchen, welche in 2–3 Tagen zur Blüte kommen sollten, sämtliche Blütchen ausser den 2 untersten nahm, worauf dann mit einer kleinen Pinzette die drei Antheren sorgfältig entfernt wurden.

Die künstliche Bestäubung wurde 2–3 Tage nach der Kastration während der Blütezeit des Weizens vorgenommen. Die nachstehende Tabelle (S. B.) gibt die Resultate meiner Kreuzungsversuche<sup>1)</sup> wieder.

Aus diesen Ergebnissen ergibt sich, dass bei *T. dicoccum* × *monococcum* mit Erfolg kräftige Bastarde gewonnen werden können. Sie gedeihen sehr gut, besitzen also das, was man "hybrid vigour" genannt hat. Sie sind jedoch merkwürdigerweise völlig steril.

Dagegen gelingt die Bastardierung zwischen Weizen und Roggen nicht leicht. JESENKO (1913) hat mitgeteilt, dass von 1000 mit Roggenpollen bestäubten Blüten durchschnittlich nur 6 ein Bastardkorn ansetzen.

Sämtliche Pflanzen, womit die vorliegende Untersuchung vorgenommen wurde, sind in den Jahren 1918–1922 im landwirtschaftlichen Versuchsfeld der Universität zu Sapporo gezogen worden. Um die Mischung mit fremden Samen zu vermeiden, habe ich einen Ort gewählt, wo im vorhergehenden Jahre keine Getreidearten gezüchtet worden waren.

Alle Pflanzen standen *ca.* 30 cm weit voneinander entfernt und waren mit Papiertüten versehen, um die Bestäubung mit fremden Pollen zu verhindern.

---

1) Das Zahlenverhältnis zwischen den bestäubten Blüten und der Keimfähigkeit der geernteten Samen des *Emmer* × *Dinkel* Bastardes, den Herr Prof. Dr. T. SAKAMURA im Jahre 1918 erzeugt und mir freundlichst überlassen hat, ist mir leider nicht bekannt. Die Samen waren fast völlig entwickelt. Ich teile hier meine eigenen Versuchsergebnisse der reziproken Kreuzungen mit.

Tabelle 1.

		Zahl der bestäubten Blütchen	Zahl der geernteten Samen	Davon keimten	Bemerkungen
<i>T. dicoccum</i> × <i>monococcum</i> (1921)	♀ ♂	16	10	9	Alle waren richtige Ba- starde.
<i>T. dicoccum</i> × <i>monococcum</i> (1920)	♀ ♂	30	16	4	Diese Samen wurden erst nach 2 Jahren in Kyōto <sup>1)</sup> gesät; deshalb war ihre Sterblichkeit sehr hoch.
<i>T. dicoccum</i> × <i>monococcum</i> (1922)	♀ ♂	15	10		Noch nicht gesät.
<i>T. dicoccum</i> × <i>aegilopoides</i> (1920)	♀ ♂	20	2	1	Gestorben.
<i>T. dicoccoides</i> × <i>dicoccum</i> (1920)	♀ ♂	32	1	0	
<i>T. vulgare</i> × <i>Secale cereale</i> (1920)	♀ ♂	140	1	1	
<i>Secale cereale</i> × <i>T. monococcum</i> (1920)	♀ ♂	80	1	0	
<i>T. vulgare</i> × <i>durum</i> (1922)	♀ ♂	49	13	7	} Gesät in Kyōto. <sup>1)</sup>
<i>T. spelta</i> × <i>polonicum</i> (1922)	♀ ♂	36	11	6	

## 2. Chromosomenzahl der *Triticum*-, *Aegilops*-, *Secale*-, *Hordeum* und *Avena*-Arten.

### a. Die Chromosomenzahlen der *Triticum*-Arten.

Es ist von grossem Werte, dass die Richtigkeit des Stammbaums vom Weizen, den SCHULZ (1913) als erster vom systematischen Standpunkte aus aufgestellt hat, auch durch andersartige Versuche erhärtet werden konnte. So haben z. B. die phytopathologische Prüfung des Weizens mit *Puccinia triticina* und *Erysiphe graminis* (WAWILOFF 1913, 1915), die serologische Prüfung (ZADE, 1914), das Bastardierungsverfahren (TSCHERMAK, 1914), sowie die Vergleichung der Chro-

1) Sapporo ist die nördlichste grosse Stadt in Japan, während Kyōto im mittleren Teile liegt. Das Klima und andere äussere Bedingungen sind deshalb sehr verschieden. Die Bastardpflanzen, welche in Kyōto aus Sapporo-Samen gezogen wurden, litten zum Teile sehr durch die ungünstigen Umstände.



mosomenzahlen (SAKAMURA, 1918) ganz dieselben verwandtschaftlichen Zusammenhänge ergeben.

Was nun die Chromosomenzahl der Weizenarten anbetrifft, so war man früher der Ansicht, dass die Grundzahl 8 betrage.

	Haploid	Diploid	
<i>T. vulgare</i>	8	16	OVERTON (1893)
„	8		NAKAO (1911)
„	8		BALLY (1912)
„	8		DUDLEY ( ? ) <sup>1)</sup>
<i>T. compactum</i>	8		KÖRNICKE (1896) <sup>2)</sup>
<i>T. dicoccoides</i>	8		BALLY (1912)

Im Gegensatz zu diesen Angaben hat aber SAKAMURA (1918) eine ganz andere Zahlen gefunden. Die von ihm festgestellten Chromosomenzahlen sind die folgenden :

	Haploid	Diploid	SCHULZscher Stammbaum
<i>T. vulgare</i>	21	42	Dinkel-Reihe
<i>T. compactum</i>		42	
<i>T. Spelta</i>		42	
<i>T. turgidum</i>		28	Emmer-Reihe
<i>T. durum</i>		28	
<i>T. folonicum</i>		28	
<i>T. dicoccum</i>		28	
<i>T. monococcum</i>		14	Einkorn-Reihe

Die Chromosomenzahl von *T. durum* ( $2x=28$ ) ist zwar von SAX (1918) in den Embryozellen etwas früher entdeckt worden. Andere *Triticum*-Arten hat er aber nicht daraufhin untersucht. A. NIKOLAEWA hat im Jahre 1920 ebenfalls unabhängig von anderen Autoren dieselben Zahlen in der Einkorn- und Emmer-Reihe konstatiert, während ihre Zählung bei der Dinkel-Reihe etwas abweicht, nämlich :

	Diploid
<i>T. vulgare</i>	42-44
<i>T. Spelta</i>	44
<i>T. compactum</i>	50

Die genannten Zahlenverhältnisse von SAKAMURA sind teilweise von mir (1919, 1921) und auch von SAX (1921) noch einmal bestätigt

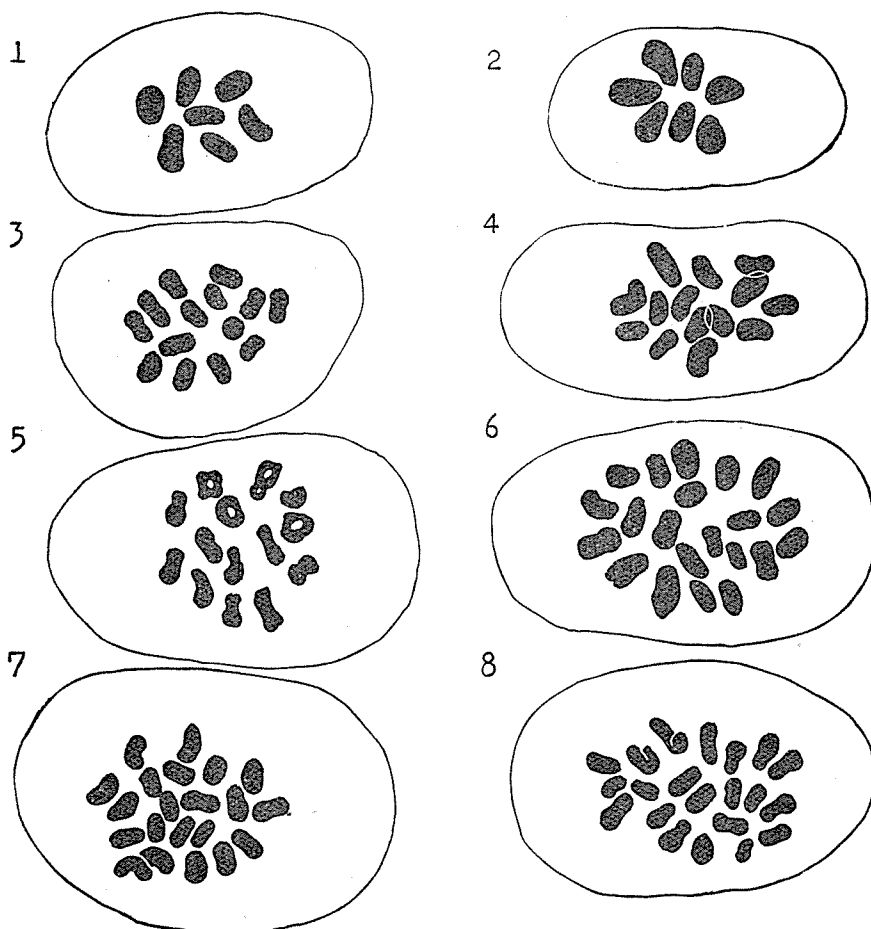
1) Zitiert nach SAKAMURA (1918).

2) Zitiert nach BALLY (1912).

## Figurenerklärung.

Sämtliche Bilder wurden mit Hilfe eines ABRESCHEN Zeichenapparates ausgeführt unter Verwendung des ZEISSCHEN Objektivs (DD, Apochromate 2 mm oder 1,5 mm) und des Kompensationsokulares (12 oder 18).

Fig. 1—8



- Fig. 1. Heterotypische Kernplatte von *Triticum aegilopoides boeoticum*. ( $n=7$ )  
Die Mikrophotographie dieser Kernplatte findet sich auf Tafel I, Fig. 1.
- Fig. 2. Dieselbe von *T. monococcum* ( $n=7$ ). (Tafel I, Fig. 2).
- Fig. 3. Dieselbe von *T. dicoccoides* ( $n=14$ ).
- Fig. 4. Dieselbe von *T. dicoccum* ( $n=14$ ).
- Fig. 5. Dieselbe von *T. durum* ( $n=14$ ). (Tafel I, Fig. 3).
- Fig. 6. Dieselbe von *T. Spelta* ( $n=21$ ). (Tafel I, Fig. 4).
- Fig. 7. Dieselbe von *T. compactum* ( $n=21$ ).
- Fig. 8. Dieselbe von *T. vulgare* ( $n=21$ ).  
(Fig. 1-8. K. 18×Apo. 2 mm)

worden. Es ist mir dann geglückt, die Chromosomenzahlen aller *Triticum*-Arten in den Pollenmutterzellen sowie in den Wurzelspitzen festzustellen (Fig. 1-8 im Text, Fig. 1-4 in der Tafel 1).

So sind wir jetzt imstande, mit diesen Zählungen die SCHULZsche Zusammenstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der *Eutriticum*-Arten karyologisch deutlich nachzuprüfen. In der nachfolgenden Tabelle gebe ich nur die haploiden Zahlen.

Tabelle 2.

Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse der <i>Triticum</i> -Arten.			
Kulturformengruppen	Nackttypen	missgebildet	14 <i>T. polonicum</i>
		normal	14      14 <i>T. durum</i> <i>T. turgidum</i>
	Spelztypen	7 <i>T. monococcum</i>	14 <i>T. dicoccum</i>
Stammart	7 <i>T. aegilopoides</i>	14 <i>T. dicoccoides</i>	21 unbekannt
Reihe	Einkorn	Emmer	Dinkel

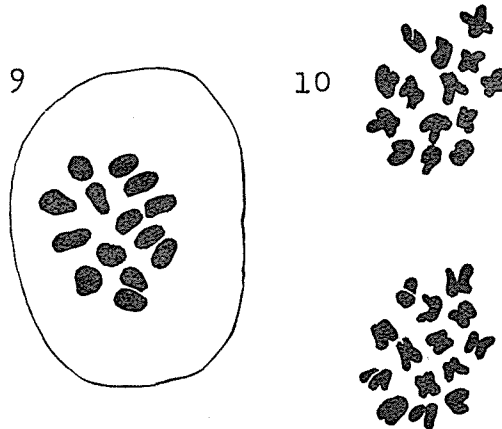
b. Die Chromosomenzahlen der *Aegilops*-Arten.

*Aegilops ovata* ist eine mit *Triticum* naheverwandte Art. Die  $F_1$ -Generation *Aegilops ovata*  $\times$  *Triticum vulgare* ist zum ersten Male schon im Jahre 1854 von GODRON gezüchtet worden. Im Jahre 1912 hat BALLY eine cytologische Untersuchung unternommen und die Meinung geäußert, dass *Aegilops ovata* 16 haploide Chromosomen, d. h. die doppelte Zahl wie *Triticum vulgare* ( $x=8$ ) und *Triticum dicoccoides* ( $x=8$ ) aufweist. Er hat ferner mitgeteilt, dass er im Jahre 1911 auch einen in den Kulturen von *Aegilops ovata* im Poppelsdorfer ökonomisch-botanischen Garten spontan aufgetretenen Bastard cytologisch unter-

sucht hat. Er sagt hierüber: „In einigen Antheren zeigen sich normale Reduktionsteilungen. Die Zahl der Gemini beträgt merkwürdigerweise 14.“ Meine Untersuchungen über diese Gattungen haben mich aber zu höchst interessanten Resultaten geführt, die in der nachstehenden Zusammenstellung wiedergegeben sind.

	x	2x	
<i>Aegilops ovata</i>	14	28	(Fig. 9, 10)
<i>Aeg. ventricosa</i>		28	
<i>Aeg. triticoides</i>		28	
<i>Aeg. squarrosa</i>		28	

Fig. 9—10

Fig. 9. Heterotypische Kernplatte von *Aegilops ovata*. (x=14).Fig. 10. Heterotypische Anaphase von *Aegilops ovata*.

Zwei homologe Tochterplatten.

(Fig. 8-9. K. 18×Apo. 2 mm)

c. Die Chromosomenzahl von *Secale cereale*.

Die Chromosomenzahl von *Secale* ist bisher von NAKAO (1911) und SAKAMURA (1918) bestimmt worden; ihre Zählungen stimmen aber nicht überein.

	x	2x	
NAKAO	8		Winterroggen
SAKAMURA	7	14	„

Es war mir eine Zeit lang fraglich, ob die haploide Zahl 8 von NAKAO nicht demselben Irrtum wie bei *Triticum vulgare* zur Last gelegt werden könnte oder nicht. Deshalb habe ich mich mit zahlreichen Individuen von Winter- und Sommerroggen beschäftigt, um die Chromosomenzahl dieser Pflanze einwandfrei zu bestimmen. Meine Resultate sind wie folgt:

	x	2x	
Winterroggen	8	16 <sup>1)</sup>	
	7	14	
Sommerroggen	8		(Fig. 11)
	7	14	(Fig. 12, Tafel I, Fig. 5)

Achtchromosomige Pflanzen werden natürlich seltener angetroffen als 7-chromosomige.

Fig. 11—12

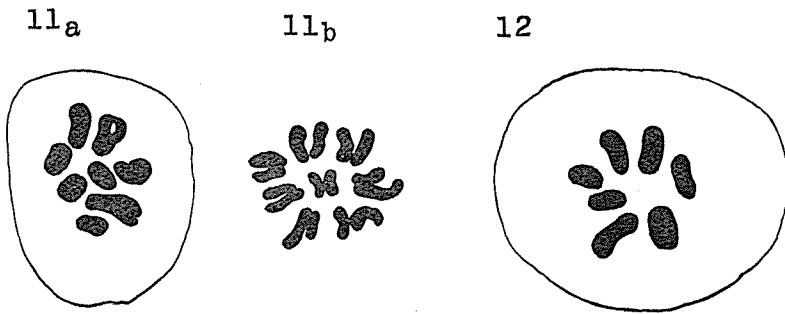


Fig. 11. a) Heterotypische Kernplatte von *Secale cereale* mit 8 Haploidchromosomen.

b) Heterotypische Anaphase von *Secale cereale* mit 8 Haploidchromosomen.

Fig. 12. Heterotypische Kernplatte von *Secale cereale* mit 7 Haploidchromosomen. (Tafel I, Fig. 5).

(Fig. 11—12. K. 18×Apo. 2 mm)

1) Nach mündlicher Mitteilung meines Freundes GOROH, der sich jetzt mit cytologischen Problemen bei *Secale cereale* beschäftigt, ist die primäre Chromosomenzahl von *Secale cereale* 7 (haploid), die sekundäre Zahl 8 soll durch die Querteilung eines bestimmten Chromosomenpaares wie bei *Zea Mays* (KUWADA, 1919) verursacht werden.

*Secale* bietet keine besonderen Schwierigkeiten, da sich direkt bei frischen Materialien die Form, Grösse und Zahl der Chromosomen mit Hilfe von Eisessigmethylgrün deutlich bestimmen lässt.

d. Die Chromosomenzahlen der *Avena*-Arten.

Die Chromosomenzahl von *Avena sativa* ist schon im Jahre 1905 von TANNERT als 8 bzw. 16 festgestellt worden. In meiner Vorarbeit (KIHARA, 1919) habe ich bereits gezeigt, dass unter den Hafer-Arten 7-, 14- und 21-chromosomige vorhanden sind, und ferner, dass *Avena*

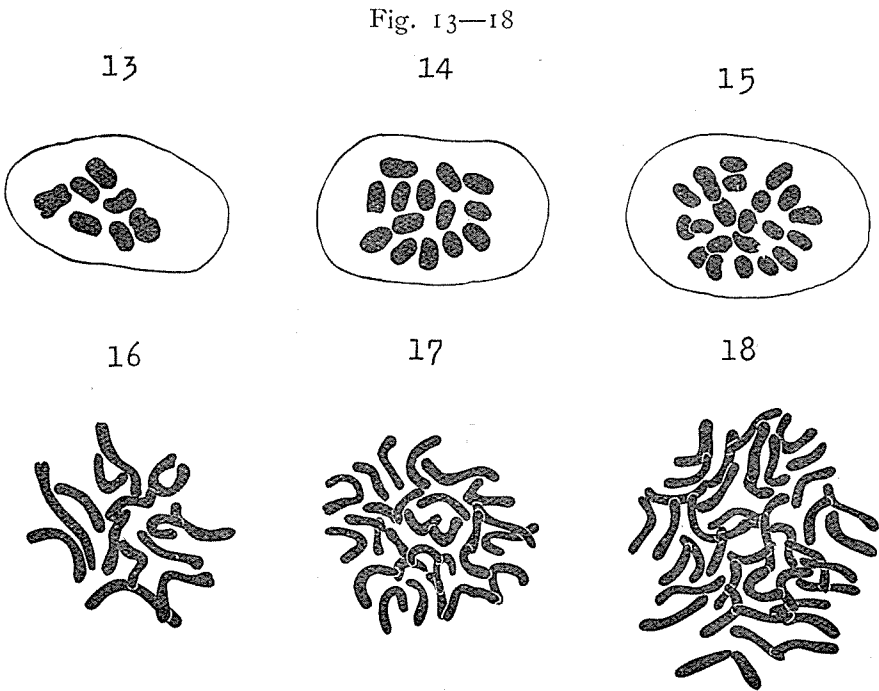


Fig. 13. Heterotypische Kernplatte von *Avena strigosa* ( $x=7$ ).

Fig. 14. Dieselbe von *A. barbata* ( $x=14$ ). (Tafel I, Fig. 6).

Fig. 15. Dieselbe von *A. sativa* ( $x=21$ ).

(Fig. 13-15. K.  $18 \times$  Apo. 2 mm)

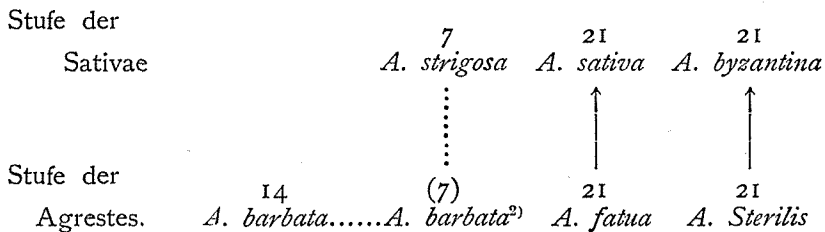
Fig. 16. Somatische Kernplatte von *A. strigosa* ( $2x=14$ ).

Fig. 17. Dieselbe von *A. barbata* ( $2x=28$ ).

Fig. 18. Dieselbe von *A. Sterilis* ( $2x=42$ ).

(Fig. 16-18. K.  $12 \times$  Apo. 1.5 mm)

*barbata* aus Algerien ( $2x=28$ ) nicht die Stammart von *A. strigosa* ( $2x=14$ ) sein kann, weil  $x$ -ploide Verminderung der Chromosomen in der phylogenetischen Entwicklung schwer denkbar ist. Aber ich neige jetzt der Auffassung zu, dass unter *A. barbata*<sup>1)</sup> zwei Rassen d. h. 7-chromosomige und 14-chromosomige existieren. Der von ZADE (1914) und von THELLUNG (1920) aufgestellte Stammbaum kann jetzt ohne Schwierigkeiten auch cytologisch bewiesen werden. Meine Bestimmung wurde an Pollenmutterzellen sowie an Wurzelspitzen ausgeführt (Fig. 13-18, Tafel I, Fig. 6). Die haploiden Zahlen sind die folgenden :



A. NIKOLAWEA (1920 b) hat, bei Verwendung der Wurzelspitze als Zählungsmaterial, ein abweichendes Resultat erreicht. Nach ihr sollten die Haferarten sowohl cytologisch als auch morphologisch in drei Gruppen eingeteilt werden.

- |             |   |    |
|-------------|---|----|
| Gruppe I.   | <i>Av. sterilis, Av. Ludowiciana, Av. nuda, Av. byzantina</i>                 |    |
|             | Chromosomenzahl   | 44 |
| Gruppe II.  | <i>Av. fatua, Av. sativa, Av. nuda inermis</i>                                |    |
|             | Chromosomenzahl   | 48 |
| Gruppe III. | <i>Av. brevis, Av. strigosa, Av. nuda biaristata, Av. clauda, Av. pilosa.</i> |    |
|             | Chromosomenzahl   | 14 |

In *Avena barbata* zählte sie aber 32 Chromosomen, welche Art demnach eine intermediäre Stellung einnehmen müsste.

1) Herr Prof. Dr. H. H. LOVE hat mir freundlichst 2 Rassen von *A. barbata* übersandt. Sie zeigten die folgenden Zahlen :

“ <i>A. barbata</i> , collected in California”	2x
“ <i>A. barbata</i> , obtained as <i>barbata</i> but looks like <i>strigosa</i> ”	28
	14

2) Meine Kreuzungsversuche zwischen *A. barbata* ( $2x=28$ ) und *A. strigosa* ( $2x=14$ ) sind bisher immer erfolglos geblieben. Ich kann daher nicht entscheiden, ob es zwischen diesen beiden Arten einen engen Zusammenhang gibt oder nicht. Ich habe aber einige Samen durch die Kreuzung *A. sativa* × *fatua* gewonnen.

e. Die Chromosomenzahl bei *Hordeum*-Arten.

*Hordeum sativum* hat 7 bzw. 14 Chromosomen, wie NAKAO (1911) und UBISCH (1921) festgestellt haben. Um zu bestimmen, ob die x-ploide Beziehung der Chromosomen zwischen den *Hordeum*-Arten existiert oder nicht, habe ich zweizeilige, vierzeilige und sechszeilige Gerste geprüft.

Die Zahlen sind immer 7 bzw. 14.

	x	2x	
<i>Hordeum distichum</i>		14	
<i>H. vulgare</i>	7	14	(Fig. 19–20).
<i>H. hexastichum</i>		14	

Fig. 19–20

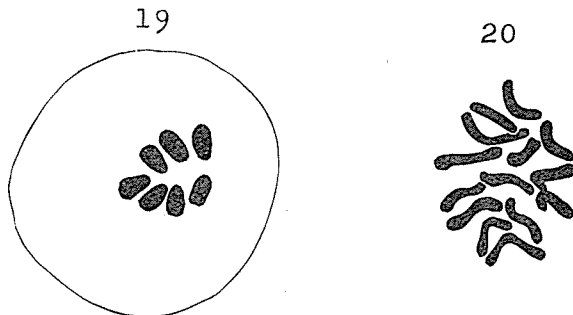


Fig. 19. Heterotypische Kernplatte von *H. vulgare*.

Fig. 20. Somatische Kernplatte von *H. vulgare*.

Auch bei *Hordeum* gibt es viele Arten und Varietäten, die mir aber bis jetzt nicht alle zugänglich gewesen sind. Es ist sehr wünschenswert, den Stammbaum dieser Gattung auch cytologisch festzustellen.

## f. Über die Misszählung der Chromosomen.

Oft trifft man sowohl im Pflanzen-, wie auch im Tierreiche bei ein und derselben Art je nach den Autoren ganz abweichende Resultate in bezug auf die Chromosomenzahlen. Dass diese Abweichungen hauptsächlich auf falscher Zählung beruhen, steht ausser Zweifel. Als



Hauptfehlerquelle betrachtet SAKAMURA (1920) das Übersehen der konstanten Einschnürungen der Chromosomen. Zahlreiche Fälle werden aber auch durch ungünstige Fixierungsmethoden verursacht, namentlich bei der Fixierung der Pollenmutterzellen.

Bei *Triticum* und *Aegilops* dürften die ungewöhnlichen Abweichungen in den Chromosomenzahlen auch durch die Verschiedenheit der Fixierungsmittel verursacht werden. Die einfache Fixierung mit FLEMINGScher Lösung liefert kein befriedigendes Resultat. Besonders bei der Beobachtung der heterotypischen Kernplatte der Pollenmutterzellen, die man hauptsächlich als Zählungsobjekt auswählt, ist es sehr schwer, ja bisweilen unmöglich, ein genaues Resultat zu erreichen.

Die heterotypische Anaphase der Pollenmutterzellen und die Polansicht der Kernplatte der Wurzelspitze sind zu diesem Zwecke viel geeigneter; doch ist dabei eine bedeutende Geschicklichkeit nötig (SAKAMURA, 1920). Nach M. KÖRNICKE (1896) beträgt die Zahl der Gemini bei *Triticum compactum* 8, in somatischen Zellen ist es ihm gelungen, 16 als diploide Zahl festzustellen, obwohl er zugibt, dass ihm in einem vegetativen Kern des Antherengewebes einmal 24 Segmente entgegengetreten sind. Nach BALLY (1919) ist die somatische Karyokinese zu diesem Zwecke ganz unbrauchbar. Auch Wurzelspitzen haben ihn bei den Chromosomenzählungen vollständig enttäuscht. Dies dürfte wohl teilweise auf das Misstrauen der Diploidzahl 16 gegenüber zurückzuführen sein.

Die von A. NIKOLAEWA festgestellten Chromosomenzahlen beim Weizen der Dinkel-Reihe weichen von denjenigen bei SAKAMURA, KIHARA und SAX ab. Da aber diese Weizengattung die grösste Chromosomenzahl besitzt, so scheint es mir wahrscheinlich, dass es sich hier um ein Verzählen der Chromosomen in der Wurzelspitze handelt, wo einem grosse Schwierigkeiten begegnen. Natürlich wissen wir heute, dass es Arten gibt, deren Rassen oder Individuen verschiedene Chromosomenzahlen besitzen (z. B. Mais und Roggen.). Deshalb wage ich mit SAKAMURA (1918) nicht, 21 bzw. 42 als Chromosomenzahl aller Rassen von *T. vulgare*, *Spelta* und *compactum* zu bezeichnen. Um die

Resultate meiner Zählung sicher zu stellen, habe ich es unternommen, die Chromosomenzahl noch auf einem anderen Wege zu bestimmen und zu diesem Zwecke pentaploide  $F_1$ -Bastarde genauer untersucht. In diesen Bastarden habe ich als diploide Zahl stets die Summe von 14 und 21, nämlich 35 gefunden. Die Zahl der Gemini ist immer 14 und die übrigen 7 Chromosomen bleiben isoliert (vgl. das nächste Kapitel), was ich als sichersten Nachweis für die Richtigkeit meiner Zählung betrachte.

### 3. Die Reduktionsteilung bei $F_1$ -Bastarden zwischen verschiedenchromosomigen Eltern.

Die Bastardierung liefert häufig einen wertvollen Fingerzeig für den Verwandtschaftsgrad der Pflanzen. Im allgemeinen liefern zwei Arten um so fruchtbarere Nachkommen, je näher sie mit einander verwandt sind. Was nun die Kreuzungen unter der Gattung *Triticum* betrifft, so gibt es seit Alters viele Beispiele. Neuerdings hat aber TSCHERMAK (1914) ausgedehntere Versuche hierüber unternommen. Seine Resultate sind nachstehend zusammengefasst:

- a) Völlig sterile Bastarde :  
*T. monococcum* × *T. Spelta* oder *aestivum* (*vulgare*);
- b) Fast völlig steril :  
*T. monococcum* × *T. dicoccum* (inkl. *dicoccoides*) oder × *durum*;
- c) Abgeschwächt fertil :  
*T. dicoccum* (und *dicoccoides*) × *Spelta* oder × *aestivum* (*vulgare*) und Nächstverwandte, auch × *durum* (*turgidum*); merkwürdigerweise auch *T. dicoccum* × *T. dicoccoides*;
- d) Nicht völlig fertil :  
*T. polonicum* × *aestivum* (*vulgare*), *T. durum* (und *turgidum*) × *Spelta*;
- e) Völlig fertil :  
*T. durum* (und *turgidum*) × *aestivum* (*vulgare*) usw.,  
*T. Spelta* × *aestivum* (*vulgare*) usw.,  
*T. durum* × *turgidum* und *T. Spelta* × *compactum*.

Ich habe auch einige Versuche<sup>1)</sup> in dieser Richtung ausgeführt und kann im grossen und ganzen die Ergebnisse von TSCHERMAK bestätigen. Nach meinen Versuchen sind :

---

1) Die Materialien, womit ich meine Untersuchung vorgenommen habe, verdanke ich zum Teile der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. T. SAKAMURA.

a) Völlig sterile Bastarde :

*T. dicoccum* × *monococcum*, *T. aegilopoides* × *dicoccum*,  
*T. vulgare* × *Secale cereale* ;

b) Nicht völlig fertil :

*T. polonicum* × *T. Spelta*, *T. polonicum* × *compactum*,  
*T. turgidum* × *compactum* ;

c) Fast völlig fertil :

*T. durum* × *vulgare*.

Weil die erst genannten dieser Bastarde verschiedenchromosomig sind, so ist anzunehmen, dass die Reduktionsteilung der Gonotokonten ihrer Nachkommen mannigfaltige Abweichungen darbietet, was natürlich mit dem Fertilitätsgrade im engeren Zusammenhang steht.

a. Pentaploide Bastarde zwischen Emmer- und  
Dinkel-Reihe.

Die somatischen Chromosomen.<sup>1)</sup>

Alle Bastarde dieser Kreuzungen lassen in der Kernplatte der Wurzelspitzenzellen sicher 35 Chromosomen erkennen, von denen 21

Fig. 21

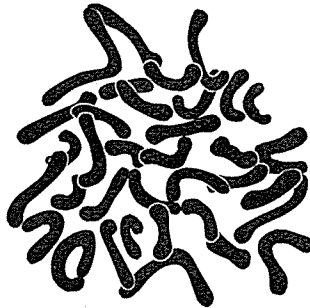


Fig. 21. Somatische Kernplatte von *Triticum turgidum* × *compactum* F<sub>1</sub> mit 35 Diploidchromosomen.

(Fig. 21. K. 18 × Apo. 1,5 mm.)

---

1) Fig. 1 in meiner Vorarbeit (1919) muss mit Fig. 20 ausgetauscht werden.

Chromosomen aus der Dinkel-Reihe und 14 aus der Emmer-Reihe stammen müssen (Fig. 21).

14	21	Diploide Zahl
<i>T. durum</i> × <i>T. vulgare</i>		35
<i>T. polonicum</i> × <i>T. Spelta</i>		35
<i>T. turgidum</i> × <i>T. compactum</i>		35
<i>T. polonicum</i> × <i>T. compactum</i>		35

Die somatische Kernteilung findet immer in normaler Weise statt.

Die meiotische Kernteilung der Artbastarde  $F_1$ .

Diese *Triticum*-Bastarde interessieren uns besonders, weil ihre Eltern verschiedene Chromosomenzahlen besitzen, die Bastarde aber keine grosse Einbusse an ihrer Fertilität erleiden. Da sich die Chromosomen in der meiotischen Kernteilung bei allen diesen Bastarden im grossen und ganzen gleich verhalten, so will ich hier hauptsächlich diejenigen des *T. polonicum* × *Spelta*-Bastardes erörtern.

Das Material ist in gutem Fixierungszustande und bietet besonders schöne Figuren in der Metaphase und Anaphase der heterotypischen Kernteilung. Unser Interesse richtet sich aber hauptsächlich auf das Stadium nach der Metaphase der ersten Teilung bis zur Tetradenbildung.

#### Heterotypische Kernteilung.

##### Metaphase.

In den zahlreichen schön fixierten Kernplatten bemerkt man deutlich 21 Chromosomen, unter denen 14 Chromosomen bivalent sind, während 7 univalent bleiben (Fig. 22). In der Diakinese konnte ich bivalente und univalente Chromosomen beobachten, doch gelang es mir leider nicht, ihre Zahl zu bestimmen. Ich habe aber bei den Pflanzen der weiteren Bastardgenerationen sämtliche bivalenten und univalenten Chromosomen in der Diakinese sicher gezählt und die Übereinstimmung mit den Befunden nachgewiesen, wie sie sich in der Metaphase der ersten Teilung ergaben (vgl. Fig. 92).

Die univalenten Chromosomen befinden sich immer isoliert ausserhalb der Kernplatte der 14 bivalenten Chromosomen und stehen meistens an ihrem Rande. Die Zahl und Stelle der Univalenten kann man in der Seiten- und Polansicht der heterotypischen Kernplatte sehr klar erkennen (Fig. 22–23). Ihre Grösse ist annähernd dieselbe, auch gibt es keine grössern morphologischen Unterschiede unter ihnen.

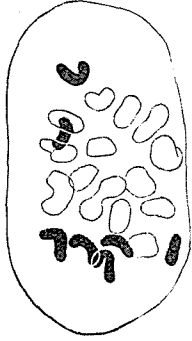
#### Anaphase.

In der früheren Anaphase teilen sich zuerst die 14 bivalenten Chromosomen, welche auf der Kernplatte normal angeordnet sind. Sie werden von den Spindelfasern in der Mitte oder fast in der Mitte ergriffen. Die Zahl der übrigen isolierten Univalenten beträgt in der Seitenansicht in diesem Stadium nicht immer 7, weil einige unter ihnen von den 14 Tochterchromosomen der Geminipaarlinge beherbergt werden. Aber wenn die Tochterchromosomen der Bivalenten sich den Polen nähern, werden auch die 7 Univalenten der Äquationsplatte wieder sichtbar (Fig. 24). In diesem Stadium konnte ich deutlich die Längsspaltung der 7 zurückbleibenden Univalenten sowie der zwei nach den beiden Polen wandernden homologen Chromosomen bemerken. Die bei andern Pflanzenarten oft vorkommende Erscheinung, dass jeder der Geminipaarlinge sich schon im Diakinese-Stadium deutlich spaltet, findet bei diesen pentaploiden Bastarden nicht statt. Die Einzelchromosomen der pentaploiden Bastarde führen auch in der Diakinese die Längsspaltung nicht aus.

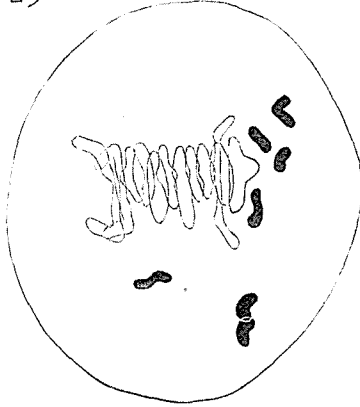
Die Seitenansicht der Anaphase zeigt 3 merkwürdige Reihen von Chromosomen. Es lassen sich nämlich in der Polansicht auf dem obersten Niveau 14, auf dem zweiten 7 und auf dem untersten wieder 14 Chromosomen konstatieren (Fig. 25). Diese Figuren werden oft in 2 sukzessiven Schnitten gefunden. Die Längsspaltung der nach den Polen wandernden Chromosomen ist als Vorbereitung für die zweite Teilung aufzufassen. Die Äquationsteilung der 7 Einzelchromosomen kommt erst in der späteren Anaphase der 14 Bivalenten vor (Fig. 26, 27).

Fig. 22-28.

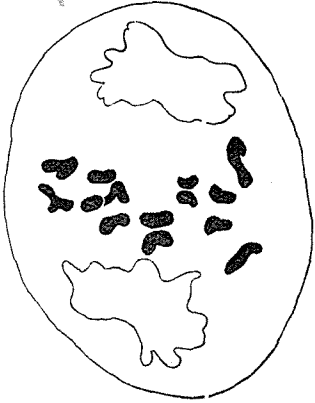
22



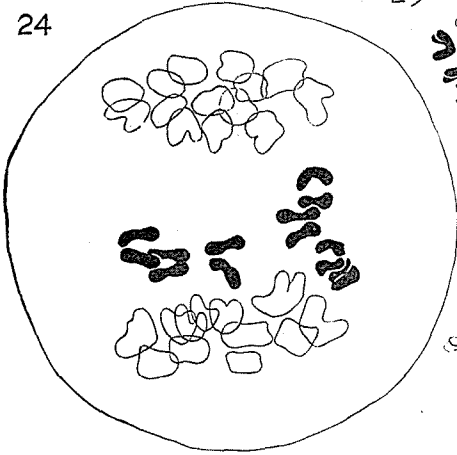
23



26



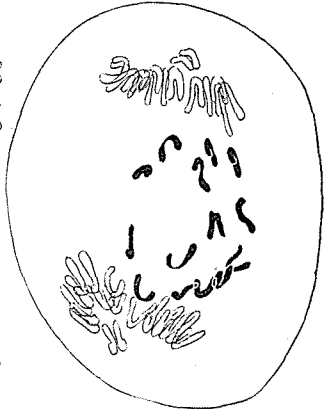
24



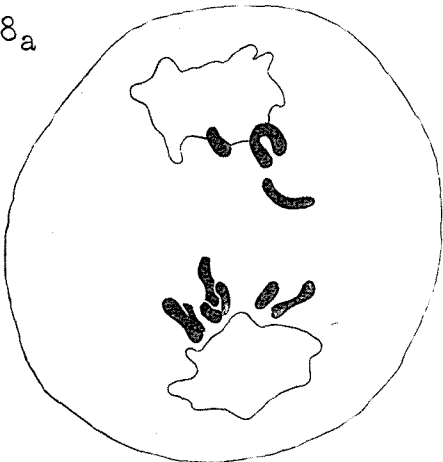
25



27



28a



28b

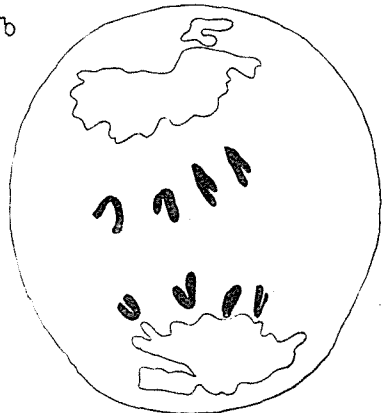


Fig. 29-30.

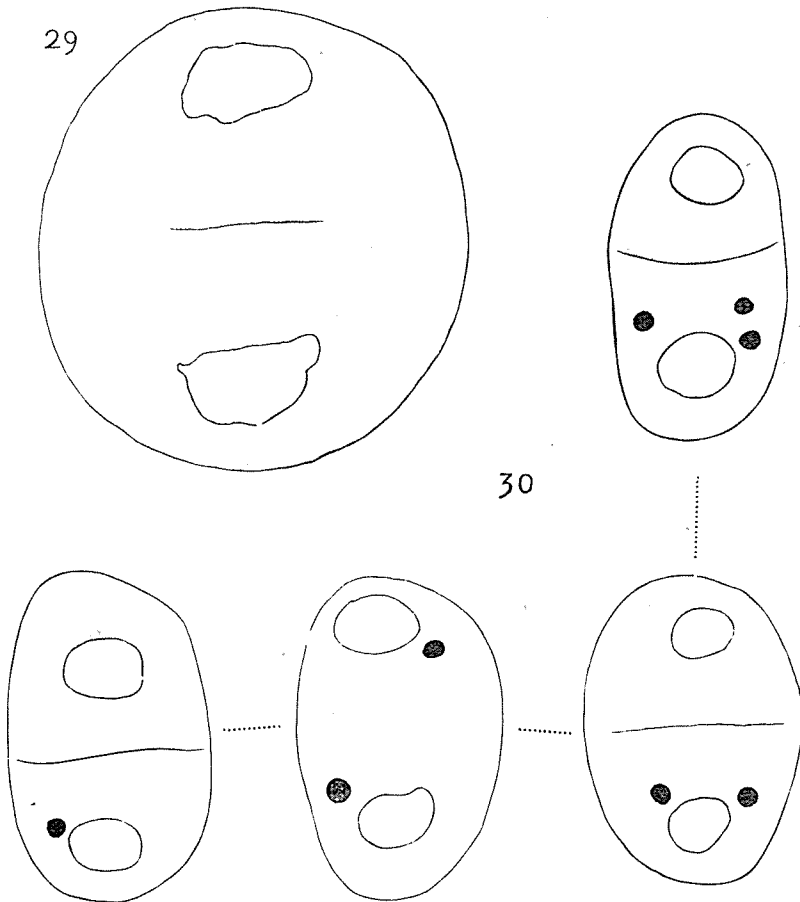


Fig. 22-30. Heterotypische Kernteilung der pentaploiden Bastarde  $F_1$ .  
(Fig. 22-23, 25-27, 30. K.  $18 \times \text{Apo. } 2 \text{ mm}$ ),  
(Fig. 24, 28-29. K.  $12 \times \text{Apo. } 1.5 \text{ mm}$ ).

Fig. 22. Kernplatte der Pollenmutterzellen in Polansicht. 14 Bivalente und 7 Univalente (schwarz) deutlich zu sehen.

Fig. 23. Dasselbe Stadium in Seitenansicht.

Fig. 24. Anaphase der heterotypischen Kernteilung. 7 Einzelchromosomen gerade längsspaltend.

Fig. 25. Dasselbe Stadium in Polansicht. 14 an die Pole gelangte Tochterchromosomen der Bivalenten und 7 verzögernde Einzelchromosomen in zwei nachfolgenden Schnitten.

Fig. 26-27. Spätere Anaphase. Die Hälften von 7 Chromosomen an beiden Polen angelangt.

Fig. 28 a, b. Ein Teil der verspäteten Chromosomen verschmilzt mit den 14-chromosomigen Gruppen.

Fig. 29. Telophase der ersten Teilung. Alle verspäteten Chromosomen verschmelzen mit den früher angelangten Chromosomen.

Fig. 30. Dasselbe Stadium mit nicht an die Pole gelangenden Chromosomen.

(*T. durum* × *vulgare*)

Bei diesen pentaploiden Bastarden ist die Verteilung der Chromosomen in der ersten Teilung ganz regelmässig. Die Längshälften der Univalenten gehen auf normale Weise in der Spalte auseinander.

Sobald sich die 14 Chromosomen am Pole gesammelt haben, werden auch die Längshälften der Univalenten durch die Zugfasern nach den Polen gezogen. In seltenen Fällen zählte ich weniger als 7 Einzelchromosomen. Dies beruht ohne Zweifel darauf, dass einige Einzelchromosomen in der Bivalentengruppe beherbergt werden.

Die 14 Chromosomen, welche sich an den Polen gesammelt haben, und auch die Hälften der Univalenten verlängern sich gleichfalls (Fig. 27). Sie sind alle V-förmig, und oft tritt Einschnürung an der Ansatzstelle der Zugfasern auf (Fig. 28 *a, b*). Bevor die früher angelangten 14 Chromosomen sich zu einer rundlichen gedrängten Masse zusammenballen, bewegen sich die 7 Chromosomen zu den Polen, und bilden dort mit den ersteren zusammen die Tochterkerne (Fig. 29). Es ist bemerkenswert, dass diese 7 Chromosomen keine Längsspaltung als Vorbereitung zur zweiten Äquationsteilung zeigen. In seltenen Fällen, jedoch ziemlich häufig bei den Bastarden *T. durum* × *T. vulgare*, kommt es vor, dass jene 7 Chromosomen, die nicht bei der vorangegangenen Chromosomenmasse angelangt sind, als ein runder Klumpen im Cytoplasma isoliert bleiben (Fig. 30).

Die heterotypische Kernteilung in den Pollenmutterzellen der pentaploiden Weizenbastarde ist demnach stets eine Kombination der Reduktions- und Äquationsteilungen. Die Teilungsvorgänge dieser Bastarde ähneln in ihrer Geminibildung sowie im Verhalten der Einzelchromosomen denjenigen der Schmetterlingsrückkreuzungsbastarde (FEDERLEY, 1913), *Papaver somniferum* × *orientale* (YASUI, 1921, LJUNGDahl, 1922) und der Caninae-Rosen (TÄCKHOLM, 1922).



### Homöotypische Kernteilung.

#### Metaphase.

In der Kernplatte der zweiten Teilung treten 14 schon längsgespaltene und 7 nicht längsgespaltene Chromosomen hervor (Fig. 31).

Diese müssen natürlich die Hälfte der Bivalenten resp. der Univalenten sein. Im Gegensatz zu der heterotypischen Kernteilung sondern sich die 7 spezifischen Einzelchromosomen meist nicht von der homöotypischen Kernplatte ab. Bisweilen isolieren sich aber 1 oder 2 Chromosomen ausserhalb der Kernplatte. Diese sind ohne Zweifel diejenigen Chromosomen, die sich in der heterotypischen Telophase nicht mit den Tochterkernen verschmelzen konnten und dürfen nicht als Artefakte gedeutet werden. Die 14 Chromosomen teilen sich zuerst normal längsweise, sie werden dann von den Spindelfasern in der Mitte erfasst, wie bei der ersten Teilung, und verlängern sich allmählich (Fig. 32).

#### Anaphase und Telophase.

Wie bei der ersten Teilung verspäten sich die 7 Chromosomen beim Übergang zu den Polen und bleiben hinter den 14 normalen zurück.

Sie stehen durchaus nicht in einer Ebene und zeigen weder Längsspaltung wie die der ersten Teilung, noch ordnen sie sich paarweise, obwohl einige davon nebeneinander zu liegen kommen können (Fig. 33).

Die Streckung der 7 spezifischen Chromosomen in diesem Stadium geschieht gleichzeitig mit derjenigen der Tochterchromosomen der 14 Bivalenten. Sie zeigen eine tiefe Einschnürung an der Ansatzstelle der Spindelfasern (Fig. 34). In diesem Zeitpunkt wird man gerne verleitet, die eingeschnürten V-förmigen Chromosomen als längsgespaltene Chromosomen aufzufassen, besonders in denjenigen Fällen, wo sich 2 Chromosomen scheinbar paarweise gegenüberstehen, obwohl solches selten vorkommt (Fig. 35).

Die Zahl solcher verzögerter Chromosomen beträgt meistens 5 oder 6, während die übrigen 2 oder 1 mit den 14 normalen zusammen

Fig. 31-39.

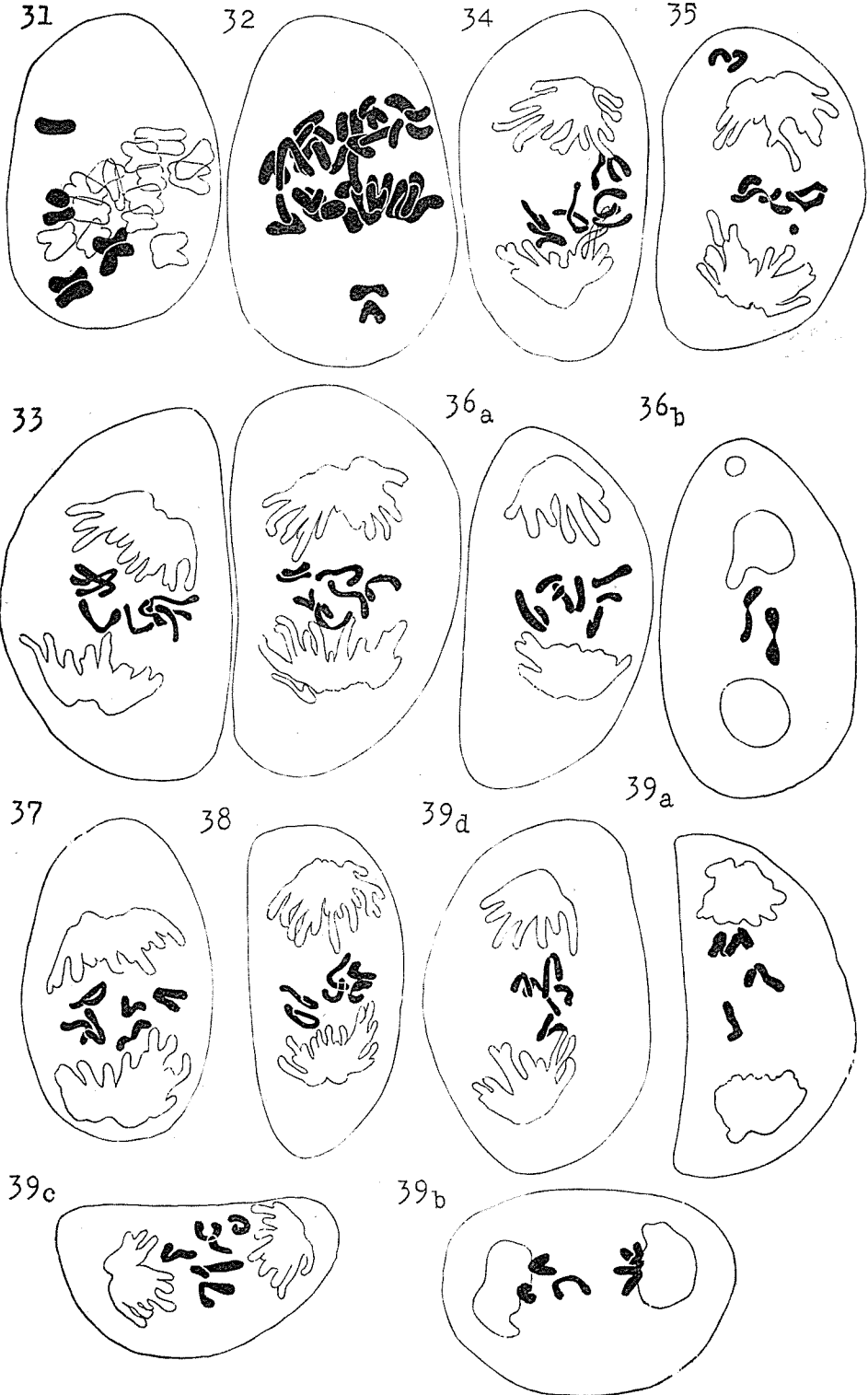


Fig. 40-41.

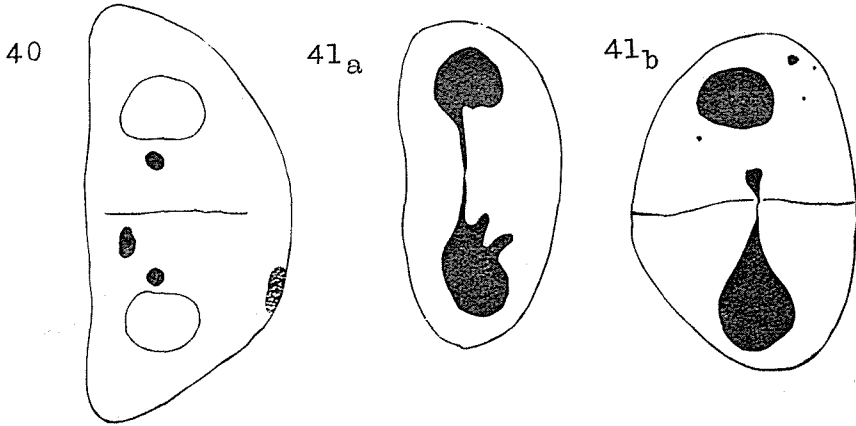


Fig. 31-41. Homöotypische Kernteilung der pentaploiden Bastarde  $F_1$ .  
(Fig. 31-41. K.  $12 \times$  Apo. 1.5 mm)

- Fig. 31. Kernplatte in Seitenansicht (etwas schräg) mit 14 längsgespaltenen Chromosomen und 7 nicht gespaltenen.  
 Fig. 32. Frühe Anaphase mit zwei aberranten Chromosomen.  
 Fig. 33. Anaphasische Figuren mit 7 (links) und 6 (rechts) verspäteten Chromosomen.  
 Fig. 34. Dieselbe mit 7 verspäteten Chromosomen.  
 Fig. 35. Dieselbe mit zwei aberranten Chromosomen.  
 Fig. 36 a, b. Die verzögerten Chromosomen zeigen eine tiefe Einschnürung.  
 Fig. 37. Je drei Chromosomen zeigen eine tiefe Einschnürung.  
 Fig. 38. 6 Chromosomen werden an den gleichen Pol gezogen.  
 Fig. 39 a, b, c, d. Verschiedene Verteilung der verspäteten Chromosomen.  
 Fig. 40. 3 Chromatinnukleoli, die von nicht an die Pole gelangten Chromosomen gebildet sind.  
 Fig. 41 a, b. Chromosomenbrücke.

ganz zufällig zum Pole wandern. Oft konnte ich aber auch beobachten, dass die 7 Chromosomen alle zusammen sich verzögerten (Fig. 33, 34).

Diese verspäteten Chromosomen gehen dann, sich verkürzend, nach den Polen, wo die 14 Chromosomen bereits die Verkürzung abzuschliessen im Begriffe sind.

Ich konnte in diesem Stadium auch deutlich bemerken, dass bei einigen Chromosomen Einschnürung auftritt, häufig auch segmentieren sie sich an der Einschnürungsstelle (Fig. 36). Was die Form, Grösse, Zahl und Stelle der univalenten Chromosomen betrifft, so kann man

dies alles in der Seiten- und Polansicht der Kernteilungsfiguren deutlich erkennen. Es gibt hier auch keinen deutlichen morphologischen Unterschied in Form und Grösse. Sie lassen sich auch nicht von normalen Chromosomen unterscheiden, wenn sie beim Pole angelangt sind.

Jedenfalls werden die 7 spezifischen Chromosomen in zwei ungleiche Gruppen geteilt, und diese gehen nach den gegenseitigen Polen auseinander. Die Richtung ihrer Polwanderung steht in Abhängigkeit von der Insertionsstelle der Anziehungskraft. In einem Falle (Fig. 37) richten sich je 3 Chromosomen nach den entgegengesetzten Polen, wobei 6 Chromosomen (von 7) deutlich unterschieden werden können. Das siebente mag ein sonst verzögertes Chromosom sein, das in diesem Falle von einer der zwei 14-chromosomigen Gruppen beherbergt wird. Daraus folgt, dass die 7 Chromosomen in gewissen Fällen je in zwei Hälften von 3 und 4 Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Auch kommt vor, dass sich alle 6 verzögernden Chromosomen nach ein und demselben Pole richten (Fig. 38). Wenn diese zurückbleibenden Chromosomen nach demselben Pole wandern, wo das siebente schon angelangt ist, dann wird die Verteilung der 7 verzögerten Chromosomen in den zwei Tochterkernen 0 und 7. Pollenkerne haben dabei 14 oder 21 Chromosomen. Die Verteilung ist durchaus variabel und findet ganz zufällig statt, weil die isolierten Chromosomen keine bestimmte Neigung zeigen, irgend einen Pol vorzuziehen (Fig. 39 a, b, c, d). Daraus geht hervor, dass die 7 Extrachromosomen sich willkürlich auf die beiden Tochterkerne verteilen, entsprechend dem Gesetz der Wahrscheinlichkeit. Häufig unterlassen einige Chromosomen die Wanderung zum Pole; sie bilden dann eine runde schwarzgefärbte Masse (Chromatinnukleolus), ganz wie die am Pole versammelten Chromosomen sich zu einem Klumpen zusammenballen (Fig. 40). Bei *Triticum durum* × *vulgare*-Bastarden war das Vorhandensein von Chromatinnukleoli häufiger als bei *T. polonicum* × *Spelta* oder *T. turgidum* × *compactum*. Selten kommen die extranuklearen Nukleolen, welche, obschon etwas kleiner, mit der runden Masse der Chromosomen grosse Ähnlichkeit besitzen, deutlich zum Vorschein. Ich habe diese extranuklearen Nukleolen,

wenn auch sehr selten, schon in der Anaphase der zweiten Teilung gefunden (Fig. 35). Als Anomalie kommt oft eine Chromosomenbrücke vor (Fig. 41 a, b), die mit grosser Wahrscheinlichkeit aus einem verzögerten Chromosom entstanden ist (vgl. Fig. 108).

Die Zahl der Chromosomen, die so entstandene Mikrosporen enthalten, wird theoretisch durch  $14+i$  dargestellt, wobei  $i$  0–7 beträgt.

b) Triploide Bastarde.

*T. dicoccum* × *T. monococcum*.

*T. aegilopoides* × *T. dicoccum*.

Diese beiden Bastarde waren bei meinen Versuchen immer völlig steril, während nach TSCHERMAK (1914) sie fast völlig steril sein sollen. Das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen ist bei diesen zwei Bastarden im grossen und ganzen identisch, deshalb möchte ich mich hier nur mit dem Prozesse der meiotischen Teilung der *T. dicoccum* × *monococcum*-Bastarde beschäftigen.

Die Verteilung der Chromosomen in die Tochterzellen bei der heterotypischen Kernteilung ist unregelmässig. Sie weicht von derjenigen der oben erwähnten pentaploiden Bastarde ziemlich ab. Die Geminiverbindung ist locker, und ihre Zahl ist auch variabel. Schon im Diakinese-Stadium ist die Affinität der beidseitigen elterlichen Chromosomen etwas schwach. Sie vereinigen sich in der heterotypischen Metaphase oft nur an ihrem Ende. Die Zahl der Gemini und Einzelchromosomen<sup>1)</sup> schwankt zwischen 4 und 7, 13 und 7 resp.

---

1) SAX (1922 a) hat in dem triploiden Bastarde (*T. turgidum* × *monococcum*) immer 7 bivalente und 7 univalente Chromosomen.

Chromosomen in der Metaphase  
(*T. dicoccum* × *monococcum*)

Zahl der Gemini	Zahl der Einzelchromosomen	Somatische Zahl	
7	7	21	(Fig. 42)
6	9	21	(Fig. 43)
5	11	21	(Fig. 44)
4	13	21	(Fig. 45)

Die Teilung der 4–7 Gemini erfolgt in normaler Weise, wie bei den pentaploiden Bastarden. Die Äquationsteilung der Univalenten kommt aber nicht immer nur dann vor, nachdem die Hälften der Bivalenten an beiden Polen angelangt sind. Einige Univalente erreichen die Pole ungespalten, andere spalten sich längsweise, und die Längshälften gehen dann nach den Polen auseinander, wie bei den pentaploiden Bastarden. In der Anaphase sind mir in seltenen Fällen 7 Chromosomen zu Gesicht gekommen, die sämtlich zwischen den zwei Gruppen der schon bei den Polen angekommenen Chromosomen stehen geblieben sind. Die Verteilung der Chromosomen auf die gegenseitigen Pole bei diesen triploiden Bastarden zeigt die folgende Übersicht:

Oberer Pol	Zurückbleibende Univalente <sup>1)</sup>	Unterer Pol	Somatische Zahl	
8	+ 6	+ 7	= 21	(Fig. 46 a, b)
9	+ 4	+ 8	= 21	(Fig. 47)
9	+ 3	+ 9	= 21	(Fig. 48)

In den Figuren (46–48) kann man die Längsspaltung der zurückbleibenden Univalenten bemerken.

In der Telophase gehen nun aber einige von den zurückgebliebenen Chromosomen nach der Äquationsteilung nach beiden Polen, um sich dort bei der Bildung der Tochterkerne mitzubeteiligen. Man kann jedoch auch oft nicht an die Pole gelangte Chromosomen bemerken, die als ein schwarzgefärbtes Klümpchen im Cytoplasma isoliert bleiben, gerade wie bei den pentaploiden Bastarden (Fig. 49 a–e).

1) Ich habe in einem Falle 7 zurückbleibende univalente Chromosomen bemerkt.

Fig. 42-49.

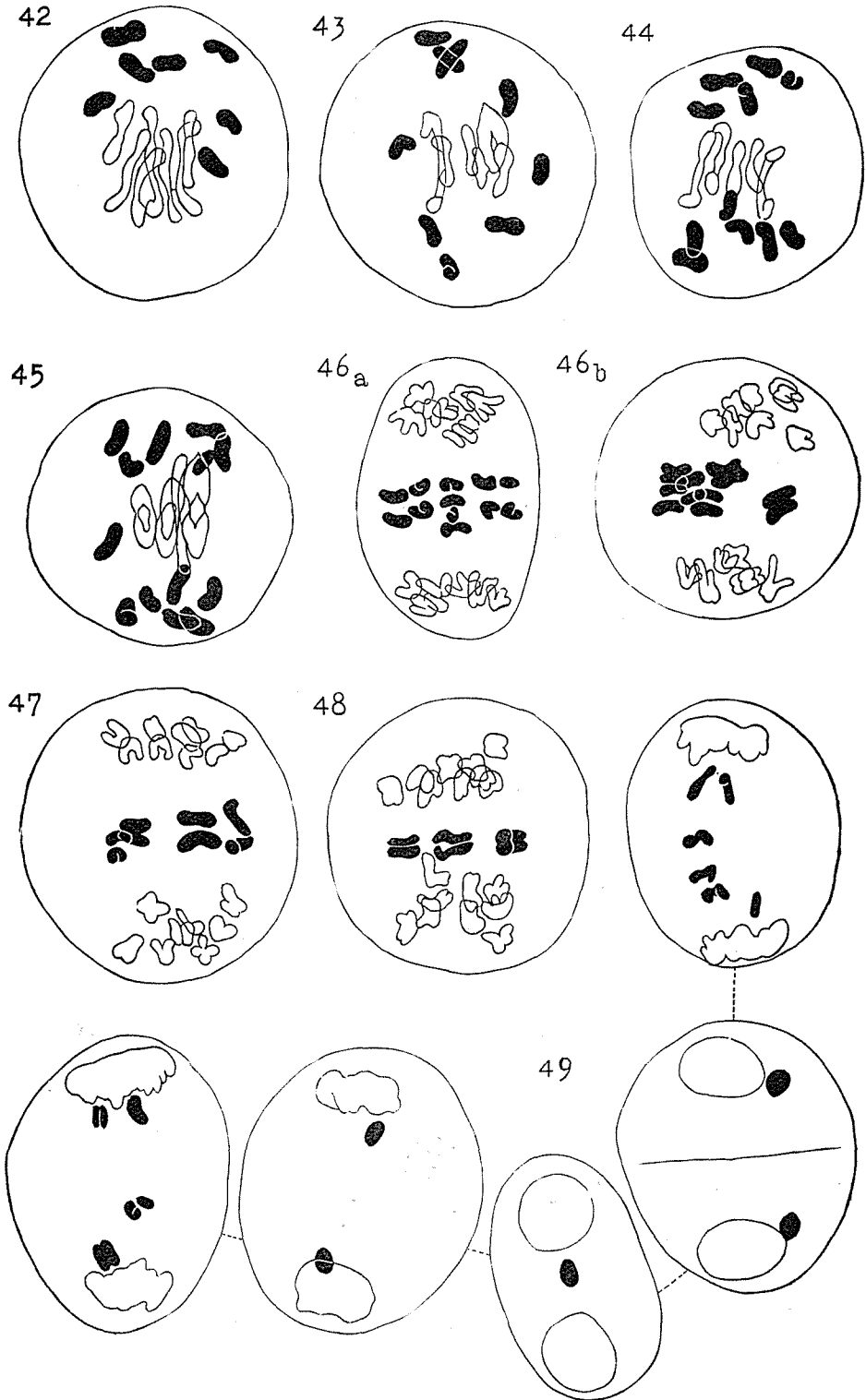


Fig. 50-52.

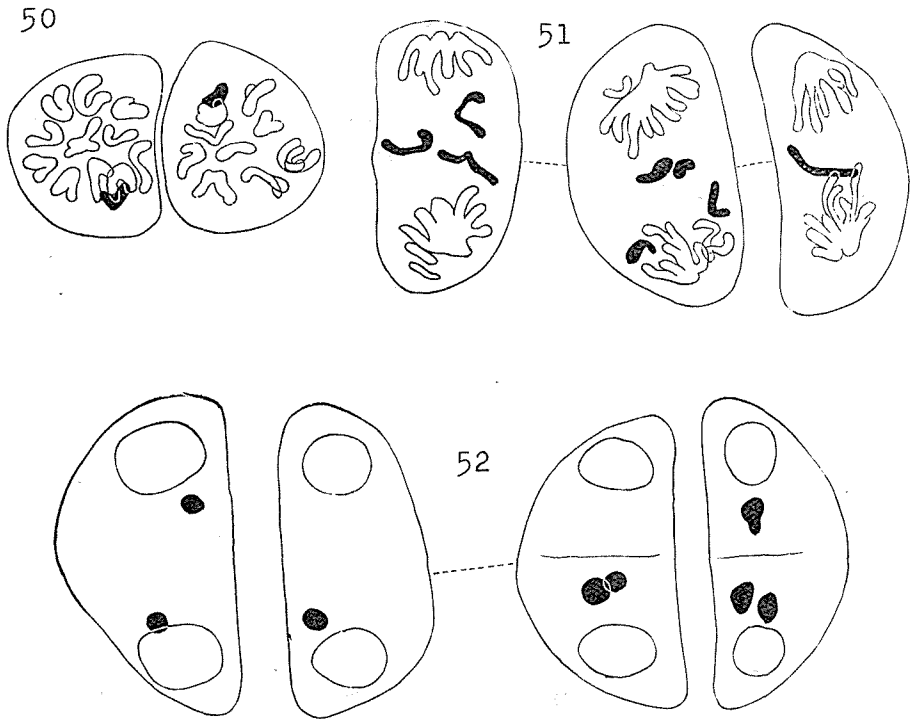


Fig. 42-52. Tetradenteilung des triploiden Bastardes  
 (*T. dicoccum* × *monococcum*) (K. 18 × Apo. 2 mm)

- Fig. 42. Heterotypische Metaphase mit 7 Bivalenten und 7 Univalenten (schwarz).  
 Fig. 43. Dieselbe mit 6 Bivalenten und 9 Univalenten.  
 Fig. 44. Dieselbe mit 5 Bivalenten und 11 Univalenten.  
 Fig. 45. Dieselbe mit 4 Bivalenten und 13 Univalenten.  
 Fig. 46. 8 und 7 Chromosomen sind an die Pole gelangt und 6 Einzelchromosomen längsgespaltet. Also 8+6+7.  
 Fig. 47. Dasselbe Stadium mit der Chromosomenzusammensetzung 9+4+8.  
 Fig. 48. 9+3+9.  
 Fig. 49. Verschiedene Stufen der Verspätung der Einzelchromosomen.  
 Fig. 50. Homöotypische Kernplatte mit 11 dyaden Chromosomen und einem monaden (links), und 9 diaden und einem monaden (rechts).  
 Fig. 51. Verzögernde Chromosomen in der Anaphase.  
 Fig. 52. Chromatinnukleoli in der Tetradenbildung.



Die homöotypische Kernplatte zeigt meistens 11–12 Chromosomen, unter denen dyade und monade Chromosomen vorhanden sind.

In Fig. 50 kann man 11 dyade und 1 monades Chromosom in einer Tochterplatte sehen, in anderen 9 dyade und 1 monades. In diesem Falle ist an der Äquationsteilung der verzögerten univalenten Chromosomen in der ersten Teilung nur ein einziges Chromosom beteiligt.

In bezug auf die dyaden Chromosomen geht die zweite Teilung in normaler Weise vor sich. Die monaden Chromosomen verzögern sich natürlich nochmals. Ihre Zahl beträgt meistens 1–4 (Fig. 51 a, b). Ihr Verhalten ist ganz gleich demjenigen der pentaploiden Bastarde. Deshalb gibt es keine Äquationsteilung der verzögerten Chromosomen. Die Tetradenbildung ist meistens regelmässig. Aus einer Pollenmutterzelle werden meistens 4 Mikrosporen gebildet (Fig. 52 a, b). Doch gibt es häufig auch noch Zwergkerne, die aus den verzögerten Chromosomen der homöotypischen Kernteilung entstanden sind.

Die heterotypische Kernteilung dieser Bastarde wird demnach dadurch charakterisiert, dass die homologen elterlichen Chromosomen ziemlich schwache Affinität aufweisen und einige der univalenten Chromosomen ungespalten nach einem Pole wandern, während die andern im Äquator in 2 Längshälften gespalten werden. Nach Literaturangaben sollen sich *Pilosella*-Bastarde (z. B. *H. auricula* × *H. aurantiacum*, ROSENBERG, 1917) und *Papaver atlanticum* × *dubium* (LJUNGDAHL, 1922) ähnlich verhalten. Doch scheint mir die Chromosomenaffinität bei unseren Bastarden stärker zu sein als bei den eben erwähnten (vgl. auch Weizenroggen-Bastard im nächsten Kapitel).

c) Tetraploider Bastard<sup>1)</sup> zwischen *Triticum vulgare*  
und *Secale cereale*.

In der Pflanzenzüchtung bietet der Weizenroggen-Bastard von vornherein einen interessanten Untersuchungsgegenstand. Morpholo-

---

1) Siehe KIHARA, 1919. Bot. Mag. Vol. 33, S. 34.

gische Studien über diesen Bastard sind seit langem von vielen Autoren angestellt worden.

Der Weizenroggen-Bastard ist von einigen Autoren (TSCHERMAK, 1910, JESENKO, 1913) als völlig selbststeril festgestellt worden. Nach diesen Autoren müssen demnach die früher von RIMPAU, MIZINSKI und anderen bei freiem Aufblühen der  $F_1$ -Generation erhaltenen Nachkommen Rückkreuzungsprodukte mit den elterlichen Pollen sein. LEIGHTY (1915, 1920) hat jedoch mitgeteilt, dass er einige selbstfertile natürliche Weizenroggen-Bastarde entdeckt hat. LOVE und CRAIG (1918) haben auch berichtet, dass sie selbstfertile Bastarde erzeugt haben. Daraus folgt, dass der Weizenroggen-Bastard nicht immer selbststeril, sondern bisweilen fruchtbar ist. Näheres über die Sterilität und Fruchtbarkeit will ich nachher berichten (Siehe Kapitel 13).

In cytologischer Hinsicht ist der Prozess der Pollenbildung bei diesem Bastard nur von NAKAO (1911) studiert worden. Er brauchte Winterroggen als Pollenpflanzen und Martins Amber (*T. vulgare*) als Mutterpflanzen.

Im Jahre 1920 habe ich auch einen  $F_1$ -Bastard zwischen Winterroggen und Martins Amber, also eine ganz identische Kombination wie bei NAKAO, erzeugt. Die somatische Chromosomenzahl war  $21 + 7 = 28$ , wie erwartet. In der ersten Metaphase dieses Bastardes ist die Geminiverbindung lockerer als bei den triploiden Bastarden, ja bisweilen wird kein Geminus gebildet. Die Zahl der Bivalenten und der Univalenten ist wie folgt;

Zahl der Bivalenten	Zahl der Univalenten	
0	28	(Fig. 53-54)
1	26	(Fig. 55)
2	24	(Fig. 56)
3	22	(Fig. 57)

Diese Zahlenvariationen der Gemini ist auf die schwache Affinität der elterlichen Chromosomen und auch teilweise auf die frühzeitige Trennung der locker verbundenen Chromosomen zurückzuführen. Die Verteilung der Chromosomen auf die Tochterzellen bei der heterotypi-

Fig. 53-61.

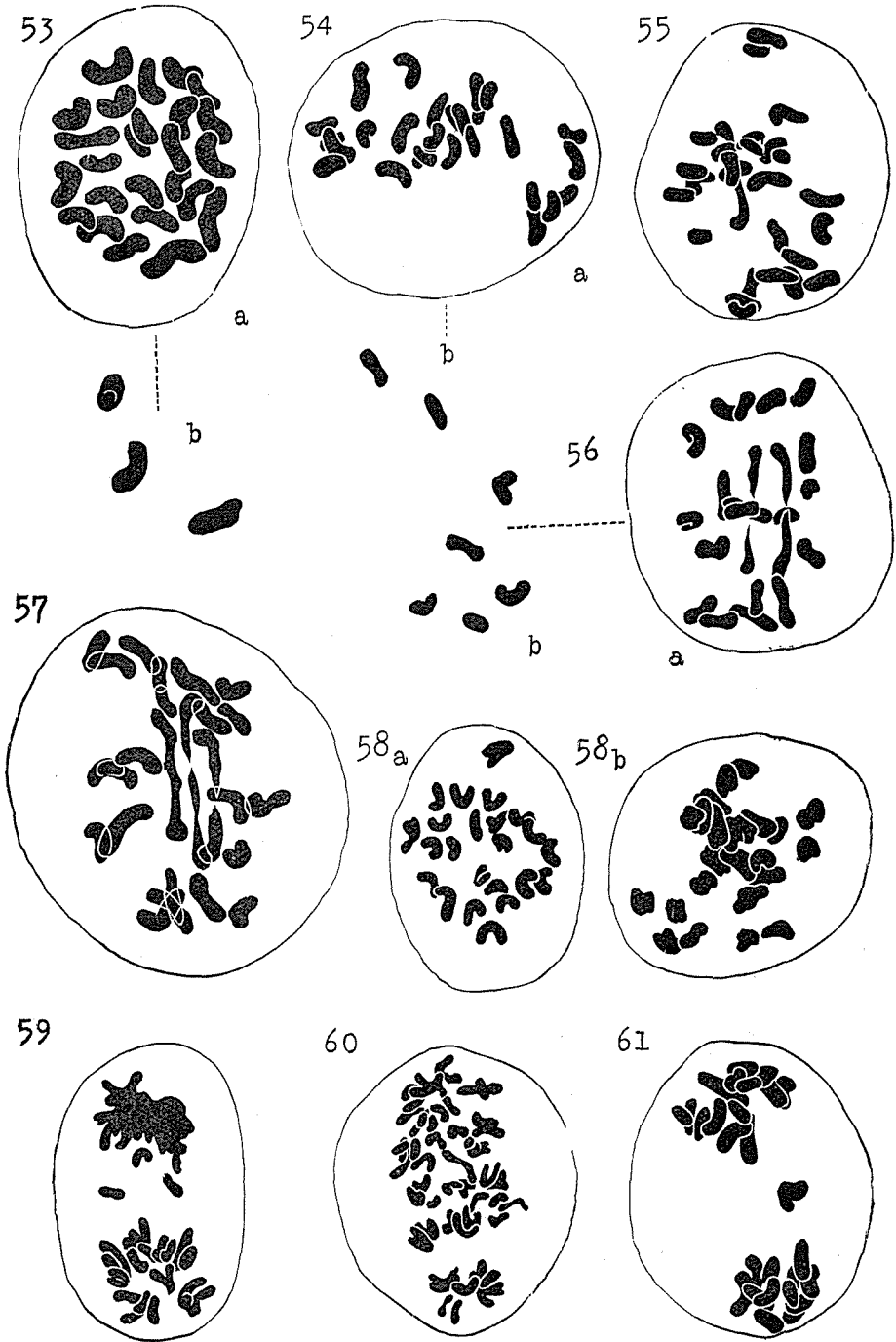


Fig. 62-67.

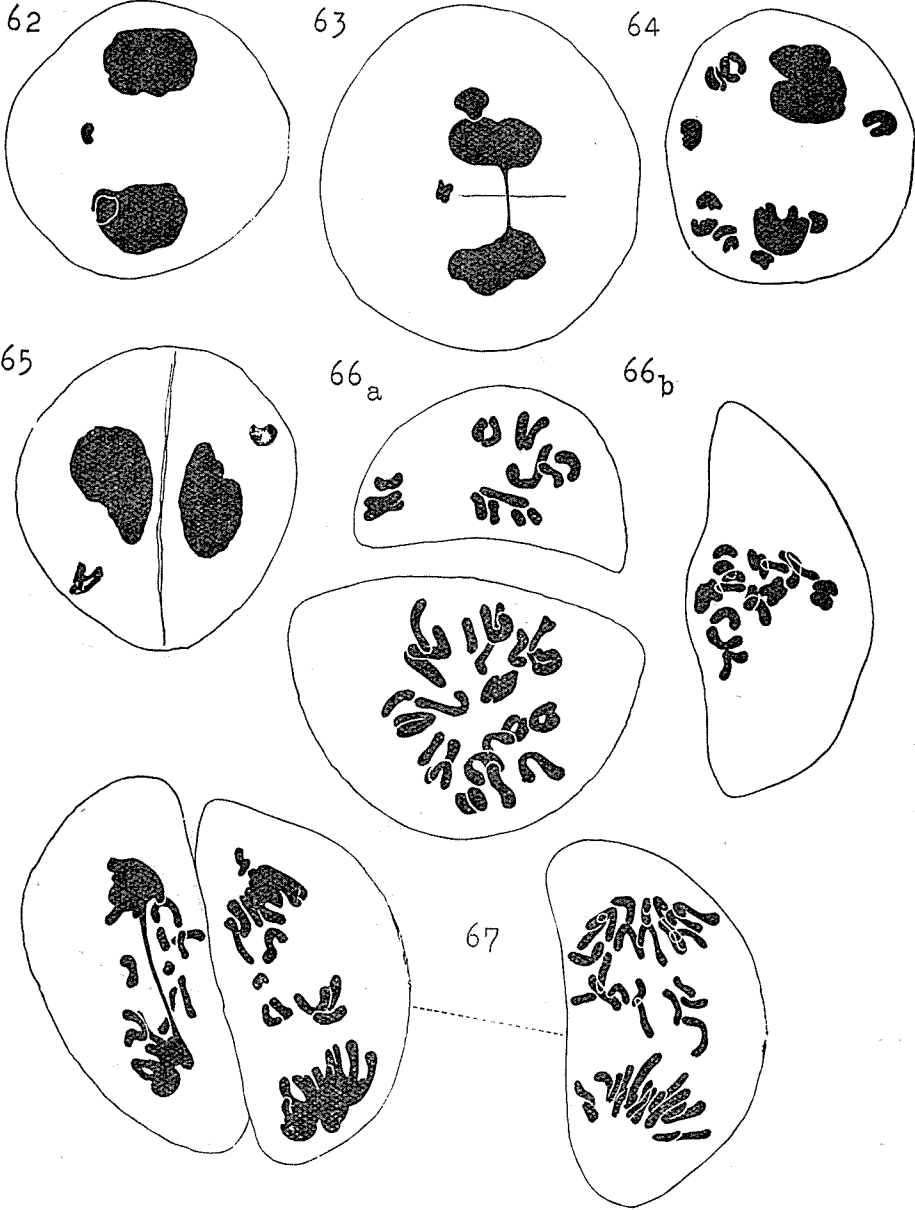
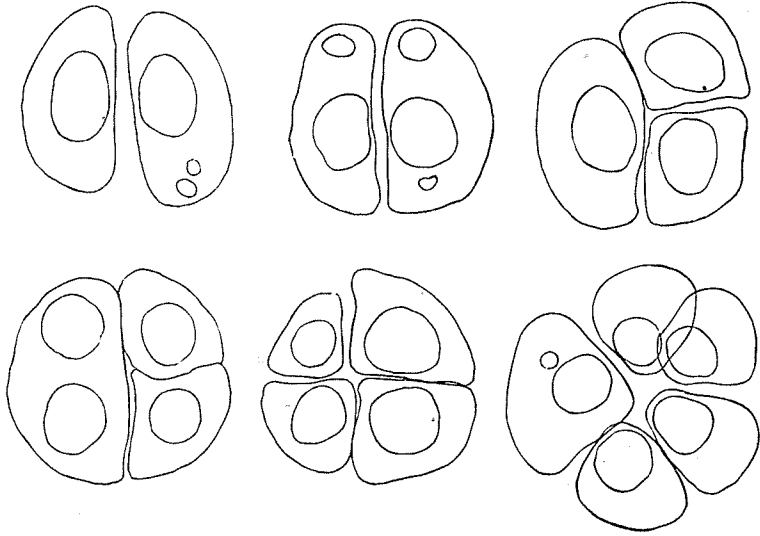


Fig. 68—69.

68



69

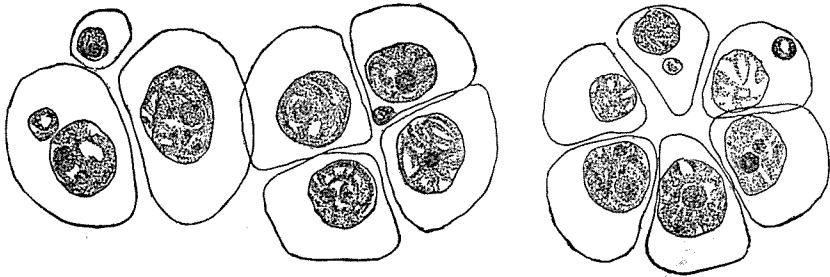


Fig. 53—69. Weizenreggenbastard. (Kp. 18 × Apo. 1.5 mm).

Fig. 53. Heterotypische Metaphase. 28 Einzelchromosomen deutlich zählbar. Sie sind annähernd in einer Platte angeordnet.

Fig. 54. Heterotypische Metaphase. Kein Geminus zu finden.

Fig. 55. Dieselbe. Ein bivalentes Chromosom und 26 Einzelchromosomen.

Fig. 56. Dieselbe. Zwei bivalente Chromosomen und 24 Einzelchromosomen.

Fig. 57. Dieselbe. Drei bivalente Chromosomen und 22 Einzelchromosomen.

Fig. 58 a, b. Die Längsspalte der Chromosomen in der Anaphase.

Fig. 59—61. Verschiedene Teilungsfiguren in der Anaphase.

Fig. 62—65. Telophase mit im Cytoplasma zerstreuten Einzelchromosomen.

Fig. 66 a, b. Homöotypische Metaphase.

a) Polansicht. Zwei Tochterplatten aus einer Mutterzelle.

b) Seitenansicht.

Fig. 67. Anaphase mit verzögerten Chromosomen.

Fig. 68. Verschiedene Bilder der Pollenmutterzellen nach Beendigung der Tetradeinteilung. Diese wurden in einem Antherenfache gefunden.

Fig. 69. Pollentetrade.

schen Kernteilung ist in diesem  $F_1$ -Bastarde im ganzen dieselbe wie diejenige der triploiden Bastarde. Die Anomalien sind aber viel grösser als bei jenen, wie die Figuren (53–57) klar hervorgehen lassen. Jede Hälfte der Geminipaarlinge geht nach dem entgegenstehenden Pole über, die Univalenten haben aber keine Neigung, einem bestimmten Pole zuzuwandern, ihre Verteilung ist also ganz zufällig. Einige der Univalenten ordnen sich jedoch scheinbar auf der Kernplatte. Sie spalten sich gewöhnlich nicht längsweise. Nur selten lässt sich eine regelmässige Kernplatte bemerken, die die somatische Zahl der Chromosomen aufweist (Fig. 53, 58). Leider konnte ich nicht bestimmen, ob dabei eine echte Äquationsteilung vorgekommen ist oder nicht. In der späteren Anaphase kann man bei allen Chromosomen die Längsspalte bemerken (Fig. 59, 60).

Bei den Univalenten kommt aber die wirkliche Längsspaltung wie bei den triploiden Bastarden nur teilweise vor, d. h. nicht alle verzögerten sind imstande, eine Äquationsteilung zu bewerkstelligen. Wie ich in Fig. 61 gezeigt habe, sieht man bisweilen eine annähernd gleiche Verteilung der Chromosomen.

Die Zahl der Univalenten, die sich durch Längsspaltung auf die entgegenstehenden Pole verteilen, ist ganz variabel und lässt sich nicht sicher bestimmen. Sehr oft stehen die Einzelchromosomen isoliert im Cytoplasma, sodass die Interkinese dieses Bastardes sehr merkwürdig aussieht. Es gibt viele Zwergkerne, wie es bei anderen sterilen Bastarden im allgemeinen der Fall ist. Die Zahl der Tochterkerne beträgt stets mehr als 2, meist 3–4 (Fig. 62, 63), in einem Falle konnte ich sogar ihrer 11 konstatieren (Fig. 64). Die Scheidewand teilt die Pollenmutterzelle in den meisten Fällen in zwei Tochterzellen, von denen jede je einige kleinere und grössere Kerne in sich schliesst (Fig. 65).

Die homöotypische Kernteilung ist in bezug auf die dyaden Chromosomen eine Äquationsteilung. Die monaden Chromosomen, die aus den in der ersten Teilung die Äquationsteilung ausgeführten Einzelchromosomen entstanden sind, gehen auch diesmal verzögert nach

den Polen, wie bei anderen Bastarden (Fig. 67). Sie bleiben häufig im Cytoplasma zurück.

Die verzögerten Chromosomen sind aber sehr gering an Zahl im Vergleich mit denjenigen in der heterotypischen Kernteilung, weil sie dabei meist ohne Äquationsteilung an die beiden Pole verteilt worden sind. Hätten sie in der ersten Teilung wirklich eine Äquationsteilung ausgeführt, wie es bei den pentaploiden Bastarden der Fall ist, so müsste die Zahl der verzögerten Chromosomen in der zweiten Teilung der Zahl der Bivalenten (0, 1, 2 oder 3) gemäss 28, 26, 24 oder 22 sein. Man kann aber in Wirklichkeit nicht so viel verzögerte Chromosomen sehen. In Fig. 66 a werden zwei Tochterkernplatten gezeigt, die in bezug auf die Chromosomenzahl und Grösse ganz ungleich sind. Die Anordnung der Chromosomen der homöotypischen Kernplatte ist meist nicht so regelmässig, weil sie in der ersten Teilung häufig im Cytoplasma zerstreut sind (Fig. 66 a, b). Nicht selten gibt es auch solche Tochterkerne, die in keine homöotypische Kernteilung eintreten. Hierbei entstehen zwei grosse Mikrosporen (Fig. 68). Diese Erscheinung ist von BELLING und BLAKESLEE (1922), und BLAKESLEE, BELLING, FARNHAM und BERGNER (1922) auch für triploide und haploide *Datura*-Mutanten belegt worden. Leider konnte ich eine tripolare Spindelfigur nicht entdecken, wie es von NAKAO (1911) geschehen ist, obschon ich nicht bezweifeln möchte, dass solches wirklich zustandekommen könne. Alle diese Anomalien lassen sich durch die daraus sich ergebende Tetradenbildung wohl erkennen. Es gibt je nach dem Falle 2, 3, 4, 5, 6 oder noch mehr Mikrosporen, die aus einer Pollenmutterzelle herkommen, wenngleich die herrschende Zahl stets 4 beträgt (Fig. 69). Ihre Grösse entspricht der Zahl der in ihrem Kern enthaltenen Chromosomen (vgl. Fig. 67 a) und variiert demgemäss sehr. Form und Grösse der Chromosomen sind bei *Secale* und *Triticum* so sehr ähnlich, dass es unmöglich ist, die beiden elterlichen Chromosomen in der meiotischen Kernteilung auseinander zu halten und ihr Verhalten zu verfolgen (vgl. Tafel. I. Fig. 1-7). Doch kann man sagen, dass infolge der

Teilungsanomalien fast kein Pollenkorn sämtliche *Secale*- oder *Triticum*-Chromosomen aufweisen dürfte.

Die Pollenkörner dieses Bastardes sind meist nicht lebensfähig, ausser den extragrossen Pollenkörnern, die meistens keimfähig waren.

Aus dem oben Erwähnten geht es hervor, dass das Verhalten der univalenten und bivalenten Chromosomen in der meiotischen Kernteilung des Weizenroggen-Bastardes sehr grosse Ähnlichkeit besitzt mit *Hieracium boreale* (ROSENBERG, 1917) und *Rosa coriifolia Matssonii* × *glauca contracta* (*H. boreale* Typ nach TÄCKHOLM, 1922).

Nach BALLY (1919), der den Bastard zwischen *Aegilops ovata* und *Triticum vulgare* studiert hat, gibt es einen Formunterschied zwischen den Chromosomen dieser beiden Eltern, die Gestalt der ersteren ist nämlich schlank und die der letzteren plump.

Bezüglich der Chromosomenzahl sagt er ferner:

„*Triticum vulgare* hat 8, *Aegilops ovata* 16 haploide Chromosomen. Die Zahl der haploiden Chromosomen konnte bei dem genannten Bastard in einigen Fällen als 12 bestimmt werden. Wo mehr als 12 auftreten, da lässt sich diese Überzahl durch somatische Teilungen von in der Diakinese ungepaart gebliebenen überzähligen Chromosomen des *Aegilops*-Elter erklären.“ (S. 233). Wie ich aber schon erwähnt habe, sind die Chromosomenzahlen von *Aegilops ovata* und *Triticum vulgare* 14 und 21 in haploider Zahl. Wenn ich mir erlauben dürfte, nach den BALLYschen Figuren (BALLY 1919, Fig. 36, 44, 45) ein Urteil zu fällen, so möchte ich die Annahme vorziehen, dass unter den 35 Chromosomen in der heterotypischen Kernteilung 1–3 Paare als Gemini anzusprechen sind. Die von BALLY als *Aegilops*-Chromosomen angenommenen schlanken Chromosomen dürften wohl höchst wahrscheinlich die verzögerten gespaltenen *Triticum* und *Aegilops*-Chromosomen sein.

#### 4. Die Chromosomenzahlen in den F<sub>2</sub>-, F<sub>3</sub>-, F<sub>4</sub>-, und F<sub>5</sub>-Generationen der pentaploiden Bastarde zwischen Emmer- und Dinkel-Reihe.

Es kommt nur selten vor, dass die Bastarde zwischen verschieden-chromosomigen Eltern nicht ihre Selbstfertilität verlieren. Bis jetzt ist



nur für Oenotheren die Selbstfertilität triploider Bastarde nachgewiesen worden (A. LUTZ, 1913, STOMPS, 1916, VAN OVEREEM, 1920, 1922). Nähere Untersuchungen über die schwankende Chromosomenzahl bei ihren Nachkommen sind aber noch nicht gemacht worden.

Da nun der pentaploide Bastard des Weizens ein gutes Untersuchungsmaterial darbietet, so möchte ich hier die Resultate meiner cytologischen Studien, besonders über die Zahl der Gemini- und Einzelchromosomen sowie über ihre Schwankungen im Laufe der Generationen mitteilen und im Anschluss daran ihr Verhalten erörtern. Bevor ich aber näher darauf eingehe, möchte ich mich zunächst mit der methodologischen Seite der Bestimmung der Chromosomenzahl befassen.

a. Bestimmungsnorm der Chromosomenzahl.

Für die Bestimmung der Chromosomenzahl und der Kombinationsweise der väterlichen und mütterlichen Chromosomen habe ich als Norm folgende Phase gewählt.

1) *Bestimmung der Chromosomenzahlen in der heterotypischen Kernplatte.*

Die bivalenten und univalenten Chromosomen einer Garnitur lassen sich in dieser Phase durch ihre Form und ihren Standort mit Sicherheit unterscheiden. Die metaphasischen bivalenten Chromosomen befinden sich immer im Zentrum der äquatorialen Ebene. Die Abbildungen mit dem ABBESchen Zeichenapparat lehren uns, dass die Univalenten immer in der Peripherie zerstreut sind. Die relative Stellung der Bivalenten und Univalenten kann man in der Seiten- und Polansicht der Metaphase der ersten Teilung und auch in der Metaphase der zweiten Teilung erkennen (Fig. 79 e).

2) *Die Zahl der isolierten Chromosomen.*

Die isolierten Einzelchromosomen sind die ganze Teilungsphase hindurch meist deutlich von den Bivalenten zu unterscheiden, ihre Bestimmung bietet deshalb keine besonderen Schwierigkeiten. Ihre Zahl ist in den folgenden Stadien am sichersten zu bestimmen:

- a) erste Metaphase in der Pol- und Seitenansicht,
- b) erste Anaphase in der Pol- und Seitenansicht,
- c) zweite Anaphase in der Seitenansicht.

Bei der Zählung der Chromosomen in der Seitenansicht der heterotypischen Metaphase und Anaphase unterliegt man bisweilen einer Täuschung, indem die bivalenten Chromosomen den Univalenten sehr ähnlich sehen.

3) *Bestimmung der ganzen Chromosomenzahlen in der heterotypischen Anaphase.*

Die heterotypische Anaphase empfiehlt sich als das geeignetste Stadium, da die schon längsweise gespaltenen Chromosomen sich in der Polansicht einzeln deutlich zählen lassen. In diesem Stadium konnte ich die Tochterchromosomen der Bivalenten, die in einer Ebene zerstreut sind, sicher zählen. Mit Benützung der Mikrometerschraube kann man auch in den aufeinanderfolgenden optischen Ebenen die isolierten Chromosomen sowie die Tochterchromosomen der Bivalenten erkennen. Diese Chromosomen wurden oft in zwei benachbarten Mikrotomschnitten gefunden. In diesem Stadium weisen die homologen Chromosomen gleiche Gestalt und symmetrische Anordnung auf. In der Polansicht zeigen sie x oder kreuzförmige Gestalt, während die verzögerten V-Form aufweisen.

Zur Bestimmung der Chromosomenzahlen habe ich alle oben geschilderten drei Methoden gebraucht. Besonders die dritte Methode scheint mir die sichersten Resultate zu verbürgen. Als Material habe ich hauptsächlich Pollenmutterzellen gebraucht. Zum Vergleich benützte ich aber auch die somatischen Zellen der Wurzelspitzen.

- b. Die Chromosomenzahlen in den  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ -, und  $F_5$ -Generationen.

Im Jahre 1918 habe ich in der  $F_2$ -Generation von drei Bastarden 5 Individuen untersucht. Ihre Chromosomenzahl in den Wurzelspitzenzellen ist wie folgt:

Tabelle 3.  
Chromosomenzahlen in der F<sub>2</sub>-Generation.

	Zahl der Individuen	Chromosomenzahlen
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	2	38
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	2	38
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i>	1	35

Zur Untersuchung der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen habe ich nicht dieselben Individuen verwendet. Es wäre wohl möglich, dass es noch Individuen mit anderen Chromosomenzahlen gibt, z. B. 36, 37, 39 usw. Um diese Frage zu beantworten und auch um die Kombinationsweise der elterlichen Chromosomen klar zu machen, untersuchte ich zunächst die meiotische Kernteilung der Pollenmutterzellen von F<sub>2</sub>-Pflanzen.

Tabelle 4.<sup>1)</sup>  
Chromosomenzahl in der F<sub>2</sub>-Generation.

Kreuzung	Nummer der Pflanzen	Somatische Zahl	Chromosomenzahl in der heterotypischen Kernplatte	Kombination		
				Bivalente	Univalente	
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i>	F <sub>2</sub> {	3	39	21	18	3
		4	42	21	21	0
		6	38	21	17	4
		10	(32)	18	14	4
		42	(40)			
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	F <sub>2</sub> {	2	38	21	17	4
		3	(39)			
		6	38	21	17	4
		10	36	20	16	4
				(Sterile Kombination)		
<i>T. durum</i> × <i>T. vulgare</i>	F <sub>2</sub> {	4	31	17	14	3
		13	(37)	21		5
		21	30	16	14	2
		28	33	19	14	5
		30	38	21	17	4
<i>T. polonicum</i> × <i>T. compactum</i>	F <sub>2</sub> {	16	37	21	16	5

1) Siehe nächste Seite.

Ziehen wir nun die gleichzähligen Pflanzen aus den Tabellen 3 und 4 zusammen, so ergibt sich :

Tabelle 5.<sup>1)</sup>  
Zahl der gleichchromosomigen Individuen  
in den F<sub>2</sub>-Nachkommen.

Zahl der Chromosomen.	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Zahl der Individuen.	0	0	1	1	1	1	0	1	1	2	8	2	1	0	1

Leider konnte ich in der F<sub>2</sub>-Generation keine 28-, 29-, 34-, 40- und 41-chromosomigen Pflanzen entdecken.<sup>2)</sup> Doch ist ihr Vorhandensein nicht zu bezweifeln. Die Beobachtung der Veränderung der Chromosomenzahl der Pflanzen mit bekannten Chromosomenzahlen in weiteren Generationen verdient ein besonderes Interesse.

Die Chromosomenzahlen der F<sub>3</sub>-Generation finden sich in nachstehender Tabelle (Tab. 6).

Weiter habe ich die Chromosomenzahlen von Pflanzen der F<sub>4</sub>-Generation festgestellt, die von F<sub>3</sub>-Individuen mit bekannten Chromosomenzahlen herkommen. (Tab. 7.)

1) Ich habe die zweifelhaften Zahlen mit Klammern gekennzeichnet. Diese sind durch den Mangel an Daten bei den oben erwähnten 3 Methoden verursacht worden. Bei der näheren Untersuchung ihrer Nachkommen erwiesen sich diese Zahlen als richtig.

Die F<sub>2</sub>-Pflanzen wurden 1, 2, 3,.....numeriert. Die F<sub>3</sub>-Pflanzen sind auch numeriert worden (z. B. aus *T. pol.* × *T. Spel.* F<sub>2</sub> 2 kommt *T. pol.* × *T. Spel.* F<sub>3</sub> 2-1, *T. pol.* × *T. Spel.* F<sub>3</sub> 2-2, usw.

2) Diese Pflanzen sind in weiteren Generationen zahlreich gefunden worden.

Tabelle 6.  
Chromosomenzahlen in der F<sub>3</sub>-Generation.

Nr. der Pflanzen und Chr. zahl in F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>				Zahl der Individuen	
	Heterotypi- sche Kern- platte		Kombination Biv. Univ.			
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	F <sub>2</sub> 3= ?	{ 28	14	14	0	2
	F <sub>2</sub> 4=31	{ 28				2
	F <sub>2</sub> 13=37	{ 37	20	17	3(5) <sup>1)</sup>	1 (Sterile Komb.) <sup>2)</sup>
	F <sub>2</sub> 14= ?	{ 28	14	14	0	3
	F <sub>2</sub> 21=30	{ 28	14	14	0	7
		{ 29	15	14	1	2
	F <sub>2</sub> 28=33	{ 28	14	14	0	1
		{ 29	15	14	1	2
F <sub>2</sub> 30=38	{ (39)	21	18	3	1	
	{ 40	21	19	2	2	
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i>	F <sub>2</sub> 4=42	{ 42	21	21	0	3 (konstant)
	F <sub>2</sub> 6=38	{ 38	21	17	4	1
	F <sub>2</sub> 35=35	{ (36)		15	6	1
		{ (40)		19	2	1
	F <sub>2</sub> 42=(40)	{ 40	21	19	2	3
		{ 41	21	20	1	3
{ 42	21	21	0	2		
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	F <sub>2</sub> 2=38	{ 38	21	17	4	1
		{ 39	21	18	3	4
		{ 40	21	19	2	1
	F <sub>2</sub> 8= ?	{ 41	21	20	1	3
		{ 28	14	14	0	1
	F <sub>2</sub> 10=36 (St. K.)	{ 30	16	14	2	2
{ 35		19	16	3(5) <sup>1)</sup>	1 } (Sterile Komb.) <sup>2)</sup>	
{ 37	20	17	3	2 }		
<i>T. polonicum</i> × <i>compactum</i>	F <sub>2</sub> 1= ?	{ 41	21	20	1	1
	F <sub>2</sub> 2= ?	{ 37	21	16	5	1
	F <sub>2</sub> 9= ?	{ 28	14	14	0	1
	F <sub>2</sub> 11= ?	{ 40	21	19	2	1
Summe						56

1) Die Zahl der univalenten Chromosomen ist 3 oder seltenerweise 5.

2) Betreffs der sterilen Kombination siehe Kap. 10.

Tabelle 7.  
Chromosomenzahlen in der F<sub>4</sub>-Generation.

Chromosomenzahlen in		F <sub>4</sub>				Zahl der Individuen	
F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	2 x	Heterotypische Kernplatte	Kombination Biv. Univ.			
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i>	{ 35 (36) (40) 4I	39	20	19	1(3)	1...Sterile Kombination	
		40	21	19	2		
		41	21	20	1	8	
		42	21	21	0	1	
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	{ 38 39 40 4I	39	20	19	1(3, 5)	1...Sterile Kombination	
		39	21	18	3		1
		40	21	19	2		1
		39	21	18	3	5	
		40	21	19	2	4	
		41	21	20	1	4	
		42	21	21	0	1	
		41	21	20	1	4	
<i>T. polonicum</i> × <i>compactum</i>	{ ? 4I	40	20	20	0	2...Sterile Kombination	
		41	21	20	1		31
		42	21	21	0	10	
<i>T. polonicum</i> × <i>compactum</i>	{ ? 4I	41	21	20	1	3	
Summe						78	

Die Chromosomenzahlen von *T. durum* × *T. vulgare*-Bastarden der F<sub>4</sub>-Generation habe ich genauer geprüft, um die näheren Zusammenhänge zwischen den somatischen Merkmalen und der Chromosomenzahl zu erkennen.

Im allgemeinen weisen die 28-chromosomigen oder 29-chromosomigen Pflanzen vollkommen oder annähernd *T. durum*-Typus auf, während diejenigen, die mehr als 35 Chromosomen enthalten (Vermehrungsgruppe), *vulgare*- oder ähnliche Formen zeigen, wiewgleich es im Einzelnen noch verschiedene Abstufungen der Merkmale gibt.

Die Chromosomenzahlen und die entsprechenden Typen in der F<sub>4</sub>-Generation von diesem Bastarde sind wie folgt:—

Tabelle 8.<sup>1)</sup>

Chromosomenzahlen in der F<sub>4</sub>-Generation. (*T. durum* × *T. vulgare*)

F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>		F <sub>3</sub>		F <sub>4</sub>	
	Linie.	Chr. zahl	Chr. zahl	Zahl d. geprüften Pflanzen.	Chr. zahl	Zahl d. geprüften Pflanzen.
35 = 14 <sup>b</sup> + 7 <sup>i</sup>	1	—	...	...	{ 28 29	{ 1,4 3
	3	—	{ 28	2	{ 28	6
	5	—	...	...	{ 28	2
	9	—	...	...	{ 28 29	8 2
	10	—	...	...	{ 28	5
	11	—	...	...	{ 28	6
	19	—	...	...	{ 28 29 30	1 1 1
	21	30	{ 28 29	7 2	{ 28 29	2 4
	25	—	...	...	{ 28	1
	26	—	...	...	{ 28	6
	28	33	{ 28 29	1 2	{ 28	5
	31	—	...	...	{ 28	11
	2	—	...	...	{ 28	5
	13	37	37 (st. K.)	1	{ 34 (st. K.) 36 ( „ )	1 1
	15	—	gestorben		gestorben	
	16	—	...	...	{ 35 (st. K.)	1
	22	—	...	...	{ 34 (st. K.) 36 ( „ ) 37 ( „ )	1 1 1
	30	38	{ 39 40	1 1	{ 39 (st. K.) 39 41	1 2 2
	Summe			17		94

1) In dieser Tabelle bedeuten :  
 b = bivalente Chromosomen    i = univalente Chromosomen    st. K. = sterile Kombination.

Die Schwankung der Chromosomenzahl in der nächsten d. h. F<sub>5</sub>-Generation habe ich im Jahre 1922 noch weiter untersucht. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengeordnet.

Tabelle 9.  
Chromosomenzahl in der F<sub>5</sub>-Generation.  
(*T. polonicum* × *Spelta*)

F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>	Kp	i	Zahl der Individuen
	?	?.....	?.....	{40	20	0	1 sterile Kombination (Semizwerg)
			{38.....	{40	21	2	2
			{40.....	{41			0
				{42	21	0	1
				{39	21	3	1
				{40	21	2	5
			{39.....	{41	21	1	3
				{42			—
				{40	21	2	4
			{40.....	{41	21	1	11
				{42			—
35→38			{41.....	{41	21	1	2
				{42	21	0	1
			{42.....	{42	21	0	1
				{39	20	1	1
			{40.....	{40	20	0	1
							} sterile Kombination
			{41.....	{41	21	1	11
				{42	21	0	5
			{40.....	{40	20	0	4
							} sterile Kombination
			{41.....	{40	20	0	1
							} Zwerg
			{41.....	{41	21	1	8
				{42	21	0	1
			{42.....	{42	21	0	2
			Summe				66

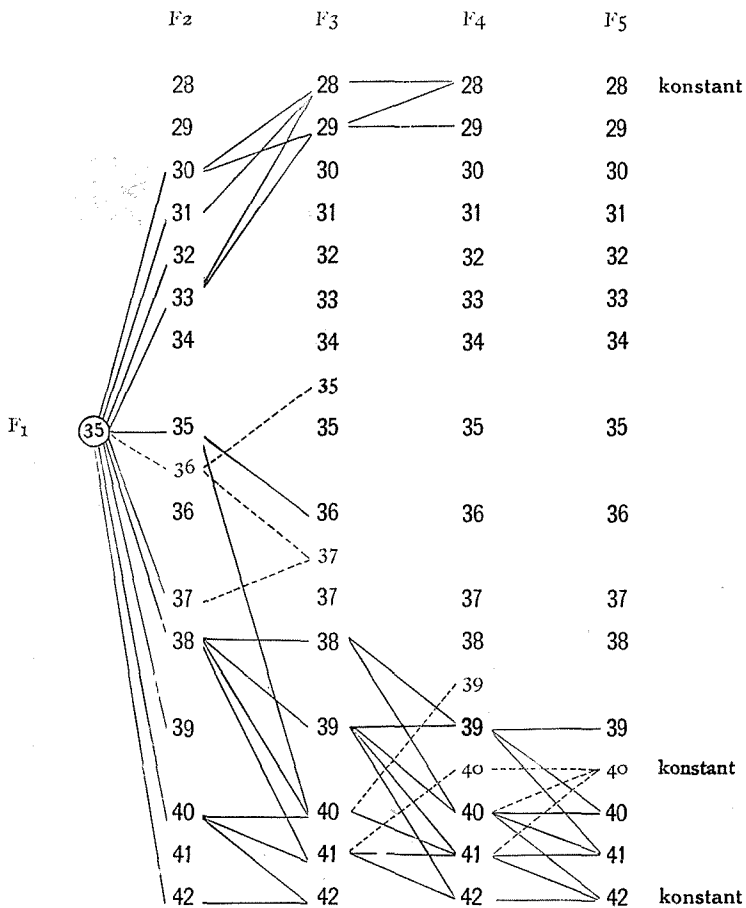
Kp=Zahl der Chromosomen in der heterotypischen Kernplatte.

i=Zahl der isolierten Chromosomen.



Fassen wir die Zahlenverhältnisse der Chromosomen in der  $F_1$ -,  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ -, und  $F_5$ -Generation übersichtshalber zusammen, so ergibt sich die folgende Tabelle.

Tabelle 10.  
Veränderungen der Chromosomenzahlen in den pentaploiden Weizenbastarden.



Wie man den Tabellen 4, 5, 6, 7 und 9 entnehmen kann, sind die Kombinationen der gleichchromosomigen Pflanzen meistens identisch. So haben zum Beispiel die 39-chromosomigen Pflanzen im allgemeinen

18 bivalente und 3 univalente Chromosomen. Nur als Ausnahmefall habe ich einige 39-chromosomige Pflanzen mit der Kombination von 9 bivalenten und einem univalenten Chromosom beobachtet (sterile Kombination). Was die Kombinationsmodi der elterlichen Chromosomen betrifft, so will ich nachher Ausführlicheres darüber berichten.

c. Die Reduktionsteilung der  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ -Generationen.

a) Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen der fertil kombinierten Pflanzen mit 29–41 Chromosomen.

In der heterotypischen Kernplatte beträgt die Chromosomenzahl immer die Summe der bivalenten und univalenten Chromosomen. Wie

Formel I.

	Bivalente Chromosomen	+	Univalente Chromosomen	=	Heterotypische Kernplatte	Somatische Zahl	
Verminderungsgruppe	14 <sup>b</sup>	+	0	=	14	28	Fig. 75
	14 <sup>b</sup>	+	1	=	15	29	Fig. 74
	14 <sup>b</sup>	+	2	=	16	30	Fig. 73
	14 <sup>b</sup>	+	3	=	17	31	Fig. 72
	14 <sup>b</sup>	+	4	=	18	32	Fig. 71
	14 <sup>b</sup>	+	5	=	19	33	Fig. 70
	14 <sup>b</sup>	+	6	=	20	34 <sup>1)</sup>	
	14 <sup>b</sup>	+	7	=	21	35	
Vermehrungsgruppe	15 <sup>b</sup>	+	6	=	21	36	Fig. 76
	16 <sup>b</sup>	+	5	=	21	37	Fig. 77
	17 <sup>b</sup>	+	4	=	21	38	Fig. 78
	18 <sup>b</sup>	+	3	=	21	39	Fig. 79
	19 <sup>b</sup>	+	2	=	21	40	Fig. 80
	20 <sup>b</sup>	+	1	=	21	41	Fig. 81
	21 <sup>b</sup>	+	0	=	21	42	Fig. 82

1) Bisher konnte ich leider keine dieser 34-chromosomigen Pflanzen entdecken, obwohl ihre Existenz nicht zu bezweifeln ist. Bei der steril kombinierten Pflanze (15<sup>b</sup>+4<sup>1</sup>) (vgl. S. 58) aber habe ich 34-chromosomige entdeckt (Fig. 86).

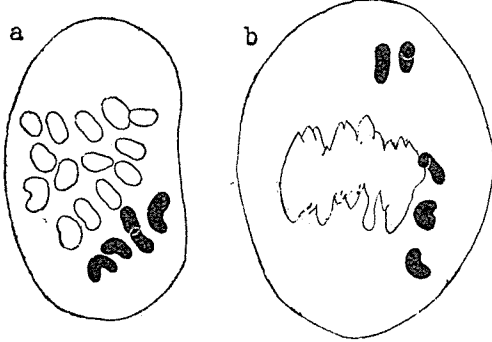
aus den Tabellen 4-10 ersichtlich ist, kann man diese Bastarde, je nachdem es sich um eine Vermehrung oder Verminderung der Chromosomenzahlen in den weiteren Generationen handelt, in zwei Gruppen einteilen, vorausgesetzt, dass die ursprüngliche Zahl 35 ist. In der heterotypischen Kernplatte der Vermehrungsgruppe sieht man immer 21 Chromosomenelemente. In der Verminderungsgruppe können hingegen die Chromosomenzahlen auf der heterotypischen Kernplatte nach der Formel  $14^{b+i}$  (isolierte Chromosomen) berechnet werden. (Formel I).

Das Verhalten der bivalenten und univalenten Chromosomen in der  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ -Generation ist im grossen und ganzen dasselbe wie bei der  $F_1$ -Generation. Bloss ist die Zahl der Univalenten variabel. Das Verhalten und die Zahl der Bivalenten und Univalenten in der heterotypischen Kernteilung bei verschiedenchromosomigen Pflanzen habe ich in den Fig. 70-82 dargestellt.

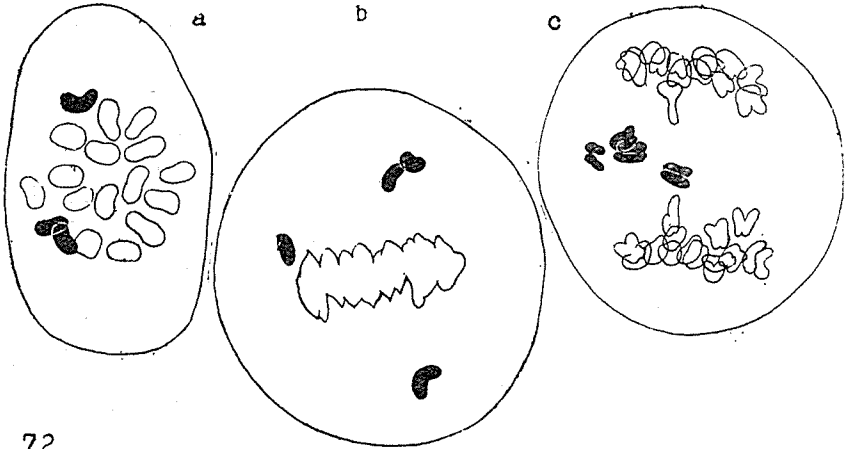
Die weiteren Schicksale der Univalenten in der heterotypischen und homöotypischen Kernteilung sind umso deutlicher verfolgbar, je mehr ihre Zahl sich vermindert. Die 29- und 41-chromosomigen Pflanzen sind deshalb zur Beobachtung ihres Verhaltens besonders geeignet, weil sie nur ein univalentes Chromosom haben. Wie Fig. 8 (Tafel I) zeigt, befinden sich die Univalenten der 41-chromosomigen Pflanzen in der Seitenansicht ausserhalb der heterotypischen Kernplatte, teils sind sie in ganz derselben Ebene wie die Bivalenten angeordnet, teils aber nach unten oder nach oben verschoben. In der Polansicht kann man leicht bemerken, dass sie niemals mit den bivalenten zusammen in die mittlere Kernplatte hineintreten, sondern immer in der Peripherie derselben verbleiben. Dieser Vorgang ist auch in den Kernplatten mit verschiedenzahligen Chromosomen sichtbar (siehe Fig. 70-82). Aus Fig. 9 (Tafel I) kann man auch die Äquationsteilung der Einzelchromosomen in den 41-chromosomigen Pflanzen sehr deutlich bemerken. Die Längshälften der Univalenten gehen nach entgegengesetzten Polen und verschmelzen dort mit den 20 früher angelangten Chromosomen. In der homöotypischen Anaphase lässt sich das Zurückbleiben des verzögerten Chromosoms sehr gut erkennen.

Fig. 70—72

70



71



72

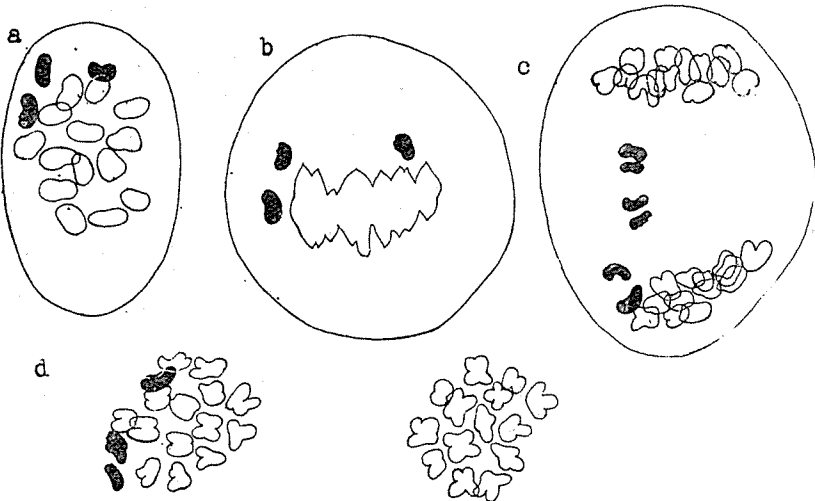


Fig. 73—75

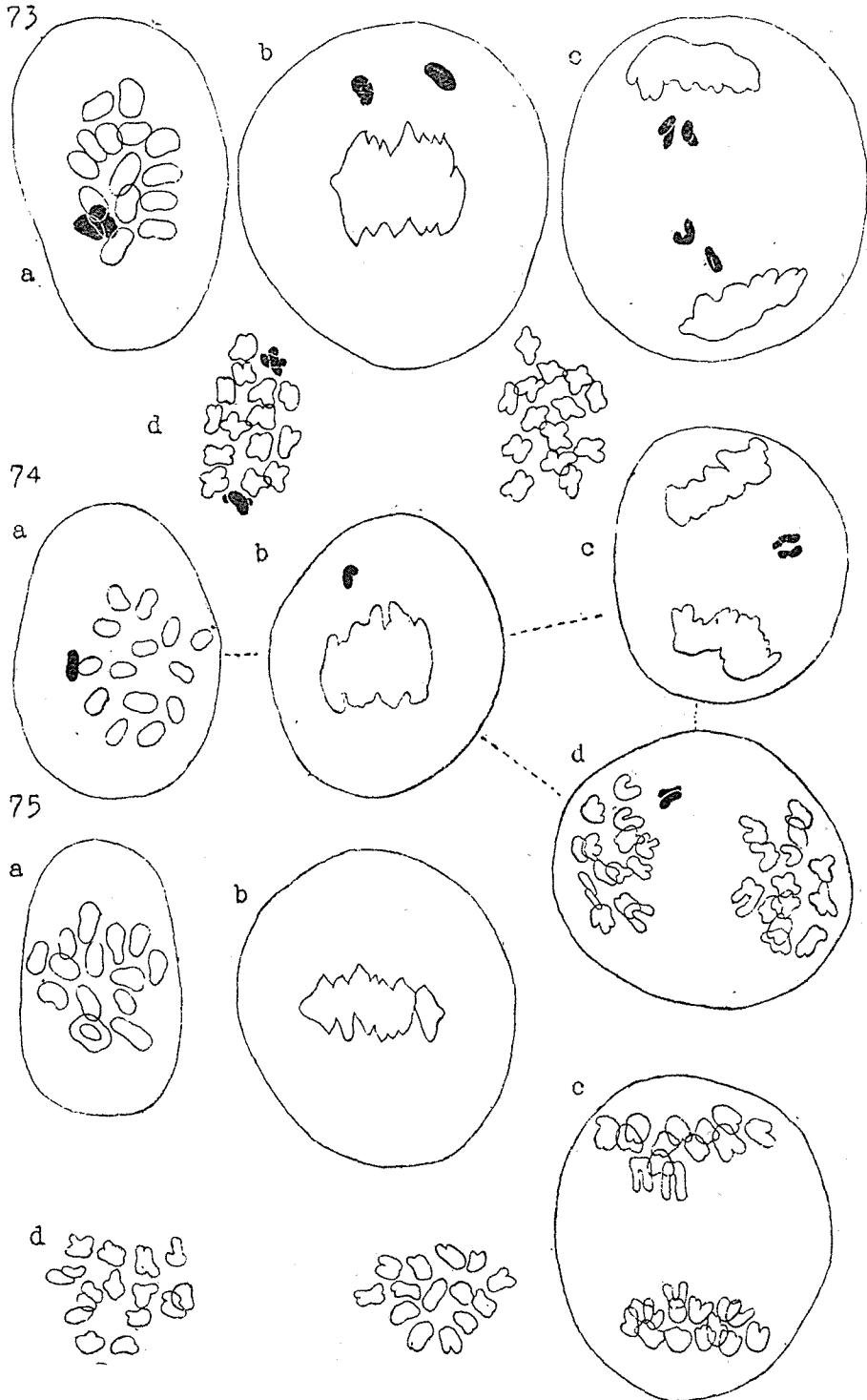


Fig. 76—78

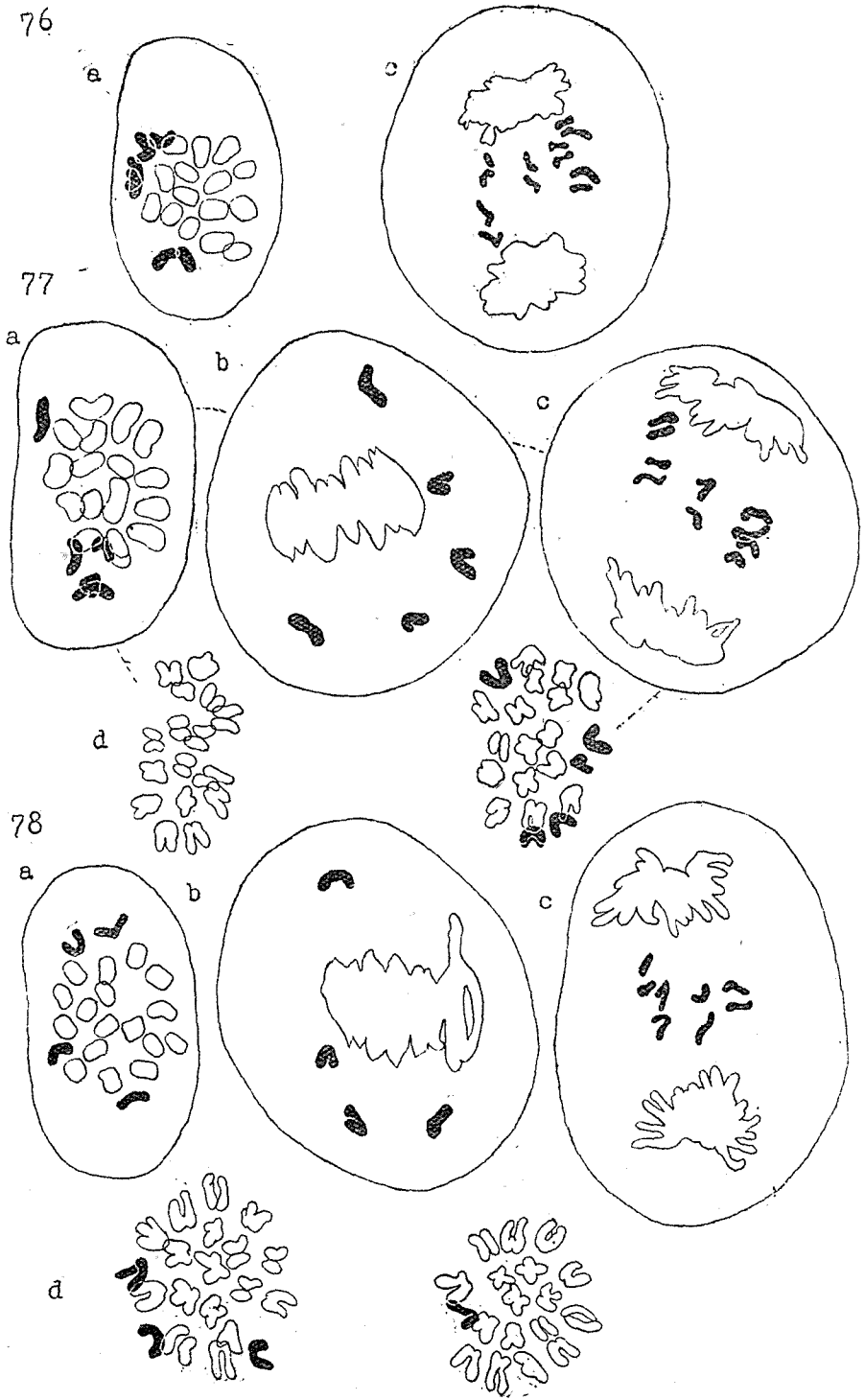


Fig. 79—80

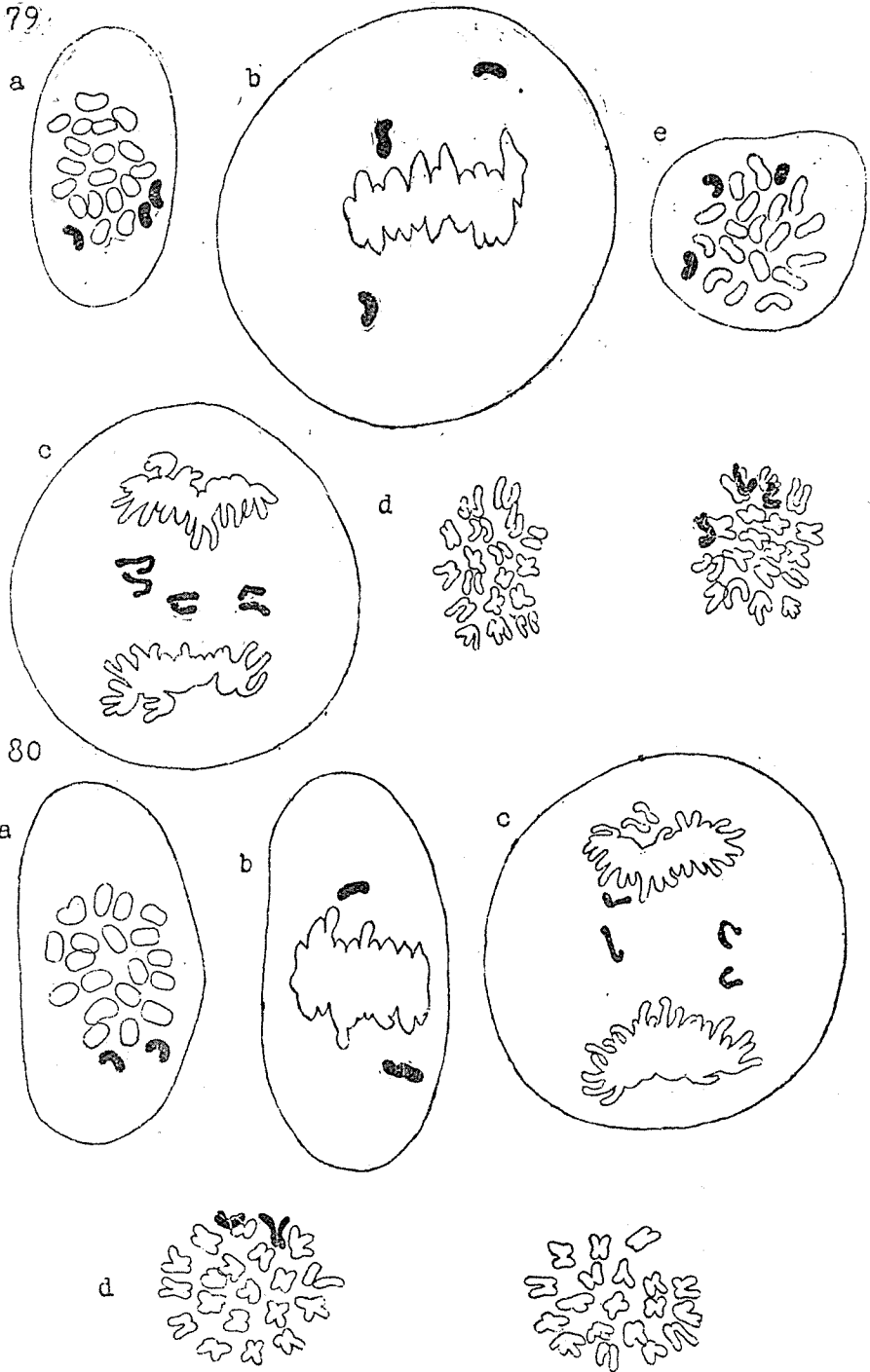
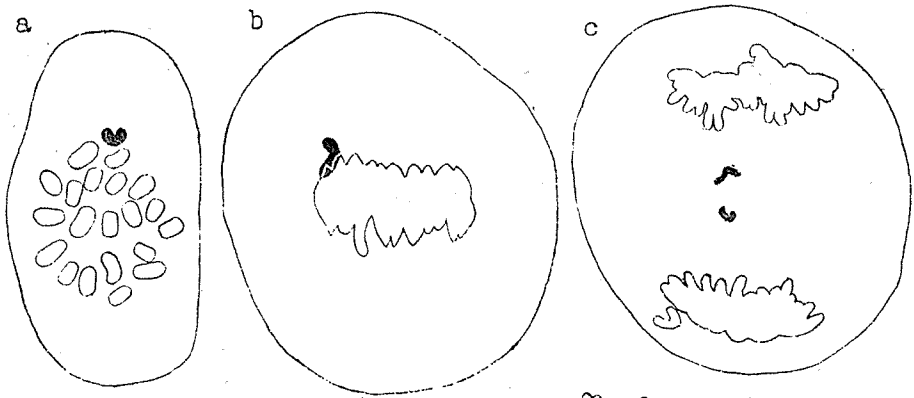


Fig. 81—82

81



82

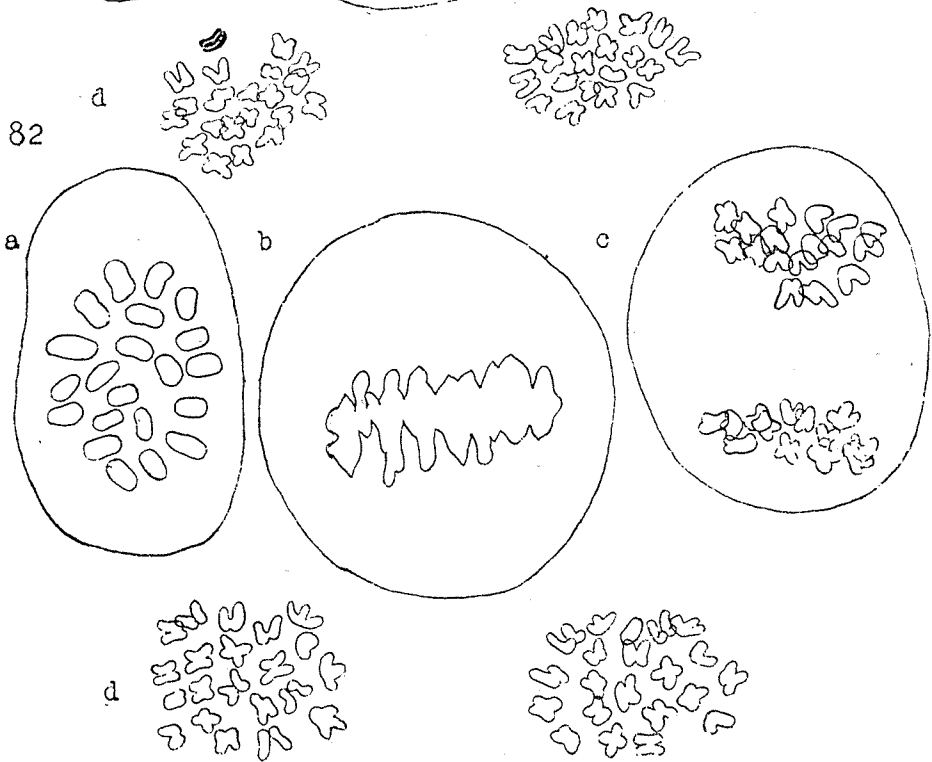




Fig. 70—75. Heterotypische Kernteilung der Verminderungsgruppe.  
(K. 18 × Apo. 2 mm)

- a = Kernplatte in Polansicht.
- b = Kernplatte in Seitenansicht.
- c = Anaphase in Seitenansicht.
- d = Anaphase in Polansicht.

(Zwei homologe Tochterplatten und verzögerte Einzelchromosomen)

- Fig. 70. 33-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+5 i}$ .  
Die univalenten Chromosomen wurden schwarz gefärbt.
- Fig. 71. 32-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+4 i}$ .
- Fig. 72. 31-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+3 i}$ .
- Fig. 73. 30-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+2 i}$ .
- Fig. 74. 29-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+1 i}$ .
- Fig. 75. 28-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $14^{b+0 i}$ .

Fig. 76—82. Heterotypische Kernteilung der Vermehrungsgruppe.  
(K. 18 × Apo. 2 mm)

- Fig. 76. 36-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $15^{b+6 i}$ .
- Fig. 77. 37-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $16^{b+5 i}$ .
- Fig. 78. 38-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $17^{b+4 i}$ .
- Fig. 79. 39-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $18^{b+3 i}$ .
  - e. Homöotypische Kernplatte in Polansicht, 3 monade Chromosomen in derselben Platte.
- Fig. 80. 40-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $19^{b+2 i}$ .
- Fig. 81. 41-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $20^{b+1 i}$ .
- Fig. 82. 42-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $21^{b+0 i}$ .

Das verzögerte Chromosom wird von irgend einem der Pole angezogen, bisweilen aber bleibt es ganz isoliert (Chromatindiminution). Aus diesem Chromosom wird dann allmählich ein Zwergkern gebildet, der sich nicht mit den beiden anaphasischen Chromosomengruppen vereinigt, wie es bei den pentaploiden  $F_1$ -Bastarden der Fall ist. Da aber in diesem Falle nur ein Chromosom ausgeschlossen wird, so ist das Verhalten sehr deutlich nachweisbar. Falls dieses sich mit anderen Chromosomen zusammen an einem der Pole zu einer Gruppe vereinigt, so findet natürlich keine Elimination des Chromosoms statt.

Bei den 41-chromosomigen *T. polonicum* × *Spelta*-Bastarden kommt aber die Elimination der Chromosomen weniger häufig vor als bei den 29-chromosomigen *T. durum* × *T. vulgare* Bastarden. Das hängt wohl von der Chromosomenzahl ihrer Nachkommen ab.

β) Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen der steril kombinierten Pflanzen<sup>1)</sup> mit 34-40 Chromosomen.

Die Pflanzen mit steriler Kombination sind nicht immer völlig steril. Doch haben sie aber meist sehr niedrige Fruchtbarkeit und ihre Nachkommen können durch Selbstbestäubung nie fertile Nachkömmlinge erzeugen, weshalb diese Kombination meist dem Absterben verfallen ist.

Es gibt keinen Unterschied in der Reduktionsteilung zwischen diesen steril und fertil kombinierten Pflanzen. Der Unterschied liegt nur in der Kombinationsweise der Univalenten und Bivalenten wie aus Folgendem hervorgeht.

Bivalente	Univalente	Kernplatte	Diploide Zahl	Zahl der Individuen
16	+ 2	= 18	34	1 Fig. 83
15	+ 4	= 19	34	1 Fig. 84
16	+ 3	= 19	35	2 Fig. 85
17	+ 2	= 19	36	2
oder (16	+ 4)			
16	+ 4	= 20	36	2 Fig. 86
17	+ 3	= 20	37	4 Fig. 87a
oder (16	+ 5)			Fig. 87b
19	+ 1	= 20	39	4 Fig. 88
	(3 oder 5)			
20	+ 0	= 20	40	8 Fig. 89

Es ist sehr merkwürdig, dass bei einigen dieser Pflanzen oft eine Zahlenvermehrung der Univalenten durch Auseinandertrennung der 1 oder 2 Bivalenten vorkommt, ihre Zahl beträgt dann 2 bzw. 4. Verursacht wird diese Erscheinung durch unvollständige Geminibildung von 1 oder 2 bivalenten Chromosomen.

Die Chromosomen der steril kombinierten Pflanzen sind bisweilen etwas schlanker als die der fertil kombinierten Nachkommen, wie Fig. 89 zeigt.

1) Betreffs der Formel der Kombinationen siehe Kapitel 10.

Fig. 83—86

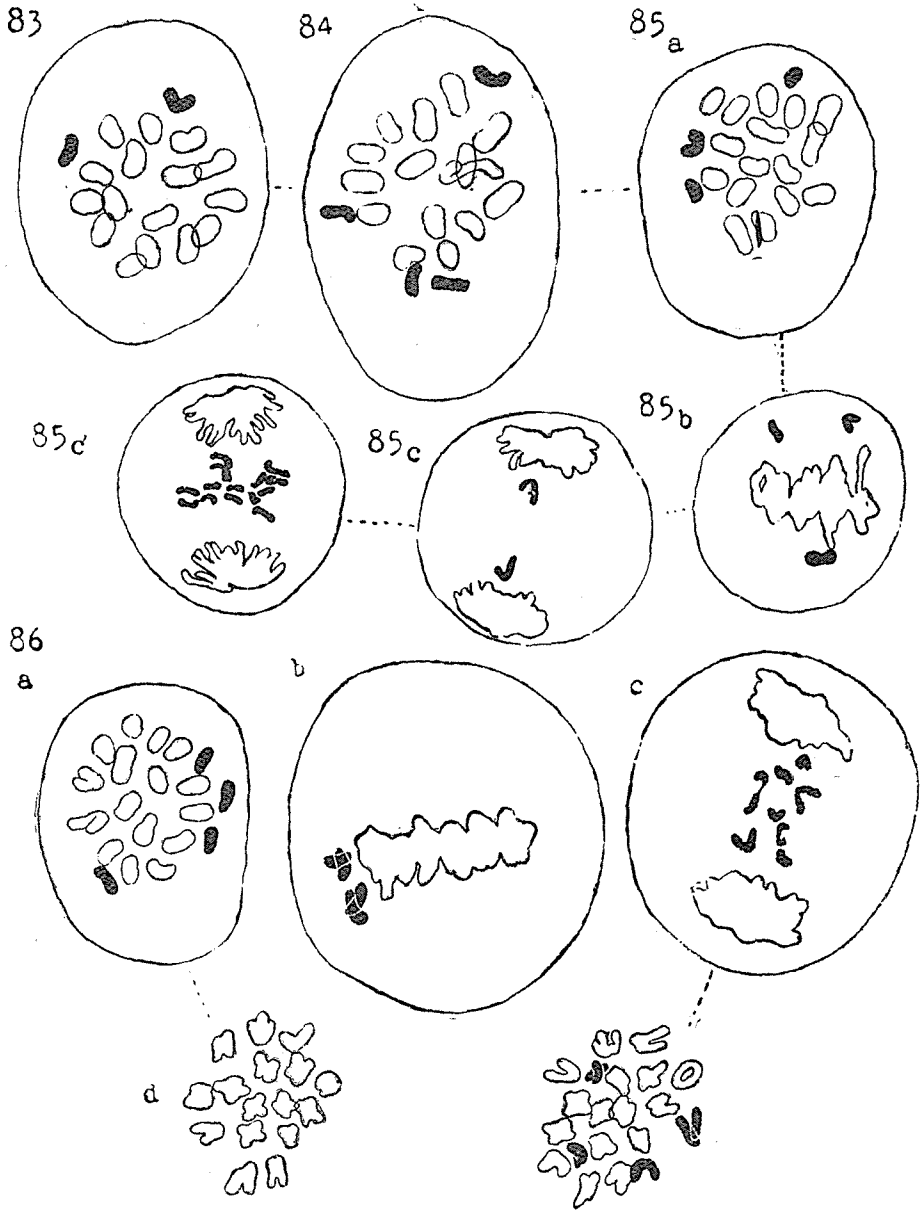


Fig. 87

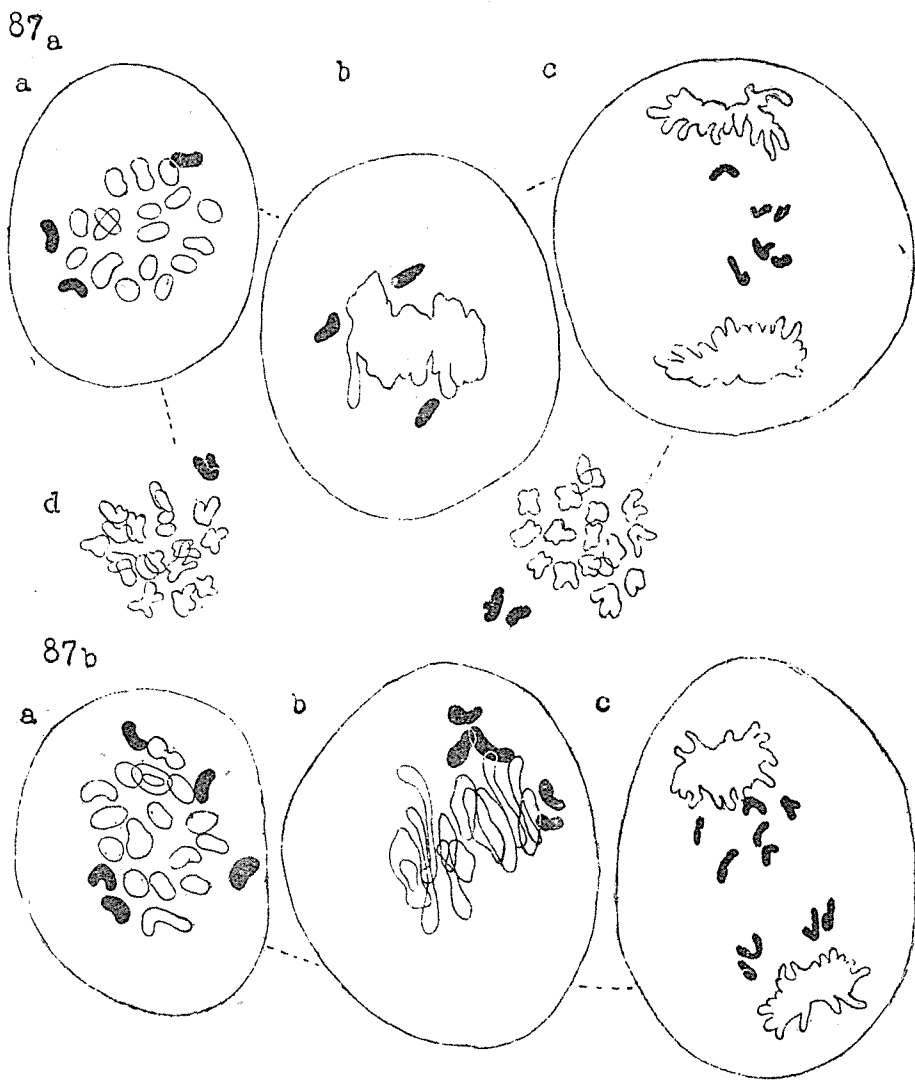


Fig. 88—89

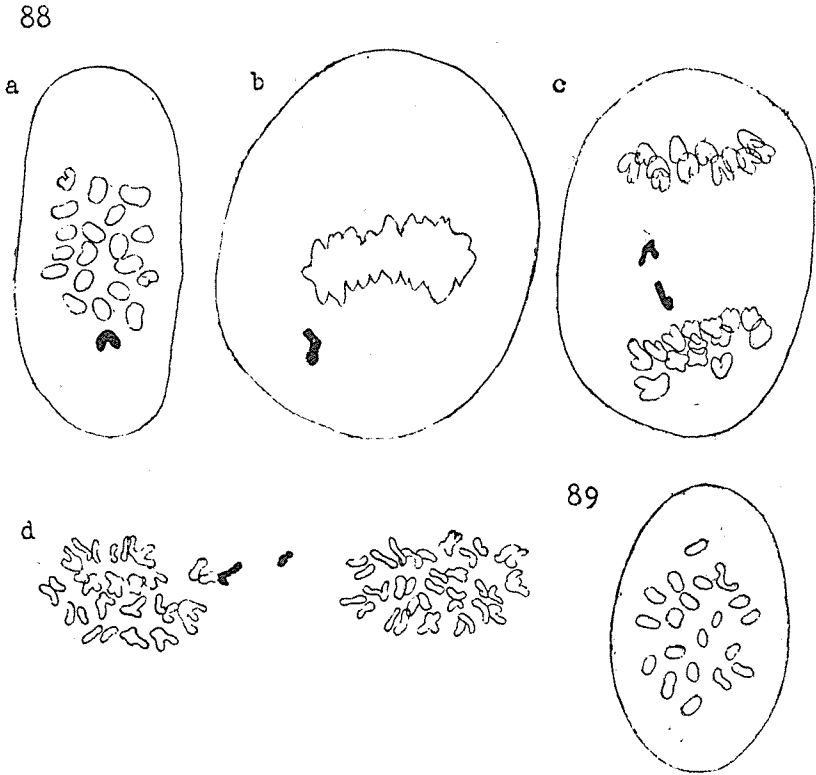


Fig. 83—89. Chromosomen in den Pflanzen mit sterilen Kombinationen.  
(K. 18×Apo. 2 mm)

Fig. 83. 34-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $16^b + 2^i$ .

Fig. 84. 34-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $15^b + 4^i$ .

Fig. 85. 35-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $16^b + 3^i$ .

a, b. Metaphase in der Pol- und Seitenansicht.

c. Nur ein Chromosom in der Längsspaltung.

d. 7 Chromosomen in der Längsspaltung.

Fig. 86. 36-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $16^b + 4^i$ .

Fig. 87. 37-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $17^b + 3^i$  (a) und  $16^b + 5^i$  (b) (selten).

Diese Kombinationen wurden in demselben Individuum entdeckt.

Fig. 88. 39-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $19^b + 1^i$ .

Fig. 89. Kernplatte der 40-chromosomigen Pflanze mit 20 Bivalenten.

γ) Zahlenverhältnis der Vermehrungs- und Verminderungsgruppen der Emmer × Dinkel-Bastarde in der F<sub>2</sub>-Generation.

Das Zahlenverhältnis der Pflanzen, welche sich je nach ihrer Chromosomenzahl in die Vermehrungs- oder Verminderungsgruppe einteilen lassen, ist je nach den Bastarden variabel. Die Chromosomen der F<sub>2</sub>-Pflanzen habe ich leider nicht in erheblicher Menge gezählt. Wenn wir aber die Zahlen in den späteren Generationen bestimmen, so können wir rückschliessend die Gruppe bestimmen, welcher sie möglicherweise angehören.

Tabelle 11.

Zahlenverhältnisse der Vermehrungs- und Verminderungsgruppe in der F<sub>2</sub>-Generation.

Bastarde	Fertile Kombination		Sterile Kombination
	Vermehrungs- gruppe	Verminderungs- gruppe	
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	5	13	1
<i>T. pol.</i> × <i>Sp.</i>	3	1	1
<i>T. turg.</i> × <i>comp.</i>	6	1	0
<i>T. pol.</i> × <i>comp.</i>	5	1	0
Sunme	19	16	2

Bei *T. durum* × *vulgare* überwiegen die Pflanzen der Verminderungsgruppe. Bei den anderen Bastarden ist die Sache umgekehrt. Dies dürfte ohne Zweifel als eine Parallelerscheinung zur Chromosomenelimination in der Reduktionsteilung aufzufassen sein, die sehr häufig im ersten Bastarde *T. durum* × *vulgare* vorkommt.

##### 5. Die Affinität der Chromosomen bei den Speziesbastarden vom Weizen und dem Weizenroggen-Bastarde.

Die Zahl der Gemini steht in inniger Beziehung zur Fertilität bzw. Sterilität. Bei den selbstfertilen F<sub>1</sub>-Pflanzen von pentaploiden Bastarden ist die Zahl der Gemini immer 14 d. h. gleich der Chromosomenzahl der 14-chromosomigen Eltern (Emmer). Mit anderen Worten, die

Chromosomen vom Emmer können sich mit denjenigen vom Dinkel gänzlich vereinigen. Bei *T. dicoccum* × *monococcum* findet man aber nicht immer ein derartiges Verhältnis.

Zahl der Gemini in den verschiedenen Bastarden.

		Zahl der Gemini	Somatische Chromosomenzahl.
<i>Triticum vulgare</i>			
×	F <sub>1</sub>	0-3	21 + 7 = 28
<i>Secale cereale</i>			
<i>T. dicoccum</i>			
×	F <sub>1</sub>	4-7	14 + 7 = 21
<i>monococcum</i>			
Emmer × Dinkel	F <sub>1</sub>	14	14 + 21 = 35

In den Nachkommen der pentaploiden Bastarde habe ich die Entdeckung gemacht, dass sich die Zahl der Gemini gewisser Pollenmutterzellen vermindert. Zum Beispiel, in einer 41-chromosomigen Pflanze gibt es 19 bivalente und 3 univalente oder seltenerweise 18 bivalente und 5 univalente Chromosomen. (Fig. 90 a, b) Dasselbe Verhältnis ist auch häufig in den 36—41-chromosomigen fertilen Pflanzen anzutreffen und noch häufiger in Pflanzen mit sterilen Kombinationen.

Variationen der Geminizahlen.

	Somatische Chromosomen	Normale Zahl der Gemini und Einzelchromosomen	Abweichende Zahl der Gemini und Einzelchromosomen in denselben Pflanzen
Vermehrungsgruppe	39	18 + 3 = 21	17 5
	41	20 + 1 = 21	19 3 18 5
Sterile Kombinationen	35	16 + 3 = 19	14 7
	36	17 + 2 = 19	16 4
	37	17 + 3 = 20	16 5
	39	19 + 1 = 20	18 3
	40	20 + 0 = 20	19 2 (sehr selten)

In einigen Fällen werden aber zahlreichere Gemini gebildet z. B. sieht man in den 39 (18<sup>b</sup> + 3<sup>i</sup>)-chromosomigen Pflanzen 20 Gemini in der Kernplatte und nur ein isoliertes univalentes Chromosom. Diese

Erscheinung ist auch von CLAUSEN (1922) bei *Viola tricolor* ( $x=13$ ) $\times$   
*arvensis* ( $x=17$ ) gefunden worden. Die 2 überschüssigen von *Viola*  
*arvensis* bilden häufig miteinander einen Geminus.

Fig. 90—92

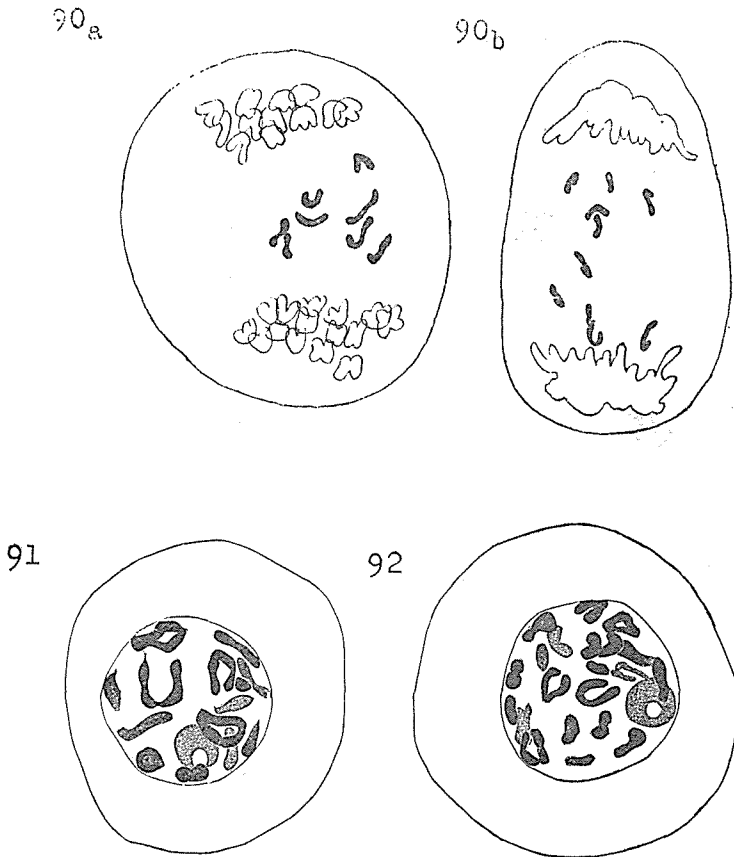


Fig. 90. Eine Teilungsanomalie bei der 41-chromosomigen Pflanze.

a) 4 Chromosomen verzögert.

b) 5 längsgespaltene Chromosomen gerade an beiden Polen anlangend.

Fig. 91. Diakinese des triploiden Bastardes. 6 Bivalente sichtbar.

Fig. 92. Diakinese der 38-chromosomigen Pflanze. 17 Bivalente und 4 Univalente.

(Fig. 90—92. K.  $18\times$  Apo. 2 mm)



Solche Fälle dürften aber auch als Misszählung der Chromosomen infolge verschiedener Umstände zu erklären sein. Um die Entstehungsweise der Gemini genauer zu begreifen, muss man das Verhalten der einzelnen Chromosomen wenigstens von der Diakinese an verfolgen. Ich habe deshalb die Diakinese der Pollenmutterzellen der Elternpflanzen genau studiert. Die Geminibildung in dieser Phase ist ganz regelmässig und die Zahl entspricht der Haploidzahl.

Bei dem sterilen *T. dicoccum* × *monococcum*-Bastard scheint mir auch in diesem Stadium die Geminiverbindung locker zu sein, wie in der heterotypischen Metaphase. In der Figur 90, wo das Diakinesestadium des triploiden Bastardes abgebildet ist, sind 6 Gemini und 9 Univalente zu sehen. Hier ist die Geminiverbindung auch locker, wie erwartet. Ein Geminus zeigt dabei U-Form mit lockerer Verbindung, und ein Paar der Homologen bildet keinen Geminus (Fig. 91). Nach dem Verschwinden der diakinetischen Kernwand ordnen sich diese Gemini in der Äquatorialplatte an. In der multipolaren Phase scheinen sich die locker verbundenen oder der Affinität ermangelnden Gemini frühzeitig loszutrennen. Andere Gemini zeigen hierbei auch Neigung zur Lostrennung. Deshalb weist die Metaphase dieses triploiden Bastardes sehr locker verbundene Gemini auf. Oft begegneten mir in der Metaphase die "end to end" vereinigten Gemini (Fig. 42-44).

Die Diakinese des völlig sterilen Weizenroggen-Bastardes konnte ich leider in meinen Präparaten nicht finden. In der früheren Metaphase der ersten Teilung habe ich jedoch die Lostrennung der locker verbundenen Gemini gesehen. Wie ich schon erwähnt habe, fehlt oft dem Weizenroggen-Bastard der Geminus. In der Diakinese der 38- und 41-chromosomigen Pflanzen mit fertiler Kombination habe ich, wie erwartet, 17 Bivalente und 4 Univalente sowie 20 Bivalente und 1 Univalentes konstatiert (Fig. 92).

Nun ist es klar, dass die Geminiverbindung in der Metaphase der ersten Teilung beim sterilen Bastarde locker ist, während sie in dem fertilen pentaploiden Bastard fest ist.

Gestützt auf die obigen Tatsachen kann man die Geminibildung bei den pentaploiden, triploiden sowie Weizenroggen-Bastarden so auffassen :

1) Ein Geminus entsteht nur aus zwei Chromosomen, die von beiden Eltern abstammen. Die homologen Chromosomen stimmen in ihrer Grösse und Form gänzlich überein.

Ein vom Vater stammendes Chromosom wählt als Paarling bei der Geminibildung ein bestimmtes Chromosom von der mütterlichen Seite. Deshalb verbinden sich 14 Chromosomen aus der Emmerreihe mit 14 Chromosomen aus der Dinkelreihe, während die überschüssigen der letzteren ungepaart bleiben. Die 7 isolierten Chromosomen der Emmer × Dinkel-Bastarde, die aus der Dinkelreihe stammen, verbinden sich nicht zu 3 Bivalenten und einem Univalenten. Wenn man diese 7 Chromosomen mit Buchstaben a, b, c, d, e, f und g bezeichnet, so verbindet sich ein Chromosom beispielsweise "a" vom Vater nicht mit b, c, d, e, f oder g.

2) Man kann die Affinität der näher oder entfernter verwandten Pflanzen vergleichen, indem man die Zahl der Gemini und die Lockerheit oder Festigkeit ihrer Verbindung als Massstab verwendet.

	Zahl der Gemini	Charakter der Verbindung	Verwandtschaftsgrad der Eltern
<i>Secale cereale</i> × <i>Triticum vulgare</i>	0-3	sehr locker	entfernt
Einkorn × Emmer	4-7	locker	mässig entfernt
Emmer × Dinkel	14	fest	noch weniger entfernt

Diese verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Einkorn, Emmer und Dinkel stimmen völlig mit denjenigen überein, die von SCHULZ, TSCHERMAK, ZADE und WAWILOV gefunden worden sind.

Obwohl es mir nicht gelungen ist, Bastarde zwischen der Einkorn- und der Dinkel-Reihe zu züchten, so lässt sich doch nach ihrem Sterilitätsgrade (vgl. TSCHERMAK, 1914) vermuten, dass ihre meiotische Kernteilung im

grossen und ganzen dieselbe ist wie beim tetraploiden Bastarde zwischen *T. vulgare* und *Secale cereale*.

3) Die Geminibildung spielt bezüglich der qualitativen und quantitativen Veränderung der Chromosomen oder Chromosomengruppen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine grosse Rolle.

Die Grösse der einzelnen Chromosomen in 7-(Einkorn), 14-(Emmer) und 21-chromosomigen (Dinkel) Pflanzen ist im allgemeinen einander gleich. Wie meine Mikrophotographien es klar hervorgehen lassen, vergrössert sich das Areal der Kernplatte entsprechend der Zahl der Chromosomen. Die Pollenkörner selbst werden auch mit der Zunahme der Chromosomen grösser (vgl. S. 81).

Die Tatsache, dass bei Speziesbastarden von *Triticum* die Gemini nur aus je zwei homologen Chromosomen gebildet werden und diese homologen Chromosomen ganz dieselbe Grösse haben, lässt uns vermuten, dass die Chromosomenzahl der Emmer- und Dinkel-Reihe durch Verdoppelung oder Verdreifachung der ursprünglichen Chromosomenzahl 7 ihrer Stammart zustande gekommen ist (vgl. S. 81).

Falls die Vermehrung der Zahl durch Querteilung dieser 7 Chromosomen herbeigeführt worden wäre, so müsste die Geminibildung in ganz anderer Weise stattfinden, wie bei *Zea Mays* (KUWADA, 1919). Die Grösse der Chromosomen müsste sich dabei gemäss der Zahl der Teilungen um  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{1}{3}$  verkleinern. Selbst wenn man voraussetzt, dass die Chromosomenzahlen der *Triticum*-Arten durch Multiplikation der ursprünglichen Zahl 7 herbeigeführt worden sind, so bleibt noch die Frage, warum es so viele Abweichungen in bezug auf die morphologischen Charaktere gibt, und warum bei diesen Artbastarden die Geminibildung, welche zur Sterilität und Fertilität im engsten Zusammenhang steht, so mannigfaltig ist. Die nachstehende Bemerkung MORGANS (1919, S. 147) scheint mir einiges Licht in diese Verhältnisse zu werfen. Er sagt: "if a new race or species is ever established in this way (Verdoppelung)<sup>1)</sup>, we should anticipate that in

---

1) Dieses Wort ist von mir eingesetzt.

the course of the time changes might occur in the four identical chromosome groups so that they would come to differ and form two different sets."

Bei den *Triticum*-Arten stehen die qualitativen Veränderungen der Chromosomenkonstellation zum Affinitätsgrad der homologen Chromosomen und der Fruchtbarkeit ihrer Bastarde in inniger Beziehung.

Vom morphologischen Standpunkte aus kann man nicht bezweifeln, dass *Triticum dicoccoides* die Stammart von *T. dicoccum*, und *T. aegilopoides* diejenige von *T. monococcum* ist. In den erstgenannten zwei Arten beträgt die Haploidzahl 14 und in den letzteren 7. Der Bastard zwischen *T. dicoccum* und *T. monococcum* (oder *aegilopoides*) in unserer Untersuchung war immer völlig steril. Doch hat der Bastard zwischen beiden Stammarten, nämlich *T. aegilopoides* × *dicoccoides*, eine hohe Fruchtbarkeit (Schulz, 1913. S. 13). Man kann hieraus mit höchster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass in diesem Bastarde die regelmässige Geminibildung zwischen 7 homologen Chromosomen stattfinden muss.

Es ist auch merkwürdig, dass der Bastard *T. dicoccum* × *dicoccoides* abgeschwächt fertil ist (TSCHERMAK, 1914). Obwohl es bei diesem Bastarde an cytologischen Untersuchungen fehlt, so kann man kaum bezweifeln, dass die Geminibildung in diesem Bastarde in abnormer Weise stattfinden muss. Die Meinung, dass bei manchen sterilen hybriden Pflanzen die abnorme Reduktionsteilung oft durch die schwächere Affinität der homologen Chromosomen verursacht wird, ist schon von vielen Autoren hervorgehoben worden.

## 6. Tetradenbildung.

Es entsteht nun die Frage: „Wieviele Chromosomen enthalten die fertilen Pollenkörner (oder Eikerne) der pentaploiden Bastarde?“

Die Chromosomenzahl der Pollenkörner ist sehr wichtig zur Erläuterung der Kombinationsmodi der Chromosomen in den Nachkommen. Man kann die Chromosomenzahl direkt in der ersten Teilung des Pollenkernes bestimmen, doch ist dies in der vorliegenden Arbeit nicht ausgeführt worden. TÄCKHOLM (1922) hat in seinen umfangreichen

Untersuchungen über die Gattung *Rosa* die Chromosomenzahl der Pollenkörner der Caninae Rosen bestimmt und 7 Gemini nebst 21 Einzelchromosomen in der heterotypischen Kernteilung nachgewiesen.

Man kann nun aber auch die Chromosomenzahl in den Pollenkörnern bzw. Eikernen durch die Zählung der Chromosomen in den Nachkommen dieser Bastarde induktiv bestimmen, da sie durch Kopulation zweier dieser Gameten entstanden sind. Dies ist schon oben angeführt worden. Zum Zwecke der Bestimmung derartiger Chromosomenzahlen ist ferner auch der reziproke Kreuzungsversuch mit den reinen Arten eine zuverlässige Methode. Ich beabsichtige natürlich, meine Versuche in dieser Richtung fortzusetzen.

Fig. 93—94

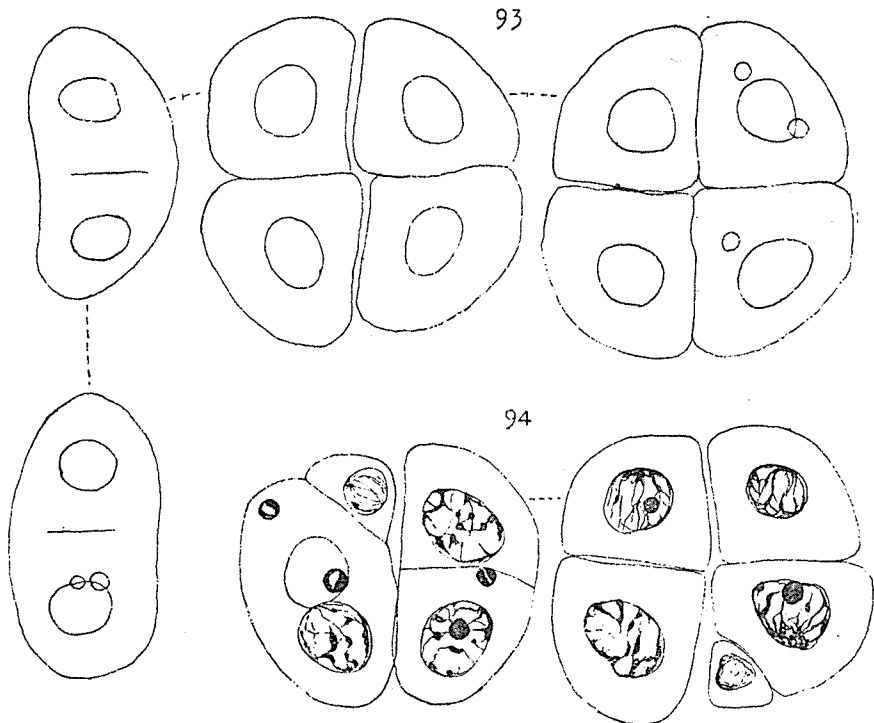


Fig. 93—94. Pollentetraden. (K.  $18 \times$  Apo. 2 mm)

Fig. 93. Pollentetraden von *Triticum polonicum*  $\times$  *Spelta* F<sub>1</sub>.

Fig. 94. Dasselbe von *T. durum*  $\times$  *vulgare* F<sub>1</sub>. Zwergmikrosporen mit verkümmertem Kerne.

In diesem Kapitel möchte ich meine Beobachtungsergebnisse der Tetradenbildung genauer schildern.

a) Tetradenbildung in den  $F_1$ -Pflanzen.

Die Zellwandbildung erfolgt gerade nach der Vollendung der homöotypischen Kernteilung. Die Pollenmutterzellen teilen sich immer in vier fast gleich grosse Mikrosporen. (Tafel I. Fig. 10)

Wie oben erwähnt, werden aus den verzögerten Chromosomen nucleolusartige Körperchen (Chromatinnukleolus nach NAWASCHIN, 1911) gebildet, die dicht an dem Tochterkerne liegen. Ihre Zahl schwankt je nach den Fällen zwischen 0-4. (Fig. 93-94)

Diese Gebilde werden aus einigen von den 7 spezifischen Chromosomen gebildet. Der ganze Umbildungsvorgang dieser Körperchen ist demjenigen sehr ähnlich, der von JUEL (1907) in den Pollenmutterzellen von *Hemrocallis fulva* beobachtet worden ist. NAWASCHIN (1911) hat diese Gebilde (Chromatinnukleolus) auch bei *Tradescantia virginica* gefunden.

Ihrer Entstehung nach sind sie denjenigen der *Triticum*-Bastarde sehr ähnlich. NAWASCHIN äusserte dabei auch die Meinung, dass der Chromatinnukleolus keinen Anteil an den künftigen Teilungsvorgängen nimmt (Chromatindiminution).

Bei den *Triticum*-Bastarden verschmelzen die meisten der 7 verspäteten Chromosomen früher oder später mit den normalen Chromosomen, bevor die letzteren einen leicht tingierbaren schwarzen Klumpen zu bilden anfangen. Die übrigen verspäteten Chromosomen bleiben allem Anschein nach als sogenannter Chromatinnukleolus unabhängig vom Enkelkerne zurück und vakuolisieren allmählich zu einem mehr oder weniger lockeren Netzwerk. Diese Körperchen erscheinen ziemlich zahlreich in den Mikrosporen von gewissen Bastarden, wie z. B. *T. durum* × *T. vulgare*. Dass in der Telophase der heterotypischen und homöotypischen Teilung dieses Bastardes öfters viele verspätete und

---

1) Zu diesem Zwecke habe ich die Tetraden der ersten und zweiten Blütchen jedes Ährchens benützt. Häufig vakuolisieren die Enkelkerne in demjenigen Stadium, wo die Scheidewandbildung gerade vollendet ist, die der Chromosomennukleoli aber noch nicht.

nicht an die Pole gelangte Chromosomen vorhanden sind, hängt natürlich mit der Bildung der Chromatinnukleoli zusammen.

Über die Frequenz des Auftretens von Pollen mit verspäteten Chromosomen, die nicht mit dem Enkelkerne verschmelzen, gibt die folgende Tafel Aufschluss.<sup>1)</sup>

Frequenz der Mikrosporen mit verschiedenen Zwergkernen.

Bastarde	Zahl der Zwergkerne	0	1	2	3	4
	<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i> .		129	110	43	4
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i> .		216	120	26	2	0
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i> .		100	74	11	3	0

Der F<sub>1</sub>-Bastard *T. durum* × *vulgare* ist, wie schon oben geschildert, fast völlig fertil, während *T. polonicum* × *Spelta* und *T. turgidum* × *compactum* nicht völlig fertil ist (vgl. S. 19).

Die Chromosomendiminution in der Tetradenbildung der F<sub>1</sub>-Bastarde hängt wohl von der Art der elterlichen Pflanzen ab, die bei der Kreuzung gebraucht worden sind. Tatsächlich haben die Gameten von *T. durum* × *vulgare* eine relativ kleinere Zahl von Chromosomen als die Bastarde *T. polonicum* × *Spelta* und *T. turgidum* × *compactum*.

Auf den Zusammenhang zwischen der Verteilung der Chromosomen in den Pollen und der Fruchtbarkeit der F<sub>1</sub>-Pflanzen und auf die Kombinationen der Chromosomen in der F<sub>2</sub>-Generation will ich nachher ausführlich zu sprechen kommen.

Um die Frage zu lösen, ob das genannte Körperchen ein extranuklearer Nukleolus sei oder nicht, habe ich die Tetraden reiner Arten genau durchgesehen. Doch gelang es mir nie, dieses ausserordentliche Körperchen zu finden, während die extranuklearen Nukleolen bisweilen zerstreut angetroffen wurden. Aus den verzögerten Chromo-

1) Siehe Seite 70.

somen entsteht ein kleiner Kern, der dem grossen normalen Kerne nahe liegt. Der aus diesem Körperchen gebildete Kern ist in seiner Struktur ganz gleich dem normalen Kern. Selten habe ich 5 Mikrosporen beobachtet, von denen die eine sehr klein ist und ohne Zweifel von jenem kleinen Zwergkern abstammt. Dies ist besonders bei *T. durum* × *ulgare* häufig der Fall (Fig. 104). Nachdem sich die Pollentetraden voneinander getrennt haben, enthalten die Pollenzellen grössere oder kleinere Mikrosporenkerne.

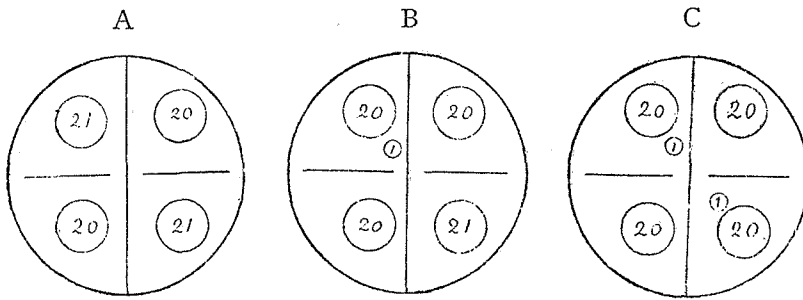
Die kleineren Kerne enthalten nur wenige (oft nur einen) der spezifischen Univalenten, während die grösseren 14+i Chromosomen beherbergen. Die plasmaarmen Zwergzellen, die infolge der Scheidewandbildung von den 14+i-chromosomigen Kernen abgetrennt werden, gehen vor der ersten Kernteilung des Pollenkernes meistens zu Grunde.

TÄCKHOLM (1922) hat in einem Falle beobachtet, dass selbst die chromosomenarmen Zwergkerne unter Umständen ihre Lebenskraft erhalten, falls sie sich von Anfang an in Gesellschaft grösserer plasmareicher Mikrosporenzellen vorfinden. In gleicher Weise dürften wohl auch die Zwergkerne der pentaploiden Bastarde des Weizens lange ihre Lebenskraft erhalten, wenn sie in den 14+i-chromosomigen Mikrosporenzellen eingeschlossen bleiben. Es ist dennoch am wahrscheinlichsten, dass die aus den erwähnten Chromatinnukleoli entstandenen Zwergkerne keinen Anteil an den künftigen Teilungsvorgängen, d. h. an der Bildung des generativen Kernes nehmen.

#### b) Tetradenbildung der 41-chromosomigen Pflanzen.

Die Verteilung der Chromosomen in den Pollenmutterzellen der 41-chromosomigen Pflanzen ist viel einfacher als bei den 35-chromosomigen  $F_1$ -Pflanzen, weil hier ausser 20 bivalenten nur ein univalentes Chromosom vorhanden ist. Wenn dieses univalente Chromosom in der homöotypischen Telophase nicht am Pole anlangt, so enthalten die beiden Enkelkerne 20 Chromosomen. Je nach dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieses Chromatinnukleolus wird die Zahl der Chromosomen in diesen Kernen nach folgendem Schema bestimmt.





- A. Beide verzögernden Chromosomen sind an ihre Pole gelangt.  
 B. Ein verzögerndes Chromosom ist nicht an seinen Pol gelangt.  
 C. Beide verzögernden Chromosomen sind nicht an ihre Pole gelangt.

Das Verhältnis der 20- und 21-chromosomigen Kerne ist wie folgt:

Zahl der Gameten mit 20 bzw. 21 Chromosomen.

Nr. der Pflanzen.	Chromosomenzahl der Kerne.		
	20	21	
<i>T. pol.</i> × <i>Spl.</i> F <sub>2</sub>	2-8	79	53
	2-21	75	47
Summe	154	100	

Das gegenseitige Verhältnis der 20- und 21-chromosomigen Gameten ist in diesen 41-chromosomigen Pflanzen *ca.* 3 : 2.

c) Die Verteilung der Chromosomen in den Pollen der 29-chromosomigen Pflanzen ist fast gleich wie bei den 41-chromosomigen. Hier kommen aber 14 Bivalente und ein Univalentes zum Vorschein.

Das Verhältnis der 14- und 15-chromosomigen Enkelkerne zueinander ist aus der folgenden Übersicht ersichtlich:

Nr. der Pflanzen.	Chromosomenzahl	
<i>T. durum</i> × <i>zugare</i>	14	15
	F <sub>2</sub> 21-28	116

Verhältnis *ca.* 3 : 1

Obwohl ich die Chromosomenverteilung bei der Embryosackmutterzellen nicht ausführlich beobachtet habe, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie auch in ähnlicher Weise vor sich geht wie bei den Pollenmutterzellen. Auch bezüglich des Chromosomengehaltes dürften sie dieselben Variationen aufweisen. (vgl. Kapitel 7)

## 7. Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen.

### a) Pentaploider Bastard.

Die Untersuchungen der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen ist bei diesem Bastarde mit Schwierigkeiten verknüpft. Die Frage, wieviele Chromosomen der Eikern enthält, ist jedoch von ganz besonderem Interesse. Ich habe mit Erfolg zahlreiche Präparate der verschiedenen Pflanzen in der  $F_1$ -,  $F_2$ -,  $F_3$ - und  $F_4$ -Generation bei den pentaploiden Bastarden untersucht.

Die Metaphase der ersten Teilung entspricht durchaus derjenigen der Pollenmutterzellen, auch die isolierten Chromosomen ausserhalb der Kernplatte sind oft zu sehen. In der Metaphase der 35-chromosomigen  $F_1$ -Pflanzen habe ich 7 ungepaarte isolierte Chromosomen, die sich längsweise spalten und trennen, sicher beobachtet (Fig. 95–98).

Die Kernplatte der zweiten Teilung ist normal und alle Chromosomen sind regelmässig in der Kernplatte angeordnet (Fig. 99–104). In der Anaphase der homöotypischen Kernteilung bleiben auch oft die 7 isolierten Chromosomen zurück wie bei den Pollenmutterzellen (Fig. 99).

Bei den 41-chromosomigen Pflanzen habe ich je ein isoliertes Chromosom zwischen beiden telophasischen Tochterkernen gefunden (Fig. 101), während kein solches in den 42-chromosomigen Nachkommen

Fig. 95–104. Tetradenbildung der Embryosackmutterzellen.

Fig. 95–96. Heterotypische Metaphase des pentaploiden Weizenbastards. 7 Einzelchromosomen sind ausserhalb der Kernplatte der Bivalenten deutlich zu sehen.

(Fig. 95. K. 18 × Apo. 2 mm. Fig. 96. K. 12 × Apo. 1.5 mm)

Fig. 97. Heterotypische Anaphase. Die Längsspaltung der Einzelchromosomen ist deutlich zu sehen.

Fig. 98. Heterotypische Telophase. Längshälften der Einzelchromosomen an beide Pole gelangend.

Fig. 99. Anaphase mit 7 verzögerten Chromosomen und Metaphase der homöotypischen Kernteilung.

(Fig. 97-99. K. 18 × Apo. 2 mm)

Fig. 100. Mikropyrrale Dyade in der homöotypischen Kernteilung. Die charazale Dyade beendet die Teilung. Ein Zwergkern zwischen beiden Makrosporen.

Fig. 101. Embryosackmutterzelle von einer 41-chromosomigen Pflanze in der Telophase der zweiten Teilung, zwischen beiden Polen je ein Chromosom zurücklassend.

Fig. 102. Dyaden einer 42-chromosomigen Pflanze nach dem zweiten Teilungsschritte.

Fig. 103. Dasselbe von einem triploiden Weizenbastarde.

Fig. 104. Dasselbe von einem Weizenroggenbastarde.

Fig. 95-99

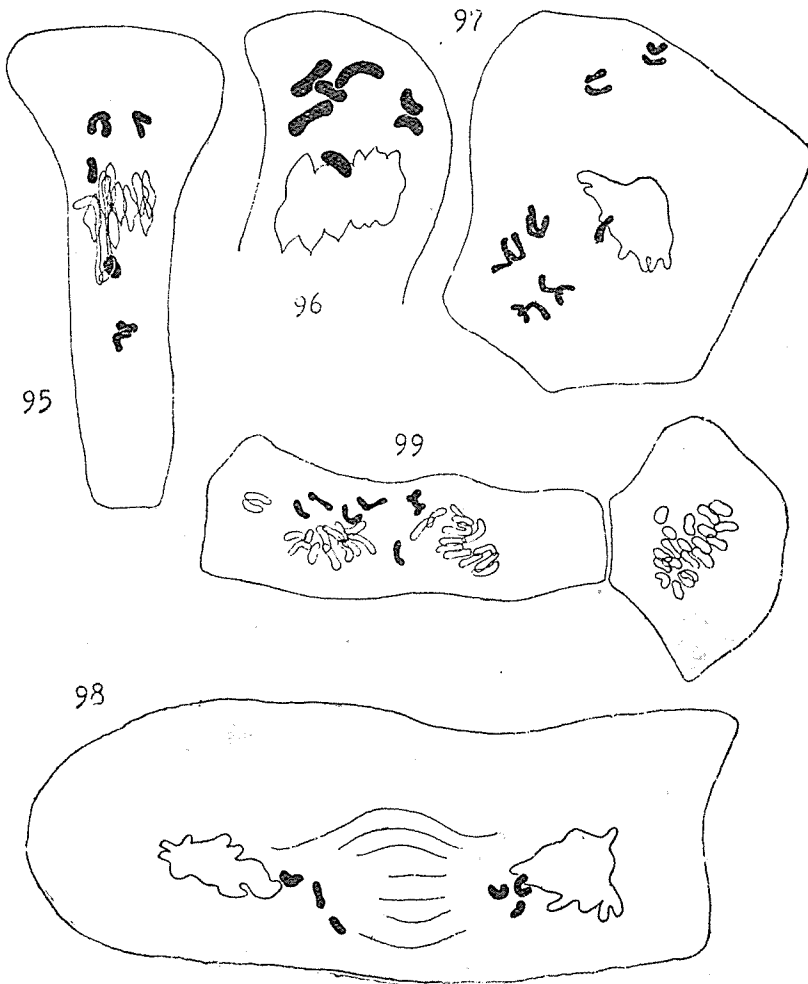
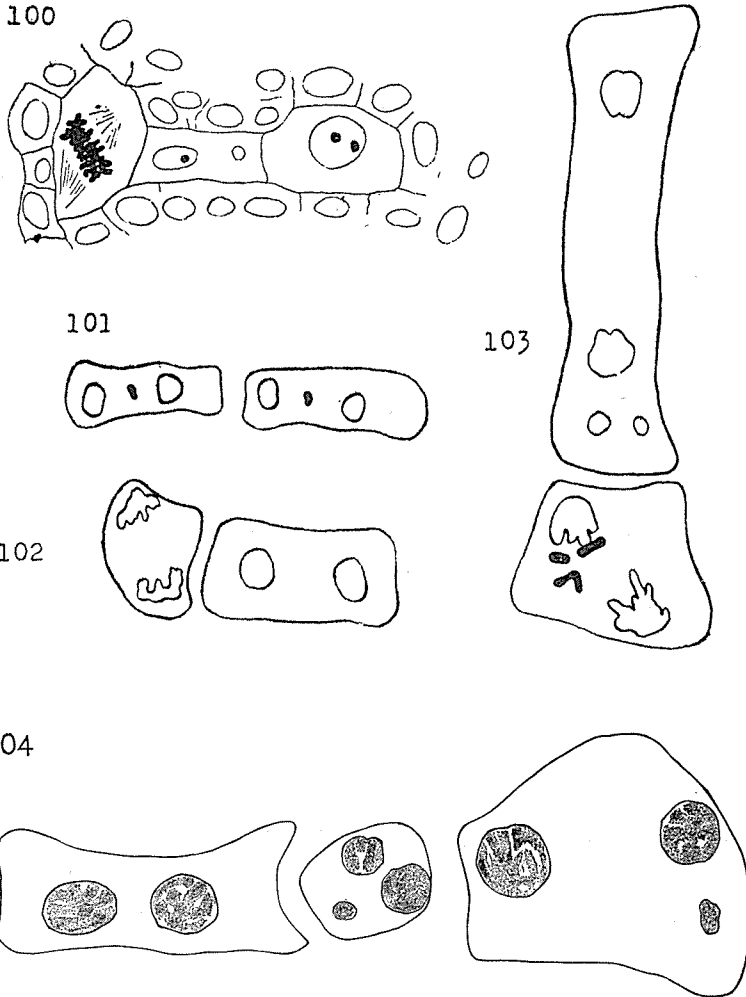


Fig. 100—104



konstatiert wird (Fig. 102). Gewöhnlich teilt sich der Tochterkern, welcher der Mikropyle nahe steht, etwas später. Die Kernplatten der zwei Tochterkerne stehen oft in einem rechten Winkel zueinander. Einige Kerne sind schon in den Ruhezustand eingetreten (Fig. 100), bisweilen werden auch Zwergkerne gefunden, wie bei den Pollenmutterzellen. Der innerste Kern entwickelt sich als Embryosackkern, und die übrigen degenerieren allmählich.

In den Embryosackmutterzellen der Caninae Rosen (TÄCKHOLM, 1920, 1922) gehen alle univalenten Chromosomen nach ein und demselben Pole ohne die Äquationsteilung auszuführen, die in den Pollenmutterzellen dieser Bastarde dagegen stattfindet. Fig. 96 ähnelt scheinbar derjenigen der heterotypischen Teilung der Embryosackmutterzellen der Caninae Rosen. Diese Einzelchromosomen ordnen sich aber nur zufällig auf einer Seite der Kernplatte an. Ich bevorzuge nun die Ansicht, dass die Teilungen der Embryosackmutterzellen auf dieselbe Weise vor sich gehen wie in den Pollenmutterzellen, wenigstens bei den pentaploiden Bastarden des Weizens. Die Eizellen enthalten daher  $14+i$  Chromosomen, wobei  $i$  0-7 beträgt.

b. Triploider Bastard.

Die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen in den triploiden und tetraploiden Bastarden geht in derselben Weise vor sich wie diejenige der Pollenmutterzellen. Eine Makrosporendyade eines triploiden Bastardes, welche die homöotypische Kernteilung gerade beendigt hat, ist in Fig. 103 abgebildet. Es gibt zwei Kerne von normaler Grösse und zwei Zwergkerne in der charazalen Tochterzelle. Die letzteren stehen nahe der mikropyralen Tochterzelle. Die mikropyrale Tochterzelle hat 3 verzögerte Chromosomen zwischen den beiden anaphasischen Kernen.

c. Tetraploider Bastard.

Beim Weizenroggen-Bastard ist die Tetradenbildung noch komplizierter (Fig. 104). Es gibt 2 Kerne in der charazalen Makrospore und 3 Kerne von verschiedener Grösse in der mikropyralen. Die mikropyrale

Tochterzelle ist noch nicht durch eine Scheidewand abgeteilt. Sie hat zwei Kerne von normaler Grösse und einen Zwergkern. Aus diesen Figuren kann man leicht erkennen, dass zwischen der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen und derjenigen der Embryosackmutterzellen kein Unterschied besteht.

### 8. Über einige Abweichungen in der Reduktionsteilung des pentaploiden Bastardes (*T. polonicum* × *Spelta*).

Wie schon erwähnt, findet die Längsspaltung der Einzelchromosomen in der ersten Teilung gewöhnlich ganz regelmässig statt. Sie verschmelzen im allgemeinen mit den Tochterkernen; doch gelangen sie bisweilen nicht alle an die Pole (Fig. 105,  $17b + 4i = 38$ -chromosomige).

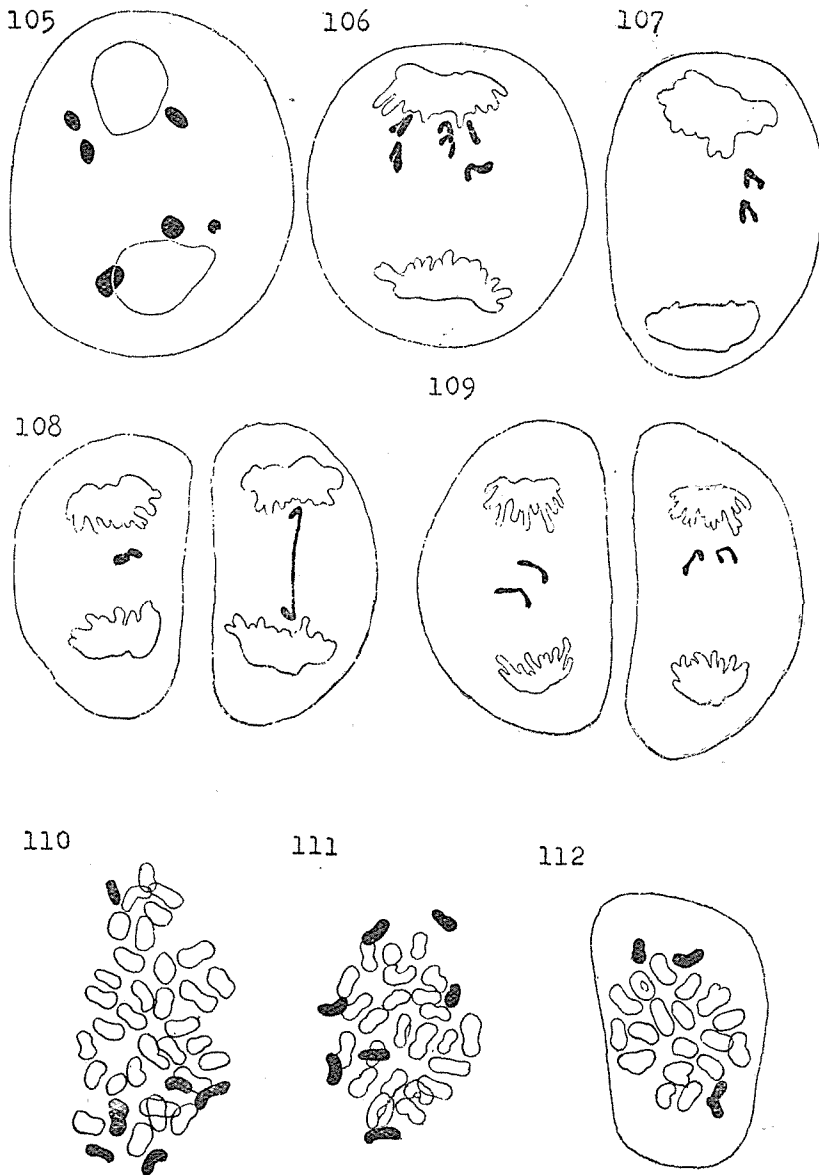
Wie aus Fig. 106 ( $18b + 3i = 39$ -chromosomige Pollenmutterzelle) und Fig. 107 ( $20b + 1i = 41$ -chromosomige) hervorgeht, wandern die beiden Längshälften der Einzelchromosomen nur in seltenen Fällen nach ein und demselben Pol.

Ich habe einmal in einer 41-chromosomigen Pflanze bemerkt, dass ein verzögertes Chromosom in der zweiten Teilung gleichzeitig nach beiden Polen gezogen wurde und dadurch eine Streckung erlitt (Fig. 108).

Ein verzögertes Chromosom tritt ausschliesslich in den 41-chromosomigen Pflanzen auf. Doch habe ich zwei solche Chromosomen in beiden Pollendyaden gesehen (Fig. 109).

In einer 39 ( $18b + 3i$ )-chromosomigen Pflanze habe ich eine eigentümliche Zahlenvermehrung der Chromosomen in einer Garnitur von Pollenmutterzellen gefunden. Zwei Fälle werden in den Fig. 110 und 111 gezeigt. Hier ist es gelungen, einmal 32 Bivalente und 7 Univalente und dann auch 25 Bivalente und 7 Univalente im Bilde festzuhalten, trotzdem die Unterscheidung der Bivalenten von den Univalenten in gewissen Fällen sehr schwer ist. Die anderen Kerne der Pollenmutterzellen in diesem Antherenfache haben immer  $18b + 3i$  Chromosomen (Fig. 112). Die Ursache dieser Zahlenveränderung

Fig. 105—112



- Fig. 105-112. Abweichungen in der Reduktionsteilung.
- Fig. 105. Heterotypische Telophase mit nicht an die Pole gelangenden Einzelchromosomen ( $38=17b+4i$ )  
Die beiden Längshälften der Einzelchromosomen wandern nach ein und demselben Pol.
- Fig. 106. 39-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $18b+3i$ .
- Fig. 107. 41-chromosomige Pflanze von der Zusammensetzung  $20b+1i$ .
- Fig. 108. Homöotypische Kernteilung der 41-chromosomigen Pflanze. Ein verzögertes Einzelchromosom wird gleichzeitig nach beiden Polen gezogen.
- Fig. 109. 2 Einzelchromosomen in der homöotypischen Kernteilung der 41-chromosomigen Pflanze.
- Fig. 110-112. Heterotypische Kernplatten einer 39-chromosomigen Pflanze.
- Fig. 110. Eine eigentümliche Kernplatte mit der Chromosomenzusammensetzung  $32b+7i$ .
- Fig. 111. Dieselbe mit der Zusammensetzung  $25b+7i$ .
- Fig. 112. Normale Kernplatte mit der Zusammensetzung  $18b+3i$ .

können wir nicht deutlich machen, weil hier keine regelmässige Verdoppelung der ganzen Chromosomenkonstellation zu finden ist.

ROSENBERG (1909) hat von einer eigentümlichen Reduktionsteilung der somatischen Zellen im Staubgefäss einer *Drosera*-Hybride berichtet, die durch den Stich eines Insekts verursacht worden ist.

In einer Subepidermalzelle dieses Antherenfaches hat er einen diakinetischen Kern mit 20 Bivalenten und 10 Univalenten getroffen. Weil die erste Teilung dieses Bastardes dadurch charakterisiert ist, dass 10 Bivalente und 10 Univalente in der Spindelfigur vorhanden sind, so müssen sich in dieser Zelle 10 Bivalente durch irgend eine Ursache vermehrt haben. ROSENBERG hat sich folgendermassen darüber geäußert: „Ich will auf keine Art Erklärung dieses Falles eingehen, der sicherlich damit zusammenhängt, dass die Reduktionsphänomene ein Gewebe getroffen haben, wo die Kerne, zum Unterschied von dem Verhältnis im sporogenen Gewebe, in allen möglichen verschiedenen Stadien der Teilung und Ruhe sich befinden.“ In unserem Falle sind die Umstände etwas anders, weil diese Zellen Pollenmutterzellen sind. Die Vermehrung der Chromosomen in diesen Pollenmutterzellen ist



vielleicht der Hyperchromosomigkeit in den vorhergegangenen Gonotokonten zuzuschreiben, welche durch verschiedene chemische, physikalische oder parasitische Einflüsse hervorgerufen werden kann (vgl. SAKAMURA, 1920).

### 9. Grösse der Pollenkörner.

Die als „Kernplasmarelation“ bekannte Tatsache besagt, dass die Grösse der Zelle im allgemeinen Hand in Hand geht mit derjenigen des Kernes, d. h. dass sie mit der Verdoppelung der Chromosomen zunimmt.

Bei dem zwittrigen Laubmoose *Ambrystigium serpens* (EL. und EM. MARCHAL, 1912) konnten durch künstliche Aposporie polyploide Pflanzen erzeugt werden, unter denen die haploiden, diploiden oder tetraploiden Gametophyten entsprechend ihren Chromosomenzahlen und den davon abhängigen Kerngrössen auch verschieden grosse Zellen aufweisen.

Ähnliche Ergebnisse wurden von einigen anderen Autoren auch für *Solanum* (WINKLER, 1916) und *Spirogyra* (VAN WISSELINGH, 1920) mitgeteilt.

Da es nahe liegt anzunehmen, dass bei den *Triticum*-Arten die ursprüngliche Zahl der Chromosomen 7 ist, und dass die Zahlen 14 und 21 durch Multiplikation der ursprünglichen Chromosomenzahl herbeigeführt worden sind, so lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit die Chromosomen-Plasma-Relation entweder in den Gonotokonten oder in den Pollenkörnern der *Triticum*-Arten erwarten.

Dass die Grösse aller homologen Chromosomen sämtlicher Geminipaarlinge in den triploiden und pentaploiden Bastarden ganz gleich ist, ist aus den zahlreichen Bildern von der Reduktionsteilung der Bastarde klar ersichtlich, und es ist richtig zu verallgemeinern, dass die Grösse der homologen Chromosomen in diesen drei Gruppen gleich ist. In der Tat sind die heterotypischen Gonotokonten der reinen *Triticum*-Arten um so grösser, je höher ihre Chromosomenzahl ist, was die Mikrophotographien schön illustrieren (Tafel I. Fig. 1-4, gleiche Vergrösserung).

Die Relation zwischen der Grösse der Pollenkörner und der Chromosomenzahl geht auch aus den folgenden Messungsergebnissen klar hervor.<sup>1)</sup>

		Grösse der Pollenkörner in $\mu$ .		
		Mittelwert der		
		Längsachse	Querachse	
<i>T. monococcum</i>		45.1 (41.4-49.9)	40.8 (38.5-44.2)	} Einkornreihe ( $2x=14$ )
<i>T. dicoccum</i>		51.9 (47.1-55.6)	46.1 (41.4-49.9)	} Emmerreihe ( $2x=28$ )
<i>T. durum</i>	a	50.6 (44.2-54.2)	44.5 (39.9-48.5)	
	b	51.4 (47.1-55.6)	47.9 (44.2-51.4)	
	c	54.3 (47.1-61.4)	49.4 (45.6-54.2)	
	d	58.8 (51.4-62.8)	51.1 (49.9-58.5)	
<i>T. polonicum</i>	a	50.9 (45.6-55.6)	45.6 (41.4-49.9)	
	b	52.4 (42.8-58.5)	47.4 (41.4-54.2)	
	c	53.4 (47.1-59.9)	47.2 (42.8-52.8)	
<i>T. turgidum</i>		57.9 (51.4-61.4)	51.1 (47.1-54.2)	
<i>T. Spelta</i>	a	51.9 (47.1-55.6)	45.8 (39.9-51.4)	
	b	59.7 (52.8-67.1)	53.6 (48.5-64.2)	
<i>T. compactum</i>	a	58.6 (54.2-62.8)	50.8 (48.5-55.6)	} Dinkelreihe ( $2x=42$ )
	b	67.6 (57.1-79.9)	62.6 (51.4-71.4)	
<i>T. vulgare</i>	a	55.5 (51.3-64.2)	51.3 (44.2-58.5)	} ..... Martins Amber
	b	62.1 (52.8-68.5)	56.9 (48.5-62.8)	
		Durchschnitt		
Einkornreihe		45.19 $\pm$ 0.50	40.84 $\pm$ 0.38	
Emmerreihe		53.54 $\pm$ 0.28	48.20 $\pm$ 0.26	
Dinkelreihe		59.28 $\pm$ 0.60	53.53 $\pm$ 0.56	

1) Die Pollenkörner sind in trockenem Zustande gemessen worden. Die Zahl der gezählten Pollenkörner beträgt 20 in reinen Arten (Sommerweizen) und 30 in den  $F_1$ -Bastarden.

Ogleich natürlich selbst bei ein und derselben Reihe eine gewisse Verschiedenheit der Pollengrösse nicht ausgeschlossen ist, so sind doch die Pollenkörner mit der grösseren Chromosomenzahl durchschnittlich grösser als die mit geringerer Chromosomenzahl.

Dasselbe Verhältnis hat auch SAX (1921) schon bei der Einkorn-, Emmer- und Dinkelreihe bestätigt. Er sagt: "We have found that the volume of the mature pollengrains, measured in thousands of cubic microns, is about 72 for Einkorn, 94 for the Emmer group, and 114 for the Vulgare group." Im Gegenteil dazu ist das Verhältnis bei den pentaploiden F<sub>1</sub>-Bastarden, deren Pollenkörner 14 bis 21 Chromosomen enthalten, etwas anders. Wie erwartet, nimmt die Variationsbreite der Grösse der Pollenkörner hier noch zu, was eine beträchtliche Verminderung des Mittelwertes bedeutet.

Dies wird besonders durch das Auftreten der Zwergkerne verursacht.

Der Mittelwert wird dann etwa gleich demjenigen der Emmerreihe, d. h. er entspricht demjenigen des die kleineren Pollenkörner besitzenden Elters.

	Grösse der Pollenkörner in $\mu$ .		
	(Längsachse)		
	Normale Pollen		Zwergpollen
	Mittelwert	Variationsweite	
1) <i>T. durum</i> $\times$ <i>vulgare</i>	50.125	41.66-60.00	11.66-26.66 (37.5 %)
2) <i>T. polonicum</i> $\times$ <i>Sfelta</i>	51.944	43.33-61.66	21.66-31.66 (0.1 %)
3) <i>T. turgidum</i> $\times$ <i>compactum</i>	51.666	41.66-63.33	11.00 (0.1 %)

Die Zwergpollen kommen bei den F<sub>1</sub>-Bastarden zwischen *T. durum* und *T. vulgare* sehr häufig vor. Diese Tatsache stimmt ganz gut mit der eigentümlichen Erscheinung der Tetradenbildung in diesem Bastarde überein, wodurch aus den verzögerten 7 Chromosomen in der homöotypischen Kernteilung häufig ein Zwergkern gebildet wird.

Bei den sterilen  $F_1$ -Bastarden wie z. B. *T. dicoccum*  $\times$  *monococcum* und *T. vulgare*  $\times$  *Secale cereale* ist die Grösse der Pollenkörner meist sehr variabel. Der Weizenroggen-Bastard hat auch grössere und kleinere Pollenkörner, die fast alle steril sind. Einige wenige von den grösseren Pollenkörnern sind plasmareich und platzen oft im Wasser. Sie sind vielleicht keimfähig<sup>1)</sup> oder wenigstens nicht gänzlich ohne Lebenskraft. Dagegen sind fast alle mittleren und sämtliche kleineren Pollenkörner plasmaarm und platzen im Wasser nicht. Sie sind vielleicht abgestorben.

Die Sterilität der Pollenkörner kann natürlich durch verschiedene Umstände bedingt sein, aber das Fehlen eines vollständigen haploiden Chromosomensatzes scheint die wichtigste Vorbedingung für die mangelnde Entwicklung der Pollenkörner nach der Tetradenbildung zu sein.

Nachstehend bringe ich für die *T. dicoccum*  $\times$  *monococcum*-Bastarde eine Zusammenstellung der Variationsfrequenz der Pollengrösse nach ihrer maximalen Dimension.

Grösse in $\mu$	21	24	27	30	33	36	39	42	45	48	51	54	57	60	63	66	69
Untaugliche Pollenkörner	2	1	0	4	15	65*	91	55	36	7	1	2	0	1	1	2	1
Taugliche Pollenkörner	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	0

Die kleineren Pollenkörner dürften aus den minder chromosomenzähligen Tetraden abstammen. Sind nun die Chromosomen als Erbträger qualitativ verschieden, so muss ein Pollenkorn einer Tetrade, dem gewisse Chromosomen fehlen, dementsprechend auch gewisse Eigenschaften vermissen lassen und defekt sein (vgl. BOVERI, 1906). Dagegen haben die grösseren Pollenkörner günstigere Gelegenheit alle Chromosomenarten zu erhalten, die für ihre Entwicklung unentbehrlich sind.

1) Meine Keimungsversuche, die ich unter sorgfältiger Regulation der Wasserabsorption ausgeführt habe (vgl. JOST, 1905. T. SASAKI, 1919, STEPHEN und HARLAN, 1920), erlauben nicht, die Keimungsfähigkeit der Pollen der reinen Arten und ihren Bastarden zu vergleichen. Die Pollen der reinen Arten keimen sporadisch, und ihre Pollenschläuche verlängern sich höchstens nur um die Länge ihrer Durchmesser.

Das ganze Problem, warum die Bastarde steril sind, ist von ausserordentlicher Kompliziertheit und nicht so einseitig zu beantworten. Die Beziehung zwischen der Sterilität und der Chromosomenzahl bleibt einem späteren Kapitel vorbehalten.

**10. Schwankung der Chromosomenzahlen in den  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $F_4$  u. w. Generationen der pentaploiden Bastarde.**

Von besonderem Interesse war mir die Beantwortung der Frage, wieviele Chromosomen die Nachkommen der 35-chromosomigen  $F_1$ -Bastarde enthalten. Ich habe schon auseinandergesetzt, dass die Chromosomenzahl der Pollenkörner oder Eikerne der Bastarde theoretisch durch  $14+i$  dargestellt werden kann, wobei  $i$  0-7 beträgt. Diese Zahlen betragen daher  $14+0=14$ ,  $14+1=15$ ,..... und  $14+7=21$ . Alle Möglichkeiten der Chromosomenkombinationen in den Nachkommen, welche durch Verschmelzung der  $14+i$ -chromosomenzähligen Geschlechtszellen bestehen, können folgendermassen tabellarisch zusammengefasst werden :

Tabelle 12.

♀ \ ♂	14	15	16	17	18	19	20	21
14	28	29	30	31	32	33	34	35
15	29	30	31	32	33	34	35	36
16	30	31	32	33	34	35	36	37
17	31	32	33	34	35	36	37	38
18	32	33	34	35	36	37	38	39
19	33	34	35	36	37	38	39	40
20	34	35	36	37	38	39	40	41
21	35	36	37	38	39	40	41	42

Aus dem früher Geschilderten ist es nun klar, dass in den  $F_2$ ,  $F_3$  u. w. Generationen im allgemeinen Individuen vorkommen, deren heterotypische Kernplatten entweder 21 Chromosomenelemente (Vermehrungsgruppe) — bivalente und univalente gemischt — oder  $14^b+i$

Chromosomenelemente (Verminderungsgruppe) aufweisen. So kann man z. B. in der heterotypischen Kernplatte des 38-chromosomigen Bastardes 17 Bivalente und 4 Univalente, nämlich 21 Chromosomenelemente wahrnehmen. Also mit Formel ausgedrückt :

$$38 = 17^b + 4^i .$$

Natürlich darf man nicht annehmen, dass die 38 Chromosomen aller dieser Pflanzen ausschliesslich durch die Kombination 21 + 17 zustande gekommen seien. Es ist wohl möglich, dass sie auch durch die Kombination 20 + 18, oder 19 + 19 entstanden sind, weil die 14 + i-chromosomigen Gameten des  $F_1$ -Bastardes verschiedene univalenten Chromosomen besitzen können. Ferner bilden die 7 univalenten Chromosomen der  $F_1$ -Pflanze untereinander keinen Geminus z. B. 3 Bivalente und 1 Univalentes<sup>1)</sup>, sondern alle kommen unabhängig als Univalente vor.

Zum Zwecke der Erklärung möchte ich die 7 univalenten Chromosomen mit a, b, c, d, e, f und g bezeichnen. Keines dieser Chromosomen (z. B. a) bildet einen Geminus mit einem andersnamigen Chromosom (z. B. b, c, d, e, f oder g).

Die 15-chromosomigen Gameten erhalten 14 und eines von den 7 überschüssigen Dinkelchromosomen, d. h. kurz ausgedrückt  $14 + a-gC_1$ .

In ähnlicher Weise sind die 14—21-chromosomigen Gameten folgendermassen zusammengesetzt.

Zahl der Chromosomen	Kombinationsweise	Frequenz
14	= 14	1
15	= $14 + a-g C_1$	7
16	= $14 + a-g C_2$	21
17	= $14 + a-g C_3$	35
18	= $14 + a-g C_4$	35
19	= $14 + a-g C_5$	21
20	= $14 + a-g C_6$	7
21	= $14 + a b c d e f g$	1

1) Meine frühere Ansicht (KIHARA, 1921), dass alle 29—41-chromosomigen Nachkommen der pentaploiden Bastarde ausnahmslos durch Verschmelzung der 15—20-chromosomigen Gameten (♀ oder ♂) mit 14- oder 21-chromosomigen (♂ oder ♀) erzeugt werden, muss daher noch erweitert werden. Ich neige jetzt der Ansicht zu, dass selbst durch die Konjugation der 15—20-chromosomigen Gameten untereinander noch lebensfähige fertil kombinierte Pflanzen gebildet werden können, was ich sofort genauer ausführen werde.

Die Kombinationsweise der Chromosomen in den 14—21-chromosomigen Gameten wird wesentlich von derjenigen der 7 isolierten Chromosomen im F<sub>1</sub>-Bastarde beherrscht, die ganz nach Zufall in Tetraden verteilt werden. Die Zahlenfrequenz dieser Gameten lässt sich demnach mittels der Wahrscheinlichkeitsformel berechnen.

Falls nun die F<sub>2</sub>-Nachkommen durch die möglichen Kombinationen dieser Gameten ohne Elimination gebildet werden, so sollten die 28—42-chromosomigen Pflanzen in der nachstehenden Frequenz vorkommen.

Tabelle 13.

Frequenz der verschiedenchromosomigen F<sub>2</sub>-Pflanzen, die durch die Verschmelzung von zwei 14+i-chromosomigen Gameten des F<sub>1</sub>-Bastardes erzeugt werden.<sup>1)</sup>

Frequenz	1	14	91	364	1001	2002	3003	3432	3003	2002	1001	364	91	14	1 = 16384
Chromosomenzahl	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
	Verminderungsgruppe							Vermehrungsgruppe							

Alle Möglichkeiten der Chromosomenkombination in den Nachkommen, welche dabei in Frage kommen, können wie folgt in Formeln gefasst werden; dabei bedeutet:

1) Die Frequenz ist in dieser Weise berechnet worden.

Frequenz .....	1	7	21	35	35	21	7	1
Chr. Zahl.....	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)
1 (14)	1	7	21	35	35	21	7	1
7 (15)	7	49	147	245	245	147	49	7
21 (16)	21	147	441	735	735	441	147	21
35 (17)	35	245	735	1225	1225	735	245	35
35 (18)	35	245	735	1225	1225	735	245	35
21 (19)	21	147	441	735	735	441	147	21
7 (20)	7	49	147	245	245	147	49	7
1 (21)	1	7	21	35	35	21	7	1
	3432	3003	2002	1001	364	91	14	1

b=Zahl der bivalenten Chromosomen 14-21

i=Zahl der isolierten Einzelchromosomen 0-7.

Kombinationsformel.

		Formeln für sterile Kombination					
		I	II	III	IV		
F <sub>1</sub>	Gameten	F <sub>2</sub>	28	14 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>			
			29	14 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>			
			30	14 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>		
			31	14 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>		
			32	14 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	16 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>	
			33	14 <sup>b</sup> + 5 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	16 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>	
			34	14 <sup>b</sup> + 6 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup>	16 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	17 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>
			35	14 <sup>b</sup> + 7 <sup>i</sup>	15 <sup>b</sup> + 5 <sup>i</sup>	16 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	17 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>
			36	15 <sup>b</sup> + 6 <sup>i</sup>	16 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup>	17 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	18 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>
			37	16 <sup>b</sup> + 5 <sup>i</sup>	17 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	18 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>	
			38	17 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup>	18 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	19 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>	
			39	18 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	19 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>		
			40	19 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	20 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>		
			41	20 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>			
			42	21 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup>			

Ob alle diese Kombinationen wirklich in der F<sub>2</sub>-Generation stattfinden oder nicht, ist ein wichtiges Problem. Leider habe ich noch nicht Gelegenheit gefunden, alle Kombinationsfälle zytologisch nachzuweisen. Alles, was ich in den F<sub>2</sub>-Generation deutlich bestätigen konnte, sind 30-, 31-, 32-, 33-, 36-, 37-, 38-, 39-, und 42-chromosomige Individuen (Siehe Tabelle 5). Die Bivalenten und Univalenten unter ihnen können wie folgt zusammengefasst werden :



Formel I	Formel II
$30 = 14^b + 2^i$	
$31 = 14^b + 3^i$	
$32 = 14^b + 4^i$	
$33 = 14^b + 5^i$	
$36 =$	$16^b + 4^i$
$37 = 16^b + 5^i$	
$38 = 17^b + 4^i$	
$39 = 18^b + 3^i$	
$42 = 21^b + 0^i$	

Im allgemeinen erhalten die Pflanzen die Chromosomen nach der Formel I.

Die Chromosomenzahl der meisten Pflanzen in der  $F_2$ -Generation entspricht demnach der Formel I; die Kombination nach der Formel II konnte ich nur bei einem Individuum der  $F_2$ -Generation finden. Ich möchte die Formel I als die fertile Kombination und die Formeln II-IV als die sterilen bezeichnen, weil fast nur die Nachkommen, die durch jene Kombination entstehen, lebensfähig sind. Die Pflanzen der fertilen Kombination werden nun noch in die Vermehrungs- und Verminderungsgruppe abgeteilt.

1) Vermehrungsgruppe.<sup>1)</sup>

In diese Gruppe habe ich im allgemeinen derartige Pflanzen aufgenommen, die ausser den 14 gepaarten und gemeinsamen Chromosomen von der Emmer- und Dinkelreihe noch alle die Chromosomen a, b, c, d, e, f und g enthalten, wie man es aus dem nachstehenden Schema deutlich ersehen kann. In der heterotypischen Kernplatte sieht man also immer 21 Chromosomenelemente.

2) Verminderungsgruppe<sup>1)</sup>

In der Verminderungsgruppe habe ich dagegen nie Geminibildung der spezifischen 7 Chromosomen bemerkt, so besitzen z. B. 30-chromosomige Pflanzen immer 14 Bivalente und 2 Einzelchromosomen. Die

---

<sup>1)</sup> Was die Sterilitätsursache der Bastarde ausser diesen zwei Kombinationen betrifft, siehe Kapitel 13.

Kombination der Chromosomen ist weder  $14+14+a+a$ , noch  $14+14+b+b$  usw. Deshalb beträgt die Chromosomenzahl in der heterotypischen Metaphase immer  $14+i$ .

Die Kombinationen der Chromosomen in den beiden Gruppen lassen sich also folgendermassen schematisieren :

		Formel. <sup>1)</sup>	
Fertile Kombination	Verminderungsgruppe	$28 = 14 + 14$	konstant
		$29 = 14 + 14 + a-g C_1$	
		$30 = 14 + 14 + a-g C_2$	
		$31 = 14 + 14 + a-g C_3$	
		$32 = 14 + 14 + a-g C_4$	
		$33 = 14 + 14 + a-g C_5$	
		$34 = 14 + 14 + a-g C_6$	
		$35 = 14 + 14 + abcdefg$	—35
	Vermehrungsgruppe	$36 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_1$	
		$37 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_2$	
		$38 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_3$	
		$39 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_4$	
		$40 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_5$	
		$41 = 14 + 14 + abcdefg + a-g C_6$	
$42 = 14 + 14 + abcdefg + abcdefg$		konstant	

Wenn man annimmt, dass die Chromosomengarnituren der  $F_2$ -Pflanzen nur nach diesen Kombinationen entstanden sind, so müssen die fertil kombinierten 28—42-chromosomigen  $F_2$ -Pflanzen in den folgen-

1) Ich habe kurz  $14+14+a$ ,  $14+14+b$ ,  $14+14+c$ , .....und  $14+14+g$  mit der Formel  $14+14+a-g C_1$  ausgedrückt.

Die Formel  $a-g C_2$  bedeutet  $a+b$ ,  $b+c$ ,  $c+d$ ,  $d+e$ ,  $e+f$ ,  $f+g$ ,  $a+c$ ,.....

„  $a-g C_3$  „  $a+b+c$ ,  $a+b+d$ ,  $a+b+e$ ,  $a+b+f$ ,  $a+b+g$ ,.....

„  $a-g C_4$  „  $a+b+c+d$ ,  $a+b+c+e$ ,  $a+b+c+f$ ,  $a+b+c+g$ ,.....

„  $a-g C_5$  „  $a+b+c+d+e$ ,  $a+b+c+d+f$ ,  $a+b+c+d+g$ ,.....

„  $a-g C_6$  „  $a+b+c+d+e+f$ ,  $a+b+c+d+e+g$ ,  $a+b+c+d+f+g$ ,...

den Verhältnissen erscheinen. Was die Chromatindimination anbetrifft, so habe ich sie hier nicht in besondere Berücksichtigung gezogen.

Tabelle 14.<sup>1)</sup>

Frequenz der fertilen Kombinationen, wodurch die normal entwicklungsfähigen 28—42-chromosomigen F<sub>2</sub>-Pflanzen entstehen.

♀ \ ♂	14+ a-g C <sub>1</sub>		14+ a-g C <sub>2</sub>		14+ a-g C <sub>3</sub>		14+ a-g C <sub>4</sub>		14+ a-g C <sub>5</sub>		14+ a-g C <sub>6</sub>		14+ a-g C <sub>7</sub>	
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
14	1	7	21	35	35	21	7	1						
15	7	42	105	140	105	42	7	7						
16	21	105	210	210	105	21	42	21						
17	35	140	210	140	35	105	105	35						
18	35	105	105	35	140	210	140	35						
19	21	42	21	105	210	140	105	21						
20	7	7	42	105	140	105	42	7						
21	1	7	21	35	35	21	7	1						

Die Frequenz dieser 28—42-chromosomigen Pflanzen ist in folgender Übersicht zusammengestellt.

Frequenz der verschiedenchromosomigen F<sub>2</sub>-Pflanzen mit fertilen Kombinationen.

Chromosomenzahl	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Frequenz	1	14	84	280	560	672	448	128	448	672	560	280	84	14	1

Falls durch alle Kombinationen der 14+i-chromosomigen Gameten die entwicklungsfähigen Pflanzen erzeugt würden, so sollte jede Kombinationsfrequenz mit einer normalen Wahrscheinlichkeitskurve dargestellt werden können (wie die Tabelle 13). Da aber die Nachkommen je nach der Art der Chromosomenkombinationen nicht alle entwicklungsfähig sind, so ergibt sich eine Abweichung in der Kombinationsfrequenz. So z. B.  $7 \times 7 = 49$  zwischen den Gameten (14+a-g C<sub>1</sub>) und (14+a-g C<sub>6</sub>),

1) Das Verhältnis zwischen den sterilen und fertilen Kombinationen ist 12138:4246 (aus der Tabelle 13 und 14).

insofern man die fertilen und sterilen Kombinationen zusammenrechnet. Aber eine Gamete  $(14+a)$  kann nur mit einer Gamete von der Formel  $14+bcdefg$  eine fertile Kombination  $14+14+abcdefg$  ausführen, wodurch eine 35-chromosomige Pflanze geschaffen wird. Das gilt auch bei den Gameten  $(14+b)$ ,  $(14+c)$ , ..... und  $(14+g)$  also im ganzen  ${}^7C_1 \times 1 = 7$ .<sup>1)</sup> Ähnlicherweise kann man die fertilen Kombinationen durch die Vereinigung von  $(14+{}_{a-g}C_4)$  und  $(14+{}_{a-g}C_4)$  erklären. Eine Gamete  $(14+abcd)$  kann durch die fertile Kombination mit einer andern  $(14+aefg)$ ,  $(14+befg)$ ,  $(14+cefg)$  oder  $(14+defg)$  einen Nachkommen mit 36 Chromosomen bilden. Deshalb betragen die fertilen Kombinationen im ganzen

$${}^7C_4 \times {}_4C_3 = 35 \times 4 = 140.$$

Um diese Frequenz der Nachkommen mit fertilen Kombinationen in der  $F_2$ -Generation zu bestätigen, muss man allermindestens 4246 Individuen (Tabelle 14) prüfen, was mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist. Mit der Zu- oder Abnahme der Chromosomenzahlen in weiteren Generationen wird es aber immer leichter, diese theoretischen Erwägungen betreffs der Frequenz zu bestätigen. In ähnlicher Weise will ich weiter unten die Frequenz der Nachkommen mit 36-41 Chromosomen zeigen. Die theoretischen und experimentellen Resultate sind dabei parallel angeführt. Die Zahlenverhältnisse der Nachkommen der 29—34-chromosomigen Pflanzen sind in der folgenden Tabelle mit Klammern gekennzeichnet.

---

1) Unter dieser Formel versteht man die mathematische Kombination.

Wenn man beispielsweise die Zusammensetzung der Chromosomenkonstellation dieser Pflanze folgendermassen annimmt:

$$36 = 2(14 + a) + bcdefg,$$

so lassen sich die Gametenarten und ihre fertilen Kombinationen folgenderweise zu einer Tabelle vereinigen.

Tabelle 15.

1. Frequenz der verschiedenchromosomigen Nachkommen der 36- (oder 34-) chromosomigen Pflanzen fertiler Kombination.

Frequenz .....	1	6	15	20	15	6	1
Chromosomenzahl...	15	15 + b-g C <sub>1</sub>	15 + b-g C <sub>2</sub>	15 + b-g C <sub>3</sub>	15 + b-g C <sub>4</sub>	15 + b-g C <sub>5</sub>	21
1 15	×	×	×	×	×	×	1
6 16	×	×	×	×	×	6	6
15 17	×	×	×	×	15	30	15
20 18	×	×	×	20	60	60	20
15 19	×	×	15	60	90	60	15
6 20	×	6	30	60	60	30	6
1 21	1	6	15	20	15	6	1

Die Fälle, wo ausschliesslich sterile Kombinationen erfolgten, sind hier mit " × " gekennzeichnet. Die gleichchromosomigen Pflanzen in dieser Tabelle sind in der nächsten Tafel zusammengestellt.

Chromosomenzahl	36	37	38	39	40	41	42	Vermehrungsgruppe
	(34)	(33)	(32)	(31)	(30)	(29)	(28)	Verminderungsgruppe
Theoretische Zahl der Pflanzen.	64	192	240	160	60	12	1	

1) Das Verhältnis zwischen den sterilen und fertilen Nachkommen beträgt in diesem Falle 3367 : 729.

Tabelle 16.

2. Frequenz der verschiedenchromosomigen fertil kombinierten Nachkommen der 37-chromosomigen Pflanzen.<sup>1)</sup>

$$37 = 2 \times (14 + ab) + cdefg$$

		↑						
Frequenz .....		1	5	10	10	5	1	
Chromosomenzahl.....		16	$16 + c-gC_1$	$16 + c-gC_2$	$16 + c-gC_3$	$16 + c-gC_4$	21	
♀	1	16	×	×	×	×	×	1
	5	17	×	×	×	×	5	5
	10	18	×	×	×	10	20	10
	10	19	×	×	10	30	30	10
	5	20	×	5	20	30	20	5
	1	21	1	5	10	10	5	1
			↓	↓	↓	↓	↓	↓
Chromosomenzahl		37 (33)	38 (32)	39 (31)	40 (30)	41 (29)	42 (28)	
Theoretische Zahl der Pflanzen.		32	80	80	40	10	1	

Die Chromosmenzahlen der Pflanzen, die von den 36- und 37-chromosomigen abstammen, konnte ich nicht in dem Masse bestimmen, wie es wünschenswert war.

1) Das Verhältnis der beiden Kombinationen beträgt 781:243.

Tabelle 17.

3. Frequenz der verschiedenchromosomigen fertil kombinierten Nachkommen der 38-chromosomigen.<sup>1)</sup>

$$38 = 2 \times (14 + abc) + defg$$

Frequenz .....	1	4	6	4	1
Chromosomenzahl ...	17	17 + a-g C <sub>1</sub>	17 + a-g C <sub>2</sub>	17 + a-g C <sub>3</sub>	21
1     17	x	x	x	x	1
4     18	x	x	x	4	4
6     19	x	x	6	12	6
4     20	x	4	12	12	4
1     21	1	4	6	4	1
	↓	↓	↓	↓	↓
Chromosomenzahl	38 (32)	39 (31)	40 (30)	41 (29)	42 (28)
Theoretische Zahl der Pflanzen	16	32	24	8	1
Experimentelle Resultate	2	6	4	3	0

Die experimentellen Resultate betreffend die 38—42-chromosomigen Nachkommen der 38-chromosomigen stimmen gut mit den theoretischen Erwägungen überein.

1) Das Verhältnis der beiden Kombinationen beträgt in diesem Falle 175:81.





so lassen sich die Gametenarten und ihre Kombinationen in folgender Weise zu einer Tafel vereinigen (Tab. 19). Hier bedeutet das Zeichen „x“ die Sterilität oder die Pflanzen mit steriler Kombination. Die letzteren treten natürlich nur selten auf. Der Kürze halber lasse ich hier in dem durch Kombination erhaltenen Chromosomensatz den gemeinsamen Faktor „18+18“ aus; so ist z. B. anstatt „18+18+e+f+g“ nur „efg“ geschrieben. Dies gilt auch für alle vorhergehenden und folgenden Tabellen.

Aus dieser Übersicht kann man klar ersehen, dass nur diejenigen Nachkommen, welche alle 7 Chromosomen a, b, c, d, e, f und g in ihren somatischen Zellen besitzen, sich normal entwickeln, und dass die Pflanzen ohne sämtliche 7 spezifischen Chromosomen nicht entwicklungsfähig sind. Deshalb können die Nachkommen mit fertiler Kombination keine Chromosomenzahl besitzen, die weniger als 39 beträgt.

5. Frequenz der verschiedenchromosomigen fertil kombinierten Nachkommen der 40-chromosomigen.

Tabelle 20.<sup>1)</sup>

$$40 = 2 \times 19^b + 2^1$$

$$19^b = 14 + a + b + c + d + e$$

$$2^1 = f + g$$

♀ \ ♂	19	19+f	19+g	19+f+g
19	x	x	x	fg
19+f	x	x	fg	ffg
19+g	x	fg	x	fgg
19+f+g	fg	ffg	fgg	ffgg

Chromosomenzahl	40	:	41	:	42
Theoretische Zahl der Nachkommen	4	:	4	:	1
Experimentelle Zahl	9	:	20	:	3

1) Siehe nächste Seite (Fussnote 1, b)!

Tabelle 21<sup>1)</sup>.

## 6. Frequenz der verschiedenchromosomigen fertil kombinierten Nachkommen der 41-chromosomigen.

$$41 = 2 \times 20^b + 1^i$$

$$2^b = 14 + a + b + c + d + e + f$$

$$1^i = g$$

	♂	20	20+g
♀			
20		×	g
20+g		g	gg

	↓	↓
theoretisch	2	1
experimentell	59	18

Wenn wir diese Tabellen (14-21) durchsehen, so ist bei den 38- und 39-chromosomigen eine gute Übereinstimmung zwischen den beobachteten Resultaten und den berechneten ersichtlich. Dagegen bei den 40- und 41-chromosomigen weichen die erstern von den letztern beträchtlich ab, was aber zum Teil auf die Chromatinelimination zurückzuführen ist<sup>2)</sup>.

1) Wir können diese Resultate (Tab. 19-21) in folgender Weise tabulieren.

Chromosomenzahl der Nachkommen	Beobachtung (Frequenz der Nachkommen mit der entsprechenden Chromosomenzahl)	Erwartung	Abweichung (Beobachtung - Erwartung)
39	8	7.41 ± 2.28	+0.59
(a) 40	9	11.11 ± 2.48	-2.11
41	7	5.55 ± 2.07	+1.45
42	1	0.93 ± 0.94	+0.07
40	9	14.22 ± 2.81	-5.22
(b) 41	20	14.22 ± 2.81	+5.78
42	3	3.56 ± 1.77	-0.56
41	59	51.33 ± 4.13	+7.67
(c) 42	18	25.67 ± 4.13	-7.67

2) In den 38- und 39-chromosomigen wird die Frequenz durch diese Elimination nicht besonders berührt.

Eine Zeitlang war ich der Ansicht, dass nur die 14- oder 21-chromosomigen Pollenkörner befruchtungsfähig seien. Danach müssten die 15—20-chromosomigen Pollenkörner im Gegensatz zu der oben vertretenen Ansicht steril sein. Die dadurch bedingten Kombinationen der elterlichen Gameten habe ich in der Tabelle 14 mit dickem Druck ausgezeichnet. Weiterhin kann man das Verhältnis in den weiteren Generationen der Vermehrungs- sowie Verminderungsgruppe wie folgt darstellen. Auch die Nachkommen der fertil kombinierten 36-41-chromosomigen Pflanzen werden in der nächsten Zahlentafel berücksichtigt.

Tabelle 22.

	Nachkommen								Vermehrungsgruppe Verminderungsgruppe	
	35 (34)	36 (33)	37 (32)	38 (31)	39 (30)	40 (29)	41 (28)	42		
Elternpflanzen	35	1	7	21	35	35	21	7	1	
	36 (34)		1	6	15	20	15	6	1	
	37 (33)			1	5	10	10	5	1	
	38 (32)				1	4	6	4	1	
	39 (31)					1	3	3	1	
	40 (30)						1	2	1	
	41 (29)								1	1

Wir müssen jedoch annehmen, dass alle Pollen- und Eikerne mit 14-21 Chromosomen lebensfähig sind, da es viele steril kombinierte Pflanzen gibt, die aber schliesslich in den weiteren Generationen meist zugrunde gehen, indem sie irgend eines der spezifischen 7 Chromosomen verloren haben. Diese Pflanzen werden durch die Verschmelzung zweier Gameten erzeugt, deren Chromosomenzahlen 15-20 betragen (vgl. Formel 2, Seite 88).

Durch die direkte mikroskopische Beobachtung des Plasmareichtums und der starken Turgeszenz im Wasser kann die Lebensfähigkeit der meisten Pollenkörner der pentaploiden Bastarde auch bestätigt werden. Die Sterilität dieser Bastarde kann daher nicht der Unfähigkeit der

Pollenkörner selbst zugeschrieben werden, sondern muss der Kombinationsweise der Chromosomen der Zygoten zur Last gelegt werden. Doch ist es auch denkbar, dass die 14- und 21-chromosomigen Pollenkörner viel rascher durch die Griffelgewebe eindringen und früher den Fruchtknoten erreichen als die 15–20-chromosomigen. Meine fortdauernden Untersuchungen stützen diese Annahme. Auf diesbezügliche Erörterungen will ich aber bei anderer Gelegenheit eingehen.<sup>1)</sup>

In neuerer Zeit hat VAN OVEREEM (1920) über die Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera* eine interessante Mitteilung veröffentlicht. Ich will seine Resultate kurz resümieren. Die Nachkommenschaft triploider Formen ( $2x=21$ ) ist nicht einförmig. Bei der Selbstbestäubung entsteht in der  $F_2$ -Generation eine grosse Zahl sehr verschiedener Typen. Die starke Variation im Habitus geht mit einer verschiedenen Chromosomenzahl zusammen. Diese wechselt, abgesehen von einigen Ausnahmen, zwischen 14 und 28. Durch reziproke Kreuzungen zwischen triploiden Formen einerseits und di- und tetraploiden Formen andererseits konnte folgendes festgestellt werden: in den Eizellen der triploiden Formen kann die Zahl der Chromosomen zwischen 7 und 14 wechseln. Alle verschiedenchromosomigen Gameten sind dort lebensfähig. Hieraus geht hervor, dass die Extrachromosomen sich willkürlich auf die beiden Tochterkerne verteilen, meistens den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit gemäss. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen verläuft in ganz derselben Weise. Die Resultate derjenigen Kreuzungen, bei denen eine triploide Form als Vaterpflanze benützt wurde, zeigten aber, dass von den männlichen Kernen nur 7 oder 14 Chromosomen mitgebracht worden sind. Die Pollenkörner mit zwischenliegenden Zahlen gehen zugrunde oder sind steril. Ihre Menge beträgt nach den ausgeführten Zählungen etwa drei Viertel der ganzen Pollenkörnerzahl. Dieser grosse Prozentsatz steriler Pollenkörner ist nach VAN OVEREEM eine der wichtigen Ursachen der grossen Selbststerilität der triploiden Formen.

---

(1) Siehe Anhang zu dieser Arbeit.

Nehmen wir einmal an, dass das Verhalten der verschiedenchromosomigen Nachkommen des Weizens mit denjenigen von *Oenothera* ganz identisch sei, wie ich schon in der Tabelle 22 angegeben habe, so müssten z. B. 41- und 42-chromosomige Nachkommen aus den 41-chromosomigen Pflanzen im Zahlenverhältnis 1:1 (oder theoretisch 3:2, durch mikroskopische Beobachtung bestimmt) erscheinen. Die experimentellen Resultate zeigten jedoch 59:18 (ca. 3.27:1). Dieses Verhältnis ist aber leicht begreiflich unter Annahme, dass die 20- und 21-chromosomigen Pollen ganz gleiche Lebensfähigkeit haben. Wie ich bei Gelegenheit der „Tetradenbildung“ geschrieben habe, ist das Zahlenverhältnis dieser zweierlei Pollen 154:100 (ca. 3:2). Wenn man das Verhältnis in den Eikernen auch als gleich annimmt, so werden die 41- und 42-chromosomigen Nachkommen in dre folgenden Verteilung erscheinen:

Tabelle 23.

		♂		Chromosomenzahl Zahl der Pollenkörner.
		20	21	
♀	20	154	100	
	21	154	100	

40 : 41 : 42      Diploide Zahl der Chromosomen.  
 23716 : 30800 : 10000      Verhältnis.

Das Zahlenverhältnis der 41- und 42-chromosomigen Nachkommen beträgt also etwa 3:1.

Nimmt man aber die 21-chromosomigen Pollen allein als lebensfähig an, so würde das Zahlenverhältnis, selbst wenn man die Chromatindiminution in den Embryosackzellen in Betracht ziehen wollte, höchstens nur 1.54:1 sein. Man ist nun berechtigt anzunehmen, dass die Pollenkörner ebensostark lebensfähig sind wie die Eikerne, und dass daraus die 41- und 42-chromosomigen Nachkommen im Verhältnis von ca. 3:1 erzeugt werden. In seltenen Fällen erscheinen 40-chromosomige Pflanzen, die durch die Kombination (20<sup>b</sup> + 0<sup>i</sup>) zustande

gekommen sein müssen. Die Beantwortung der Frage, ob es eine Sterblichkeit der Embryonen gibt, und ob das Zahlenverhältnis zwischen den 40 (20<sup>b</sup>)-chromosomigen einerseits und den 41- und 42-chromosomigen Pflanzen andererseits ebensoviel beträgt wie theoretisch erwartet werden kann, nämlich 2.3716 : 4.08 (3.08 + 1.00), muss vorläufig noch bis zu einem späteren Abschnitt zurückgestellt werden (Siehe S. 173).

Unter 43 untersuchten Pflanzen standen die 40-, 41- und 42-chromosomigen Nachkommen der 41-chromosomigen Eltern im nachbezeichneten Verhältnis.

Tabelle 24.

Chromosomenzahl der Nachkommen	40	41	42
Zahl der Pflanzen	2	31	10

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass das Zahlenverhältnis zwischen den 41- und 42-chromosomigen Pflanzen *ca.* 3 : 1 ist. Damit dieses Zahlenverhältnis sich ergibt, ist es notwendig, dass die Proportion zwischen den 20- und 21-chromosomigen Gameten *ca.* 3 : 2<sup>1)</sup> beträgt, und dass alle gleichmässig stark lebensfähig sind. Dann kann man ohne grosse Schwierigkeit theoretisch die Nachkommen mit 40, 41 und 42 Chromosomen im Zahlenverhältnis *ca.* 2.3 : 3 : 1 erwarten.

Nun ist die Zahl der steril kombinierten 40-chromosomigen Pflanzen aber in meinem Versuche viel kleiner als erwartet, d. h. das Zahlenverhältnis der drei verschiedenchromosomigen Pflanzen ist in Wirklichkeit 0.2 : 3 : 1<sup>1)</sup>. Das bedeutet ohne Zweifel, dass, obwohl die Gelegenheit zur Kombination (20 + 20) ebensoviel wie theoretisch erwartet, vorhanden war, einige der 40-chromosomigen nach der Befruchtung früher oder später abstarben, und es ist auch teilweise möglich, dass die Ursache der Störung in einer verschiedenen Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zu suchen ist.<sup>2)</sup>

1) Die experimentellen Resultate kann man auch im zweiten Teile ansehen.

2) Siehe Anhang! Vgl. auch HERIBERT-NILSSON, (1915, 1920), CORRENS (1917, 1918, 1922).

Auch bei anderen 36—40-chromosomigen Pflanzen ist eine derartige Annahme denkbar. Dies wird dadurch positiv nachgewiesen, dass die theoretische Erwartung und die experimentellen Resultate bei den Nachkommen der 38- und 39-chromosomigen Pflanzen im grossen und ganzen übereinstimmen.

Unter den Nachkommen aus den fertil kombinierten 40-chromosomigen Pflanzen sind jedoch die 41-chromosomigen Pflanzen zahlreicher als erwartet. Was die Zahlenverhältnisse der Nachkommen bei Pflanzen mit unbeständigem Chromosomensatz betrifft, darauf werde ich in einer künftigen Mitteilung genauer eingehen.

Unsere jetzigen Kenntnisse über die Zahlenschwankung der Chromosomen in den Nachkommen des pentaploiden Bastardes können wir folgendermassen kurz zusammenfassen:

1) Bei den Nachkommen aus den Vermehrungsgruppen (36—41-chromosomigen) nimmt die Chromosomenzahl früher oder später bis 42 zu.

Die Mindestzahl der Chromosomen in irgend einem der folgenden Jahre beträgt ebensoviel wie in der vorjährigen Pflanze, und die Zahlen erfahren keine Abnahme.

2) Diese Erscheinung wird dadurch bedingt, dass bei der Entwicklung einer normalen Pflanze in dieser Gruppe, die 7 (a, b, c, d, e, f und g) Chromosomen in ihrer Gesamtheit notwendig sind.

Soweit die Vermehrungsgruppe! Wenden wir uns jetzt der Verminderungsgruppe zu!

Als zur Verminderungsgruppe gehörig habe ich bisher nur den Bastard *Triticum durum* × *vulgare* behandelt. Wie ich schon geschrieben habe, gibt es in der F<sub>2</sub>-Generation dieses Bastardes zahlreiche Individuen, die der Verminderungsgruppe angehören. Das Verhältnis zwischen beiden Gruppen ist 13:5. In der weiteren Generation dieses Bastardes wird eine stärkere Chromatindiminution beobachtet, wie in der F<sub>2</sub>-Generation. Die Nachkommen der 29-chromosomigen Pflanzen erscheinen im folgenden Verhältnis:

Nummer der Pflanzen	29	28	Chromosomenzahl
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	F <sub>4</sub> { 21-28 28-4		Zahl der Nachkommen
Summe	1	15	

Unter den Nachkommen der 29-chromosomigen Bastarde erscheinen Pflanzen mit 28 konstanten Chromosomen immer zahlreicher als 29-chromosomige. Das Verhältnis 1:3 zwischen den 15- und 14-chromosomigen Pollen in den 29-chromosomigen Pflanzen kann durch die direkte mikroskopische Beobachtung bestätigt werden. Wenn wir dasselbe Verhältnis auch für die Eikerne annehmen, so sollten die 29- und 28-chromosomigen Nachkommen in folgender Anzahl erscheinen:

		♂		Chromosomenzahl Frequenz der Gameten mit der genannten Chromosomenzahl
		15	14	
♀	15	1	3	
	14	1 (sterile Komb.)	3	
		3	9	
		29	: 28	Zahl der Chromosomen
		6	: 9	Zahl der Nachkommen
		(2	: 3)	

Tatsächlich gibt es aber einen grossen Unterschied zwischen diesem berechneten Verhältnis (2:3) und den experimentellen Resultaten (1:15).

Wir müssen diese Erscheinung irgend einer oder beiden der folgenden Ursachen zuschreiben.

1) Die 14-chromosomigen Pollenkörner und Eikerne müssen häufiger vorkommen als ich tatsächlich im Experiment festgestellt habe.

2) Die 14-chromosomigen Pollenkörner haben besonders starke Zuwachsgeschwindigkeit der Schläuche im Vergleich mit den 15-chro-



mosomigen.<sup>1)</sup> Dies wird die Hauptursache sein (Konkurrenz zwischen den 14- und 15-chromosomigen Pollenschläuchen).

Man kann auch daran denken, dass die Zahl der geprüften Pflanzen nicht ausgereicht hat zur Feststellung des Tatbestandes.

Die vergleichenden cytologischen Untersuchungen über die Nachkommen des 30-chromosomigen  $F_3$ -Bastardes (*T. polonicum* × *Spelta*) und diejenigen des Bastardes *T. durum* × *vulgare* besitzen ein grosses Interesse. Ich werde aber die Ergebnisse in einer anderen Arbeit veröffentlichen.

Die Zahl der bivalenten Chromosomen in der Verminderungsgruppe beträgt immer 14. Deshalb wird kein Individuum erzeugt durch die folgenden sterilen Kombinationen.<sup>1)</sup>

$$\begin{aligned} 30 &= 15^b \\ 31 &= 15^b + 1^i \\ 32 &= 15^b + 2^i \quad \text{oder } 16^b \\ 33 &= 15^b + 3^i \quad \text{oder } 16^b + 1^i \\ 34 &= 15^b + 4^i, 16^b + 2^i \quad \text{oder } 17^b + 0^i \end{aligned}$$

Bei dieser Verminderungsgruppe kann man sicher schliessen, dass die Chromosomenzahl der Nachkommen der 29—34-chromosomigen Pflanzen sich alljährlich vermindert, bis sie 28 beträgt. Höchstens bleibt sie gleichzählig.

---

1) Auch in dem Globe-Mutanten von *Datura* ( $2x=25$ ) wird ein überschüssiges Chromosom oft eliminiert. BLAKESLEE (1922 a) äussert sich hierüber: "A peculiarity in the inheritance of the Globe was found to be that the Globe complex is transmitted to only about one fourth of its offspring when a Globe parent is selfed; that about the same proportion of one fourth Globes only appear in the offspring when the Globe parent is crossed with pollen from a normal plant ( $2x=24$ )" (Seite 17).

2) Die steril kombinierten  $F_4$ -Pflanzen ( $34=16^b+2^i$  und  $34=15^b+4^i$ ) würden aus den Pflanzen in der Vermehrungsgruppe abstammen (Siehe Seite 47, Tabelle 8!)

### 11. Die Chromosomenkombination in ihrem Zusammenhang mit der Sterblichkeit bei den pentaploiden Bastarden.<sup>1)</sup>

Über den Prozentsatz der gekeimten Körner und der vollkommen entwickelten verschiedenchromosomigen Pflanzen möchte ich aus meiner Vorarbeit<sup>2)</sup> das in Tabelle VI zusammengefasste Resultat anführen.

Tabelle 25.

Prozentsatz der gekeimten Körner und der vollkommen gewachsenen Pflanzen.

	Gesäte Samen	Gekeimte Körner	Vollkommen ausgewachsene Pflanzen	Sterblichkeit
F <sub>2</sub> <i>T. dur.</i> × <i>T. vulg.</i>	a)	4 (100 %)	1 (25.0 %)	
	b)	37 ( „ )	23 (62.1 %)	
	c)	+ 82	43 (52.4 %)	10 (12.1 %)
F <sub>2</sub> <i>T. turg.</i> × <i>T. comp.</i>	123	84 (68.2 %)	34 (27.6 %)	72.3 %
F <sub>2</sub> <i>T. pol.</i> × <i>T. spel.</i>	19	8 (42.1 %)	6 (31.5 %)	68.4 %
F <sub>2</sub> <i>T. pol.</i> × <i>T. spel.</i>	42	30 (71.4 %)	17 (40.4 %)	59.5 %

Die Zahl der zur Entwicklung gelangten Pflanzen erfährt eine beträchtliche Verringerung im Vergleich mit den gesäten Körnern.

Unter den Versuchspflanzen kamen oft solche zum Vorschein, die nicht länger als 40 cm waren und keine besondere Schädigung durch Pilze, Insekten usw. erlitten hatten. Und zwar fand ich solche besonders unter den F<sub>3</sub>-Nachkommen der 36-chromosomigen Pflanzen mit steriler Kombination (*Triticum polonicum* × *Spelta* F<sub>3</sub> 10). Ihr Zwergwuchs dürfte hauptsächlich durch die besondere Kombination der Chromosomen bedingt sein.

1) Die Sterblichkeit der Samen und der Pflanzen verändert sich unter dem Einfluss von äusseren Bedingungen, wie Boden, Insekten, Pilze usw. in hohem Masse. Deshalb kann man bisweilen den Resultaten nicht vertrauen. Im Jahre 1921 habe ich sogar bei reinen *Triticum*-Arten nur 829 Pflanzen aus 2607 Samen gezogen.

2) KIHARA (1921).

Die Sterblichkeit der verschiedenchromosomigen Nachkommen in den F<sub>3</sub>-, F<sub>4</sub>- und F<sub>5</sub>-Generationen wurde weiterhin in den nachfolgenden Jahren (1921—22) beobachtet. Die Samen der F<sub>3</sub>-Pflanzen, deren Fruchtbarkeit im Jahre 1920 genauer untersucht worden war, kamen im nächsten Jahre (1921) zur Aussaat. Die Sterblichkeit der Pflanzen in der Verminderungsgruppe habe ich ebenso geprüft.

Tabelle 26.

Die Sterblichkeit der Pflanzen in der Vermehrungs- und Verminderungsgruppe.

	Nummer der Pflanzen.	Chr. zahl in der vorigen Gen.	Gesäte Samen.	Vollkommen entwickelte Pflanzen.	Sterblichkeit.	
<i>T. polanicum</i> × <i>T. Spelta</i>	F <sub>4</sub>	2-1	38	13	4	69,23 %
		2-20	39	5	1	45,37 %
		2-6		29	19	
		2-14		44	18	
		2-5		41	27	
		2-4	40	56	34	39,28 %
2-8	41	67	50	39,26 %		
2-21		122	62			
2-9		30	21			
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	F <sub>3</sub>	21	30	54	12	77,77 %
		28	33	23	11	52,17 %

Bei den Bastarden (*T. polanicum* × *Spelta*) besitzen die F<sub>4</sub>-Nachkommen der 38-chromosomigen Pflanze die höchste Sterblichkeit, und diejenigen der 41-chromosomigen die niedrigste. Dies muss durch häufigeres Absterben der Pflanzen mit sterilen Kombinationen hervorgerufen werden, die in den minderchromosomigen Pflanzen der Vermehrungsgruppe häufiger auftreten. Die Sterblichkeit der Nachkommen des Bastardes *T. durum* × *T. vulgare*, welche zur Verminderungsgruppe gehören, sollte sich theoretisch mit der Abnahme der Chromosomen erniedrigen. Die Versuchsergebnisse bestätigten aber diese Erwartung nicht in allen Stücken. Im folgenden Jahre (1922) habe ich folgendes Zählresultat erhalten :

Tabelle 27.

Sterblichkeit der Pflanzen mit fertilen Kombinationen.

Pflanzen.	Chr. zahl in der vorigen Gen.	Gesäte Samen.	Entwickelt		Sterblichkeit
			normal	zwergf.	
<i>T. polonicum</i> × <i>T. Spelta</i> (1922)	F <sub>3</sub> { 38 (1921)	44	20	+ 0 = 20	54,54 %
		28	258	126	+ 0 = 126
<i>T. durum</i> × <i>T. vulgare</i>	F <sub>4</sub> { 29 38 39 40 42	145	79	+ 0 = 79	45,51 %
		160	83	+ 0 = 83	48,12 %
		101	27	+ 3 = 30	70,29 %
		198	143	+ 2 = 145	26,76 %
<i>T. polonicum</i> × <i>T. Spelta</i>	F <sub>5</sub> { 39 40 41 42	160	96	+ 0 = 96	40,00 %
		91	40	+ 8 = 48	47,25 %
		183	89	+ 7 = 96	47,54 %
		734	459 <sup>1)</sup> + 53 <sup>2)</sup> = 512	30,24 %	
	42	710	459	+ 0 = 459	35,35 %

Wenn wir die 42-chromosomigen Pflanzen des F<sub>5</sub>-Bastardes *T. polonicum* × *Spelta*, die sich normal entwickelten und vollkommene Fruchtbarkeit besaßen, hier als Kontrollpflanzen ansehen, so erscheint der Entwicklungsgrad der anderen Pflanzen viel schwächer. Sie erlitten ferner besonders in diesem Jahre eine grosse Beschädigung durch Insekten (*Agriotes*-Arten). Ich kann mir also nicht klar werden, ob eine Beziehung zwischen Sterblichkeit und sterilen Chromosomenkombinationen hier vorhanden ist oder nicht. Bei dem Bastarde *T. durum* × *T. vulgare* wurde diese Beziehung, infolge der grösseren Sterblichkeit der 42-chromosomigen Pflanzen, die im Jahre 1922 gezüchtet worden waren, nicht sicher konstatiert.

1) Diese Individuen haben 41 oder 42 Chromosomen.

2) „ „ haben immer 40 (20+20) Chromosomen.

Was nun die Pflanzen mit steriler Kombination betrifft, so konnte ich einen hohen Grad der Sterblichkeit konstatieren.

Tabelle 28.

Sterblichkeit der Pflanzen mit sterilen Kombinationen.

Nr. der Pflanzen	Chromosomenzahl in der vorigen Generation.	Gesäte Samen.	Entwick. Pflanzen	Sterbl.	
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i> F <sub>5</sub>	{ 2-1-10 2-5-10	39 (19 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup> )	2	1 (alle zwerg)	50.0 %
		„	8	2 ( „ )	75.0 %
„ F <sub>3</sub>	{ 10	36 (16 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup> )	11	3	72.7 %
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i> F <sub>4</sub>	{ 2-2 13-1 16-2 22-1 22-2	—	12	5	73.4 %
		37 (17 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup> )	2	0	
		—	41	7	
		—	24	9	
		—	15	4	

Die 40-chromosomigen Pflanzen<sup>1)</sup> mit der sterilen Kombination (20+20) zeigen aber nicht so hohe Sterblichkeit.

Ihre Sterblichkeit ist sogar niedriger als diejenige der Nachkommen der fertil kombinierten 40-chromosomigen Pflanzen (vgl. Tab. 26 S. 107) nämlich:

Nr. der Pflanzen.	Gesäte Samen.	Entwickelte Pflanzen.	Sterblichkeit.
<i>T. polonicum</i> 2-8-13 × F <sub>5</sub>	16	13	18.74 %
<i>Spelta</i> 2-8-31	23	20	13.04 %

Die 40-chromosomigen Nachkommen mit der sterilen Kombination von den 41-chromosomigen Pflanzen (*T. polonicum* × *Spelta* F<sub>3</sub> 2-8) weisen immer Zwerghabitus auf. Ihnen fehlt ein Paar Chromosomen

1) Diese Pflanzen müssen als neue Form aufgefasst werden.

von der Dinkel-Reihe, eines von denen, die in der heterotypischen Kernplatte isoliert geblieben sind.

Wie ich auf Seite 163 aufmerksam gemacht habe, besitzen die 40-chromosomigen Pflanzen mit steriler Kombination etwas niedrigere Fruchtbarkeit als diejenigen der fertilen Kombination. Sie zeigen dennoch nicht so hohe Sterblichkeit und haben konstante Chromosomenzahl. Aus dieser Tatsache kann man leicht ersehen dass einigen Nachkommen dieses Bastardes bisweilen ein Paar Chromosomen fehlt und sie eine konstante Chromosomenzahl besitzen, die nicht das Multiple von 7 darstellt.

Ausser diesen steril kombinierten 40-chromosomigen Bastardnachkommen haben die Pflanzen mit den sterilen Kombinationen im allgemeinen ganz niedrige Fruchtbarkeit. Ihre Samen sind klein und gefaltet und ihre Sterblichkeit ist so hoch, dass ihre Nachkommen im Vergleich mit denjenigen der fertilen Kombinationen an Zahl sehr gering sind. Theoretisch werden diese Pflanzen mit den sterilen Kombinationen zuletzt konstante 30-, 32-, 34-, 36-, 38- und 40-chromosomige Nachkommen liefern, wenn sie nicht vollkommen steril sind. Ich habe darunter nur konstant 40-chromosomige Pflanzen gefunden. Andere erblich konstante Pflanzen habe ich aber bisher nicht entdecken können, wie man aus Tabelle 10 ersehen kann. Solche Pflanzen dürften ganz oder fast steril sein.

Ich konnte leider die Beziehung zwischen der Sterblichkeit und der Chromosomenkombination des bestimmten Bastardes wegen des häufigen Absterbens der Pflanzen durch andere Ursachen nicht sehr klar bestätigen. Man kann jedoch mit Recht annehmen, dass die Sterblichkeit der Nachkommen derjenigen Pflanzen höher sei, die in der vorigen Generation eine niedrige Fruchtbarkeit aufgewiesen haben. Dann könnte man mit höchster Wahrscheinlichkeit sagen, dass die Sterblichkeit bzw. die Fruchtbarkeit in den pentaploiden Bastarden in enger Beziehung zu den Chromosomenkombinationen steht.

**12. Die Chromosomenzahl und die Chromosomenkombinationen  
in ihrer Beziehung zur Sterilität bei den pentaploiden  
Bastarden des Weizens.**

a. Bastard zwischen *T. polonicum* × *Spelta*.

Ich habe schon früher berichtet (KIHARA, 1921), dass die Fruchtbarkeit dieses Bastardes in der Vermehrungsgruppe alljährlich zunimmt. Dies wird aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Tabelle 29.  
Durchschnittliche Zahl der Körner pro Ähre.<sup>1)</sup>  
(1922)

Nr. der Pflanzen	Chromosomenzahl.	Zahl der Ähren	Durchschnittliche Ährchenzahl pro Ähre	Durchschnittliche Körnerzahl pro Ähre	Bemerkungen
P { <i>T. polonicum</i> <i>T. Spelta</i>	28	20	24	29.8	Zu spät gesät
	42	20	18	16.5	
F <sub>1</sub> ( <i>T. polonicum</i> × <i>T. Spelta</i> )	35	2	18	7.5	
F <sub>2</sub> 2 ( „ )	38	1	20	10.0	
F <sub>3</sub> 2-1 ( „ )	38	2	19	9.0	
2-20 ( „ )	39	4	18	3.5	Schwach entwickelt
2-6 ( „ )	39	3	19	13.0	
2-14 ( „ )	39	4	18	15.0	Im Durchschnitt
2-5 ( „ )	39	5	18	15.4	
2-4 ( „ )	40	4	19	18.0	Im Durchschnitt
2-8 ( „ )	41	4	18	22.75	
2-21 ( „ )	41	7	15	26.0	
2-9 ( „ )	41	2	18	30.0	

1) Die Fruchtbarkeit einer Pflanze verändert sich durch den Einfluss der äusseren Bedingungen in hohem Masse. Doch kann man die Fruchtbarkeit von Pflanzen vergleichen, die zur gleichen Zeit und am gleichen Orte gezogen sind. Die durchschnittliche Körnerzahl pro Ähre der elterlichen Pflanzen war im Jahre (1922) 32.2 (*T. polonicum*) und 23.8 (*T. Spelta*). Dieselbe von *T. polonicum* im Jahre 1921 46.6.

Wie die Tabelle 29 zeigt, besitzen die 41-chromosomigen Pflanzen die höchste Fruchtbarkeit, dagegen die 38-chromosomigen die niedrigste.

Die Zunahme der Fruchtbarkeit geht Hand in Hand mit der Zahlenvermehrung, allerdings mit Ausnahme der 39-chromosomigen  $F_3$  2-20-Bastarde. Die 42-chromosomige Pflanze, die ich unter *T. turgidum* × *compactum*  $F_2$  4 gefunden habe, zeigt vollkommene Fruchtbarkeit. In den Jahren 1921-22 habe ich mich mit den  $F_2$ - und  $F_3$ -Pflanzen von diesem Bastarde weiter beschäftigt. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 30.

Die durchschnittliche Zahl der Körner pro Ähre.  
(*T. polonicum* × *T. Spelta*)

Nr. der Pflanzen	Chromosomenzahl	Zahl der geprüften Ähren	Durchschnittliche Ährchenzahl pro Ähre	Durchschnittliche Körnerzahl pro Ähre	Bemerkung
$F_2$ 6	38	4	18	8,5	Gehört zur Verminderungsgruppe
8	—	3	17	3,7	
$F_3$ 6-3	38	4	20	13,0	
6-4	39	2	18	18,0	
8-1	28	4	22	22,5	
8-2	30	3	17	8,7	

Weiter wurde die Fruchtbarkeit der  $F_4$ -Nachkommen untersucht, deren Chromosomenzahl sicher bestimmt worden ist (Tabelle 31).

Aus diesen Ergebnissen geht klar hervor, dass sich die Fruchtbarkeit der fertilen Nachkommen in der Vermehrungsgruppe mit Zunahme der Chromosomenzahl erhöht. Zwar ist die Fruchtbarkeit der Pflanzen mit derselben Chromosomenzahl in verschiedenen Bastardlinien im allgemeinen ähnlich. So zeigten z. B. die Ähren der 40-chromosomigen Nachkommen von fertiler Kombination durchschnittlich folgende Körnerzahlen: 18,0 ( $F_3$  2-4), 17,7 ( $F_4$  2-6-8), 13,5 ( $F_4$  2-14-11), 14,0



Tabelle 31.

Die durchschnittliche Zahl der Körner pro Ähre in der F<sub>4</sub>-Generation.

<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	Chr. zahl	Bestockung	Zahl der geprüften Ähren	Durchschnitt- liche Körner- zahl pro Ähre	Bemerkungen	
F <sub>4</sub> 2-1-10	39	1	1	2.0	Sterile Kombi- nation (19 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup> ) Fertile Kombination	
-8	39	7	3	1.7		
-9	40	5	2	4.5		
2-6-14	39	9	2	10.0	"	
-8	40	9	3	17.7		
-4	42	9	1	19.0		
2-14-2	39	4	2	1.0	} = 3.0	
-8	39	8	1	5.0		
-11	40	10	2	13.5		
2-5-15	39	17	4	7.0	} = 8.6	
-18	39	>3	3	9.6		
-1	40	15	3	14.0		
-11	40	9	2	18.0	} = 16.0	
2-4-8	41	13	2	8.0	} = 15.55	
-4	41	18	1	9.0		
-16	41	17	2	16.5		
-1	41	15	3	28.7		
2-8-13	40	11	2	8.0	Sterile Kombi- nation (20 <sup>b</sup> )	
-31	40	7	3	11.5		
-37	41	10	1	18.0		
-34	"	6	2	19.5		
-44	"	8	2	19.5		
-43	"	11	3	21.0		
-9	"	9	2	22.0		
-18	"	4	1	22.0		
-7	"	--	2	22.5		
-26	"	16	2	23.5		
-23	"	15	3	25.3		} = 24.03
-3	"	8	2	25.5		
						Fertile Kombination

<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	Chr. zahl	Bestockung	Zahl der geprüften Ähren	Durchschnitt- liche Körner- zahl pro Ähre	Bemerkungen
2-8-1	41	9	1	26.0	} = 30.0 Fertile Kombination
-2	"	8	1	26.0	
-47	"	15	4	26.5	
-12	"	11	2	27.5	
-45	"	11	3	29.7	
-17	"	6	2	30.0	
-46	42	13	1	26.0	
-40	"	13	1	27.0	
-19	"	8	4	29.2	
-21	"	16	3	31.3	
-11	"	11	2	32.5	
-28	"	6	1	34.0	
2-21-12	41		2	17.0	
-15	"		1	24.0	
-2	"		1	27.0	
2-9-22	41	12	3	16.3	} = 22.36 "
-29	"	14	2	17.0	
-15	"	15	2	19.5	
-23	"	7	2	22.5	
-14	"	9	2	24.0	
-18	"	15	2	25.5	
-26	"	11	2	27.5	
-8	"	13	1	28.0	
-19	"	10	1	30.0	
-24	42	18	3	25.0	
-6	"	13	3	28.7	
-3	"	13	2	29.5	

(F<sub>4</sub> 2-5-1) und 18.0 (F<sub>4</sub> 2-5-11), während diese Zahl in F<sub>4</sub> 2-1-9 nur 4.5 beträgt. Die Fruchtbarkeit dieser Pflanze ist also niedriger als diejenige der 40-chromosomigen mit den sterilen Kombinationen (9.0). Zwei Pflanzen mit fertilen Kombinationen in dieser Bastardlinie F<sub>4</sub> 2-1 waren abgeschwächt fertil, wie die Tabelle 31 es zeigt. Weil diese

40-chromosomige Pflanze durch die fertile Kombination entstanden ist, so enthalten ihre Kerne die gesamten 7 Chromosomen (a, b, c.....und g). Die Tatsache, dass die 40-chromosomigen Pflanzen mit fertiler Kombination in gewissen Fällen (wie *T. polonicum* × *Spelta* F<sub>4</sub> 2-1-9) abgeschwächt fertil sind, ist allein aus den theoretischen Erwägungen bezüglich der Chromosomenkombinationen nicht erklärbar. Dies muss durch andere Ursachen, z.B. Ernährung, Beschädigung durch Rostpilze<sup>1)</sup> usw. bedingt worden sein. Man kann auch denken, dass die niedrige Fruchtbarkeit durch Kombination der 28 homologen Chromosomen verursacht werden kann, die von der Emmer- und Dinkelreihe abstammen<sup>2)</sup>. Wenn diese Annahme richtig ist, dann müssen die 28-chromosomigen Pflanzen dieser Bastarde in gewissen Fällen niedrige Fruchtbarkeit aufweisen. Bei *T. polonicum* × *Spelta* und *T. durum* × *vulgare* konnte ich aber solche abgeschwächt fertile Pflanzen mit 28 Chromosomen nicht finden. Doch habe ich eine fast völlig sterile 28-chromosomige Pflanze (*T. polonicum* × *compactum* F<sub>3</sub> 9-1) entdeckt, die sich aber nicht sehr gut entwickelte. Ich bin nicht imstande, hier etwas Genaueres über die Fruchtbarkeit bei *T. polonicum* × *compactum* zu sagen. Im allgemeinen weist dieser Bastard eine niedrige Fruchtbarkeit auf, und auch seine Nachkommen besitzen eine hohe Sterblichkeit. Bei *T. polonicum* × *Spelta* und *T. durum* × *vulgare* aber darf der Einfluss der Kombinationsmodi der 14 gemeinsamen Chromosomen beider Eltern auf ihre Fruchtbarkeit vernachlässigt werden. Nach GOODSPEED und CLAUSEN (1917)<sup>3)</sup> ist der F<sub>1</sub>-Bastard zwischen *Nicotiana tabacum* und *N. sylvestris* fast völlig steril. Es ist schon bekannt, dass die haploide Chromosomenzahl dieses Bastardes 24 ist. Die Gametenserie dieses

---

1) Alle Nachkommen dieser Bastarde der Vermehrungsgruppe waren sehr empfänglich für die Infektion von *Puccinia triticina* und *P. graminis*. Bei *Triticum* sind die Formen in der Dinkelreihe sehr empfindlich für diese Pilze, während die Formen in der Emmerreihe stärker sind. Auch der Zusammenhang zwischen den genetischen Verhältnissen und der Widerstandsfähigkeit gegen Infektion mit Rostpilzen ist von grösstem Interesse. Diesbezügliche Beobachtungen will ich andernorts veröffentlichen.

2) Wir müssen hier bemerken, dass nach TSCHERMAK (1914) der Bastard zwischen *T. dicoccum* (x=14) und *T. dicoccoides* (x=14) abgeschwächt fertil ist.

3) Zitiert nach BABCOCK and CLAUSEN; Genetics in Relation to Agriculture. 1918. Seite 238-244.

Bastardes wird daher nach GOODSPEED und CLAUSEN mit der Formel  $(1+1)^{2n}$  ausgedrückt. Die Rückkreuzungsprodukte mit den elterlichen Pollen (*tabacum* und *sylvestris*) ähneln  $F_1$  und *tabacum*, oder  $F_1$  und *sylvestris* in ihren morphologischen Eigenschaften. Aus diesen Ergebnissen haben GOODSPEED und CLAUSEN den Schluss gezogen, dass die Gameten dieses Bastardes funktionell sind, wenn sie alle oder fast alle *tabacum* oder *sylvestris* Chromosomen besitzen, andere zahlreiche Gameten sind nicht funktionell. Bei pentaploiden Weizenbastarden sind aber nur selten derartige nicht funktionelle Pollen entdeckt worden.

In der  $F_5$ -Generation der oben geschilderten Pflanzen ( $F_4$  2-1-9), die eine fertile Kombination hatten, trotzdem sie in der  $F_4$ -Generation abgeschwächt fertil waren, sind drei Individuen mit 40 und 42 Chromosomen gefunden worden. Die Fruchtbarkeit ist normal, wie es in der nachstehenden Tabelle veranschaulicht ist. Die Nachkommen von 39-chromosomigen Pflanzen mit steriler Kombination, die von  $F_5$ -Pflanzen desselben Bastardes abstammen, sind dagegen vollkommen steril. Diese Tatsache zeigt die gründliche Abweichung zweier Pflanzen mit fertilen und sterilen Chromosomenkombinationen.

Von Pflanzen mit steriler Kombination habe ich daher nur einige Nachkommen erhalten, während die Abkömmlinge von Pflanzen mit fertiler Kombination meist zahlreich waren. Die Nachkommen der sterilen Pflanzen werden meistens durch die Sterilität und die Sterblichkeit eliminiert. Deshalb vermehren sich die steril kombinierten Pflanzen alljährlich weniger, obgleich sie genügend Gelegenheit haben, sich zu vermehren (vgl. auch Tabelle 34, S. 121).

Tabelle 32.

Körnerzahl in der  $F_5$ -Generation.

$F_5$	Chromosomenzahl	Ähren	Durchschnittliche Körnerzahl
2-1-9-1	40	1	13.0
2-1-9-5	40	2	16.5
2-1-9-2	42	2	29.5
2-1-10-1	38-40	4	0.0

} = 14.5 } (Fertile Kombination)  
 } Ganz steril (Sterile Kombination)

b. *T. durum* × *T. vulgare*.

Bei diesem Bastarde wurde auch der Zusammenhang zwischen der Fruchtbarkeit und der Chromosomenzahl bestätigt. Die Fruchtbarkeit der  $F_1$ -Pflanzen ist höher als diejenige anderer pentaploider Bastarde. Wie ich schon geschrieben habe, ist die Anzahl der Pflanzen in der Verminderungsgruppe zahlreicher als in der Vermehrungsgruppe. Dies ist ohne weiteres auf stärkere Chromatindiminution bei der Tetradenbildung zurückzuführen.

Es besteht nämlich möglicherweise auch eine innige Beziehung zwischen der Fruchtbarkeit und der Chromatindiminution, weil die Pflanzen der Verminderungsgruppe mit fertilen Kombinationen immer dann erzeugt werden, wenn nur 14 Chromosomen auf eine oder beide der kopulierenden männlichen oder weiblichen Gameten verteilt werden. Diesen 14-chromosomigen Gameten fehlen alle Einzelchromosomen. Die 15-, 16-.....20- chromosomigen Gameten machen dagegen miteinander partiell sterile Kombinationen aus. (Tabelle 33)

Aus der Tabelle 33 auf der nächsten Seite ergibt sich, dass die 28-chromosomigen Pflanzen die höchste Fruchtbarkeit in der Verminderungsgruppe besitzen, und dass die Fruchtbarkeit in dieser Gruppe mit der Abnahme der Chromosomenzahl erhöht wird.

c. Die sterile Kombination.

Bei den sterilen Bastarden ist die durchschnittliche Zahl der Körner in einer Ähre sehr gering. Es ist aber bemerkenswert, dass die Pflanzen mit 20 Bivalenten relativ hohe Fruchtbarkeit aufweisen. Die Fruchtbarkeit vermindert sich aber mit der Abnahme der Bivalenten.

Tabelle 33.

Die durchschnittliche Körnerzahl pro Ähre in den P-, F<sub>1</sub>-, F<sub>2</sub>-, F<sub>3</sub>-  
und F<sub>4</sub>-Pflanzen (*T. durum* × *T. vulgare*)

	Chromoso- menzahl	Zahl der Ähren	Durchschnittliche Körnerzahl
<i>Triticum vulgare</i>	42	5	36.5 }
<i>Triticum durum</i>	28	5	33.0 }
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i> F <sub>1</sub>	35	3	22.0 }
F <sub>2</sub> 21	30	2	39.5 }
4	31	1	13.5 }
28	33	4	11.0 }
13	37	3	10.3 }
30	38	10	16.9 }
F <sub>3</sub> 21-22	28	2	30.00
21-43	28	3	31.00 } = 31.33
21-25	28	1	33.00
21-28	29	2	30.00
28-4	29	4	28.00
13-1	37	4	0.50 } ... Gestorben in der F <sub>4</sub> -Generation.
	(17 <sup>b</sup> + 3 <sup>1</sup> )		
30-12	39	4	20.20 }
3	40	6	34.1 }
8	40	6	36.0 } = 35.05
F <sub>4</sub> 30-3-2	41	4	30.7 }
30-3-3	41	3	37.0 } = 33.85
30-12-4	39	2	28.5 }
28-4-	28	9	27.6 }
21-28-8	28	2	27.0 }
-7	28	2	25.0 }
-16	28	3	25.7 }
-2	28	1	26.0 } = 25.92
21-28-9	29	3	31.0 }
9-1-	28	5	39.66 }
9-1-	29	4	35.75 }
1-7-1	29	1	18.0 }
19-1-1	30	3	11.00 }

*Triticum polonicum* × *Spelta*.

Nr. der Pflanzen	Kombination (Steril)	Zahl der Ähren	Durchschnittliche Zahl der Körner
F <sub>3</sub> 10-3	16 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup> = 35	2	0
F <sub>2</sub> 10	16 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup> = 36	3	3.7
F <sub>3</sub> 10-1	17 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup> = 37	2	4.0
F <sub>3</sub> 10-5	17 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup> = 37	3	4.0
F <sub>5</sub> 2-8	20 <sup>b</sup> + 0 <sup>i</sup> = 40	15	14.9 <sup>1)</sup> .....
			Durchschnitt (von 9 Linien)

Die Fruchtbarkeit der sterilen Reihe bei *T. durum* × *vulgare* ist etwas höher als bei *T. polonicum* × *Spelta*.

Nr. der Pflanzen	Chromoso- menzahl	Kombination (Steril)	Zahl der Ähren	Durchschnittliche Körnerzahl pro Ähre.
F <sub>4</sub> 22-2-4	34	15 <sup>b</sup> + 4 <sup>i</sup>	5	1.2
2-2-5	34	16 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	2	4.5
16-2-4	35	16 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	4	11.5
22-1-5	36	17 <sup>b</sup> + 2 <sup>i</sup>	1	10.0
22-2-3	37	17 <sup>b</sup> + 3 <sup>i</sup>	3	6.0
30-12-2	39	19 <sup>b</sup> + 1 <sup>i</sup>	2	8.5

Die Fruchtbarkeit dieser Pflanzen ist ziemlich variabel. Aus dieser Tabelle geht hervor, dass die Fruchtbarkeit der sterilen Bastarde bei den Pflanzen mit minderzähligen Chromosomen niedrig ist.

Die Pflanzen mit sterilen Chromosomenkombinationen können in weiteren Generationen durch Selbstbestäubung nie 42 oder 28 konstante diploide Chromosomen erhalten. Denn die 34 = 15<sup>b</sup> + 4<sup>i</sup>-chromosomigen Pflanzen z. B. besitzen 15-, 16-, 17-, 18- und 19-chromosomige Gameten, aus deren willkürlicher Verschmelzung die Entstehung der konstant chromosomigen Pflanzen (5 im ganzen) erfolgt. Wenn wir hier annehmen, dass diesen Pflanzen 2 Chromosomen f und g fehlen,

1) Die 40-chromosomigen Pflanzen von steriler Kombination haben ziemlich hohe Fruchtbarkeit, wenn auch ihre Samen klein und gerunzelt sind. Ihre Fruchtbarkeit ist etwa gleich derjenigen der normal 40-chromosomigen Pflanzen. Wie ich schon oben geschrieben habe, entstehen diese 40-chromosomigen Pflanzen nur selten aus 41-chromosomigen, trotzdem die Frequenz der Gelegenheit für eine derartige Kombination häufiger sein sollte als die der 42-chromosomigen aus 41-chromosomigen Pflanzen. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass diese Embryonen von andern normalen innerhalb derselben Ähre im Laufe der Entwicklung überwunden werden. Bei den konstant 40-chromosomigen (steril kombinierten) wäre aber kein solcher Unterschied vorhanden.

und ferner dass  $15 = 14 + a$ ,  $4^i = bcde$  seien, dann müssen die Chromosomen dieser konstanten Nachkommen folgende Zusammensetzung haben.

$$30 = 14 + 14 + aa$$

$$32 = 14 + 14 + aa + bb$$

$$34 = 14 + 14 + aa + bb + cc$$

$$36 = 14 + 14 + aa + bb + cc + dd$$

$$38 = 14 + 14 + aa + bb + cc + dd + ee$$

Die konstanten  $15^b$ -,  $16^b$ -,  $17^b$ -,  $18^b$ - und  $19^b$ -chromosomigen Pflanzen konnte ich bisher nicht finden. Trotzdem lässt sich vermuten, dass derartige Kombinationen bei der Befruchtung verschiedener pentaploider Bastarde sehr häufig vorkommen dürften. Es ist dabei auch begreiflich, dass sich derartige Embryonen im allgemeinen kaum entwickeln können.

Bei den abgeschwächt fertilen Pflanzen wurden junge Embryonen häufig gefunden, obgleich mein Untersuchungsmaterial nicht ausreichend war. Sie müssen meistens, aber später, in ihrer Entwicklung aufgehalten worden sein. Ähnlicherweise dürften derartige Pflanzen mit stärkster steriler Kombination fast gänzlich zugrundegehen, mit Ausnahme von einigen oben beschriebenen fast völlig sterilen oder abgeschwächt fertilen Pflanzen. Somit lässt sich die theoretische Erwägung von Fertilität und Sterilität durch die Chromosomenhypothese erklären. Dieses möchte ich aber im nächsten Kapitel näher ausführen.

#### d. Fertilitäts- sowie Sterilitätsgrade bei pentaploiden Bastarden.

Wie ich schon im vorigen Abschnitte bemerkt habe, lassen sich die Nachkommen von 35-chromosomigen  $F_1$ -Bastarden je nach ihrer Fruchtbarkeit in zwei Gruppen einteilen, nämlich in fertile und sterile Bastarde mit entsprechenden Chromosomenkombinationen. Nachdem die Embryonen durch Verschmelzung von verschiedenchromosomigen Gameten gebildet sind, werden dieselben in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien eliminiert. Daher sind die Körner einer Ähre, die gut entwickelt sind, grösstenteils solche, die als Embryonen von fertilen Kombinationen zu erklären sind. Es wäre also nicht unrichtig anzunehmen, dass sich die Samen von fertilen Bastarden meistens aus fertilen Kombinationen entwickelt haben.



Das Zahlenverhältnis von beiden Kombinationen ist theoretisch folgendes: (vgl. Kap. 10).

Tabelle 34.

Chromosomenzahl der vorigen Generation (fertile Komb.)	Ihre Nachkommen mit		Verhältnis von beiden Kombinationen
	fertilen Kombinationen	sterilen Kombinationen	
42 (28)	1	0	1:0,0
41 (29)	3	1	1:0,3
40 (30)	9	7	1:0,8
39 (31)	27	37	1:1,4
38 (32)	81	175	1:2,2
37 (33)	243	781	1:3,2
36 (34)	729	3367	1:4,6
35	4246	12138	1:2,9

Setzt man die Zahl der Körner pro Ähre der Pflanzen von vollkommener Fertilität beispielweise als 30, dann zeigen die Verhältniszahlen der fertilen Körner bei den verschiedenchromosomigen fertilen Pflanzen dieser pentaploiden Bastarde folgende Werte:

Chromosomenzahl	Theoretische Zahl der Körner pro Ähre
42 (28)	30.0...(als völlig fertil angenommen)
41 (29)	22.5
40 (30)	16.8
39 (31)	12.6
38 (32)	9.4
37 (33)	7.1
36 (34)	5.3
35	7.7

Es ist sehr merkwürdig, dass die Fruchtbarkeit der 36-chromosomigen Pflanzen theoretisch am niedrigsten ist. Die experimentellen Resultate stehen damit ganz gut in Übereinstimmung.

Tabelle 35.

Körnerzahl pro Ähre bei verschiedenchromosomigen Pflanzen mit  
fertilen Kombinationen.

Chromosomenzahl	Bastarde			Durchschnitt
	<i>T. polonicum</i>	<i>T. durum</i>	<i>T. turgidum</i>	
	× <i>Spelta</i>	× <i>vulgare</i>	× <i>compactum</i>	
28	22.5	31.14		29.41
29	—	28.55		28.55
30	8.7	25.25		19.73
31	—	13.0		13.00
32	—	—		—
33	—	11.0		11.00
34	—	—		—
35	7.5	22.0		14.75
36	—	—	5.33	5.33
37	—	10.3		10.3
38	10.16	16.9		11.85
39	8.78	24.35		12.67
40	14.07	35.05		17.07
41	22.37	33.85		24.28
42	26.55	40.00		29.24

In der Körnerzahl dieser Tabelle sind die Zahlen der Samen von fertilen und sterilen Kombinationen zusammen enthalten. Die Zahl der fertilen Kombinationen ist aber natürlich viel grösser als die der sterilen. Das Verhältnis dieser zweierlei Pflanzen, die von fertilen Eltern abstammen, ist der folgenden Tabelle zu entnehmen (Tabelle 36).

Die Nachkommen von den Pflanzen mit sterilen Kombinationen haben alle sterile Kombinationen. Sie sind meistens abgeschwächt fertil, wie die Tabellen im vorigen Kapitel zeigen. Dass die konstant 40-chromosomigen Pflanzen aber ziemlich hohe Fruchtbarkeit haben, dürfte zum Teile die Folge der Übereinstimmung der Fruchtbarkeit zwischen den 41- und 42-chromosomigen Pflanzen sein.

Tabelle 36.

Chromosomenzahl	Nachkommen der Pflanzen mit fertilen Kombinationen.		Nachkommen der Pflanzen mit sterilen Kombinationen.	
	Fertile Komb.	Sterile Komb.	Fertile Komb.	Sterile Komb.
28	90	: 0	0	: 0
29	11	: 0	0	: 0
30	4	: 0	0	: 0
33	1	: 0	0	: 0
34	0	: 0	0	: 2
35	1	: 0	0	: 2
36	1	: 1	0	: 2
37	2	: 1	0	: 3
38	5	: 0	0	: 0
39	18	: 2	0	: 1
40	25	: 3	0	: 6
41	93	: 0	0	: 0
42	22	: 0	0	: 0

### 13. Über die Sterilität bei Hybriden.

Bei manchen sterilen Hybridenpflanzen, die von gleich- oder ungleichchromosomigen Eltern abstammen, kommen Abnormitäten der Tetradenbildung, durch abnorme Verteilung der Chromosomen bedingt, öfters vor.

Dieser abnormen Tetradenbildung kommt diagnostische Bedeutung für tieferliegende Störungen im Lebensverlauf der Pflanzen zu. TISCHLER (1906) meint, dass die Verhältnisse im (extranuklearen) Plasma in erster Linie an den Unregelmässigkeiten schuld sind, wenn auch wir nicht wissen, ob diese vom Kerne her so beeinflusst seien oder nicht. Er sagt weiter: „Ich neige immer mehr zu der Ansicht, dass vielleicht selbst bei dem ROSENBERGSCHEN Falle die Unmöglichkeit einer Bindung aller Chromosomen, so hochinteressant diese Beobachtung ist, gar nicht

einmal das Ausschlaggebende für das Auftreten der Sterilität bedeutet, sondern dass auch hier das Plasma schon unterernährt oder sonstwie geschädigt sein könnte." Ungeachtet der Ursache der Sterilität, kann man aber daran denken, dass die Pollenkerne oder Eikerne gewisser Hybriden, die durch abnorme Verteilung der Chromosomen diese in ungenügender Zahl oder im Überschuss enthalten, je nach den Umständen ihrer Chromosomenkombinationen eventuell doch befruchtungsfähig seien.

Diese Frage endgültig zu beantworten, ist sehr wichtig, besonders bei der partiellen Fruchtbarkeit der Bastarde, sowie bei den Bastarden zwischen naheverwandten Arten. Solche fertile Kombinationen können bei den Gameten mit zahlreichen Chromosomen öfters vorkommen, weil es ihnen nicht an Gelegenheit fehlt, die ganze Chromosomengarnitur zu erhalten, die für die weitere Lebensfähigkeit der Gameten notwendig ist. Derartige lebensfähige Pollenkörner<sup>1)</sup> habe ich bei sterilen triploiden Weizen- und tetraploiden Weizenroggen-Bastarden gefunden, obwohl dies sehr selten war.

Dazu kommt nun die Frage nach der Ursache der Sterilität dieser triploiden Weizen-Bastarde und Weizenroggen-Bastarde. Beim Aufblühen meiner Bastardpflanzen fand Bestäubung der Narben nicht statt, da die Antherenöffnungen geschlossen bleiben. Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, dass sich die Antheren gar nicht öffnen, wenn fast alle der eingeschlossenen Pollenkörner gestorben sind. Wenn also die Weizenroggen-Bastarde von einigen Autoren (LEIGHTY, 1915, 1920, LOVE and CRAIG, 1918) als selbstfertil oder abgeschwächt selbstfertil betrachtet werden, so müsste die Fertilität ihren Grund darin haben, dass die Antheren durch irgend eine sekundäre Ursache geöffnet wurden und einige fertile Pollenkörner in Wirkung treten liessen.

Man hat auch oft darauf aufmerksam gemacht, dass die männlichen Geschlechtsorgane der Hybriden oder apogamen Pflanzen öfters an Sterilität zu leiden pflegen als die weiblichen. Es scheint mir aber

---

1) Betreffs der diesbezüglichen Untersuchungsmethode siehe S. 84!

wahrscheinlicher, dass sich die beiden Geschlechter wenigstens bei *Triticum*-Bastarden nicht verschieden verhalten dürften.<sup>1)</sup>

Obgleich die Rückkreuzungen der beiden genannten Bastarde mit elterlichen Pollen in meinem Falle erfolglos geblieben waren, sind ähnliche Experimente JESENKO (1912) und auch anderen gelungen. Bei Weizenroggen-Bastarden, die von NAKAO (1911) studiert worden sind, waren die Nachkommen der mit Weizen rückgekreuzten Bastarde auch fertil.

Durch die Rückkreuzung des Weizenroggen-Bastardes, dem NAKAO seine Versuchsmaterialien entnommen hat, entstanden in unserem Versuchsfeld in Sapporo zahlreiche frei wachsende Nachkommen. In der Wurzelspitze der fertilen  $F_3$ -Nachkommen des rückgekreuzten Bastardes habe ich 42 Chromosomen konstatiert, wie in *Triticum vulgare*. Einige Pflanzen, die von einer abgeschwächt fertilen stammten, habe ich als Zählungsmaterial benützt. Zu meinem Erstaunen zeigte einer dieser Bastarde 38 diploide Chromosomen, während die anderen immer die normale Anzahl von 42 Chromosomen aufwiesen. Also ist die Schwankung der Chromosomenzahl in diesem Bastarde ganz identisch mit den pentaploiden Weizen-Bastarden in der Vermehrungsgruppe.

ROSENBERG (1918) hat sogar bei sterilen *Drosera*-Bastarden gesehen, dass in seltenen Fällen ein ganz normaler befruchtungsfähiger Embryosack entstehen kann.

Nach TISCHLER (1906) hat die absolute Sterilität bei *Bryonia*-Hybriden (*B. alba* × *dioica*) nichts mit der meiotischen Teilung zu tun.

Von ihm wurden im Laufe der Pollenentwicklung keinerlei Unregelmässigkeiten beobachtet. Die Verteilung der Chromosomen ist aber, seinen Figuren nach zu urteilen, sehr unregelmässig, und auch die Geminiverbindung ist sehr locker. Die haploide Chromosomenzahl

---

1) Die Erscheinung, dass die beiden Geschlechter der Speziesbastarde ungleich fertil sind, treffen wir auch im Tierreiche. Die Kreuzung des Hausrindes (*Bos taurus*) mit dem Bison (*Bison americanus*) ergibt nach IWANOFF (1911) und BOYD (1914) sterile Stiere und fertile Kühe. Über ähnliche Beobachtungen an Speziesbastarden bei Schmetterlingen hat besonders STANDFUSS (1906) zahlreiche Mitteilungen gemacht. Diese Erscheinung ist auch bei Fasanen-Bastarden von SMITH und HAIG (1913) festgestellt worden.

wurde von ihm bei einigen günstigen Zellen als 12 bestimmt. Da aber die Haploidzahl von *Bryonia dioica* und *B. alba* von STRASBURGER (1910)<sup>1)</sup> bzw. von v. BÖNICKE (1911) als 12 und 10 resp. angegeben worden ist, so dürfte die Geminibildung von zwei Chromosomen aus *B. dioica* unmöglich sein.

Unregelmäßigkeiten der Tetradenbildung dürfen aber nicht als Charakteristikum der Bastardnatur betrachtet werden, wie TISCHLER meint. Er sah, dass namentlich bei der offenbar durch Kultureinfluss steril gewordenen *Syringa persica* sich alle Stufen des Verkümmerns der Sexualorgane cytologisch auffinden lassen.

Die Unregelmäßigkeiten bei der Tetradenbildung, besonders das Fehlen der Geminibildung, sind jedoch allgemeine Erscheinungen der sterilen Hybriden sowie Nichthybriden. So sind im Tierreiche bei vielen sterilen Hybriden Abnormitäten aufgefunden worden, z. B. bei Tauben-Hybriden (GÜYER, 1900), einigen Fasanen-Hybriden (SMITH und HAIG, 1913), *Biston hirtaria* × *Nyssia zonaria* (HARRISON und DONCASTER, 1913), und Maulesel (WODSEDALEK, 1916).

Bei pentaploiden Bastarden des Weizens ist dagegen die Verteilung der bivalenten Chromosomen ganz regelmässig, und die Univalenten verteilen sich nach dem Gesetz der Wahrscheinlichkeit in 4 Mikrosporen.

Es ist sehr bemerkenswert, dass bei pentaploiden Bastarden die Nachkommen je nach ihren Chromosomenkombinationen bald fertil und bald steril oder semisteril sind. Es erhebt sich hierbei die Frage, warum die Pflanze mit der sterilen Kombination (z. B.  $38 = 28 + abcde + abcde$ ) steril ist. Dies lässt sich vielleicht dadurch erklären, dass die Bastarde in gewissen Fällen ein Chromosomenpaar verlieren dürfen, und doch weiter ihre Nachkommen fertil erzeugen können. Die in dieser Weise erzeugten 40-chromosomigen Pflanzen mit 20 Bivalenten werden sehr selten angetroffen. Erblich fixierte 38-, 36-, 34-, 32- und 30-chromosomige Nachkommen sind aber bisher in meinen Versuchen noch nicht

1) TISCHLER (1922): Allgemeine Pflanzenkaryologie. S. 573.

gefunden worden. Den 38-chromosomigen Pflanzen mit 19 Bivalenten (z. B. 28 + abcde + abcde) fehlen ohne Zweifel zwei Chromosomenpaare, nämlich ffgg, weshalb solche Pflanzen nach ihrer Erzeugung nicht weiter fortleben können. Ähnlicherweise kann man auch die 36-, 34-, 32- und 30-chromosomigen Nachkommen mit 18, 17, 16 resp. 15 Bivalenten sich erklären, denen 3, 4, 5, resp. 6 Chromosomenpaare fehlen.

Ein gewisses Interesse beansprucht noch die Frage, warum die Kombinationen 28 + a oder 28 + ab fertil sind, während 28 + aa steril ist. Zur Entwicklung von Pflanzen mit überschüssigen Chromosomenpaaren aa, aabb,.....ist es notwendig, dass sie wenigstens einen ganzen Satz der 7 Chromosomen (abcdefg) enthalten. Die Fähigkeit der Pflanzen, mit aa, aabb,.....Chromosomenpaaren fertile Nachkommen zu schaffen, dürfte nur in der Kombination  $28 + \overset{a}{a} + bcdefg, \overset{ab}{ab} + cdefg, \dots$  möglich sein, wodurch das Gleichgewicht der Chromosomenkonstellation (a—g) erhalten bleibt. Dagegen wäre bei den Pflanzen in der Verminderungsgruppe, wo keine Geminibildung unter den Chromosomen a—g stattfindet, nicht immer die vollständige Chromosomenkonstellation benötigt. Es wäre daher richtig anzunehmen, dass die Tatsache, ob ein Chromosomenpaar gebildet wird (z. B. 28 + aa), oder eines der homologen vorkommt (z. B. 28 + a), zum Gleichgewicht der Chromosomenkonstellation in inniger Beziehung steht.

Bei *Drosophila* werden die normalen Chromosomenbestände mit  $6a + XX$  (♀) und  $6a + XY$  (♂) bezeichnet. Nach BRIDGES (1916) könnte die „Non-disjunction“ der X-Chromosomen zuweilen bei der Reifungsteilung der Eier stattfinden. Es gäbe dabei zwei Arten von Eiern, eine mit zwei X-Chromosomen und eine ohne X-Chromosom, und ferner zwei Sorten von Samenzellen, eine mit dem X-Chromosom und eine mit dem Y-Chromosom. Bei der Befruchtung gibt es somit vier Möglichkeiten, nämlich :

1	♀ mit 2X	von ♂ mit X	3X
2	♀ mit 2X	von ♂ mit Y	2X + Y
3	♀ ohne X	von ♂ mit X	X
4	♀ ohne X	von ♂ mit Y	Y

Nach BRIDGES (1916) würde ein Individuum mit 3X (1) und auch eines ohne X (4) sterben. Dagegen sind die Zygoten (2) und (3) lebensfähig. Er wollte mit dieser Vermutung einen Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung erklären.

Jetzt sind wir imstande, die Sterilität der Hybriden in zwei Kategorien einzuteilen.<sup>1)</sup>

1. Gametische Sterilität.
2. Zygotische Sterilität.

Die Pflanzen können ferner, je nach dem Falle entweder völlig, fast völlig oder semifertil sein. In der ersten Sterilitätskategorie befinden sich alle oder fast alle nicht funktionellen Spermakerne oder Eikerne,<sup>2)</sup> wie man sie in den triploiden *Triticum*-Bastarden und in dem tetraploiden Weizenroggen-Bastard sieht. In diese Kategorie gehören auch die *Nicotiana*-Hybriden (GOODSPEED und CLAUSEN, 1917).

Die durch Kultur ganz steril gewordenen Pflanzen (z. B. einige Sorten der Kartoffel<sup>3)</sup>) und die schon oben mitgeteilten sterilen Bastarde gehören hierzu. Die Ursache der Sterilität ist bei diesen Pflanzen sehr kompliziert, doch können wir sagen, dass bei solchen Pflanzen die folgenden positiven oder negativen Eigenschaften allgemein vorhanden sind:

- (a) Das Fehlen der Geminibildung<sup>4)</sup> (teilweise oder gänzlich).
- (b) Teilungsanomalien in den meiotischen Kernteilungen (ungleiche Verteilung der Chromosomen).
- (c) Degeneration der Pollenmutterzellen oder Pollenkörner.

---

1) Ich möchte hier nicht den Fall von Selbststerilität (z. B. Roggen, *Corydalis* usw. JOST, 1907) in Betracht ziehen. Es ist hier auch bemerkenswert, dass man die sterilen triploiden Bastarde leicht erzeugen kann. Etwa eine Hälfte der bestäubten Blüten lieferte richtige Bastarde. Sie waren in meinem Falle aber immer steril. Bei der Kreuzung von Emmer und Dinkel ist die Zahl der geernteten Samen aus bestäubten Blüten *ca.* 1/3. Diese Tatsache lehrt uns, dass die zygotische Fertilität nicht immer mit der gametischen Fertilität parallel geht.

2) Meine Rückkreuzung mit den elterlichen Pollen ist immer erfolglos geblieben.

3) In seiner noch nicht veröffentlichten Arbeit hat FUKUDA mitgeteilt, dass bei Kartoffelpflanzen die abnorme Tetradenbildung parallel geht mit der Sterilität der Pflanze.

4) In der F<sub>1</sub>-Generation von *Pygaera curtula* × *anachoreta* ist kein Geminus zu finden, obwohl ihre Reifungsteilung normal ist. Die Gameten haben daher alle Chromosomenarten von beiden Eltern. Nur ein einziger F<sub>2</sub>-Nachkomme war erzeugt worden. Die Rückkreuzung mit *P. anachoreta* ist FEDERLEY auch gelungen.



Die Abkömmlinge mit sterilen Kombinationen von pentaploiden Weizen-Bastarden und einige sterbliche Nachkommen von *Drosophila* zeigen die zygotische Sterilität. Während ihre Gameten alle oder fast alle funktionelle sind, sterben die Zygoten nach der Befruchtung (Kombination der Chromosomen oder Genen) ab.

Man muss hier annehmen, dass die zygotische Sterilität durch Lethalfaktoren verursacht werden muss. CUÉNOT (1903-1906)<sup>1)</sup> fand vor längerer Zeit, dass gewisse Rassen gelber Mäuse nicht im homozygotischen Zustand existieren können. Auch bei *Drosophila* fehlen unter den Nachkommen (BN) aus der Kreuzung zwischen "beaded" und "normal winged" die homozygotischen (BB) (MORGAN, 1919).

Auch bei pentaploiden Bastarden des Weizens sterben die 38-, 36-, 34-, 32- und 30-chromosomigen Nachkommen mit 19, 18, 17, 16 bzw. 15 Bivalenten. Wenn man die Nachkommen von 29-chromosomigen Pflanzen genauer untersucht und die Werte in einer Tafel zusammenstellt, so wird dieses Verhältnis deutlich.

♂	14 + a	14
♀	14 + a	28 + a
14 + a	28 + aa	28 + a
14	28 + a	28

Dass Pflanzen mit der Chromosomenzusammensetzung 28 + aa in den Nachkommen nicht vorkommen, wird dadurch verursacht, dass eine homozygotische Chromosomenkombination aa stattfindet, während die anderen Chromosomen b-g fehlen.

Dass die männlichen Gameten mit der Formel 14 + a-g C<sub>1</sub> in dieser Pflanze nicht entwicklungsfähig seien, ist nicht begreiflich.<sup>2)</sup> Man

1) Zitiert nach GOLDSCHMIDT (1920).

2) Vgl. Anhang.

kann aber daran denken, dass die Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche bei 15-chromosomigen Pollen etwas geringer ist als bei den 14-chromosomigen (vgl. S. 104). Dann ist die Gelegenheit der Konjugation von  $(14+a)^{\text{♀}} + (14+a)^{\text{♂}}$  nicht so häufig. Dies wird eine Ursache sein, wodurch die 29-chromosomigen Nachkommen weniger oft als die 28-chromosomigen vorkommen. Dass die 30-chromosomigen Individuen mit 15 bivalenten Chromosomen (z. B.  $28+aa$ ) nicht entwicklungsfähig sind, lässt sich auch durch die blosse Tatsache beweisen, dass die  $(15^b+4^i)$ -chromosomigen Pflanzen in den weiteren Generationen schliesslich zugrunde gehen. Die Nachkommen dieser Pflanzen erhalten in den weiteren Generationen die Zusammensetzung der Chromosomen  $15^b+0$ ,  $16^b+0$ ,  $17^b+0$ ,  $18^b+0$  oder  $19^b+0$ . Pflanzen mit solcher Zusammensetzung habe ich noch nicht gefunden.

Aus den schon oben geschilderten Tatsachen geht hervor, dass bei den pentaploiden Weizen-Bastarden die Sterilität hauptsächlich durch die zygotische Sterilität verursacht worden ist. Besonders lässt sich auch bei 41-chromosomigen (d. h. bei Vorhandensein einer Mindestzahl von Einzelchromosomen) die zygotische Sterilität sehr gut konstatieren (vgl. Kapitel 10 und die wichtigsten Resultate der Konkurrenzversuche im Anhang).

In seinen cytologischen Studien der pentaploiden Bastarde des Weizens hat SAX (1922 a) gemeint: "In  $F_1$  sterility is apparently due only to gametic chromosome combinations but in  $F_2$  individuals a weak somatic development would prevent gamete formation although such formation might be possible on a normal plant. Thus the greater sterility in  $F_2$  can be attributed, not to greater gametic sterility, but to a combination of somatic and gametic functions."<sup>1)</sup> Die SAXSCHEN und meine Resultate stimmen im grossen und ganzen gut überein. Nur kann ich mich meiner jetzigen Kenntnis nach mit ihm nicht einverstanden erklären, die gametische Sterilität als die einzige Ursache der

---

1) Die schwache Entwicklung der Pflanzen ist in meinem Falle immer von den sterilen Chromosomenkombinationen hervorgerufen worden.

F<sub>1</sub>-Sterilität zu betrachten. Ich bin der Ansicht, dass die Sterilität der Gameten nur eine teilweise ist.

Die sterilen Pollenkörner sind nicht so zahlreich im Vergleich mit den fertilen (S. 84). Selbst wenn man annimmt, dass sogar die Hälfte der Pollenkörner steril sei, so könnte man sicher sagen, dass die andere fertile Hälfte immer an der Befruchtung teilnehmen wird.

Die weiblichen Gameten muss man hier alle als lebensfähig betrachten, ganz wie bei *Oenothera* (Siehe Anhang!). Die Konkurrenzversuche der 20- und 21-chromosomigen Pollenkörner geben einen Nachweis für die selektive Befruchtung, wie sie SAX (1922 a) gemeint hat. Die 20-chromosomigen Pollenkörner sind aber keinesfalls steril.

Ich habe mich schon oben dahin geäußert, dass in diesem Bastarde die Sterilität und die Fertilität hauptsächlich von der Kombinationsweise der 7 überschüssigen Dinkelchromosomen in den Zygoten abhängig sind. Die 28- und 42-chromosomigen Nachkommen von *Triticum durum* × *vulgare* und *T. polonicum* × *Spelta* waren demnach alle fertil. Ein Abkömmling von *T. polonicum* × *compactum* war aber fast völlig steril.<sup>1)</sup> Die Kombination der Kreuzungen bedingt daher in den pentaploiden Bastardnachkommen grosse Unterschiede des Fertilitätsgrades.

SAX (1922 ab) hat die Chromosomenzahl und ihre Kombinationsweise in der F<sub>2</sub>- und den folgenden Generationen noch nicht untersucht. Er sagt zwar mit Recht: "The increased sterility in F<sub>2</sub> individuals as compared with the F<sub>1</sub>, and especially the weak somatic development of many plants, may be attributed to chromosome combinations incompatible for vegetative development." Er sagt weiter: "Thus in F<sub>2</sub> many individuals are completely sterile because of weak vegetative development<sup>2)</sup> as well as gametic sterility." (SAX, 1922 b, S. 558). Diese völlig sterilen Pflanzen sind nach meiner Meinung die steril kombinierten oder fertil kombinierten 36—37-chromosomigen Nachkommen, die weniger fruchtbar als F<sub>1</sub> sind. (Siehe Kapitel 12!)

---

1) Diese Pflanze ist aber zu spät gesät.

2) Die Pflanzen der sterilen Chromosomenkombinationen sind in meinem Falle sehr schwach entwickelt.

Nach KAJANUS (1923 c) war eine solche starke Sterilitätstendenz in der  $F_2$ -Generation offenbar auch vorhanden. Es ist theoretisch leicht begreiflich, wenn man die in den vorhergehenden Kapiteln geschilderten Tatsachen genau berücksichtigt, dass in der  $F_2$ -Generation solche abgeschwächt fertile Pflanzen vielfach Gelegenheit zum Auftreten haben. Die Zahl aller sterilen Kombinationen, die durch Verschmelzung der  $F_1$ -Gameten (mit 14–21) entstanden sind, beträgt unter 16384 Individuen 12138 (S. 91). Diejenige der fertilen ist deshalb nur 4246, unter denen die als  $F_1$  weniger fruchtbaren 34- und 36- (eventuell 33- und 37-) chromosomigen Individuen 2040 betragen. Daher kommen in der  $F_2$ -Generation viele abgeschwächt fertile Pflanzen vor (vgl. auch Tabelle 34, S. 121).

Die SAXSCHEN und auch KAJANUSSCHEN Resultate lassen sich auf diese Weise gut erklären.

Die allgemeine Aufklärung der Ursachen der Sterilität von hybriden Pflanzen ist heute noch nicht möglich.<sup>1)</sup> Die Art und Weise der Chromosomenkombination scheint aber wenigstens bei den pentaploiden Bastarden des Weizens bei der Verschiebung des Sterilitätsgrades ein wichtiges Moment auszumachen (vgl. Kapitel 12).

#### 14. Das Verhalten der bivalenten und univalenten Chromosomen in den meiotischen Teilungen.

In den letzten Jahren haben die Chromosomenverhältnisse der apogamen Pflanzen und der Hybriden zwischen ungleichchromosomigen Eltern besondere Beachtung gefunden. In erster Linie hat man es sich angelegen sein lassen, das Verhalten der Chromosomen in den verschiedenen Teilungsphasen zu studieren.<sup>2)</sup> TÄCKHOLM (1922) hat verschiedene Stufen der Unregelmässigkeiten klassifiziert, die beim Studium der ersten

---

1) Die durch das Verschwinden der Trabantenchromosomen verursachte Sterilität von *Muscari* (DELAUNAY, 1915) hat keine Übereinstimmung mit unseren *Triticum*-Bastarden.

2) Betreffs der diesbezüglichen Literatur verweise ich auf „Pflanzenkaryologie“ von TISCHLER (1922) und zahlreiche schwedische Arbeiten wie von ROSENBERG (1917), TÄCKHOLM (1922) u. a.

meiotischen Teilung solcher Pflanzen gefunden werden. Die Einteilung ist von ihm nach dem Affinitätsgrade der Bivalenten folgenderweise ausgeführt worden :

- I. Starke Affinität. *Drosera*-Schema.
- II. Schwache Affinität. *Hieracium boreale*-Schema.
- III. Keine Affinität. *Pygaera*-Schema.

Die Affinität und das Verhalten der univalenten Chromosomen in der ersten Teilung.

	Typ 1.		Typ 2	Typ 3
	Alle Chromosomen gehen als ganze Chromosomen nach den Polen.		Ein Teil der Univalenten wird auf die Pole verteilt, ein anderer Teil im Äquator gespalten.	Alle Univalenten werden im Äquator gespalten.
I Starke Affinität <i>Drosera</i> - Schema	I <sub>1a</sub> Die Univalenten werden auf beide Pole verteilt : <i>Drosera</i> -Typ	I <sub>1c</sub> Die Univalenten verbinden sich bisweilen mit einander. <i>Viola</i> -Typ	I <sub>2</sub>  <i>Pirosella</i> -Typ	I <sub>3</sub>  <i>Triticum</i> -Typ
	I <sub>1b</sub> Alle Univalenten gehen nach dem einen Pol : <i>Rosa</i> -Typ	I <sub>1d</sub> Die überschüssigen Chromosomen verbinden sich mit den Bivalenten. <i>Datura</i> -Typ		
II Schwache Affinität <i>Hieracium boreale</i> - Schema	II <sub>1</sub>  <i>Eigeron</i> -Typ		II <sub>2</sub>  <i>Triticum</i> × <i>Secale</i> - Typ	II <sub>3</sub>  <i>Hieracium boreale</i> - Typ
III Keine Affinität <i>Pygaera</i> - Schema	III <sub>1</sub>  Semiheterotypie		III <sub>2</sub>  <i>Eupatrium</i> -Typ	III <sub>3</sub>  <i>Pygaera</i> -Typ

## a) Heterotypische Kernteilung.

Trotz ihrer starken oder schwachen Affinität ist das Verhalten der Bivalenten in der heterotypischen Kernteilung sowie ihre Verteilung in den Tochterkernen im allgemeinen sehr regelmässig, dabei ist das Verhalten der Einzelchromosomen unabhängig von diesen Affinitätsgraden. Auch diesmal ist die Einteilung von TÄCKHOLM sehr zutreffend:

1. Alle Univalenten gehen als ganze Chromosomen nach den Polen.
2. Ein Teil der Univalenten wird auf die Pole verteilt, ein anderer Teil im Äquator gespalten.
3. Alle Univalenten werden im Äquator gespalten.

Diese Längshälften gelangen häufig nicht an die Pole (vgl. Weizenroggen-Bastard). Gestützt auf eigene Versuche kann ich diese TÄCKHOLMSCHE Einteilung noch weiter ergänzen. (Siehe Tafel auf Seite 133 !)

Die zu diesen verschiedenen Typen gehörenden Pflanzen lassen sich folgendermassen zusammenfassen.

I. *Drosera*-Schema

	Biv.	Univ.	Somatische Chromosomenzahl
Typ I <sub>1a</sub>			
<i>Drosera longifolia</i> × <i>rotundifolia</i> (ROSENBERG, 1909)	10	10	20 + 10 = 30
Triploide <i>Morus</i> -Mutanten (OSAWA, 1920)	14	14	42
Eine Rasse von <i>Ananas sativus</i> (HEILBORN, 1921)	30	15	75
<i>Rosa chinensis</i> β <i>sempervirens</i> (TÄCKHOLM, 1922)	7	7	21
Triploide <i>Oenothera</i> (GEERTS, 1911)	7	7	14 + 7 = 21
Typ I <sub>1b</sub>			
Embryosackmutterzellen von Caninae-Rosen. (TÄCKHOLM, 1920, 1922)	7	28	42

I<sub>1c</sub> *Viola*-Typ

Bei Hybriden zwischen ungleichchromosomigen Pflanzen bilden die überschüssigen Chromosomen im allgemeinen keinen Geminus miteinander. Trotzdem hat CLAUSEN (1922) eine auffallende Tatsache im Bastarde *Viola tricolor* × *arvensis* gefunden. Nach ihm beträgt die Haploidzahl von *Viola tricolor* und *arvensis* 13 resp. 17. Der F<sub>1</sub>-Bastard

hat 15 Bivalente, 14 Bivalente und 2 Univalente, oder 13 Bivalente und 4 Univalente in der heterotypischen Kernteilung. Die 14 Bivalenten und 2 Univalenten werden am häufigsten angetroffen. Hier bilden zwei Chromosomen von *arvensis* miteinander ein bivalentes Chromosom. Auch bei triploiden Bastarden zwischen *Solanum nigrum* ( $x=36$ ) und *S. nigrum gigas* ist von STOPPEL<sup>1)</sup> diese Erscheinung festgestellt worden. In diesem Bastarde gibt es 54 Bivalente in der heterotypischen Metaphase. Zu dieser Kategorie gehören auch einige Fälle bei den Pollenmutterzellen des pentaploiden Bastardes (*T. polonicum*  $\times$  *Spelta*).

Unter den *Viola*-Typ möchte ich nachstehende Bastarde einreihen.

#### *Viola*-Typ

		Biv.	Univ.	Somatische Chromosomenzahl
<i>Viola tricolor</i> ( $x=13$ )	(CLAUSEN, 1922)	14	2	13+17=30
$\times$ <i>arvensis</i> ( $x=17$ )		15	0	
<i>Solanum nigrum</i> ( $x=36$ )	(STOPPEL, 1922)	54	0	36+72=108
$\times$ <i>nigrum gigas</i> ( $x=72$ )		(nicht immer?)		

#### Id *Datura*-Typ

Neulich haben BLAKESLEE und andere für *Datura*-Mutanten zahlreiche merkwürdige cytologische Resultate bekannt gegeben. Die Diploidzahl der Chromosomen von normalen *Datura*-Arten beträgt 12 bzw. 24. Es gibt 12 verschiedene trisomische Mutanten, welche durch die Verdreifachung von je einem der 12 Chromosomen charakterisiert sind. Diese Mutanten haben 11 bivalente und 1 trivalentes Chromosom in der heterotypischen Kernteilung. Bei triploiden *Datura*-Mutanten kann man auch 12 trivalente Chromosomen konstatieren (BLAKESLEE, 1921, BELLING und BLAKESLEE, 1922).

Ein Chromosom von Trivalenten geht nach einem Pole und die anderen zwei Homologen nach dem anderen. Diese Verteilung auf

1) Zitiert nach CLAUSEN (1922).

beide Pole geht ganz zufällig vor sich. Die Chromosomenzahl in der homöotypischen Metaphase beträgt deshalb  $12+14$ ,  $13+13$ ,.....oder  $18+18$ . Pflanzen mit trivalenten Chromosomen kommen nicht sehr selten vor, was auch bei der triploiden *Canna* (BELLING, 1921) der Fall ist.

	Trivalente	Bivalente	Somatische Zahl
Triploide <i>Datura</i> -Mutanten	12	0	36
Trisomische <i>Datura</i> -Mutanten	1	11	25
Triploide <i>Canna</i>	9	0	27

### I<sub>2</sub> *Pirosella*-Typ

	Biv.	Univ.
<i>Hieracium</i> (einige Pflanzen in der Untergattung <i>Pirosella</i> )		
<i>H. auricula</i> × <i>aurantiacum</i> (286)	9	9
(398)	9	6
<i>H. auricula</i> aus Lyon. (ROSENBERG, 1917)	9	9
<i>Rosa centifolia major</i> (TÄCKHOLM, 1922)	7	7
<i>Rosa nutkana</i> × <i>pendulina</i> (TÄCKHOLM, 1922)	14	7
Triploide <i>Triticum</i> -Bastarde (KIHARA, 1924)	7	7
16-chromosomiger Roggen (KIHARA, 1924).	7	2

### I<sub>3</sub> *Triticum*-Typ

	Biv.	Univ.
Pentaploide <i>Triticum</i> Bastarde F <sub>1</sub> (KIHARA, 1919)	14	7
Ihre fertilen Nachkommen (KIHARA, 1924)	$\left. \begin{matrix} 14 \\ \vdots \\ 14 \\ \vdots \\ 21 \end{matrix} \right\}$	$\left\{ \begin{matrix} 0 \\ \vdots \\ 7 \\ 0 \\ \vdots \\ 7 \end{matrix} \right.$
Caninae-Rosen (PMZ) (TÄCKHOLM, 1920, 1922, BLACKBURN und HARRISON, 1921)	7	$\left\{ \begin{matrix} 28 \\ 21 \\ 14 \end{matrix} \right.$
<i>Papaver somniferum</i> × <i>orientale</i> (YASUI, 1921, LJUNGDAHL, 1922)	11	10
<i>Hieracium excellens</i> (ROSENBERG, 1917)	18	6
<i>Pygaera anachoreta</i> × <i>curtura</i> × <i>anachoreta</i> (FEDERLEY, 1913)	30	29



II. *Hieracium boreale*-Schema.

II<sub>1</sub> *Erigeron*-Typ

	Biv.	Univ.	Soma.
<i>Polypodium Schneideri</i> (FARMER und DIGBY, 1910)	ca 19-29	86-66	90+34=124
<i>Erigeron annuus</i> (HOLMGREN, 1920)	3-5	21-17	27
Shasta-Daisy ( <i>Chrysanthemum-Bastard</i> ) (TAHARA, 1921)	>45	<40	130
<i>Papaver atlanticum</i> × <i>dubium</i> (LJUNGDAHL, 1922)	1-3	19-15	21
<i>Taraxacum albidum</i> (OSAWA, 1913)			
<i>Maulesel?</i> (WODESDALEK, 1916)			
<i>Callitriche verna</i> (WINGE, 1917)	5-7	6-2	16

II<sub>2</sub> *Triticum* × *Secale*-Typ

<i>Hieracium boreale</i> (a. a. o.)			
<i>Eupatium glandulosum</i> (selten) (a. a. o.)			
<i>Papaver atlanticum</i> × <i>dubium</i> (a. a. o.)			
<i>Triticum dicoccum</i> × <i>monococcum</i> (KIHARA, 1924)	4-7	13-7	21
<i>Triticum aegilopoides</i> × <i>dicoccum</i> (KIHARA, 1924)	4-7	13-7	21
<i>Triticum vulgare</i> × <i>Secale cereale</i> (KIHARA, 1924)	0-3	28-22	28

Triploide *Triticum*-Bastarde und Weizenroggen-Bastarde gehören zu diesem Typus.

II<sub>3</sub> *Hieracium boreale*-Typ

	Biv.	Univ.	Soma.
<i>Hieracium boreale</i> (ROSENBERG, 1917)	4-6	19-15	27
<i>Rosa coriifolia Matssonii</i> × <i>glauca contracta</i>	2-5	24-18	28
<i>Biston hirtaria</i> × <i>Nyssia zonaria</i> (HARRISON und DONCASTER, 1918)	Kernpl. ca 70		14+56=70
Viele Schmetterlingsbastarde			

III. *Pygaera*-Schema.III<sub>1</sub> Semiheterotypie

	Soma.	
<i>Polypodium Schneideri</i>	124	} Die Verteilung der Chromosomen ist variabel. Doch verteilen sie sich annähernd in gleicher Anzahl.
(FARMER und DIGBY, 1910)		
Triploide <i>Oenothera</i> (GATES, 1909)	21	
<i>Hieracium laevigatum</i>	27	
<i>Hieracium lacerum</i>	27	
(ROSENBERG, 1917)		
<i>Papaver atlanticum</i> × <i>dubium</i>	21	
(LJUNGDAHL, 1922)		
<i>Digitalis lutea</i> × <i>purpurea</i>	24 + 48 = 72	
(HAASE-BESSEL, 1916)		
Haploide Mutanten von <i>Datura</i>	12	
(BLAKESLEE und andere, 1922)		
Apyprene Spermien von Schmetterlingen		

III<sub>2</sub> *Eupatorium*-Typ

<i>Eupatrium glandulosum</i>	51	} Die Verteilung der Chromosomen ist variabel. Doch verteilen sie sich annähernd in gleicher Anzahl.
(HOLMGREN, 1919)		
<i>Papaver atlanticum</i> × <i>dubium</i>	21	
(LJUNGDAHL, 1922)		
<i>Triticum vulgare</i> × <i>Secale cereale</i>	28	
(KIHARA, 1924)		

III<sub>3</sub> Durchgängige Äquationsteilung.

## Indirekt

nach der Bildung einer semiheterotypen Spindel

nach einem Kontraktionsstadium

*Hieracium laevigatum* und *lacerum*

*Papaver atlanticum* × *dubium*

## Direkt

*Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE, 1908)

*Taraxacum albidum* (OSAWA, 1913)

*Hieracium pseudocylicum*

*Eupatrium glandulosum* (a. a. o.)

Embryosackmutterzellen der Apogamen

*Pygaera anachoreta* × *curtula* (FEDERLEY, 1913)

b) Homöotypische Kernteilung.

Die homöotypische Kernteilung verläuft je nach den Umständen der heterotypischen mehr oder weniger unregelmässig.

Die Dyaden, welche die Tochterkerne enthalten, teilen sich jetzt regelmässig von der Spalte aus. Die Chromosomenzahl der homöotypischen Kernplatte ist immer gleich, wenn sich alle isolierten Univalenten in der heterotypischen Kernteilung regelmässig im Äquator längsspalten (z. B. *Triticum*-Typ).

Bei Embryosackmutterzellen der Caninae Rosen (*Rosa*-Typ) verläuft die Chromosomenverteilung regelmässig, weil alle Univalenten meistens nach dem einen Pole gehen. Trotzdem sind die Chromosomenzahlen der homöotypischen Kernteilung der zu den Typen 1 und 2 gehörigen Pflanzen variabel.

Wenn die heterotypische Kernteilung ganz regelmässig stattfindet, wodurch zwei Tochterzellen mit je einem Kerne entstehen, so ist der Grad der Unregelmässigkeit in der homöotypischen Kernteilung nur vom Verhalten derjenigen Chromosomen abhängig, die die Spalthälften der in der heterotypischen Kernteilung halbierten Einzelchromosomen darstellen.

Diese Chromosomen werden jetzt entweder nur auf die Pole verteilt (ohne Äquationsteilung), oder sie wiederholen im Äquator die Spaltung, worauf ihre Längshälften als verspätete Chromosomen nach den Polen gehen.

ROSENBERG (1917) hat über dieses verschiedene Verhalten der Abkömmlinge der Univalenten in der homöotypischen Kernteilung eine ausführliche Angabe gemacht. Bei diesen Versuchen verwendete er Hieracien. Als Beispiele des erstgenannten Teilungsmodus (einmalige Längsspaltung der Einzelchromosomen die ganze meiotische Kernteilung hindurch) möge der pentaploide und triploide Bastard des Weizens, der Weizenroggen-Bastard und ferner auch der *Papaver somniferum* × *orientale*-Bastard (YASUI, 1920, LJUNGDAHL, 1922) angeführt werden. Den letztgenannten Teilungsmodus (zweimalige Längsspaltung der Einzel-

chromosomen) findet man bei *Pygaera*-Bastarden und Caninae-Rosen illustriert.

Diejenigen von den univalenten Chromosomen, die in der ersten Teilung ungespalten als ganze Chromosomen nach dem Pole gehen, teilen sich nämlich, soweit bekannt ist, sehr regelmässig in der homöotypischen Teilung. Wenn die Verteilung der ungespaltenen Univalenten auf die heterotypischen Tochterkerne aber ganz unregelmässig ist (z. B. *Triticum* × *Secale* F<sub>1</sub>), und dadurch 3–5 Tochterkerne ausgebildet werden, dann bedingt dies eine nochmalige abnorme Verteilung der Chromosomen in der homöotypischen Kernteilung (vgl. Fig. 64 und 66 a). Die Abnormitäten in der homöotypischen Kernteilung sind daher abhängig von denjenigen in der ersten Teilung.

Die homöotypische Kernteilung findet bisweilen nicht statt, wie beim Weizenroggen-Bastard, wenn die Äquationsteilung der meisten Univalenten schon in der ersten Teilung vollendet ist.

Eine zweimalige Längsspaltung der Einzelchromosomen ist eine seltene Erscheinung. In gewissen Fällen hat aber ROSENBERG (1917, Fig. 11) bei *Hieracium excellens* × *aurantiacum* diesen Vorgang beobachtet. Nach ihm liegt eine solche Möglichkeit sicher nicht allzu selten vor. Er sagt darüber: „Ich kann mich also nicht der Ansicht GATES anschliessen, der sagt, „It is highly probable that a chromosome which has undergone fission in the heterotypic mitosis, will divide again in the homotypic, unless merely as a fragmentation accompanied by degeneration.“ (P. 171).“

Bei *Triticum*-Bastarden habe ich solche Abkömmlinge von einem Einzelchromosom beobachtet, die nach zwei entgegengesetzten Polen zogen, wie ich es in der Figur 109 dargestellt habe. Es handelt sich aber hier gar nicht um eine Längsspaltung des Chromosoms.

Bei Caninae-Rosen dagegen haben HARRISON und BLACKBURN (1921) und TÄCKHOLM (1922) die zweimalige Längsspaltung der Einzelchromosomen sehr klar bestätigt. Indessen wird die Spaltung der verspäteten Chromosomen nicht so regelmässig wie in der heterotypischen Kernteilung durchgeführt. „In der Regel“, sagt TÄCKHOLM, „bleiben in der

späten homotypen Anaphase die meisten der Univalenten-Abkömmlinge dauernd in der Spindel zurück; nur eine geringe Anzahl wird in die grösseren Telophasenkerne einbezogen."

Es interessiert uns besonders, dass beim  $F_1$ -Bastard (*Pygaera anachoreta*  $\times$  *curtula*) die zweimalige Längsspaltung der Einzelchromosomen auch von FEDERLEY (1913) konstatiert worden ist, und dass bei der Rückkreuzung ( $F_1 \times$  *anachoreta*) die Längsspaltung der Univalenten in der heterotypischen Kernteilung gleichzeitig mit der Lostrennung der Bivalenten erfolgt.

Diese zweimalige Längsspaltung ist aber keine normale Erscheinung. Die Geschlechtschromosomen, die als eine Art von Univalenten zu deuten sind, spalten sich längsweise nicht zweimal. Es muss hier anerkannt werden, dass die Interkinese kein echtes Ruhestadium ist. Nach SAKAMURA (1920) wäre es auch möglich, dass die diploiden Gameten durch die ungewöhnlichen Zustände in der Interkinese, wodurch die wiederholte Längsspaltung der Chromosomen veranlasst wird, hervorgerufen werden.

Bei *Pygaera*-Bastarden hat FEDERLEY (1913) diesen Punkt nicht aufgeklärt. Bei *Caninae*-Rosen gibt es keinen Unterschied zwischen der Interkinese der reinen Arten und derjenigen der Hybriden. Die zweite Längsspaltung der Längshälften der Einzelchromosomen bei den *Caninae*-Rosen ist aber sehr verspätet. Nach Abbildungen von TÄCKHOLM (Fig. 34, S. 203) ist die Grösse der Längshälften der Monaden etwa die Hälfte derjenigen der Längshälften der Dyaden.<sup>1)</sup> Die zweimalige Äquationsteilung der Einzelchromosomen bei diesen Rosen ist daher nicht normal. Eine derartige Verkleinerung gewisser Chromosomen einer Zelle wird bei keiner normalen Äquationsteilung gefunden.

---

1) Die Grösse der Hälften der Bivalenten und die der Univalenten der *Rosa*-Arten ist annähernd gleich.

### 15. Über die Chromosomenzahl bei naheverwandten Arten.

Wenn man im Pflanzen- und Tierreiche die Chromosomenzahlen naheverwandter Arten vergleicht, so trifft man häufig grosse Ähnlichkeiten.<sup>1)</sup>

Die Zahlenverhältnisse werden im allgemeinen in 2 Gruppen, in x-ploide und nicht x-ploide, eingeteilt.

#### a. X-ploide Beziehung.

SAKAMURA (1920) fasste die Möglichkeiten der Verdoppelung der Chromosomenzahl in den neu entstandenen Organismen wie folgt kurz zusammen:—

- I. Vor der Befruchtung.
  - a) Durch die Teilungsabnormitäten in den Urmutterzellen oder in den Gonotokonten entstehen die diploiden Gameten.
  - b) Durch ungewöhnliche Zustände in der Interkinese spalten sich die Chromosomen wiederholt längsweise, und dies gibt so Anlass zur Entstehung von diploiden Proembryonen.
- II. Dispermatische Befruchtung.
- III. Nach der Befruchtung. Durch die Teilungsabnormitäten in befruchteten Eiern entstehen die tetraploiden Proembryonen.

Die diploiden oder solch verdoppelt chromosomige Gameten sind von vielen Autoren beobachtet worden (z. B. GEERTS, 1909, bei *Oenothera Lamarckiana*). Bei der Konjugation einer derartig entstandenen diploiden Gamete mit einer haploiden entsteht ein neues triploides Individuum und bei der Konjugation von zwei diploiden Gameten zusammen ein neues tetraploides. Dabei ist die letztere Kombination viel seltener als die erstere.

Bei *Oenothera* ist die Triploidie der Mutanten von verschiedenen Autoren (GATES, 1908, STOMPS, 1916, LUTZ, 1912) nachgewiesen worden. Es ist auch möglich, dass ihre Nachkommen zuletzt diploide oder tetraploide Chromosomen besitzen (STOMPS, 1916, VAN OVEREEM, 1920). Diese Zahlenveränderung entspricht gerade den Verhältnissen bei meinen pentaploiden Bastarden.

---

1) TISCHLER, 1915, 1922, ISHIKAWA, 1916 und HARVEY, 1917.

Sie dürfte auch die Hauptursache sein, dass triploide fertile annuelle Pflanzen bisher kaum in der Natur gefunden worden sind. Der triploide Bastard von *Solanum* ist aber etwas verschieden. Die ursprünglich triploide Chromosomenzahl geht in den folgenden Generationen nach und nach zurück, bis die diploide Zahl wieder erreicht ist, die dann natürlich beibehalten wird (STOPPEL, 1922). Bei *Triticum durum* × *vulgare* sind die Linien, die zuletzt wieder den tetraploiden Zustand erreichen (Verminderungsgruppe), zahlreicher als diejenigen, die im hexaploiden Zustande (Vermehrungsgruppe) endigen. Triploidie bei *Solanum* wäre als ein extremer Fall von Chromosomenschwankung zu deuten, wobei die Nachkommen ausschliesslich zur Verminderungsgruppe gehören.

Viele perennierende oder ungeschlechtlich sich fortpflanzende triploide Pflanzen sind in neuerer Zeit von verschiedenen Autoren gefunden worden, nämlich:

Somatische Chromosomenzahl

42	Triploide <i>Morus</i>	OSAWA, 1920.
24	<i>Narcissus</i>	STOMPS, 1919.
24	<i>Hyacinthus</i>	DE MOL, 1921.
21	<i>Rosa</i>	TÄCKHOLM, 1920, 1922,
27	<i>Canna</i>	BELLING, 1921.

Weiterhin sind Pflanzen auf der Zwischenstufe von der Triploidie zur Tetraploidie auch bei *Hyacinthus* und *Datura*-Mutanten entdeckt worden.

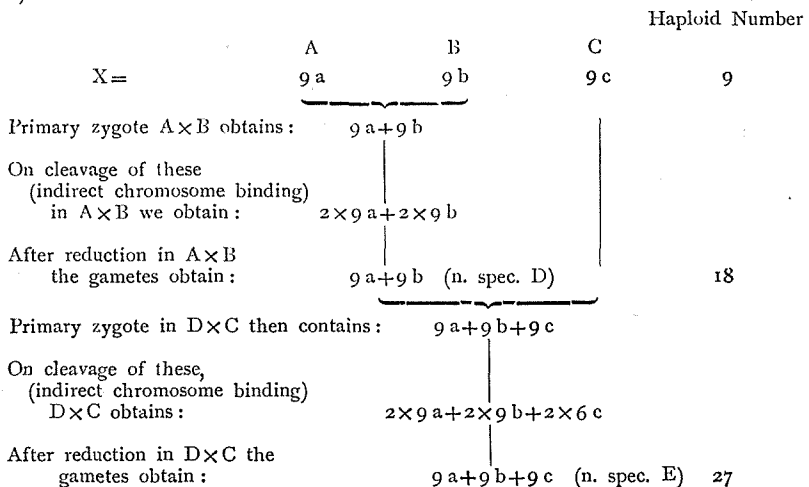
Bei Spyrogyren hat VAN WISSELINGH (1920) Individuen mit doppelter Chromosomenzahl (z. B. 12 anstatt 6) künstlich erzeugt. Er sagt: „Dass die Entstehung von Riesenkernen die Folge abnormaler Karyokinese ist, geht aus einem vergleichenden Studium aller Einzelheiten des normalen und des abnormalen Prozesses hervor.“ Die von WINKLER (1916) auf vegetativem Wege erhaltenen Riesenformen von *Solanum* mit doppelter Chromosomenzahl dürften auch durch Teilungsabnormitäten entstanden sein. Bei Spyrogyren (VAN WISSELINGH, 1920) oder bei *Vicia*

*Faba* (SAKAMURA, 1920) sind solche Veränderungen durch verschiedene äussere Einflüsse (z. B. Einwirkung von Anästhetica) hervorgerufen worden. Wenn die Zahlenveränderung nur durch die Verdoppelung hervorgerufen wäre, so müssten die Chromosomenzahlen die Reihe 2-4-8-16-...zeigen. Hier fehlen aber die hexaploiden sowie decaploiden Pflanzen, obwohl die Chromosomenzahlen in der Tat in der Reihe 2-4-6-8-10-...vorkommen. Bei *Chrysanthemum* sind zwar ihre Haploidzahlen 9, 18, 27, 36 und 45 (TAHARA, 1915, 1921), also in der Reihe 2-4-6-8-10).

WINGE (1917) hat in seiner Arbeit "The chromosomes, their numbers and general importance" diese Frage auch angeschnitten. Ich will seine Ansicht hier kurz zitieren.

Wenn man annimmt, dass 3 verschiedene Arten (A, B und C) mit gleicher Chromosomenzahl ( $x=9$ ) in der Natur vorhanden sind, so werden die Bastarde unter ihnen durch untenbenannte Veränderungsmodi<sup>1)</sup> der Chromosomenzahl zur Tetraploidie, Hexaploidie.....übergehen.

1)





WINGE bezeichnet diese Möglichkeit als „Pathozygotie“. In diesem Falle erfährt die Zygote der  $F_1$ -Bastarde zwischen den entfernten Arten „an indirect chromosome binding“.

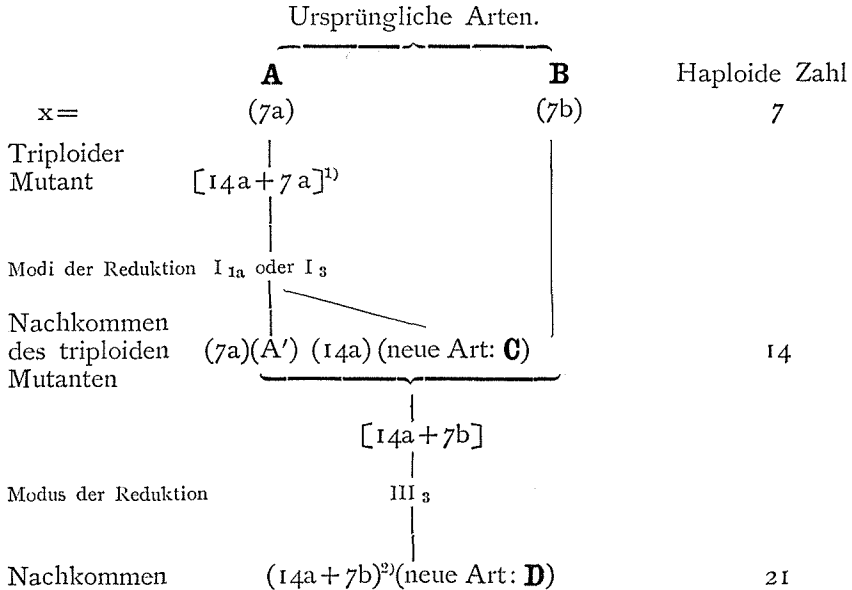
Über das Verhalten der Chromosomen in der Zygote der  $F_1$ -Bastarde sagt er:

“How this zygote will behave, must depend upon circumstances; the constitution of the sporophyte may be more or less harmonious. It would be natural, however, that the  $9a$  derived from  $D$  at any rate should unite directly with the homologous  $9a$  from  $A$ . The  $9b$  must either unite indirectly. i. e. if the sporophyte is to be normally capable of development. or remain unpaired, when the sporophyte will be normal. ROSENBERG'S investigations (1909) with *Drosera* hybrids might be an instance of such a case. *Drosera rotundifolia* has  $x=10$ , *D. longifolia*  $x=20$ , and the hybrid  $2x=2 \times 10 + 10$ , the 10 chromosomes from *D. rotundifolia* uniting with the 10 from *D. longifolia* while the remaining 10 continue unpaired, so that a natural sexual further development cannot take place.”

Nach dieser Annahme, wodurch die Sterilität der Hybriden verursacht werden kann, sollten alle Hybriden mit *Drosera*-Schema steril sein. Es gibt jedoch viele fertile Hybriden in diesem Schema (z. B. triploide *Oenothera*, pentaploide *Triticum*-Bastarde). Wenn auch der oben zitierten Ansicht WINGES eine gewisse Tragweite zukommt, so darf sie doch nicht einwandfrei aufgenommen werden.

Ich will daher jetzt die Möglichkeiten für die Zahlenveränderung (Diploidie-Tetraploidie-Hexaploidie-.....) bei *Triticum* in der folgenden Übersicht angeben.

Möglichkeit I.  
Diploidie-Tetraploidie-Hexaploidie.



Die Pflanzen, die mit A' bezeichnet sind, werden nicht identisch mit der ursprünglichen Art A, weil man hier die genotypische Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie nicht ausser acht lassen darf (WINKLER, 1920, 1922).

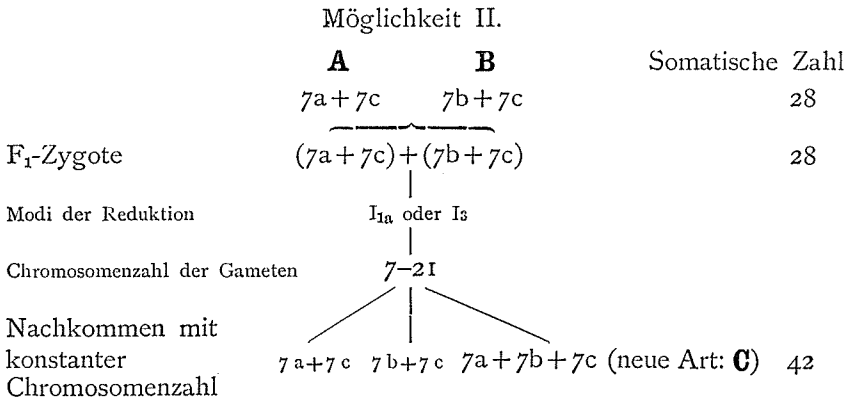
Die Gelegenheit, wodurch die tetraploiden Pflanzen sich in hexaploide verändern können, dürfte sehr selten sein, weil hier hohe Sterilität und Sterblichkeit unter den Zygoten herrscht.

PERCIVAL (1921) ist der Meinung, dass die Pflanzen der Dinkelreihe nichts anderes als die Nachkommen des Bastardes *Aegilops* × *Emmer* seien. Man kann deshalb auch annehmen, dass die Hexaploidie der 28-chromosomigen Pflanzen durch die Bastardierung zwischen zwei tetraploiden Pflanzen erzeugt worden sei. Wenn wir z. B. bei

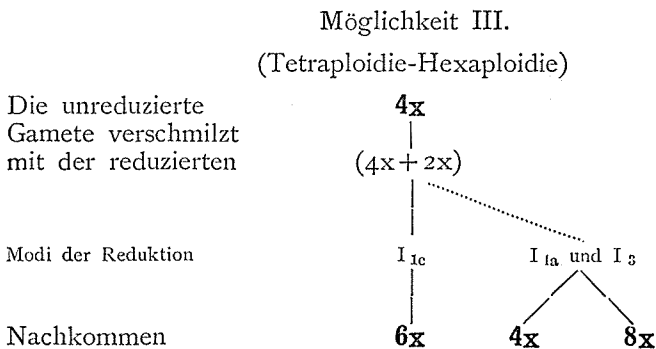
1) Diese Verdoppelung der Chromosomenzahl erfolgt vor der Befruchtung. (Siehe Seite 142!).

2) Wenn in diesem Falle die Chromosomenzahlen der Nachkommen von C × B nicht  $(14a + 7b) + (14a + 7b)$  d. h.  $3x + 3x = 6x$  sind, sondern  $5x + n$  (hierbei  $n < x$ ), so würden ihre weiteren Nachkommen zuletzt gerade  $6x$  erreichen.

zwei tetraploiden 28-chromosomigen Arten A und B ihre Chromosomensätze mit  $7a+7c$  bzw.  $7b+7c$  repräsentieren, so können beide c-Chromosomenkonstellationen sich miteinander zu Gemini verbinden, während zwischen den a- und b-Chromosomenkonstellationen die Affinität der Geminibildung fehlt. Die Veränderung der Chromosomenzahlen durch ihre Bastardierung wird dann wie folgt:—



Die dritte Möglichkeit, die aus den oben zitierten Möglichkeiten SAKAMURAS I und II fließt, soll hier kurz angeführt werden.



Wie diese Übersicht zeigt, wird die Zygote durch die Konjugation von reduzierten und nicht reduzierten Gameten von tetraploiden Pflanzen erzeugt, und sie ist daher hexaploid. Ihre Chromosomenzahl ist aber gewöhnlich nicht konstant, weil sich hier noch einmal univalente Chro-

mosomen absondern. Dieser Vorgang ist auf der rechten Seite dieser Übersicht dargestellt. Auch die Chromosomenzahlen des *Viola*- sowie des *Solanum*-Bastardes sind nicht konstant. (Siehe auch S. 135!)

Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, auf diese Weise die 2-4-8-Serie zu erhalten, insofern die überschüssigen Chromosomen keine Bivalenten ausbilden. Es ist nicht unmöglich, dass diese mutierten Pflanzen zu einer gewissen Zeit im Laufe der phylogenetischen Entwicklung als diploide Pflanzen Geminibildung der  $2x$  überschüssigen Chromosomen aufwiesen, dass aber diese Affinität der Chromosomen später verloren gegangen ist.

Es ist aber auch denkbar, dass bald nach der Entstehung der tetraploiden neuen Arten aus den diploiden die Affinität der homologen Chromosomen nicht verloren gegangen ist. Dann würde durch die Konjugation dieser Gameten ( $4x + 2x$ ) sofort eine konstante hexaploide neue Art mit der reduzierten Chromosomenzahl  $3x$  gebildet worden sein (vgl. Chromosomenzahl von *Solanum*, Seite 135).

Durch diese Möglichkeit III kann man den Grad des Verwandtschaftsverhältnisses von drei *Triticum*-Reihen (7-entfernt-14-näher-21) besser verstehen.

Vom morphologischen Standpunkte aus ist FABRE (1885)<sup>1)</sup> zur Ansicht gekommen, dass die Urart des kultivierten Weizens ( $x=21$ ) *Aegilops ovata* ( $x=14$ )<sup>2)</sup> ist. STAPF (1910)<sup>3)</sup> hat *Aeg. cylindrica* ( $x=14?$ )<sup>2)</sup> morphologisch als die Stammart von *T. Spelta* betrachtet, während F. KÖRNICKE (1889)<sup>3)</sup> dagegen der Ansicht ist, dass *T. dicoccoides* ( $x=14$ )<sup>2)</sup> als die Urform aller kultivierten Weizenarten ( $x=21$ )<sup>2)</sup> (ausser *T. monococcum*) zu gelten habe. Cytologisch können alle diese Ansichten über die Stammart des kultivierten Weizens (Dinkelreihe) mit Hilfe der Möglichkeit III ohne Widerspruch gestützt werden, da die hexaploiden Weizenpflanzen gemäss dieser Ansichten aus den tetraploiden entstanden sind.

1) Vgl. Möglichkeit I (Diploidie-Tetraploidie).

2) Zitiert nach PERCIVAL, 1921.

3) Die Chromosomenzahlen sind von mir eingesetzt.

Sehr oft treffen wir in der Natur Pflanzengruppen mit der Zahlenreihe 2-4 der Chromosomen an.<sup>1)</sup>

	Reduzierte Zahl	Somatische Zahl
<i>Thalictrum</i>	12, 24	
<i>Drosera</i>	10, 20	
<i>Alchemilla</i>	16, 32	
<i>Potentilla</i>	8, 16	
<i>Primula</i>	9, 18	
<i>Vicia</i>		12, 24
<i>Plantago</i>	6, 12	
<i>Oenothera</i>	7, 14	
<i>Datura</i>	12, 24	
<i>Dahlia</i>	16, 32	
<i>Aristolochia</i>	7, 14	
<i>Atriplex</i>	9, 18	
<i>Chenopodium</i>	9, 18	
<i>Muscari</i>	9, 18	

Die Pflanzengruppen mit der Chromosomenzahlserie 2-4-6 werden aber nicht so oft gefunden. Bei Rosen hat TÄCKHOLM (1920, 1922) die 2-3-4-5-6 Serie gefunden. Ihre Grundzahl ist 7. Wenn wir die Grundzahl bei den *Musa*-Arten als 4 annehmen, dann kann die von TISCHLER (1910, 1921) festgestellte haploide Chromosomenreihe 8-12-16-24 auch als 4-6-8-12 Serie verstanden werden. In diesem Falle sind die diploiden und decaploiden Pflanzen noch nicht entdeckt worden. Auch bei *Solanum*<sup>2)</sup> ist die haploide Chromosomenreihe 12-24-36-72. Diese x-ploide Beziehung wird in der nächsten Tabelle gezeigt.

1) Diese Zahlen habe ich zumeist der "List of Number of Chromosomes" von ISHIKAWA (1916) und auch der "Allgemeinen Pflanzenkaryologie" von TISCHLER (1922) entnommen.

2) Die Chromosomenzahl von *Solanum tuberosum* war früher als ca 18 in reduzierter Zahl angegeben worden (NEMEC, 1899). Nach einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von FURUDA ist die Zahl 24.

Tabelle 37.<sup>1)</sup>

Somatische Chromosomenzahl der Arten einer Gattung.

x-Ploidie Gattung												Grundzahl.
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12		
<i>Rosa</i>	14	21	28	35	42							7
<i>Musa</i>			16		24		32			48		4
<i>Viola</i>	12		24		48							6
<i>Solanum</i>	24		48		72					144		12
<i>Chrysanthemum</i>	18		36		54		72		90			9
<i>Erigeron</i>	18		36		54							9
<i>Triticum</i>	14		28		42							7
<i>Avena</i>	14		28		42							7
<i>Hyacinthus</i>	8		16		24							8

Es ist sehr wünschenswert, dass hier noch zahlreiche Daten hinzugefügt werden.

## Nicht x-ploide Beziehung.

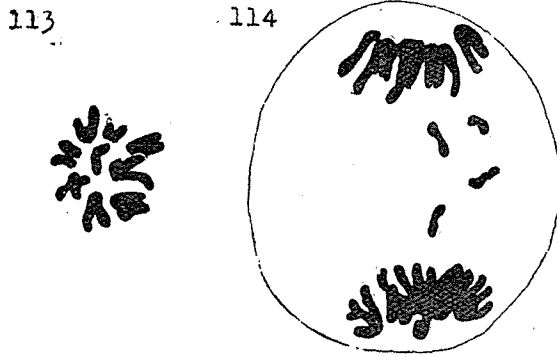
Es ist interessant, dass die nicht x-ploide Beziehung der Chromosomen selbst unter naheverwandten Arten oder Varietäten vorkommt. Besonders bei *Oenothera*, *Datura* und auch bei anderen Pflanzen stehen Zahlenveränderungen mit der Mutation in inniger Beziehung.

Zwei Möglichkeiten, wodurch die nicht x-ploide Beziehung hervorgerufen wird, sind bisher akzeptiert worden. Die erste ist, dass bei der unregelmässigen Verteilung der Chromosomen in der meiotischen Teilung die beiden Homologen der Gemini in ein und dieselbe Geschlechtszelle eintreten. Vereinigt sich eine solche überzählige Chromosomen beherbergende Geschlechtszelle mit einer normalen, dann entsteht ein Individuum mit abweichender Chromosomenzahl. Dies wurde z. B. bei *Oenothera lata* und *semilata* (GATES and THOMAS, 1914), *Metapodius*-Arten (C. E. WILSON, 1909) und *Datura*-Mutanten (BLAKESLEE, u. a. 1920, 1922 a) konstatiert.

1) Ich habe die Chromosomenzahlen von *Musa* (8, 12, 16), *Acer* (36, 54, 72, TAYLOR, 1920), *Primula* (9, 12, 18, 24) und *Valeriana* (16, 24, 32) in dieser Tabelle weggelassen.

ROSENBERG (1918) kam zu dem Resultate, dass die Haploidzahlen (3, 4, 5) der *Crepis*-Arten durch diese Unregelmässigkeiten während der Reduktionsteilung zu erklären sind, und zwar auf Grund des Auftretens von konstanten Proportionen innerhalb der Chromosomengarnitur der verschiedenen Arten. Die verschiedenen Chromosomenzahlen in dieser Gattung sind also nicht durch die Querteilung eines grossen Chromosoms entstanden, worauf er früher schon hingedeutet hat (1909).

Fig. 113—114.



Ungewöhnliche Teilung des 8-chromosomigen Roggens.

Fig. 113. Tochterplatte, 9 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 114. Heterotypische Anaphase. 2 Einzelchromosomen in der Längsspaltung.

Die ungleichmässige Verteilung der Chromosomen in den Tochterzellen in der meiotischen Kernteilung ist wiederholt<sup>1)</sup> bei verschiedenen Pflanzen beobachtet worden. Auch in unseren Beobachtungen des 16-chromosomigen Sommer-Roggens geht ein Chromosomen paar, welches häufig keinen Geminus bildet, zu demselben Pole über (Fig. 113). Die Verteilung der Chromosomen wird hier mit der Formel  $(7+2)+7$  bezeichnet. Die nicht an die Pole gelangten ungepaarten Chromosomen des 16-chromosomigen Roggens teilen sich in der heterotypischen Kernteilung häufig längsweise. Ich habe zwei solcher längsgespaltenen

1) Bei *Adonis dahurica* von ISHIKAWA (1916), und bei *Oenothera Lamarckiana* von SHINOTO (1920).

ungepaarten Chromosomen in Fig. 114 abgebildet. Nach einer mündlichen Mitteilung von meinem Freunde GOTOH sind die ungepaarten Chromosomen von *Secale cereale* nichts anderes als die quergeteilten Teile eines der 7 ursprünglichen Chromosomen. Dieses eigentümliche Verhalten der quergeteilten Chromosomen ist bisher noch nicht mitgeteilt worden.

Die ungleiche unregelmässige Verteilung der homologen Chromosomen wäre in diesem Falle auf die Affinitätslosigkeit gewisser homologer Chromosomen zurückzuführen. Auch bei *Crepis Reuteriana* (ROSENBERG, 1918, Fig. 12) werden zwei ungepaarte homologe Chromosomen gesehen. Die ungepaarten Chromosomen von *Crepis parviflora* (ROSENBERG, 1918, Fig. 28) spalten sich in gewissen Fällen längsweise wie bei *Secale*. Sie gleichen deshalb sehr in ihrem Verhalten den quergeteilten Chromosomen von *Secale*, obgleich sie nicht durch Querteilung entstanden sein dürften.

Die zweite Möglichkeit, wodurch die nicht x-ploide Beziehung verursacht wird, ist in der Querteilung der Chromosomen zu suchen. STRASBURGER (1900, 1905, 1907), MIYAKE (1905) und SYKES (1908) haben in der meiotischen Kernteilung von *Hosta (Funkia)* verschieden grosse Chromosomen beobachtet und bemerkt, dass die kleineren Chromosomen durch Querteilung der grösseren erzeugt werden. Ferner hat STRASBURGER (1910) seine Ansicht auch bezüglich *Yucca* und *Galtonia* verallgemeinert. Er sagt: „Im Gegensatz zu der aus Längsspaltung abzuleitenden Chromosomenvermehrung hat die auf Querteilung beruhende keine Vergrösserung der Kerne zur Folge.“ (S. 436).

Gestützt auf die Schilderung von ROTH (1907), hat STRASBURGER geschlossen, dass die verdoppelte Chromosomenzahl von *Rumex acetosella* durch die Querteilung der Chromosomen von *Rumex Acetosa* entstanden ist.<sup>1)</sup>

Falls verschiedene Grösse der Chromosomen in einer Kernplatte beobachtet wird, so bedeutet dies nach STRASBURGER (1910), dass die

1) Was die Chromosomenzahl von *Rumex*-Arten betrifft, siehe S. 1541.



erblich fixierte Querteilung bei einigen Chromosomen stattgefunden hat und bei anderen nicht. Daher wäre nach ihm die gleichmässige Grösse der einzelnen Chromosomen einer Garnitur als primär und die ungleichmässige als sekundär zu betrachten.

KUWADA (1915, 1919) hat die interessante Tatsache mitgeteilt, dass die Chromosomenzahl von *Zea Mays* durch die Querteilung bestimmter Chromosomen vermehrt wird. Sie beträgt in Zuckermais bald 20, 21, bald 22, 24. „Sie ist jedoch in ein und demselben Individuum gewissermassen konstant“ (KUWADA, 1919, S. 84). Nach mündlicher Mitteilung von KAWAGUCHI ist auch die Chromosomenzahl von *Bombyx mori* ( $x=28$ )<sup>1)</sup> durch Querteilung eines Chromosoms von *B. mandarina* ( $x=27$ ) verändert worden, wie bei *Zea Mays*. In der heterotypischen Kernteilung dieses  $F_1$ -Bastardes bildet ein Chromosom von *B. mandarina* einen Geminus mit 2 Chromosomen von *B. mori*, sodass die reduzierte Chromosomenzahl in der Polansicht der heterotypischen Kernplatte immer 27 beträgt. Die homöotypische Kernplatte weist 27 oder 28 Chromosomen auf, wie erwartet.

SHARP (1912) bemerkt allerdings, dass die zwei langen Chromosomen von *Vicia Faba* durch die Endenverklebung der zwei gewöhnlichen Chromosomen entstanden seien. SAKAMURA (1920) hat dagegen eine solche Endenverklebung bei *Vicia Faba* angezweifelt und gemeint, dass die Chromosomenzahl 14 von einigen *Vicia*-Arten vielleicht durch die Querteilung zweier homologer Chromosomen einer andern Art mit 12 Chromosomen herbeigeführt worden sei. Diese scheinbare Endenverklebung bedeutet nach seiner Meinung gar keine Endenvereinigung von zwei Chromosomen, sondern sie ist nur durch die Tension der Zugfasern am Insertionspunkte entstanden.

SAKAMURA hat hier unsere Aufmerksamkeit auf die Tatsache gerichtet, dass die Einschnürungsstelle der Chromosomen fast immer mit der Ansatzstelle der Zugfasern übereinstimmt. Er sagt weiter: „Man ist

---

1) Die Chromosomenzahl von *Bombyx mori* und *B. mandarina* ist von YATSU (1913) und OGUMA (1919) richtig gezählt worden.

berechtigt anzunehmen, dass die Chromosomen, die in einem zähen gelatinösen Aggregatzustand sind, an diesem Angriffspunkt der Tension eine Gestaltsveränderung erfahren." (S. 194).

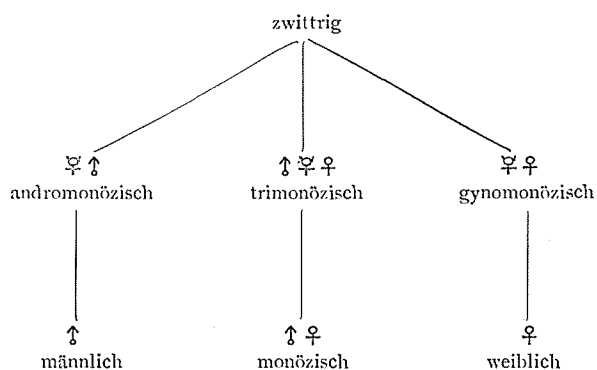
Die Chromosomenzahlen der *Rumex*-Arten sind bisher von einigen Autoren wie folgt als Vielfache von 8 festgestellt worden.

Untergattung <i>Acetosella</i> :—	{ <i>Rumex Acetosella</i> 8 }	} ROTH (1907)
	{ <i>R. arifolius</i> 8 }	
	{ <i>R. Hispanicus</i> 8 }	
	{ <i>R. nivalis</i> 8 }	
	{ <i>R. scutatus</i> 12 }	
	{ <i>R. acetosella</i> 16 }	
Untergattung <i>Lapathum</i> :—	{ <i>Rumex verticillatus</i> ca 24 }	FINK (1899)
	{ <i>R. crispus</i> 32 }	DUDGEON (1918)
	{ <i>R. cordifolius</i> ca 40 }	ROTH (1906)

Die Chromosomenzahlen von *Rumex Acetosella* ist aber von mir und ONO (1923) aufs sicherste als 14 (♀) und 15 (♂) festgestellt worden.<sup>1)</sup>

Die Pflanzen in der Untergattung *Acetosella* sind, mit alleiniger Ausnahme von *scutatus*, alle diözisch. Die Pflanzen innerhalb der Untergattung *Lapathum* sind dagegen zwittrig, oder polygamisch. Die letzteren haben die grössere Zahl der Chromosomen. Nach CORRENS (1913) ist der zwittrige Zustand dem getrenntgeschlechtigen vorangegangen. Er hat diese Beziehung im folgenden Schema zusammengestellt:

1) Was den Unterschied zwischen den Chromosomenzahlen der männlichen und weiblichen Individuen betrifft, so können wir noch nichts sicheres sagen. Doch waren die bisher von uns untersuchten Pflanzen immer männlich, wenn sie 15 Diploidchromosomen besaßen, während die 14-chromosomigen weiblich waren. In der meiotischen Kernteilung der Pollenmutterzellen gibt es 6 Bivalente und ein tripartites Chromosom. In der heterotypischen Kernteilung geht der mittlere Teil des tripartiten Chromosoms nach dem einen, und die zwei Endteile nach dem entgegengesetzten Pole über. Die 6 Bivalenten teilen sich in normaler Weise. Deshalb hat die eine Hälfte der Keimzellen 8 Chromosomen und die andere 7. Weiter habe ich die Chromosomen von *Rumex acetosella* in der Wurzelspitze bestimmt. Sie zählten etwa 42 in einer weiblichen und in einer geschlechtlich unbekanntem Pflanze. Die Zählung war sehr schwer. Deshalb konnte ich bis heute noch nicht klar bestimmen, ob 42 die richtige diploide Zahl dieser Pflanze sei.



Wenn auch die Pflanzen in der Untergattung *Acetosa* nicht aus jetzt gedeihenden *Lapathum*-Arten abstammen, so müssen sie doch zwittrige Voreltern gehabt haben. Wenn die Chromosomenzahl der zwittrigen Stammarten so gross ist wie bei *Lapathum*, dann muss die Zahlenveränderung als Endenverklebung aufzufassen sein.

Als zoologische Belege für die Zahlenveränderung durch Endenverklebung sind die *Jamaicana*-Arten als einziges Beispiel bekannt (WOOLSEY, 1918).

Nach WOOLSEY verbinden sich in einigen Individuen 2 Chromosomen „end to end“. Diese Erscheinung kann man auch als Querteilung auffassen, wenn man die mindere Zahl der Chromosomen als primär annimmt.

Als dritte Möglichkeit, wodurch die nicht x-ploide Beziehung hervorgerufen wird, kann also die Endenverklebung der Chromosomen genannt werden.

\* Noch will ich eine andere Möglichkeit angeben. Es ist die Zahlenveränderung durch die Bastardierung. Durch meine Kreuzungen sind neue konstant 40-chromosomige Nachkommen von *T. polonicum* × *Spelta* geschaffen worden, deren Chromosomen nicht Vielfache von 7 sind.

Auch im Pflanzenreiche sind heute viele Pflanzengruppen mit Chromosomen in nicht x-ploider sowie in x-ploider Beziehung bekannt.

Gattung	Haploidzahlen							
<i>Viola</i>	6	10	12	24	36		MIYAJI, 1913.	
„				13	17		CLAUSEN, 1922.	
<i>Crepis</i>	3	4	5	9	21		ROSENBERG, 1918, 1920.	
<i>Hieracium</i>	7	9	27/2	18			JUEL, 1905, ROSENBERG, 1907, 1917.	
<i>Erigeron</i>	9	13	18	26	27		TAHARA, 1920, HOLMGREN, 1921. <sup>1)</sup>	
<i>Lactuca</i>	5	7	8	9	12	16	24	ISHIKAWA, 1921.
<i>Senecio</i>	5	10	19					ISHIKAWA, 1916.

Diese Zahlenunterschiede, die bei derselben Gattung beobachtet werden, lehren uns, dass die verschiedenen Annahmen der Zahlenveränderung im Laufe der phylogenetischen Entwicklung durchaus nicht nur blosse Möglichkeiten bedeuten können.

Man kann natürlich nicht bezweifeln, dass die Bastardierung dabei eine grosse Rolle spielt. Zwar sagt LOTSY (1916) in seiner "Evolution by means of Hybridization" dass, "crossing of allogamous forms leads to the production of new forms, most of which sooner or later fall into separate non-intercrossing groups, each of which, however, consists of different intercrossing forms. Such groups are called Linneons." (S. 159). Weiter hat er geschrieben: „The *vera causa* of the production of new types consequently is: crossing; the *vera causa* of their extinction: the struggle for life." Dieser Vorgang der Entstehung der neuen Formen kann oft parallel mit der Zahlenveränderung der Chromosomen verlaufen.

---

1) Zitiert nach ISHIKAWA, 1921.

## ZWEITER TEIL.

### GENETISCHE STUDIEN ÜBER DIE PENTAPLOIDEN BASTARDE DES WEIZENS.

Kreuzungsexperimente mit *Triticum*-Arten sind, wie bereits gesagt, sehr oft ausgeführt worden. Pentaploide Bastarde sind von einigen Forschern (z. B. RIMPAU, 1875, VILMORIN, 1879, BIFFEN, 1905, TSCHERMAK, 1914, LOVE und CRAIG, 1919, MALINOWSKI, 1918, HAYES, PARKER und KURTZWEIL, 1920, SAX 1922.)<sup>1)</sup> durch verschiedene Kombinationen erzeugt worden.

Es ist nun ein interessantes, aber noch zu lösendes Problem, ob bei den pentaploiden Weizenbastarden Beziehungen bestehen zwischen Statur und Chromosomenzahl. Wenn Beziehungen wirklich vorhanden sind, müssen die Pflanzen von der Vermehrungsgruppe, die immer 7 gesonderte Chromosomen enthält, mit einigen gemeinsamen Eigenschaften oder übereinstimmender Struktur ausgestattet sein.

Die Vererbungsweise dieser pentaploiden Bastarde ist aber noch nicht genügend aufgeklärt, weil hier eine hohe Sterilität auftritt. Die vollständige zahlenmässige Analyse der Bastardnachkommen ist daher sehr schwer, ja bisweilen unmöglich. KAJANUS (1920, 1923 b c) hat zuerst in dieser Richtung eine genauere Prüfung unternommen.

Obwohl meine eigenen Prüfungen in dieser Richtung bis jetzt noch nicht vollständig zu Ende geführt sind, so möchte ich doch hier die Vererbungsweise von verschiedenen Merkmalen zwischen der Emmer- und Dinkelreihe erörtern, um dadurch meine zytologischen Resultate zu ergänzen.

---

1) Zitiert zum Teile nach PERCIVAL (1921) und KAJANUS (1923 c).

### 1. Die Merkmale der Elterpflanzen und ihrer F<sub>1</sub>-Bastarde.

Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf Ährenform, Form und Kielung der Hüllspelzen, Markhaltigkeit der Halme, Begrannung usw., da diese Eigenschaften (mit Ausnahme der Begrannung) als wichtige Unterscheidungsmerkmale zwischen der Emmer- und Dinkelreihe verwendet werden. Meine genetischen Untersuchungen wurden mit denselben Bastardpflanzen ausgeführt, die auch für die zytologischen Experimente gebraucht worden waren. Die Eltern aller dieser Bastarde sind aus den reinen Stammlinien des landwirtschaftlichen Institutes der Hokkaido Universität ausgewählt worden.

Nr.	
30	<i>Triticum durum</i> var. <i>Reichenbackii</i> .
41	<i>Triticum turgidum</i> var. <i>Mammuth</i> .
44	<i>Triticum compactum</i> var. <i>itericum</i> .
48	<i>Triticum compactum</i> . Club Wheat.
50	<i>Triticum polonicum</i> var. <i>velutinum</i> .
53	<i>Triticum polonicum</i> var. <i>album</i> (?).
58	<i>Triticum Spelta</i> var. <i>Duhamelianum</i> .
	<i>Triticum vulgare</i> . Sapporo Yubo. <sup>1)</sup>

#### *Triticum durum* × *T. vulgare*.

*T. durum*. Ähre ziemlich dick und kurz. Hüllspelze stachelspitzig, scharf hervortretend, fast flügelartig bis zur Basis gekielt. Deckspelze kahnförmig zusammengedrückt, auf dem Rücken schmal gewölbt, mit sehr langer aufrechter schwarzer Granne. Halm mit Mark völlig erfüllt. Ährenachse an den Kanten gebartet.

*T. vulgare*. Ähre schmal, lang, mehr oder weniger locker. Hüllspelze gekielt, aber nicht so stark hervortretend, mit verlängertem Mittelzahn. Deckspelze kahnförmig, mit kurzer offenstehender Granne. Halm hohl. Ährenachse an den Kanten locker gebartet.

**F<sub>1</sub>-Pflanzen.** Ähre mehr oder minder locker, Hüllspelze gekielt, aber nicht so deutlich hervortretend wie bei *T. durum*, mit leicht ver-

1) „Yubo“ heisst begrannt.

längertem Mittelzahn (intermediär). Deckspelze kahnförmig, etwas zusammengedrückt, mit langer schiefstehender gelber Granne, kleine schwarze Fleckchen aufweisend (intermediär). Teilweise fruchtbar. Ährenachse an den Kanten gebartet. Empfänglich gegen Rostpilze. Markhaltigkeit des Halmes intermediär (Tafel II).

*T. polonicum* × *T. Spelta* (53 × 58).

*T. polonicum.* Ähre aufrecht, zusammengedrückt. Hüllspelze lanzettlich, vorn etwas stumpf mit kleinem Seitenzahn, bei der Reife papierartig, an ihrer ganzen Oberfläche fein behaart; länger oder ebenso lang, selten etwas kürzer als die Deckspelze. Deckspelze lanzettlich, zusammengedrückt kahnförmig, Rücken gewölbt, kurz begrannt. Vorspelze des untersten Blütchens eines Ährchens deutlich kürzer als Deckspelze, Deckspelze des dritten und vierten Blütchens höchstens die Spitze des ersten und weiten erreichend, meist hinter ihnen zurückbleibend. Früchte aus den Spelzen leicht ausfallend. Ährenachse an den Kanten gebartet. Halm ziemlich mit Mark erfüllt. Unter der Ansatzstelle des Ährchens locker gebartet.

*T. Spelta.* Ähre schlank, locker. Hüllspelzen vorn breit gestutzt, verkehrt eiförmig-länglich, kürzer als die ihnen anliegenden Deckspelzen, Deckspelze länglich-eiförmig, stachelspitzig, bei den oberen Ähren bis 9 mm lang, eben so lang als Vorspelze. Früchte fest von den Spelzen eingeschlossen. Ährenachse bricht erst beim Biegen, an den Kanten locker gebartet. Ährchen linsenförmig. Halm hohl. Fast kein Haarschopf unter der Ansatzstelle des Ährchens.

**F<sub>1</sub>-Pflanzen.** Ähre ziemlich schlank und locker, sehr ähnlich der Vaterpflanze (*T. Spelta*). Hüllspelze eiförmig-länglich, vorn schmal gestutzt, stumpf gekielt, nicht so papierartig (intermediär), rauhaarig an ihrer ganzen Oberfläche. Deckspelze eiförmig-länglich, stachelspitzig, bei den oberen Ährchen etwa 8 mm lang. Spelzenlänge intermediär, d. h. die Hüllspelze nur wenig kürzer als die Deckspelze. Vorspelze kürzer als Deckspelze. Das dritte und vierte Blütchen ragt nur sehr wenig über das erste und zweite hinaus. Ährenachse bei der

Reife leicht brüchig, an den Kanten locker gebartet. Ährchen plano-konvex (mehr *T. polonicum* ähnelnd). Halm nur wenig mit Mark erfüllt. Ansatzstelle des Ährchens dicht gebartet. Früchte fest von den Spelzen eingeschlossen (Tafel III).

*T. turgidum* × *T. compactum* (41 × 44).<sup>1)</sup>

*T. turgidum.* Ähre mit an den Kanten gebarteter Achse, ziemlich lang und dick. Hüllspelze mit stachelspitzigem Mittelzahn, bis zur Basis scharf gekielt. Deckspelze mit aufrechter, langer, schwarzer Granne. Spelzen geschlossen.

*T. compactum.* Ähre kurz und dick, mit an den Kanten gebarteter Achse, Hüllspelze mit stark verlängertem Mittelzahn, die unteren sehr kurz (etwa 3 mm), die oberen allmählich bis 34 mm verlängert. Deckspelze mit kurzer, offenstehender Granne.

**F<sub>1</sub>-Pflanzen.** Ähre mit an den Kanten dicht behaarter Achse, kurz und dick. Der Mittelzahn der Hüllspelze 2–10 mm, aufwärts verlängert (intermediär), scharf gekielt. Seitenzahn der Hüllspelze nicht hervorragend. Deckspelze mit offenstehender, gelblicher Granne. Die Granne steht die ganze Länge der Ähre aufrecht und ist dann schief gekrümmt (intermediär). Spelzen geschlossen.

## 2. Dominanz und Rezessivität der Merkmale.

Gestützt auf die obeiigen Bastardierungsversuche des Weizens wurde die Vererbungsweise in der nachstehenden Übersicht zusammenfassend dargestellt.<sup>2)</sup>

1) Siehe Tafel V, Fig. 32!

2) Was den Bastard zwischen *T. polonicum* und *compactum* (50 × Club wheat) betrifft, so will ich hier nicht darauf eingehen (siehe Tafel V, Fig. 34!)



		Dominanz	Rezessivität
<i>T. durum</i> × <i>vulgare</i>	Ährenform	<i>vulgare</i> -Form	<i>durum</i> Form
	Kielung	intermediär (gekielt)	
	Spitzenform der Hüllspelze	intermediär	
	Markhaltigkeit	intermediär (dickwandig)	
	Granne	aufrecht und lang ( <i>durum</i> )	schief und kurz ( <i>vulgare</i> )
	Empfänglichkeit gegen Rostpilze ( <i>vulgare</i> )	Immunität gegen Rostpilze ( <i>durum</i> )	
<i>T. polonicum</i> × <i>Spelta</i>	Ährenform	<i>Spelta</i> -Form	<i>polonicum</i> -Form
	Form der Hüllspelze	verkehrt eiförmig (mehr <i>Spelta</i> )	lanzettlich ( <i>polonicum</i> )
	Behaarung der Spelze	behaarte Spelze ( <i>polonicum</i> )	glatte Spelze ( <i>Spelta</i> )
	H ≧ <sup>1)</sup> D	H < D ( <i>Spelta</i> )	H ≧ D ( <i>polonicum</i> )
	Begrannt	unbegrannt	begrannt
	V ≧ D	V < D ( <i>polonicum</i> )	V = D ( <i>Spelta</i> )
	1 und 2 ≧ 3 und 4	intermediär	
	Markhaltigkeit	intermediär	
<i>T. turgidum</i> × <i>compactum</i>	Ährenform	<i>compactum</i> -Form	<i>turgidum</i> -Form
	Form der Hüllspelze	intermediär	
	Kielung	intermediär (gekielt)	
	Spelzen	geschlossen <i>turgidum</i>	nicht geschlossen.

### 3. Vererbungsweise des Bastardes (*Triticum durum* × *vulgare*).

Die Bastardierung zwischen *T. durum* und *T. vulgare* ist eine gute Kombination für die Züchtung einer gegen Rostpilze widerstandsfähigen Weizenart. Wie ich schon oben erwähnt habe, ist *T. durum* gegen Ansteckung mit *Puccinia graminis* und *P. triticea* unempfindlich, während *T. vulgare* allgemein sehr empfindlich ist. Die F<sub>1</sub>-Pflanze ist

1) H=Länge der Hüllspelze  
 D=Länge der Deckspelze  
 V=Länge der Vorspelze

1, 2, 3 und 4 bedeuten unterstes, zweites, drittes bzw. viertes Blüthen eines Ährchens.

auch sehr empfindlich. In den folgenden Generationen sind die Pflanzen mit der *durum*- oder angenäherten *durum*-Ährenformen sehr widerstandsfähig, während diejenigen mit der *vulgare*- oder angenäherten *vulgare*-Ährenformen empfindlich sind. Das genauere Verständnis dieses Verhaltens ist aber noch nicht erzielt worden. Genaueres will ich bei anderer Gelegenheit mitteilen.

#### a. Ährenform.

Die Ährenform des Weizens stellt eine zusammengesetzte Eigenschaft dar, die von mehreren selbständig mendelnden Erbeinheiten bedingt wird (NILSSON-EHLE, 1909, 1912). Sie steht im engsten Zusammenhang mit der Form der Ährchen und der Lockerheit oder Kompaktheit ihrer Anordnung an der Ährenspindel.

Die Ährenform des pentaploiden  $F_1$ -Bastardes (*Triticum vulgare*  $\times$  *durum*) ist im grossen und ganzen gleich derjenigen von *T. vulgare*, d. h. sie ist locker und lang. Die Nachkommen spalten sich in der  $F_2$ -Generation in zwei Gruppen, erstens in die *vulgare*-Form (eingeschlossen die annähernd *vulgare*-Form aufweisenden Pflanzen) und zweitens in die *durum*-Form (inkl. die angenäherten *durum*-Formen).

Intermediäre Formen,<sup>1)</sup> die sich entsprechenderweise in zwei Kategorien einteilen lassen, sind auch zu bemerken).

Das Zahlenverhältnis in der  $F_2$ -Generation ist folgendes:

<i>vulgare</i> - und angenäherte	:	<i>durum</i> - und angenäherte
<i>vulgare</i> -Formen		<i>durum</i> -Formen.
19	:	6

Die Spaltungsweise in der  $F_3$ -Generation ist aus der nächsten Tabelle ersichtlich:

1) Intermediäre Formen, die sich nicht in zwei Kategorien einteilen lassen, werden aber in der  $F_3$ -Generation beobachtet.

Form in der vorliegenden Generation		Nummer der Pflanzen	F <sub>3</sub> vulgare- Form    durum- Form		
V	F <sub>3</sub>	1	7	8	} Verminderungs- gruppe
V	F <sub>4</sub> {	1-1	0	17	
V		1-2	0	15	
D		1-3	0	14	
a. V		1-4	0	13	
a. D		1-5	0	7	
D		1-6	0	11	
a. V		1-7	0	1	
a. V		1-8	0	2	
D		1-9	0	13	
V			1-10	2	7 (intermediär)
D	F <sub>3</sub>	3	0	20	} Verminderungs- gruppe
D	F <sub>4</sub> {	3-1	0	14	
D		3-2 2x=28	0	13	
D		3-3 2x=28	0	3	
D		3-4	0	14	
D		3-5	0	2	
D		3-6	0	16	
D		3-7	0	2	
D		3-8	0	5	
D		3-9	0	13	
D		3-10	0	12	
D		3-11	0	4	
D	F <sub>3</sub>	5	0	30	} Verminderungs- gruppe
D	F <sub>4</sub> {	5-2	0	28	
D		5-3	0	6	
a. V	F <sub>3</sub>	9	2	29	} Verminderungs- gruppe
a. V	F <sub>4</sub> {	9-1	0	24 (a. D)	
D		9-2	0	47	
D		9-3	0	22	
a. V		9-4	0	27 (a. D)	
V		F <sub>3</sub>	28	0	11
D	F <sub>4</sub> {	28-2	0	4	
D		28-4	0	61	

V = *vulgare*-Form.  
D = *durum*-Form.

a. D = angenäherte *durum*-Form.  
a. V = angenäherte *vulgare*-Form.

Die Ähren aller Pflanzen in der Verminderungsgruppe waren typische *durum*- oder angenäherte *durum*-Formen. Obwohl sie in einigen Fällen (z. B. F<sub>2</sub> 1 in der obigen Tabelle) in der F<sub>2</sub>-Generation *vulgare*-Form aufwiesen, so näherten sie sich doch in den weiteren Generationen der *durum*-Form (vgl. E. v. TSCHERMAK, 1907).

Die Pflanzen in der Vermehrungsgruppe und die Pflanzen mit steriler Kombination besaßen ohne Ausnahme *vulgare*-Form. Sie zeigen in den weiteren Generationen niemals *durum*- oder angenäherte *durum*-Form und sie werden also bald konstant wie folgende Tabelle klar zeigt.

Nr. der Pflanzen	<i>vulgare</i>	<i>durum</i>	Bemerkung
F <sub>3</sub> 30	83	: 0	} Fertile Kombination
F <sub>4</sub> 30-3	68	: 0	
30-8	77	: 0	
30-12	30	: 0	
F <sub>3</sub> 2	2	: 0	} Fertile Kombination
F <sub>4</sub> 2-2	5	: 0	} Sterile Kombination
F <sub>3</sub> 13	2	: 0	„
F <sub>3</sub> 16	10	: 0	} Sterile Kombination
F <sub>4</sub> 16-1	2	: 0	
16-2	7	: 0	
F <sub>3</sub> 22	22	: 0	} Sterile Kombination
F <sub>4</sub> 22-1	9	: 0	
22-2	4	: 0	

Wenn auch die Zahl der untersuchten F<sub>2</sub>-Pflanzen sehr gering ist, so liess sich doch das Zahlenverhältnis der *vulgare*- und *durum*-Formen ungefähr als 3 : 1 bestimmen. Die Chromosomenzahl dieser F<sub>2</sub>-Pflanzen schwankt von 30 bis 38. Die Ähren der 30-, 31- und 33-chromosomigen Pflanzen sind kürzer als diejenigen der 37- und 38-chromosomigen, wie Tafel II klar zeigt. Daraus kann man vermuten, dass die *vulgare*-Form zu den Chromosomen a, b, c, d, e, f und g in inniger Beziehung steht (vgl. Kap. 7).

Die Ähren von den Pflanzen der Verminderungsgruppe sind kürzer und kompakter als diejenigen der Vermehrungsgruppe, und die 28-chromosomigen haben immer *durum*- oder annähernd *durum*-Form mit kurzen Ähren. Dagegen zeigen die Pflanzen in der Vermehrungsgruppe immer *vulgare*- oder annähernd *vulgare*-Form. Die Ähren der Pflanzen mit den sterilen Kombinationen ähneln auch der *vulgare*-Form; sie sind aber sehr klein. Mit Hilfe der Tafel 11 und der vorhergehenden Tabellen kann man diese parallele Veränderungsweise gut verstehen. Die Ährenform des Bastardes *T. durum* × *vulgare* wird daher nicht nach der einfachen mendelschen Regel vererbt. Es gibt keine 28-chromosomigen Pflanzen mit der *vulgare*-Form, und ebensowenig 42-chromosomige oder zur Vermehrungsgruppe gehörende Pflanzen mit vollständiger *durum*-Form.

#### b. Kielung.

Die gekielte Spelzenform erweist sich nach den Erfahrungen von E. v. TSCHERMAK und MICYNSKI<sup>1)</sup> als prävalierend gegenüber der abgerundeten Form. Es scheint mir wahrscheinlich, dass diese Eigenschaft in keiner besonderen Korrelation weder zur Ährenform noch zur Chromosomenzahl steht. Die Nachkommen der intermediären F<sub>2</sub>-Individuen spalten sich natürlich in drei Formen, nämlich in nicht gekielte, intermediäre und gekielte. Oft sind Übergangsformen unter diesen drei Formengruppen zu treffen. Dessenungeachtet ist man zu dieser Klassifikation der Kielformen in 3 Gruppen berechtigt, eine Bestätigung hierzu erbringt auch ihre Spaltungsweise in den weiteren Generationen. Unter den intermediären Formen kann man verschiedene Grade der Kielung erkennen, deshalb erfolgt die Spaltung immer kompliziert. Einmal kommt die *vulgare*-Form sehr wenig vor, ein anderesmal ist es umgekehrt. Auf die mendelsche Analyse der Faktoren dieser Eigenschaft möchte ich hier nicht eingehen. Man kann jedoch sagen, dass eine Mehrzahl von Faktoren für das Erscheinen dieser Eigenschaft notwendig ist.

---

1) Zitiert nach E. v. TSCHERMAK, 1919.

Vorige Generation	Nr. der Pfl.	Nicht gekielt	Intermediär	Gekielt		
Intermediär	F <sub>2</sub>	5	: 14	: 5		
Intermediär	F <sub>3</sub> 1	0	: 10	: 5	} Verminderungsgruppe, die meisten F <sub>4</sub> -Nachkommen haben 28 diploide Chromosomen.	
Gekielt	F <sub>4</sub> 1-1	0	: 0	: 12		
Intermediär	1-2	0	: 6	: 9		
Gekielt	1-3	0	: 0	: 14		
Intermediär	{ 1-4	1	: 9	: 1		
		1-5	1	: 5		: 1
	1-6	5	: 5	: 0		
Sehr schwach gekielt	F <sub>3</sub> 9	5	: 15	: 8		
Intermediär	{ F <sub>4</sub> 9-1	6	: 12	: 6	} Vermehrungsgruppe	
		9-4	13	: 7		: 6
Intermediär	F <sub>3</sub> 30	5	: 44	: 33	} Vermehrungsgruppe	
Gekielt	F <sub>4</sub> 30-3	0	: 0	: 175		
Nicht gekielt	F <sub>3</sub> 13	1	: 0	: 0		
„	F <sub>3</sub> 22	21	: 0	: 0		
Intermediär	F <sub>3</sub> 11	0	: 1	: 2	} Verminderungsgruppe	
Intermediär	F <sub>4</sub> 11-1	2	: 14	: 13		
Gekielt	F <sub>4</sub> 11-2	0	: 0	: 12		
„	3	0	: 0	: 5		
Intermediär	F <sub>3</sub> 21	0	: 0	: 12		} konstant
	F <sub>4</sub> 21-43	0	: 0	: 49		
	22	0	: 0	: 36		

## c. Form der Hüllspelze.

Die Spitzenform der Hüllspelze ist auch eine aus mehreren Faktoren zusammengesetzte Eigenschaft. Die Form der Spitze bietet sich als ein erbliches Merkmal dar, das sich in Verbindung mit der Schwankung der Chromosomenzahlen leicht daraufhin prüfen lässt, ob eine parallele Abhängigkeit vorliegt oder nicht.

Die verschiedenen Formen der Spitzen in der F<sub>2</sub>-Generation sind in Fig. 115 dargestellt. Sie sind sehr verschieden, sodass, gestützt auf diese wenigen Individuen, schon es deutlich hervorgeht, dass hier kein enger Parallelismus zwischen der Chromosomenzahl und der Spitzen-

form besteht. Die 28-chromosomigen Nachkommen haben aber meistens *durum*-Form, während nur in einigen Fällen sie *vulgare*-Form besitzen.

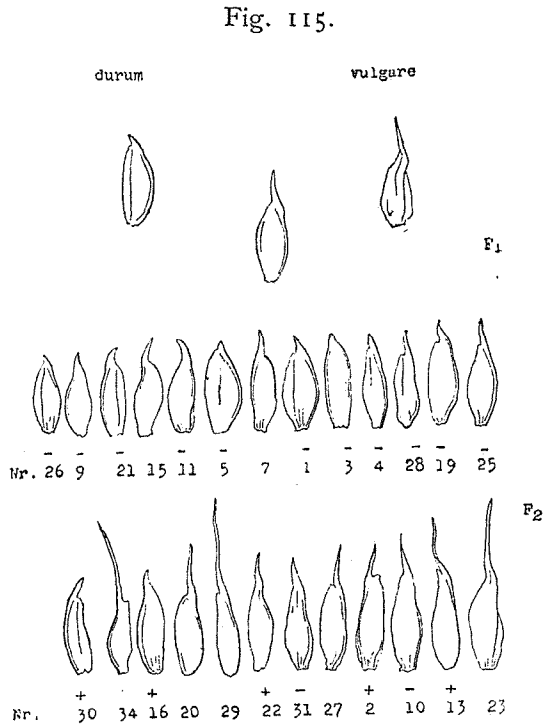


Fig. 115. Verschiedene Formen der Hüllspelzen (P, F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> von *Triticum durum* × *vulgare*). — Verminderungsgruppe. + Vermehrungsgruppe.

#### d. Markhaltigkeit.

Der mit Mark ausgefüllte Halm von *Triticum polonicum*, *durum* und *turgidum* erweist sich nach den Untersuchungen E. v. TSCHEMAKS (1907), im Gegensatz zu den Angaben von BIFFEN (1905), als scheinbar prävalent gegenüber dem hohlen von *T. vulgare*. Nach unseren Untersuchungen haben die F<sub>1</sub>-Pflanzen einen dickwandigen Halm. Sie sind nicht völlig mit Mark erfüllt (intermediär). In den weiteren Generationen sind die Halme hohl, dickwandig oder markig, wenn sie zur Vermehrungsgruppe gehören; dagegen sind diejenigen der

Vermehrungsgruppe alle hohl. Die Zahl der  $F_2$ -Pflanzen, welche zur Vermehrungsgruppe gehören, beläuft sich unter 25 geprüften Pflanzen im ganzen nur auf fünf. Bei den Pflanzen der Vermehrungsgruppe sind die Halme bisweilen ziemlich dickwandig. Doch sind sie nicht völlig markig. Nach E. v. TSCHERMAK (1901) tritt abgestufte Spaltung ein, bei welcher Individuen mit vollständig hohlem Halm nur in geringer Anzahl aufzufinden sind. Nach meiner Auffassung werden diese Pflanzen zur Vermehrungsgruppe gehören, oder sie haben sterile Chromosomenkombination wie in unseren Fällen.

Die Halme der 28-chromosomigen  $F_4$ -Nachkommen (vgl. Tafel II, Fig. 21, 25) sind hohl, dickwandig, oder markig. Die Nachkommen der markigen und hohlhalmigen Pflanzen zeigen beständig dieselbe Halmeigenschaft in den weiteren Generationen, während die dickwandigen in der nächsten Generation sich spalten.

Die Spaltung bezüglich der Markhaltigkeit in den  $F_2$ -Pflanzen sowie in der Verminderungsgruppe ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

	hohl	intermediär	markig	
$F_2$	14	6	5	} Spaltet aus $F_2$ -Heterozygoten
$F_3$ 1	0	4	7	
$F_3$ 21	7	5	0	

Die Pflanzen (Nummer 28) in der Verminderungsgruppe spalten sich auch bezüglich dieser Eigenschaft in den weiteren Generationen (A).

Von den Pflanzen der  $F_2$ -Generation mit völlig von Mark erfüllten Halmen stammen die konstant markigen Individuen, wie auch die in den weiteren Generationen konstant hohlhalmig auftretenden Pflanzen Abkömmlinge der hohlhalmigen  $F_2$ -Individuen sind (B).

Die Pflanzen mit der Nummer 2, 13, 16 und 22 haben in der  $F_3$ -Generation sterile Chromosomenkombination (Tabelle 6 und 8). Sie gehen meistens zugrunde (Kapitel 11).



Nr. der Pflanzen		F <sub>4</sub>						
		h	:	i	:	m		
<b>A</b>	F <sub>2</sub> 1 Dickwandig	F <sub>3</sub> 1-1 (i)	17	:	3	:	0	
		1-2 (i)	0	:	6	:	10	
		1-3 (m)					konstant	
		1-4 (m)					"	
		1-5 (m)					"	
		1-6 (m)					"	
		1-7 (i)	0	:	1	:	0	
		1-10 (i)	0	:	5	:	4	
		1-11 (m)					konstant	
		1-12 (m)					"	
		1-13 (m)					"	
		F <sub>2</sub> 21 Fast ganz markig	21-6 (i)	23	:	15	:	5
			21-12 (i)	0	:	2	:	0
	21-16 (h)		6	:	0	:	0	
	21-20 (h)		1	:	0	:	0	
	21-22 (i)		9	:	25	:	2	
	21-25 (i)		4	:	8	:	2	
	21-26 (h)		8	:	0	:	0	
	21-28 (h)		11	:	4	:	1	
	21-29 (h)		7	:	0	:	0	
21-33 (h)	2	:	0	:	0			
21-34 (i)	2	:	40	:	7			

h=hohl, i=dickwandig, m=markig.

F <sub>2</sub>	Nr. der Pflanzen	h	:	i	:	m
Markig	F <sub>3</sub>	5	:	0	:	32
		9	:	0	:	5
		11	:	0	:	10
		25	:	0	:	19
Hohl	F <sub>3</sub>	3	:	0	:	0
		19	:	0	:	0
		26	:	0	:	0
		2	:	0	:	0
	F <sub>3</sub>	13	:	0	:	0
		16	:	0	:	0
		22	:	0	:	0
		30	:	0	:	0

Verminderungsgruppe

Verminderungsgruppe

Vermehrungsgruppe

4. Vererbungsweise des Bastardes *Triticum polonicum* × *Spelta*.

## a. Ährenform.

Die schmale und lange Ährenform<sup>1)</sup> von *Spelta* dominiert über die breite und kompakte Form von *polonicum* (Tafel III Fig. 27). Die 4 Linien in der Vermehrungsgruppe (Nr. 2, 3, 6 und 10 in Tabelle 4) besitzen die *Spelta*-Form, während eine F<sub>3</sub>-Pflanze mit 28 Chromosomen (F<sub>3</sub> 8-1) eine fast typische *polonicum*-Ähre besitzt (Tafel III, Fig. 29). Die 30-chromosomige Pflanze (F<sub>3</sub> 8-2) und andere zur Verminderungsgruppe gehörende Pflanzen zeigen auch annähernd *polonicum*-Form (Tafel III, Fig. 29). Sie sind aber lockerer und schmaler. Die 42-chromosomigen Pflanzen in der F<sub>4</sub>- und F<sub>5</sub>-Generation zeigen fast vollkommene *Spelta*-Form. Ihre Ähren sind aber begrannt. Die Zahl der untersuchten F<sub>2</sub>-Pflanzen ist im ganzen 6. In den F<sub>3</sub>-, F<sub>4</sub>- und F<sub>5</sub>-Generationen habe ich etwa 150 Pflanzen geprüft und deren Chromosomenzahlen sicher festgestellt.

Die Ährenform geht im grossen und ganzen der Chromosomenzahl parallel, d. h. die 42-chromosomigen Nachkommen haben *Spelta*- oder *Spelta*-ähnliche Formen, während die 28-chromosomigen *polonicum*- oder *polonicum*- (eventuell *durum*-) ähnliche Formen (Tafel III) haben.

## b. Hüllspelze, Deckspelze und Vorspelze.

Die Hüllspelzen der F<sub>1</sub>-Pflanzen sind eiförmig. In den weiteren Generationen verändert sich ihre Form, und es treten verschiedene Gestalten auf, die zwischen der eiförmigen und lanzettlichen liegen. Häufig kommen stachelspitzige Pflanzen vor. Sie werden in den weiteren Generationen konstant. Die 42-chromosomigen Pflanzen oder die Pflanzen in der Vermehrungsgruppe haben *Spelta*-ähnliche Hüllspelzen. Die Form der Hüllspelzen ist aber sehr variabel. Freilich liegen so vielen

---

1) Wie ich schon oben erwähnt habe, ist die Ährenform eine mit anderen Merkmalen (z. B. Gestalt der Hüllspelzen, Lockerheit der Ähren, Länge der Ährenachse) zusammenhängende Eigenschaft.

Erbfaktoren vor, dass eine vollständig zahlenmässige Analyse nicht möglich ist.

Der Unterschied zwischen der Länge der Deckspelze und der der Vorspelze (d. h.  $D > V$  oder  $D = V$ ) ist ein gutes Merkmal. Das Spaltungsverhältnis war  $(D > V) : (D = V) = 15 : 10$ . Die Zahl der unter-

Fig. 116.

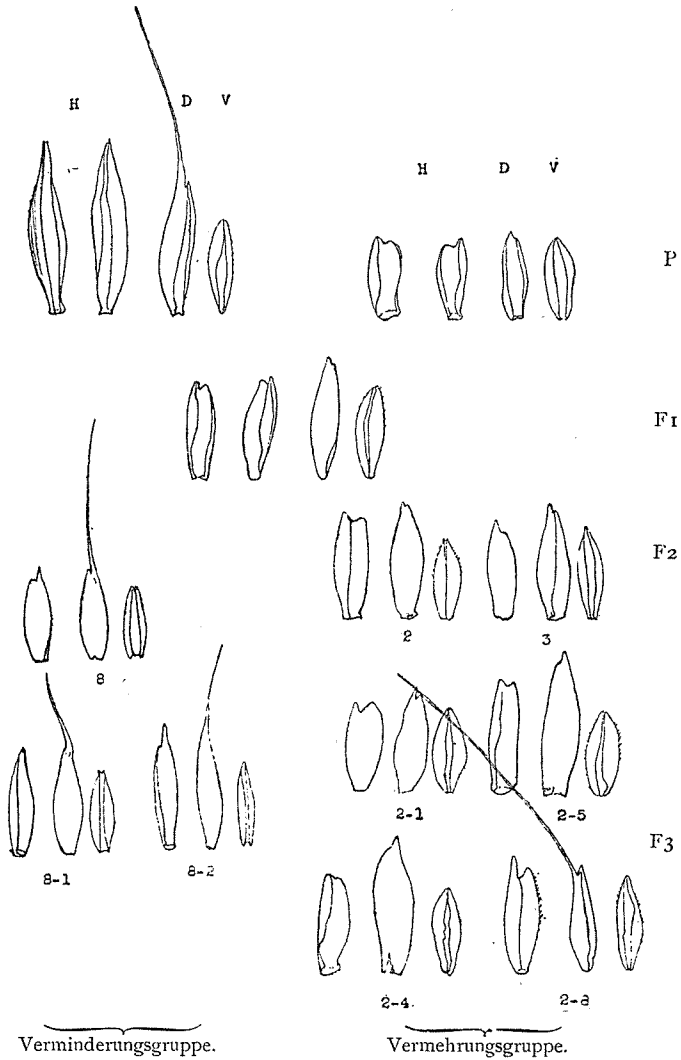


Fig. 116. Verschiedene Formen der Hüllspelzen ( $P$ ,  $F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  von *Triticum polonicum*  $\times$  *Spelta*) Vgl. Tafel. III.

suchten Pflanzen ist aber nicht hinreichend. Die Pflanzen in der Vermehrungsgruppe haben oft die Eigenschaft  $D > V$ , welche von *T. polonicum* auf sie vererbt worden ist.

Die Veränderungsweise dieser Eigenschaften ist in Fig. 116 dargestellt.

### c. Begrannung.

Die Grannenlosigkeit dominiert nach vielen Autoren (E. v. TSCHERMAK, BIFFEN, SCHRIBAUX, NILSSON-EHLE) über die Begrannung. Das Spaltungsverhältnis ist je nach der Rassenkombination verschieden, in den einen Fällen erscheint das Verhältnis grannenlos : begrannt = 3 : 1, in anderen Fällen grannenlos : halbbegrannt : begrannt = 1 : 2 : 1, in anderen endlich grannenlos : begrannt = 15 : 1 (HOWARD, 1912).<sup>1)</sup>

Die Begrannung dient aber bei der Analyse der Spaltungsfaktoren als ein geeignetes Merkmal. Das 28-chromosomige Elter (*T. polonicum*) ist in diesem Falle begrannt und das 42-chromosomige (*Spelta*) dagegen unbegrannt. Die Spaltung geht in diesen Fällen im Verhältnis 1 : 3 vor sich.

	Begrannt		Unbegrannt
F <sub>2</sub>	2	:	4
F <sub>3</sub>	7	:	17
F <sub>4</sub>	29	:	88
F <sub>5</sub>	31	:	100
Summe	69		209
Erwartung	69,5 ± 7,22		208,5 ± 7,22
Abweichung	-0,5		+0,5

Das Zahlenverhältnis der homozygotisch und heterozygotisch unbegranneten Pflanzen stimmt auch mit dem theoretischen 1 : 2 gut überein.

1) Zitiert nach E. v. TSCHERMAK, 1919.

	Homozygotische Unbegrannte	Heterozygotische Unbegrannte
F <sub>2</sub>	2	2
F <sub>3</sub>	5	8
F <sub>4</sub>	2	6
Summe	9	16
Erwartung	8.33:±2.35	16.66:±2.35
Abweichung	+0.66	-0.66

d. Die 40-, 41- und 42-chromosomigen Nachkommen der 41- chromosomigen Pflanzen (2-8).

Die in Tabelle 24 (S. 102) gezeigte F<sub>3</sub>-Pflanze (2-8) mit 41 Diploidchromosomen erzeugte 40-, 41- und 42-chromosomige F<sub>4</sub>-Nachkommen, die im Verhältnis von 0.2 : 3 : 1 standen.

Die 40-chromosomigen Pflanzen (z. B. 2-8-31) hatten eine sterile Kombination mit der Formel 20<sup>b</sup>+0<sup>i</sup>. Sie wiesen, wie schon erwähnt, Zwerggestalt auf (Tafel V, Fig. 31). Ihnen fehlte irgend eines von den Chromosomen a, b, c, d, e, f oder g.

Die 41-chromosomigen F<sub>4</sub>-Pflanzen dieser Bastarde (2-8-) haben auch 40-, 41- und 42-chromosomige F<sub>5</sub>-Nachkommen. Die 40-chromosomigen Pflanzen mit steriler Kombination wiesen wieder Zwerghabitus auf. Die ganze Gestalt der zwergförmigen sowie normalen Nachkommen ist in Fig. 31 (Tafel IV) dargestellt. Ihr Zahlenverhältnis ist das folgende: (Siehe die Tabelle auf der nächsten Seite!)

Das Verhältnis zwischen den zwergförmigen und den normalen Pflanzen war 0.46 : 4 und entspricht somit annäherungsweise dem Verhältnis 0.2 : 4, welches auch bei den 43 Individuen vorher gefunden worden ist (vgl. S. 102). Die Chromosomenzahl jener Pflanzen ist in der Tabelle 24 gezeigt. Die Zwergpflanzen unter diesen Bastarden (2- 8-) besitzen immer 40 Chromosomen mit steriler Kombination. Dies gilt im allgemeinen auch bei den anderen Bastardnachkommen (z. B. 2-4-14-12) mit 40 steril kombinierten Chromosomen. Auf Grund dieser experimentellen Resultate kann man sicher sagen, dass die zwergförmigen F<sub>5</sub>-Nachkommen

der Bastarde (2-8) immer 40 Chromosomen mit steriler Kombination besitzen. Im allgemeinen weisen die Pflanzen mit der sterilen Kombination (vgl. Tabelle 9) stets Zwerghabitus auf, während diejenigen mit der fertilen Kombination normalen Habitus haben.

Nummer der Pflanzen	Chromosomenzahl	Zahl der gesäten Samen	Davon völlig entwickelte F <sub>5</sub> -Pflanzen		Davon nicht entwickelte Pflanzen			
			normal	zwerghförmig				
F <sub>4</sub> {	2-8-12	41	54	36	3	15		
	2-8-34	„	39	22	3	14		
	2-8-9	„	43	30	3	10		
	2-8-37	„	18	8	1	9		
	2-8-7	„	45	28	2	15		
	2-8-2	„	26	20	0	6		
	2-8-44	„	39	21	3	15		
	2-8-47	„	106	66	6	34		
	2-8-45	„	89	61	4	24		
	2-8-43	„	63	28	10	25		
	2-8-1	„	26	15	2	9		
	2-8-3	„	51	33	4	14		
	2-8-23	„	76	52	8	16		
	2-8-26	„	59	39	4	16		
	Total	St. Komb.	734	=	459	+	53	+
F <sub>4</sub> {	2-8-13	40 (20 <sup>b</sup> )	16	0	13	3 <sup>1)</sup>		
	2-8-31	„ (20 <sup>b</sup> )	23	0	20	3		
Total		39	=	0	+	33	+	6

Auffallend ist es ferner, dass die 40-chromosomigen F<sub>5</sub>-Pflanzen 3-3-3-6 mit steriler Kombination Semizwerghabitus und beinahe normale Fertilität (20.0 pro Ähre) haben.

Man könnte diese Erscheinung in der folgenden Weise erklären. Den zwerghförmigen Nachkommen des Bastardes (2-8) fehlt irgend eines (z. B. g) der 7 Chromosomen (a-g), während die semizwerghförmigen Nachkommen von 3-3-3-6 dagegen ein anderes Chromosom (z. B. a) verloren

1) Vgl. S. 109.

haben. Die Formeln dieser Pflanzen sind  $2 \times 14 + aa + bb + cc + dd + ee + ff$  für die Pflanzen (2-8-31 und ihre Nachkommen) und  $2 \times 14 + bb + cc + dd + ee + ff + gg$  für die anderen (3-3-3-6 und ihre Nachkommen).

Oder man kann die Sache so auffassen, dass durch die Kombination der 14 gemeinsamen Chromosomen der Elternpflanzen eine Abänderung der morphologischen Eigenschaften verursacht wird. Falls es so wäre, so ist es auch nicht unmöglich, dass sie das gleiche Chromosom (z. B. g) verloren hätten. Wie es wirklich der Fall ist, müssen weitere Kreuzungsuntersuchungen ergeben.

##### 5. Vererbungsweise des Bastardes *T. turgidum* $\times$ *T. compactum*.

Die *compactum*-Ähre dominiert über die *turgidum*-Ähre (Fig. 32, Tafel V). In der  $F_2$ -Generation zeigt die Ähre einer Pflanze ( $F_2$  6 mit 38 Chromosomen) in der Vermehrungsgruppe *compactum*-Typus, ebenso haben ihre Nachkommen *compactum*-Ähren (Fig. 33 a, Tafel V). Eine 42-chromosomige Pflanze ( $F_2$  4) hat dagegen eine ganz neue lockerere Ährenform (Fig. 33 b, Tafel V). Eine derartige Speltoid-Ähre wird oft bei anderen Bastardnachkommen in der Vermehrungsgruppe ( $F_2$  35 und  $F_2$  42) und ihren Abkömmlingen angetroffen. Sie sind in meinem Falle sofort konstant geblieben.

Den Speltoid-Varianten beim Weizen ist neulich von einigen<sup>1)</sup> Autoren besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden. NILSSON-EHLE (1917) beobachtete, dass die Ähren der Speltoid-Heterozygoten lockerer als diejenigen der entsprechenden *vulgare*-Typen waren, und dass die Speltoid-Homozygoten noch lockerere Ähren hatten. Nach KAJANUS (1923 b) machten die *speltoides*-Individuen ungefähr 10 % der  $F_2$ -Pflanzen von *Triticum vulgare*  $\times$  *turgidum* aus.

Die Hüllspelzen dieser 35- und 42-chromosomigen Pflanzen ( $F_2$  35,  $F_2$  4 und ihre Nachkommen) sind stachelspitzig und der Mittelzahn

---

1) NILSSON-EHLE (1917), VESTERGAARD (1919), LINDHARD (1922) und KAJANUS (1923 a 1923 b).

tritt scharf hervor (Fig. 117). Diese Eigenschaft wird nur beim wilden Weizen (*T. dicoccoides* und *T. aegilopoides*) beobachtet. Die Spelzen dieser Pflanzen sind geschlossen. LOVE und CRAIG (1919) haben auch Pflanzen mit solchen Hüllspelzen in  $F_2$  und  $F_3$  von *T. vulgare*  $\times$  *durum* beobachtet.

Fig. 117.

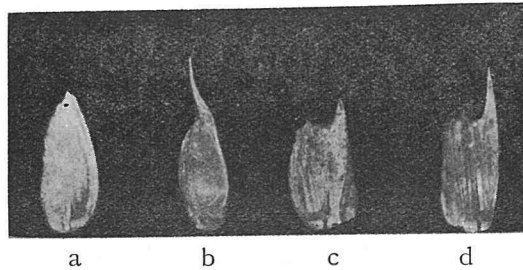


Fig. 117. Hüllspelzen von *Triticum turgidum* (a), *compactum* (b) und ihren Bastardnachkommen. 42- (c) und 36-chromosomige (d) Pflanzen besitzen Hüllspelzen mit scharf hervorragendem Seitenzahn.

Die morphologische Prüfung der Pflanze in der Verminderungsgruppe konnte ich leider nicht durchführen.

## 6. Vererbungsweise des Bastardes *T. polonicum* $\times$ *T. compactum*.

### a. Ährenform.

Die  $F_1$ -Pflanzen haben *compactum*-Ähren ohne Begrannung (Fig. 34, Taf. V). Ihre Nachkommen haben verschiedene Ährenformen mit oder ohne Granne. Die 37-chromosomige  $F_2$ -Pflanze ( $F_2$  16) zeigt fast vollständigen *compactum*-Typus. Sie ist begrannt und hat hohlen Halm. Die anderen Pflanzen in der Vermehrungsgruppe ( $F_2$  2 und  $F_2$  11) gehören auch zum *compactum*-Typus.

Die 41-chromosomigen Nachkommen ( $F_3$  1-1 und ihre Nachkommen) ähneln merkwürdigerweise im grossen und ganzen der *polonicum*-Ähre, wie Fig. 35 (Taf. V) zeigt. Sie haben dickwandige Stengel



(annähernd *polonicum*-Typ). Die Hüllspelze ist gekielt (*polonicum*), aber immer kürzer als die Deckspelze (*compactum*). Die Hüllspelze ist aber nicht papierartig (*compactum*). Form und Grösse der Deckspelze ist fast gleich derjenigen von *polonicum*.

Die Bestimmung der Chromosomenzahl wurde bei einer Pflanze (F<sub>3</sub> 9-1) vorgenommen, die zur Verminderungsgruppe gehört. Ihre Ähre weist völligen *polonicum*-Typus auf, ist aber ohne Granne und fast völlig steril.

b. Begrannung.

Das Zahlenverhältnis der begrannnten und unbegrannnten Nachkommen zeigt die folgende Übersicht.

	Begrannt	:	Unbegrannt
F <sub>2</sub>	7	:	10
Die F <sub>3</sub> der unbegrannnten Heterozygoten.	2-	:	26
	4-	:	9
	5-	:	5
	10-	:	9
	11-	:	11
Summe	26		70
Erwartung	24 ± 4.24		72 ± 4.24
Abweichung	+ 2.00		- 2.00

Auf die anderen Merkmale (z. B. Form der Hüllspelze, Markhaltigkeit usw.) möchte ich hier nicht näher eingehen, weil sie undeutlich mit der Chromosomenzahl vererbt werden (vgl. *T. durum* × *T. vulgare* und *T. polonicum* × *Spelta*).

## 7. Der Zusammenhang zwischen der Chromosomenzahl und den somatischen Merkmalen in den pentaploiden Bastarden des Weizens.

Die Beziehung zwischen Habitus und Chromosomenzahl bei den Pflanzen hat schon sehr früh die Beachtung vieler Autoren gefunden.<sup>1)</sup>

---

1) DE VRIES (1913, S. 178) äussert sich hierüber folgendermassen: „Über die Entstehung von *Oenothera gigas* kann man sich eine bestimmte Vorstellung machen. Die meisten übrigen Mutanten der *O. Lamarckiana* können wohl je aus einer einzigen mutierten Sexualzelle hervorgehen. Tritt eine solche bei der Befruchtung mit einer nicht mutierten zusammen, so lässt sich das Ergebnis aus den Resultaten unserer Kreuzungen berechnen.“ GATES (1909) knüpft einen Zweifel an diese Auffassung. Er sagt: “DE VRIES describes the appearance of a mutation as resulting from the union of a mutated germ cell with an ordinary germ cell. However, this view can scarcely apply in this case, since, although it is possible that germ cells may occasionally be produced with the unreduced number of chromosomes, fertilization with such a germ cell would produce an organism with 21 instead of 28 chromosomes. The possibilities of two such unreduced germ cells—an egg and a sperm—getting together in fertilization are very remote. Moreover, no instances of this sort are known, and if this were the method of origin, one would also expect to find mutants occurring with 21 chromosomes.”

Als Antwort darauf kam die Entdeckung vieler triploider Mutanten durch ANNE LUTZ (1912) und STOMPS (1916). Ferner hat STOMPS (1916) bei den triploiden Mutanten 23–28 chromosomige Nachkommen nachweisen können. In den Nachkommen der 21 chromosomigen Mutanten beobachtete ANNE LUTZ oft Formen, welche *O. gigas* gleichen. Sie teilt ferner mit, dass “so far as I have observed, I have found that all individuals of a given type of vegetative character invariably have identical somatic chromosome numbers, regardless of the diversity of origin of the individuals in question.” Ihrer Auffassung nach sind die Pflanzen, die wahrscheinlich 14 Chromosomen haben, “in every way indistinguishable from *O. Lamarckiana*,” während “all individuals which I have observed having a chromosome number much in excess of that of *O. Lamarckiana* displayed certain characters strongly suggesting those of *O. gigas*.” Dagegen konnten von STOMPS (1916) keine Unterschiede bei den verschieden-chromosomigen Pflanzen, die die Nachkommen von Hero-Individuen mit 21 Chromosomen sind, konstatiert werden.

Nach der Ansicht von STOMPS (1916), die von DE VRIES (1917) akzeptiert worden ist, ist eine *gigas*-Keimzelle nicht einfach eine doppelte *Lamarckiana*-Keimzelle, sondern es findet bei der Entstehung eine Mutation statt. Nach diesen Autoren ist es nicht möglich, alle *gigas*-Merkmale und Eigenschaften als Verdoppelung der *Lamarckiana*-Natur zu erklären. Dagegen hat VAN OVEREEM (1922) behauptet, dass *Oe. Lamarckiana gigas* sowohl zytologisch als auch anatomisch und in ihren erblichen Eigenschaften eine doppelte *Lamarckiana* ist. Zwar unterscheiden sich bei den Oenotheren die triploiden Formen von der Stammform durch einen etwas kräftigeren Habitus, breitere Blätter, dickere Knospen und etwas grössere Blüten (VAN OVEREEM, 1922). Daraus hat VAN OVEREEM geschlossen, dass der morphologische Charakter und die erblichen Eigenschaften einer *semigigas*-Pflanze mit dem Besitz der 21 Chromosomen im Zusammenhang stehen.

Die 14-chromosomigen Nachkommen der *Oe. gigas* × *Oe. Lamarckiana* (DE VRIES, 1913), welche von STOMPS (1916) später als *gigas*-Formen ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl gedeutet wurden, sind wie die normalen *Lamarckiana* ganz fertil, haben aber breitere Blätter, grössere Blüten und kräftigeren Habitus. „Dass durch Bastardierung mit *gigas* eine kräftigere Form mit 14 Chromosomen entsteht, ist nichts Neues. Eine Neukombination von Eigenschaften kann hier die Ursache sein. Eine genaue neue Untersuchung dieser Form ist wünschenswert, weil in den Versuchen von DE VRIES di-, tri- und tetraploide Formen oft verwechselt worden sind.“ (VAN OVEREEM, 1922, S. 9).

Nach STOPPEL (1922) sind die diploiden Nachkommen aus den triploiden Bastarden von *Solanum* nicht identisch mit der ursprünglichen diploiden reinen Linie, aus der die tetraploiden Formen gewonnen worden waren und die auch den diploiden Elter der triploiden F<sub>1</sub> gestellt hatte. „Es muss also angenommen werden, dass innerhalb der reinen in sich so ausserordentlich ausgeglichenen diploiden Linie durch das Versetztwerden in den triploiden Zustand die Vorbedingungen zum Auftreten von genotypischen Verschiedenheiten geschaffen wurden.“ (WINKLER, 1922).

Bei pentaploiden Weizenbastarden gibt es so viele Faktoren, dass eine vollständige zahlenmässige Analyse noch nicht möglich ist. Bei einigen Faktoren, z. B. der Begrannung, konnte ich aber eine einfache Spaltung im Verhältnis 1 : 3 nachweisen.

Es kommt sehr selten vor, dass unter Hunderten von  $F_2$ -Pflanzen nur zwei zu finden sind, die einander vollkommen gleichen. Die in  $F_2$  auftretenden verschiedenen Typen bleiben meistens innerhalb der Grenzen der beiden gekreuzten Elternformen. In den  $F_3$ -Pflanzen von *T. polonicum* × *T. Spelta* habe ich eine *durum*-ähnliche Pflanze gefunden.<sup>1)</sup>

Die  $F_3$ -,  $F_4$ - und  $F_5$ -Pflanzen nähern sich nach und nach in ihren äusseren Merkmalen einer der Elternformen, wie auch die Chromosomenzahlen zu denjenigen der Eltern zurückgehen. Unter den Nachkommen findet man aber nur selten Pflanzen, die mit den Eltern (*durum*, *polonicum*, *turgidum*, *Spelta*, *vulgare* und *compactum*) vollkommen übereinstimmen.

Die Chromosomen und mit ihnen auch die erblichen Eigenschaften der beiden Eltern in den Bastardnachkommen werden möglicherweise untereinander ausgetauscht. Die 28-chromosomigen Nachkommen besitzen verschiedene Kombinationen der Chromosomen von der Emmer- und Dinkelreihe. Wenn sie nur 28 Emmerchromosomen besitzen, werden sie Emmerhabitus aufweisen. Wenn sie dagegen nur 28 Chromosomen der Dinkelreihe besitzen, dann werden sie auch angenäherte Emmerformen aufweisen, weil die 14 homologen Chromosomen der beiden Reihen gleichwertige Erbträger sein dürften.<sup>2)</sup>

Dagegen haben 42-chromosomige Nachkommen immer typischen oder angenäherten Dinkel-Habitus.

---

1) Dies darf man als Atavismus deuten, weil *T. polonicum* als eine Monstrosität von *T. durum* aufgefasst worden ist.

2) Dass diese Pflanzen mit nur 28 Dinkelchromosomen ganz steril sein dürften, ist bei diesen pentaploiden Bastarden (*T. polonicum* × *Spelta*, *T. durum* × *vulgare*) nicht leicht begreiflich (vgl. *Nicotiana*-Hybriden, GOODSPEED and CLAUSEN, 1917).

Nach NILSSON-EHLE (1909, 1912) werden die Lockerheit und die Kompaktheit der Ähre durch drei Gene (L, M und C) hervorgerufen. Unter ihnen machen zwei gleichsinnig wirkende, selbständig mendelnde Gene L und M die Ähren lang und locker. Das dritte C macht die Ähren ganz kurz und kompakt und ist epistatisch über L und M. Auf Grund dieser Annahme hat er die Vererbungsweise der *compactum*-Ähre erklärt. Die Kornfarbe beim Weizen wird auch durch 3 mendelnde Gene hervorgerufen, von denen aber jedes für sich allein schon genügt, um eine deutliche rote Färbung hervorzurufen. WINGE äussert sich hierüber folgendermassen: "The fact that polymeric factors frequently occur in polyploid species — well known for instance from NILSSON-EHLE's studies of *Avena sativa* and *Triticum vulgare* — fully agrees with the supposition that the factors are repeated several times in the polyploid species." (WINGE, 1923, S. 209).

Die Pflanzen der Dinkel-Reihe sind hexaploid. Sie haben 21 Haploidchromosomen ( $3 \times 7$ ), die durch die Verdreifachung des originalen Chromosomensatzes mit 7 Chromosomen erzeugt worden sind. Wenn man jetzt annimmt, dass in irgend einem Chromosom (oder in den Chromosomen) jedes Chromosomensatzes ein Gen für eine Eigenschaft (z. B. Kornfarbe) lokalisiert ist, dann kann man leicht begreifen, dass die hexaploiden Weizen 3 gleichsinnig mendelnde Faktoren für diese Eigenschaft besitzen. Daraus kann man auch schliessen, dass die tetraploide Weizen 2 solche besitzen, weil hier ein Chromosomensatz (a-g) fehlt. Nennen wir z. B. diese drei Gene A, B und D. Dann haben Emmer-Weizen die Formel  $A_E A_E B_E B_E$  und Dinkel-Weizen die  $A_D A_D B_D B_D D D$ . Die Vererbungsweise der pentaploiden Bastarde in bezug auf diese Eigenschaft kann folgendermassen dargestellt werden:

(Siehe nächste Seite!)

Diese Auffassung der Vererbung ist wohl auch gültig bei verschiedenen Eigenschaften. Deshalb kommen sehr viele Neukombinationen verschiedener Erbinheiten vor, welche die Nachkommen dieser Bastarde besitzen.

Wenn man die gegenseitige Beziehung der Gene  $A_E, A_D, B_E, B_D$  und D verschiedenartig denkt (z. B. wie bei L, M und C in der Ähren-

$A_E A_E B_E B_E$ (28)	$A_D A_D B_D B_D D D$ (42)	P
$A_E A_D B_E B_D D$ (35)		F <sub>1</sub>
$A_E A_E B_E B_E$	$A_E A_E B_E B_E D D$	Homozygotische
$A_E A_E B_D B_D$	$A_E A_E B_D B_D D D$	Nachkommen mit
$A_D A_D B_E B_E$	$A_D A_D B_E B_E D D$	28 und 42
$A_D A_D B_D B_D$ (28)	$A_D A_D B_D B_D D D$ (42)	Chromosomen.

form oder wie bei R, S und T in der Kornfarbe), dann wird das Verständnis der Vererbungsweise der pentaploiden Bastarde sehr erleichtert.

Weil D alle Dinkel-Gene ( $D_1, D_2, D_3$  usw.) repräsentiert, welche der Chromosomensatz (a-g) besitzt, ist es nicht unrichtig anzunehmen, dass sie alle zusammen den 42-chromosomigen Nachkommen sowie den Pflanzen in der Vermehrungsgruppe die entsprechenden Eigenschaften von *T. vulgare*, *T. Spelta* und *T. compactum* geben.<sup>1)</sup> Die Vererbungsweise der Ährenform von *T. durum* × *vulgare* und *T. polonicum* × *Spelta* ist ein gutes Beispiel. D für die Ährenform ist dabei epistatisch über A und B für diese Eigenschaft. Dass einige 42-chromosomige Nachkommen von *T. turgidum* × *compactum speltoides*-Ähren besitzen, zeigt eine komplizierte gegenseitige Beziehung unter den Genen (A, B und D), die dabei teilnehmen.

Die Pflanzen in der Verminderungsgruppe haben intermediäre Ähren, je nach der Kombinationsweise der elterlichen Chromosomen. Sie verlieren alljährlich die univalenten Chromosomen, welche die Dinkelgene ( $D_1, D_2, D_3$  usw.) tragen. So nähern sie sich in verschiedenen Eigenschaften immer mehr den *durum*-Pflanzen. Weil die Kombinationsweise der elterlichen Chromosomen in den 28-chromosomigen Nachkommen sehr variabel ist, so weisen sie verschiedene Formenunterschiede auf.

1) WINGE (1923) hat die Gene "species-factors" genannt, welche den Pflanzen innerhalb einer Art ihre eigentümlichen Eigenschaften geben. Er sagt: "All the varieties within one species should, homozygotically, contain identical 'species-factors' beside the particular genus- and family-factors which will probably be present in several or in all the chromosomes."

Es ist daher verständlich dass sie oft die Eigenschaften der Dinkelpflanzen (z. B. hohle Halme, ungekielte Hüllspelzen) bewahren. Doch können sie nicht typische Dinkelform aufweisen, weil alle D-Gene ihnen (sogar den Pflanzen mit der Formel  $A_D A_D B_D B_D$ ) fehlen.

Zwischen *Oenothera Lamarckiana* ( $2x=14$ ) und *Oe. Lamarckiana lata* ( $2x=15$ ) und unter den 12 trisomischen Mutanten von *Datura* (BLAKE-SLEE u. a. 1920) gibt es gewisse morphologische Unterschiede. Die 28- und 29-chromosomigen Bastardnachkommen weisen aber keinen bestimmten Unterschied auf. Auch gibt es keinen konstanten Unterschied zwischen 41- und 42-chromosomigen Pflanzen, welche von den gleichen Elternpflanzen abstammen. (Siehe Tafel II und III!).

Der Unterschied zwischen den Pflanzen der Vermehrungs- und der Verminderungsgruppe ist aber bei vielen Bastardnachkommen auffallend. Wie ich schon erwähnt habe, besitzen die Pflanzen in der Vermehrungsgruppe 7 (a, b, c, d, e, f und g) Dinkelchromosomen.

Die 28- und 42-chromosomigen Pflanzen gewinnen natürlich nicht immer denselben Chromosomensatz, den ihre Eltern besitzen. Deshalb ist es, wie ERNST (1922) bei der Nachkommenschaft der triploiden Solanen richtig gemeint hat, sehr wahrscheinlich, dass ein Austausch von Chromosomen und gleichzeitig damit die Abänderung im Genotypus stattfindet.

Fig. 33 b (Taf. V) stellt die 42-chromosomigen Nachkommen von *T. turgidum*  $\times$  *compactum* dar. Sie weisen aber eine deutliche Neukombination auf. Die Form der Hüllspelzen ist ganz verschieden von derjenigen der Eltern. Sie ähnelt vielmehr derjenigen von *T. diccoides*.

Der Formenunterschied der Vermehrungsgruppe mit 42-chromosomigen Nachkommen ist nicht nur quantitativ; es können auch qualitative Abänderungen erfolgen. Doch scheint es mir wahrscheinlich, dass in bezug auf die morphologischen Eigenschaften der Pflanzen die Ver-

---

1) In diesem Falle zeigt *Oe. Lamarckiana lata* unverkennbare *gigas*-Merkmale (VAN OVEREEM, 1922).

doppelung der a, b, c, d, e, f und g Chromosomen mit der Zunahme der diploiden Chromosomen in (36–42) in gar keiner Beziehung steht. Diese Pflanzen haben alle Gene, welche mit D repräsentiert sind. Die Zahl der Chromosomen steht aber in inniger Korrelation zum Fertilitätsgrade (vgl. Kapitel 10).

Wenn von den 7 (a–g) Chromosomen ein einzelnes oder mehrere Chromosomen verloren gehen, alle übrigen Chromosomen aber verdoppelt werden (sterile Kombination), so verändern sich die morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Diese Pflanzen sind dann in den meisten Fällen zwergförmig und zeigen hohe Sterilität.

Die erbliche Eigenschaft, deren Erbinheiten in den Chromosomen a–g lokalisiert sind, kommt erst deutlich zum Ausdruck, wenn die Pflanzen den ganzen Chromosomensatz a–g besitzen. Deshalb weisen 29-chromosomige Pflanzen (z. B. 28+a) keinen ausgesprochenen Dinkelhabitus auf, obschon sie ein Dinkelchromosom (a) besitzen.

Neulich sind zahlreiche Fälle von Mutanten mitgeteilt worden, die eine von der Stammart abweichende Chromosomenzahl aufweisen. Doch kann man noch nicht sagen, dass alle Mutationen durch die Abweichung der Chromosomenzahl hervorgerufen werden. Nach STOMPS (1919) gibt es *gigas*-Mutanten von *Narcissus* mit und ohne Verdoppelung der Chromosomen. Trotz dieser Angaben müssen wir darauf bestehen, dass zwischen der Mutation und der Abweichung in der Chromosomenzahl eine enge Beziehung besteht.

### Anhang.

Schon im ersten Teile dieser Arbeit ist mitgeteilt worden, dass die Zuwachsgeschwindigkeiten der Schläuche von Pollen mit 14–21 Chromosomen wahrscheinlich voneinander abweichen. Im Jahre 1923 habe ich reziproke Kreuzungsversuche mit den 41- und 42-chromosomigen Pflanzen ausgeführt, um dadurch das Zahlenverhältnis der befruchteten 20- und 21-chromosomigen Gameten (Pollen und Eizellen) zu bestimmen. Das Verhältnis der 20- und 21-chromosomigen Pollenkörner bei der 41-



chromosomigen Pflanze war schon als 3 : 2 gefunden worden. Die Bastardnachkommen besitzen natürlich 41 oder 42 Chromosomen.

Es ist hier zu beachten, dass sich je nach der bestäubten Pollenmenge (also die gesteigerte oder die abgeschwächte Konkurrenz um die Eizellen) das Zahlenverhältnis dieser Nachkommen verändert (vgl. CORRENS, 1917, 1918, 1923). In meinem Falle habe ich die Narben mit reichlichen Pollenmengen bestäubt.

Das Resultat ist aus der folgenden Übersicht ersichtlich:

**A** (42 ♀ × 41 ♂)

Verhältnis	Chromosomenzahl des Bastardes	
	41	42
theoretisch <sup>1)</sup>	3	2
experimentell	6	8

**B** (41 ♀ × 42 ♂)

Verhältnis	Chromosomenzahl des Bastardes	
	41	42
theoretisch	3	2
experimentell	11	4

Im Falle A kann man leicht annehmen, dass die Keimschläuche der 21-chromosomigen Pollenkörner viel rascher wachsen als diejenigen der 20-chromosomigen, während bei B man vermuten kann, dass die 20-chromosomigen Eizellen häufiger vorkommen als die 21-chromosomigen.

1) Das theoretische (mechanische) Verhältnis kann auch folgendermassen tabellarisch wiedergegeben werden:

	♂	20	20	20	21	21
♀						
	21	41	41	41	42	42

Ich habe weiter einen Kreuzungsversuch zwischen einer fertil (♀) und einer steril (♂) kombinierten Pflanze ausgeführt. Die fertile Pflanze hat 20- oder 21-chromosomige Eizellen. Die Chromosomenzusammensetzung der Pollenpflanze ist  $19^b + 1^i$ , die Pollenkörner enthalten 19 oder 20 Chromosomen. Die Pollenpflanze ist fast völlig steril und weist Zwerghabitus auf. Drei Bastardpflanzen wurden gezüchtet. Eine davon hat 40 Chromosomen und zeigt fertile Kombination. Die anderen wurden nicht cytologisch untersucht. Sie besitzen alle hohe Fruchtbarkeit und weisen normalen Habitus auf. Sie dürften daher die fertile Kombination besitzen. Die Kombinationsweise der Chromosomen spielt daher die Hauptrolle bei der Bestimmung des Fruchtbarkeitsgrades der pentaploiden Weizenbastarde.

### Zusammenfassung.

1. Die Chromosomenzahl der *Triticum*-, *Aegilops*-, *Secale*-, *Hordeum*- und *Avena*-Arten ist durch die vorliegenden Untersuchungen sicher bestimmt worden. Ihre Haploidzahlen sind die folgenden:

<i>Triticum</i> -Arten	7	14	21
<i>Aegilops</i> -Arten		14	
<i>Secale cereale</i>	7 od. 8		
<i>Hordeum</i> -Arten	7		
<i>Avena</i> -Arten	7	14	21

2. Die pentaploiden Bastarde zwischen der 14-chromosomigen Emmer- und der 21-chromosomigen Dinkelreihe haben 35 Chromosomen, entsprechend der Summe der Haploidchromosomen der elterlichen Pflanzen.

In der heterotypischen Kernteilung der Pollenmutterzellen bilden 14 Dinkelchromosomen 14 Bivalente mit ebensovielen Emmerchromosomen, die 7 überschüssigen Dinkelchromosomen bleiben als Univalente.

3. Die heterotypische Kernteilung der pentaploiden Bastarde ist in bezug auf die 14 Bivalenten eine normale Reduktionsteilung und in bezug auf die 7 Univalenten eine Längsspaltung.

Die homöotypische Kernteilung dieser Bastarde ist in bezug auf die 14 Dyadenchromosomen, die von den 14 Bivalenten in der heterotypischen Kernteilung herkommen, eine Äquationsteilung. Die 7 überschüssigen Chromosomen verteilen sich ungespalten je in 4 Mikrosporen. Sie verteilen sich nach dem Gesetz der Wahrscheinlichkeit. Deshalb erhalten die dadurch erzeugten Pollenkörner  $14+i$  Chromosomen, wobei  $i=0-7$  beträgt.

4. Oft sind verzögerte und nicht an die Pole gelangte Chromosomen zu sehen. Sie beteiligen sich nicht an den künftigen Teilungsvorgängen (Chromatindiminution). Bisweilen bilden sie Zwergpollen.

5. Die triploiden Bastarde zwischen der Einkorn- und der Emmerreihe haben 21 Diploidchromosomen.

Die Zahl der Bivalenten dieser Weizenbastarde schwankt zwischen 4-7. Die Zahl der Univalenten dementsprechend zwischen 13-7.

Die Bivalenten zeigen ein regelmässiges Verhalten während der ganzen meiotischen Kernteilung. Ein Teil der Univalenten teilt sich in der heterotypischen längsweise, während der andere ungespalten nach irgend einem Pol geht.

In der homöotypischen Kernteilung teilen sich die Dyadenchromosomen normal längsweise, und die verzögerten Monadenchromosomen gehen nach den Polen.

6. Der tetraploide Bastard zwischen *Triticum vulgare* und *Secale cereale* hat 28 Diploidchromosomen.

Die Zahl der Bivalenten dieses tetraploiden Bastardes ist 0-3. Die heterotypische Kernteilung ist in bezug auf die Bivalenten eine Reduktionsteilung. Einige der Univalenten teilen sich längsweise, während ein anderer Teil ungespalten an die Pole verteilt wird. Die heterotypische Kernteilung dieses Bastardes ist sehr unregelmässig. Die Univalenten gelangen oft nicht an die Pole. Die Tochterkerne betragen oft 3-4 oder mehr.

Die homöotypische Kernteilung dieses Bastardes ist auch eine Längsspaltung in bezug auf die Dyadenchromosomen, während die Monadenchromosomen oft ungespalten an die Pole gelangen. Chromatindiminution ist daher sehr häufig.

Die Zahl der dadurch gebildeten Mikrosporen des tetraploiden Bastardes beträgt 2–6. Oft gibt es keine homöotypische Kernteilung.

7. Die Chromosomenzahlen der  $F_2$ -Nachkommen der pentaploiden Bastarde betragen 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36,.....42.

8. Die  $F_2$ -,  $F_3$ -,..... Nachkommen der pentaploiden Bastarde werden je nach den Chromosomenkombinationen in fertile und sterile Pflanzen eingeteilt. Die Pflanzen mit der sterilen Chromosomenkombination sind meistens abgeschwächt oder völlig steril. Sie gehen in späteren Generationen zugrunde.

Die Pflanzen mit der fertilen Kombination werden ferner in zwei Gruppen eingeteilt, nämlich:

a) Verminderungsgruppe. Die Chromosomenzahl dieser Pflanzen beträgt weniger als 35. Sie vermindert sich alljährlich in den weiteren Generationen, bis sie die konstante Chromosomenzahl 28 erreicht.

b) Vermehrungsgruppe. Die Chromosomenzahl dieser Pflanzen beträgt mehr als 35. Sie vermehrt sich alljährlich in den weiteren Generationen, bis 42 als konstanter Endwert erreicht wird.

9. Das Zahlenverhältnis der zwei oben genannten Gruppen ist 13:5 in dem Bastarde *T. durum* × *vulgare*; in *T. polonicum* × *Spelta*, *T. turgidum* × *compactum* und *T. polonicum* × *compactum* dagegen beträgt es 1:3, 1:6 und 1:5.

10. Die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen der triploiden, tetraploiden und pentaploiden Bastarde und der Nachkommen der pentaploiden Bastarde ist ganz identisch mit derjenigen der entsprechenden Pollenmutterzellen. Die Chromosomenzahl der Eikerne entspricht daher der Anzahl der Spermakerne.

11. Das theoretisch erwartete Zahlenverhältnis und die experimentellen Resultate bei den Nachkommen dieser pentaploiden Bastarde mit fertilen Kombinationen stimmen im ganzen überein, z. B. haben die

Nachkommen der 39-chromosomigen Pflanzen ihrerseits 39-, 40-, 41- und 42-chromosomige Nachkommen, theoretisch im Verhältnis von 8:12:6:1, das experimentelle Resultat ist: 8:9:7:1.

Diese 39-chromosomigen Pflanzen können keine fertilkombinierten Nachkommen erzeugen, deren Chromosomenzahl weniger als 39 beträgt (Teil I, Kapitel 10).

12. Die Richtigkeit des SCHULZschen Stammbaumes ist von mir gestützt auf den Affiniätsgrad der Chromosomen in der heterotypischen Kernteilung bestätigt worden.

13. Das Bestehen der Kernplasmarelation ist hier nachweisbar. Die Grösse der Pollenkörner nimmt mit ihrer Chromosomenzahl zu. Die Pollenkörner der Dinkelpflanzen sind daher am grössten.

14. Die Variabilität der Grösse der Pollenkörner ist in den  $F_1$ -Pflanzen grösser als bei den Elternpflanzen. Der Bastard, bei dem unter den Nachkommen die Verminderungsgruppe überwiegt (*T. durum* × *vulgare*), hat oft Zwergpollen, die von den 7 Dinkelchromosomen gebildet sind.

15. Die Sterilität dieser Bastardpflanzen und die Sterblichkeit der Nachkommen hängen mit den fertilen und sterilen Chromosomenkombinationen zusammen. Bei den 36—42-chromosomigen Pflanzen und den 29—34-chromosomigen mit der fertilen Kombination erhöht sich die Fertilität entsprechend der Zunahme oder Abnahme der Chromosomen. Konstant 28- und 42-chromosomige Pflanzen besitzen höchste Fruchtbarkeit.

16. Die Pflanzen mit der sterilen Kombination sind meistens von sehr geringer Fruchtbarkeit und weisen hohe Sterblichkeit der Nachkommen auf.

17. Die Ursache der Sterilität der pentaploiden Bastarde und ihrer Nachkommen lässt sich überwiegend auf die zygotische Sterilität zurückführen.

18. Konstant 40-chromosomige Pflanzen sind in der Nachkommenschaft der pentaploiden Weizenbastarde gefunden worden. Die zuerst entdeckten Pflanzen (2-8-31) und ihre Nachkommen haben im Habitus Zwernatur. Ihnen fehlt ein Paar Chromosomen der Dinkelpflanze.

Die konstant 40-chromosomige Pflanze (3-3-3-6) und ihre Nachkommen haben Semizwerghabitus.

19. Über das Verhalten der bivalenten und univalenten Chromosomen in den meiotischen Kernteilungen gibt die vorliegende Arbeit ausführlichen Aufschluss.

20. Über die x-ploiden und nicht x-ploiden Beziehungen der Chromosomen und deren Veränderungsweise im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in den naheverwandten Arten habe ich mich, gestützt auf meine Befunde und die reiche Literatur, eingehend geäußert.

21. Die Vererbungsweise der pentaploiden Weizenbastarde ist im zweiten Teile dieser Arbeit mitgeteilt.

22. Der Habitus der 28-chromosomigen Nachkommen dieser pentaploiden Weizenbastarde ähnelt meistens mehr oder weniger dem Emmertypus während die 42-chromosomigen typischen oder annähernd typischen, Dinkel-Habitus besitzen. Die Pflanzen mit typischem Emmer- (oder Dinkel-) Habitus haben immer 28 (oder 42) Chromosomen. Die Veränderungsweise der Ährenform steht im engsten Zusammenhang mit der Zunahme oder Abnahme der Chromosomenzahl. (Siehe Tafel II und III!)

23. Mit den Elternpflanzen völlig übereinstimmende Nachkömmlinge kommen sehr selten vor. Als Neukombination treten Speltoid-Pflanzen in den Bastardnachkommen von *Triticum turgidum* × *compactum* auf.

24. Im Anhang zu dieser Arbeit finden sich die wichtigsten Resultate der reziproken Kreuzungsversuche mit den 42- und 41-chromosomigen Bastardnachkommen. Die Zuwachsgeschwindigkeit der 21-chromosomigen Pollenkörner ist grösser als diejenige der 20-chromosomigen.

Ferner ist auch der Kreuzungsversuch zwischen einer fertil und einer steril (19b + 1i) kombinierten Pflanze ausgeführt worden. Diese Nachkommen haben fertile Kombination und weisen hohe Fertilität auf.

### Literaturverzeichnis.

- BABCOCK, E. B. and CLAUSEN, R. E. (1918): Genetics in relation to agriculture. Third Edition. New York.
- BALLY, W. (1912): Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*arten. Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 30.
- (1919): Die GODRONschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten. Vererbung und Cytologie. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererb. Lehre. Bd. 20.
- BELLING, J. (1921): The behavior of homologous chromosomes in a triploid *Canna*. Proc. Nat. Acad. of Science. Bd. 7.
- BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. (1922): The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. Amer. Nat. Bd. 56.
- BIFFEN, R. H. (1905): Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. Journ. Agr. Sci. Vol. 1.
- BLACKBURN, K. and HARRISON, J. W. H. (1921): The status of the British Rose forms as determined by their cytological behavior. Ann. Bot. Vol. 35.
- BLAKESLEE, A. F. (1921): The globe, a simple trisomic mutant in *Datura*. Proc. National Acad. Sci. Vol. 7.
- (1922): Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. Amer. Nat. Vol. 56.
- BLAKESLEE, F. A., BELLING, J., FAHNHAM, M. E. and BERGNER, A. D. (1922): A haploid mutant in the jimson weed, "*Datura stramonium*." Science, Vol. 55.
- V. BOENICKE, L. (1911): Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 29.
- BOVERI, TH. (1907): Zellstudien. 6. Jena.
- BOYD, M. (1914): Crossing bison and cattle, Journ. of Heredity. Bd. 5.
- BRIDGES, C. B. (1916): Non-distribution as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, 1.
- CLAUSEN, J. (1922): Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II. Bot. Tidskrift. Bd. 37.
- CUÉNOT, L. (1902-7): La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. exp. et gén.
- CORRENS, C. (1913): CORRENS-GOLDSCHMIDT-Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.
- (1917): Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin, 13. Dez.

- CORRENS, C. (1918): Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Ibid.* Nr. 52.
- (1922): Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (*Rumex Acetosae*). *Biol. Zentralbl.* Bd. 42.
- DUDGEON, W. (1918): Morphology of *Rumex crispus*. *Bot. Gaz.* Vol. 66.
- DELAUNAY, L. (1915): Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari* MILL. Mémoire de la Société des Naturalistes de Kiew. T. 25.
- ERNST, A. (1913): Chromosomenzahl und Rassenbildung. *Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Ges. in Zürich.* 67.
- FABRE, E. (1885): On the species of *Aegilops* of the south of France and their translation into cultivated wheat. *Journ. of the Royal Agric. Soc. of England.* Vol. 15. Zitiert nach PERCIVAL (1921).
- FARMER, J. B. and DIGBY, L. (1910): On the cytological features exhibited by certain varietal ferns. *Ann. Bot.* Vol. 24.
- FINK, B. (1899): Contribution to the life history of *Rumex*. *Minnesota Bot. Studies* Minneapolis.
- FEDERLEY, H. (1913): Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.- Lehre.* Bd. 9.
- FRUWIRTH, C. (1907): Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. IV.
- GATES, R. R. (1908): A study of reduction in *Oenothera rubrinervis*. *Bot. Gaz.* Vol. 46.
- (1909): The behavior of chromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*. *Bot. Gaz.* Vol. 48.
- GATES, R. R. and THOMAS, N. (1914): A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.* Vol. 59.
- GOLDSCHMIDT, R. (1920): Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3 Auflage. Leipzig.
- GOODSPEED, T. H. and CLAUSEN, R. E. (1917): The nature of  $F_1$  species hybrids between *Nicotiana sylvestris* and varieties of *Nicotiana Tabacum* with special reference to the conception of reaction-system contrasts in heredity. *Univ. Cal. Pub. Bot.* Vol. 5.
- GUYER, M. F. (1900): Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons. *Univ. of Cincinnati. Bulletin* No. 22. Vol. 3.
- GEERTS, J. M. (1909): Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarchiana*. *Rec. d. Trav. Bot. Néerl.* V.
- (1911): Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. *Ber. d. D. Bot. Ges.* Bd. 29.
- HAASE-BYSELL, G. (1916): *Digitalis*-Studien. I. *Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.- Lehre* Bd. 16.



- HARRISON, J. W. H. and DONCASTER, L. (1913): On hybrids between moths of the geometrid subfamily Bistoninae, with an account of the chromosomes in gametogenesis in *Lycia (Biston) hirtaria*, *Ithysia (Nissia) zonaria* and in their hybrids. Journ. of Genetics Vol. 3.
- HARVEY, E. B. (1916): A review of the chromosome numbers in the Metazoa. Journ. Morphol. Vol. 28.
- (1920): Desgleichen. Journ. Morphol. Vol. 34.
- HAYES, H. K., PARKER, J. H. and KURTZWEIL, C. (1920): Genetics of rust resistance in crosses of varieties of *Triticum vulgare* with varieties of *T. durum* and *T. dicoccum*. Journ. Agr. Res. Vol. 11.
- HEILBORN, O. (1921): Notes of the cytology of *Ananas sativa* LINDL. and the origin of its parthenocarpy. Ark. f. Bot. Bd. 17.
- HERIBERT-NILSSON, N. (1915): Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Univ. Årsskrift N. F. Avd. 2. 12. Nr. 1.
- (1920): Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas, I.
- HOLMGREN, J. (1919): Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 59.
- HOWARD, A. and G. L. C. 1912: On the inheritance of some characters in wheat. I. Mem. of the Dept. of Agric., India. Vol. 7.
- ISHIKAWA, M. (1916): A list of number of chromosomes. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 30.
- (1921): On the chromosomes of *Lactuca*. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 35. (Japan. m. engl. Résumé).
- IWANOW, E. J. (1911): Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. Biol. Centralbl. Bd. 31.
- JESENKO, F. (1913): Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 10.
- JUEL, H. O. (1905): Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. 39.
- (1907): Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV. Vol. 1.
- JOST, L. (1905): Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 23.
- (1907): Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeit. Bd. 65.
- KAJANUS, B. (1923 a): Über Ährenabstand und Ährenzahl bei Nachkommenschaften von Speltoid-Heterozygoten. Hereditas IV.
- (1923 b): Über Ährenabstand und Ährenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. Hereditas. IV.
- (1923 c): Über die Fertilität in Kreuzungen zwischen verschiedenen Weizenarten. Hereditas IV.

- KIHARA, H. (1919 a): Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mit. I. Spezies-Bastard des Weizens und Weizenroggen-Bastard. Bot. Mag. Vol. 33.
- (1919 b): Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mit. II. Chromosomenzahl und Verwandtschaftsverhältnisse unter *Avena*-Arten. Bot. Mag. Vol. 33.
- (1921): Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mit. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Vol. 35.
- KIHARA, H. and Ono, T. (1923): Cytological studies on *Rumex* L. I. Chromosomes of *Rumex Acetosa* L. II. On the relation of chromosome number and sexes in *Rumex Acetosa* L. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 37. (Japan. mit engl. Résumé).
- KÖRNICKE, F. (1889): *T. dicoccoïdes*. Bericht über den Zustand und die Tätigkeit der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde (in Bonn) während des Jahres 1888 (1889) (Sitzung von März 1889) Zitiert nach PERCIVAL (1921).
- KÖRNICKE, M. (1896): Untersuchungen über die Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verh. Naturhist. Ver. Peuss. Rheinl. u. Westf., Jahrg. 53.
- KUWADA, Y. (1915): Über die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 29.
- (1919): Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Ein Beitrag zur Hypothese der Individualität der Chromosomen und zur Frage über die Herkunft von *Zea Mays* L. Journ. Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo Vol. 39.
- LJUNGDAHL, H. (1922): Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. Vorl. Mitl. Svensk. Bot. Tidskr. Bd. 16.
- LEIGHTY, C. E. (1915): Natural wheat-rye hybrids. Journ. Amer. Soc. Agron. Vol. 7.
- (1920): Natural wheat-rye hybrids 1918. Journ. of Heredity. Vol. 11.
- LINDHARD, E. (1922): Zur Genetik des Weizens. Hereditas Bd. III.
- LOTZY, Z. P. (1916): Evolution by means of hybridization. Nijhoff.
- LOVE, H. H. (1919): Fertile wheat-rye hybrids. Jour. of Heredity. Vol. 10.
- LOVE, H. H. and CRAIG, W. T. (1918): The small grain investigations. Journ. of Heredity. Vol. 9.
- LOVE, H. H. and CRAIG, W. T. (1919): The synthetic production of wild wheat forms. Journ. of Heredity. Vol. 10.
- LUTZ, A. (1912): Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl. Bd. 32.
- MC FADDEN, E. A. (1917): Wheat-rye hybrid. Journ. of Heredity. Vol. 8.
- MARCHAL, EL. ET EM. (1907-11): Aposporie et sexualité chez les mousses. I, II et III. Bull. Acad. Roy. de Belgique (Cl. d. Sc.), 1907, 1909, und 1911.
- MARCHAL, EM. (1912): Recherches cytologiques sur le genre „*Amblystegium*.” Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique. Zitiert nach TISCHLER (1922).

*Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten.* 195

- MIYAJI, Y. (1913): Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 27. (Japanisch).
- MIYAKE, K. (1905): Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
- DE MOL, W. E. (1921): Over het voorkomen van heteroploide variëteiten von *Hyacinthus orientalis* L. in de Hollandsche kulturen. Genetica 3.
- MORGAN, T. H. (1919): The physical basis of heredity.
- NAKAO, M. (1911): Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother cells of some cereals and their hybrids. Journ. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univ. Sapporo. Vol. 4.
- NAWASHIN, S. (1911): Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica*. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 29.
- NEMEC, B. (1899): Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora, Bd. 86.
- NIKOLAËWA, A. (1920 a): Zur Cytologie der Triticumarten. Verhandl. des Kongresses f. Pflanzenzücht. in Saratow. (Russisch). Autoreferat in "Zeitschr. f. induct. Abst.- und Vererb.- Lehre." Bd. 29 (1922).
- (1920 b): Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena*. Ibid. Autoreferat in "Zeitschr. f. induct. Abst.- und Vererb.- Lehre." Bd. 29. (1922).
- NILSSON-EHLE, H. (1909): Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univ. Årsskrift, Bd. 5.
- (1911): Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Ebenda. Bd. 7.
- (1917): Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Bot. Not. Lund. Zitiert nach KAJANUS (1923 a).
- OGUMA, K. (1919): On the chromosomes of the silkworm. (Japanisch). Zool. Mag. Tokyo. Vol. 31.
- VAN OVEREEM, C. (1920): Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. 38.
- (1922): Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Fortsetzung. Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. 39.
- OVERTON, E. (1893): On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants. Ann. of Bot. Vol. 7.
- OSAWA, I. (1913): Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 10.
- (1920): Cytological and experimental studies in *Morus*, with special reference to triploid mutants. Bull. imp. seric. exp. Station. Tokyo. Vol. 1.
- PERCIVAL, J. (1921): The wheat plant. A monograph. London.
- ROSENBERG, O. (1907): Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr. Bd. 28.

- ROSENBERG, O. (1909): Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. K. Svensk. Akad. Handl. Bd. 43.
- (1917): Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk. bot. Tidskr. Bd. 11.
- (1918): Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arkiv. f. Bot. Bd. 15.
- (1920): Weitere Untersuchungen über Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. Sv. Bd. Tidskr. Bd. 14.
- VON ROTH, F. (1907): Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. Bonner Inaug.-Dissert.
- SAKAMURA, T. (1918): Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum* Arten. Bot. Mag. Vol. 32.
- (1920): Experimentelle Studien über Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. Sci. Tokyo. Vol. 39. Art. 11.
- SASAKI, T. (1919): Upon the germination of the pollen of cultivated plants. Journ. of Sci. Agr. Soc. (Nōgaku-Kaihō). No. 207. (Japanisch).
- SAX, K. (1918): The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics. Vol. 3.
- (1920): Chromosome relations in wheat. Science. N. Ser. Vol. 54.
- (1921): Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development. Genetics. Vol. 6.
- (1922 a): II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics. Vol. 7.
- (1922 b): III. Endosperm development and F<sub>2</sub> sterility. Genetics. Vol. 7.
- SCHULZ, A. (1913): Die Geschichte der kultivierten Getreide, I. Halle.
- SHARP, L. W. (1913): Somatic chromosome in *Vicia*. Cellule. T. 29.
- SHIBATA, K. und MIYAKE, K. (1908): Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 22.
- SHINOTO, Y. (1920): On the nuclear divisions and the partial sterility of *Oenothera Lamarckiana*, SER. (A preliminary note). Bot. Mag. Tokyo. Vol. 34 (Japanisch).
- SMITH, G. and THOMAS R. HAIG. (1913): Sterile and hybrid pheasants. Journ. of Genetics. Vol. 3.
- STANDFUSS, M. (1906): Die Resultate 30 jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Luzern, Bd. 88.
- STAPP, O. (1910): The history of wheats. Supplement No. 4. Journ. of Board of Agriculture (London). Vol. 17. Zitiert nach PERCIVAL (1921).
- STEPHEN, A. and HARLAN, H. v. (1920): Germination of barley pollen. Journ. of Agr. Res. Vol. 18.

*Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten.* 197

- STOMPS, T. J. (1916): Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei *Oenothera*. *Biolog. Zentralbl.* Bd. 36.
- (1919): *Gigas*-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. *Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererb.- Lehre.* Bd. 21.
- STOPPEL, R. (1922): Vortrag „über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie.“ Zitiert nach CLAUSEN (1922).
- STRASBURGER, E. (1900): Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Jena.
- (1905): Typische und allotypische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 42.
- (1907): Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 44.
- (1910): Chromosomenzahl. *Flora.* Bd. 100.
- SYKES, M. G. (1908): Nuclear division in *Fambia*. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 1.
- TÄCKHOLM, G. (1920): On the cytology of genus *Rosa*. *Pr. note. Svensk. bot. Tidskrift.* Bd. 14.
- (1922): Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Horti Bergiani.* Bd. 7.
- TAHARA, M. (1915): Cytological studies on *Chrysanthemum*. *Prel. Note. Bot. Mag. Tokyo.* Vol. 29.
- (1921): Cytologische Studien an einigen Kompositen. *Journ. Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo.* Vol. 43.
- TANNERT, P. (1905): Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. *Diss. Zürich.*
- THIELUNG, A. (1918): Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten. *Naturwiss. Wochenschr.* Bd. 17 (Neue Folge). Nr. 32. 33.
- TISCHLER, G. (1906): Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. *Ber. d. D. Bot. Ges.* Bd. 24.
- (1910): Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. *Archiv f. Zellforsch.* Bd. 5.
- (1915): Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich. *Progr. rei bot.* Bd. 5.
- (1922): Allgemeine Pflanzenkaryologie. (Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. II.) Berlin.
- TSCHERMAK, E. v. (1907): FRUWIRTH-Die Züchtung der landw. Kulturpflanzen. Bd. 4. 1. Auflage.
- (1919): FRUWIRTH-Die Züchtung der landw. Kulturpflanzen, Bd. 4. 3. Auflage.
- (1914): Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Frage in der Getreidegruppe. *Zeitschr. f. Pflanzenzücht.* Bd. 2.
- v. UBISCH, G. (1921): Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. *Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre.* Bd. 25.

- DE VRIES, H. (1913): Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin.
- VAN WISSELENGH, C. (1920): Über Variabilität und Erbllichkeit. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb.-Lehre. Bd. 22.
- WAWILOFF, N. (1913): Über den Weizenbastard *Triticum vulgare* VILL ♀ × *Triticum monococcum* L. ♂. Bull. angew. Bot. Bd. 6. (Russisch m. deutschem Résumé).
- (1915): Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. Journ. of Genetics. Vol. 4.
- WILSON, B. W. (1909): Studies on chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*. Journ. Exp. Zool. Vol. 6.
- WINGE, Ö. (1917): The Chromosomes. Their number and general importance. C. R. Trav. Labor. Carlsberg. Vol. 13.
- (1923): Crossing over between the X- and Y-chromosome in *Lebistes*. Journ. Gen. Vol. 13.
- WINKLER, H. (1916): Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8.
- (1920): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.
- (1922): Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererb.-Lehre. Bd. 27.
- WODESDALEK, J. E. (1916): Causes of sterility in the mule. Biol. Bull. Vol. 30.
- WOOLSEY, C. I. (1918): Linkage of chromosomes correlated with reduction in number among the species of a genus also within a species of the Locustidae. Biol. Bull. Vol. 28.
- YASUI, K. (1921): On the behavior of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised *Papaver* hybrids. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 35.
- YATSU, N. (1913): Notes on the spermatogenesis of the wild and the domesticated silkworms. Annot. Zool. Jap. Vol. 8.
- ZADE, A. (1914): Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. Bd. II.
-

## Figurenerklärung der Tafeln.

### Tafel I.

Mikrophotographie der Pollenmutterzellen.

- Fig. 1-6. Gerade gleich vergrößert mit Kp 12 und 2 mm Apo.  
Fig. 7-9. Gerade gleich vergrößert mit Kp 12 und DD.  
Fig. 10-12. Gerade gleich vergrößert mit Kp 12 und C.  
Fig. 1-8. Chromosomen in der heterotypischen Metaphase.
- Fig. 1. *Triticum aegilopoides* (7 Haploidchromosomen).  
Fig. 2. *Triticum monococcum* (7 Haploidchromosomen).  
Fig. 3. *Triticum durum* (14 Haploidchromosomen).  
Fig. 4. *Triticum Spelta* (21 Haploidchromosomen).  
Fig. 5. *Secale cereale* (7 Haploidchromosomen).  
Fig. 6. *Avena barbata* (14 Haploidchromosomen).  
Fig. 7. *Triticum vulgare* × *Secale cereale* F<sub>1</sub>.  
Fig. 8. 20<sup>b</sup>+11-chromosomige Kernplatten in der Seitenansicht.  
Ein univalentes Chromosom ist in jeder Zelle deutlich zu sehen.  
Fig. 9. Heterotypische Anaphase in derselben Pflanze wie bei Fig. 8.  
Die Längsspaltung des univalenten Chromosoms ist klar zu erkennen.  
Fig. 10. Pollentetrade des pentaploiden Bastardes.  
Fig. 11. Pollentetrade des triploiden Bastardes.  
Fig. 12. Pollentetrade des tetraploiden Bastardes.

### Tafel II.

Übersicht über die Veränderungsweise der Ährentformen mit der Abnahme oder Zunahme der Chromosomenzahl. Ca 2/5.

- Fig. 13. Ähre von *Triticum durum*. Kurz und kompakt. 28 Diploidchromosomen.  
Fig. 14. Ähre von *Triticum vulgare*. Lang und locker. 42 Diploidchromosomen.  
Fig. 15. Ähre der F<sub>1</sub>-Pflanze. Lang und locker. 35 Diploidchromosomen.  
Fig. 16-20. Ähren der F<sub>2</sub>-Pflanzen mit 30, 31, 33, 37, resp. 28 Diploidchromosomen.  
Die 30-, 31- und 33-chromosomige Pflanze gehören natürlich zur Verminderungsgruppe. Sie haben intermediäre Ähren. Die 37- und 38-chromosomige haben lange und lockere Ähren.  
Fig. 21-24. Ähren der F<sub>3</sub>-Pflanzen. Die 28- und 29-chromosomigen Pflanzen haben *durum*-ähnliche Ähren. Dagegen sind die Ähren der 39- und 40-chromosomigen Pflanzen *vulgare*-ähnlich.  
Die sterile 37-chromosomige Pflanze (Fig. 23) mit steriler Kombination hat kleine und *vulgare*-ähnliche Ähre.  
Fig. 25-26. Ähren der F<sub>4</sub>-Pflanzen. Ähren der 28- und 29-chromosomigen sind *durum*-

Typus. Die 39- und 41-chromosomigen haben *vulgare*-Ähre. Die 42-chromosomige, die aus anderer Kreuzung abstammt ist, hat fast typische *vulgare*-Ähre.

## Tafel III.

Die Ährenformen und die Chromosomenzahlen der Bastardnachkommen von *Triticum polonicum* × *Spelta*. 1/2.

- Fig. 27. Ähre von *T. polonicum* (links), F<sub>1</sub>-Pflanze (mittel) und *T. Spelta* (rechts). F<sub>1</sub> hat eine angenäherte *Spelta*-Ähre.
- Fig. 28. Eine begrannte Pflanze (F<sub>2</sub>8), gehört zur Verminderungsgruppe andere unbegrannten Pflanzen gehören zur Vermehrungsgruppe. Unter ihnen sind F<sub>2</sub>2 und F<sub>2</sub>3 heterozygotisch in bezug auf dieser Eigenschaft.
- Fig. 29. Ähren der Pflanzen in der Verminderungsgruppe. Sie ähneln sich vielmehr *polonicum*.
- Fig. 30. Ähre der F<sub>3</sub>-Pflanzen, die von F<sub>2</sub>2 abstammt sind. *Spelta*-ähnlich.

## Tafel IV.

- Fig. 31. Die Nachkommen der 41-chromosomigen Pflanze.
- a. Zwergnachkommen mit 40 steril kombinierten Chromosomen (59 cm).
- b. Normale Pflanze (95 cm).

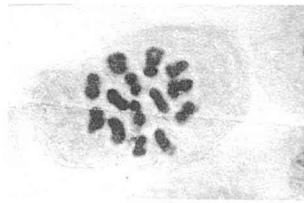
## Tafel V.

- Fig. 32. Der F<sub>1</sub>-Bastard (c) zwischen *Triticum turgidum* (a) und *compactum* (b). 1/2.
- Fig. 33. Die 38-chromosomige (a) und 42-chromosomige (b) Pflanze von *Triticum turgidum* × *compactum*. 1/2.
- Fig. 34. a. *Triticum polonicum* (50).  
b. *Triticum compactum* (48).  
c. F<sub>1</sub>-Bastard. 1/2.
- Fig. 35. Ähre der 41-chromosomigen F<sub>3</sub>-Pflanze von *Triticum polonicum* × *compactum*. 1/2.





1



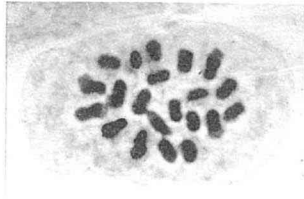
2



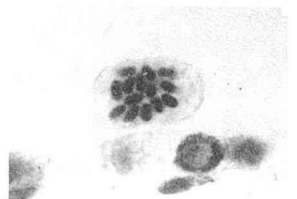
3



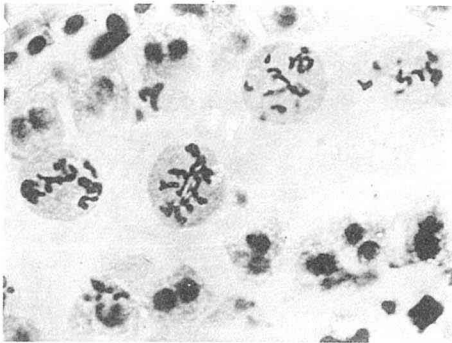
4



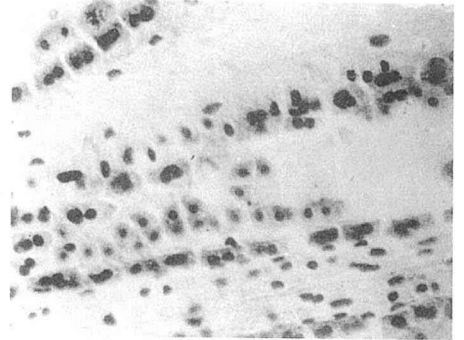
5



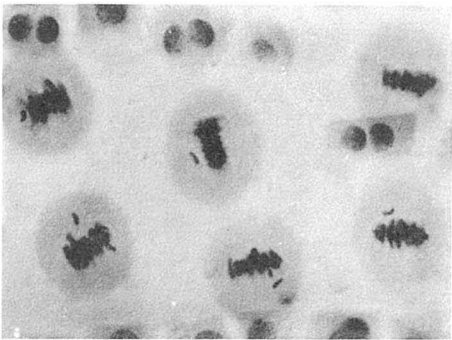
6



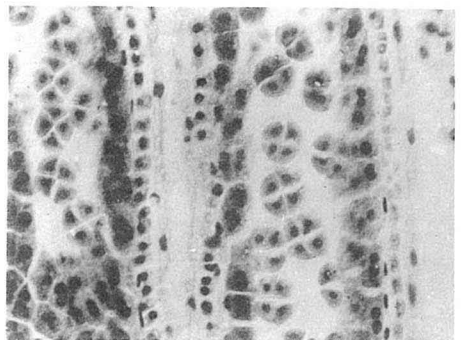
7



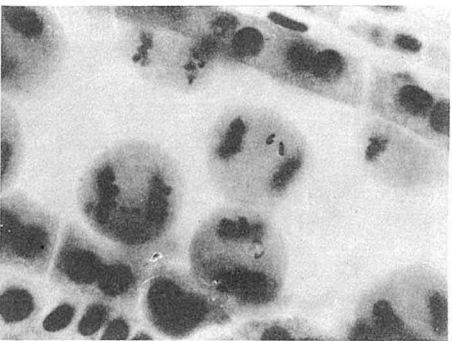
8



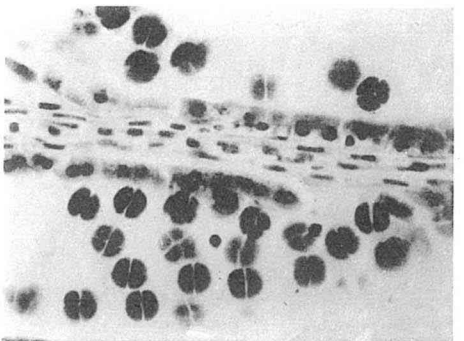
9



10



11



12

*T. durum*  
2x=28

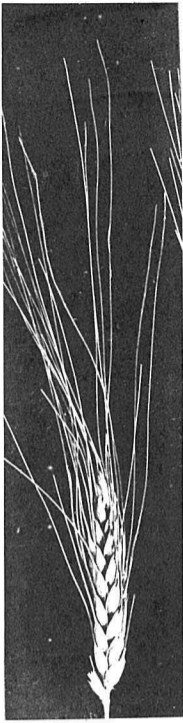


Fig. 13

F<sub>1</sub>  
2x=35

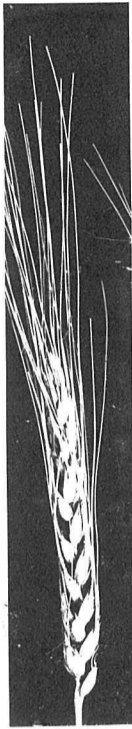


Fig. 15

*T. vulgare*  
2x=42

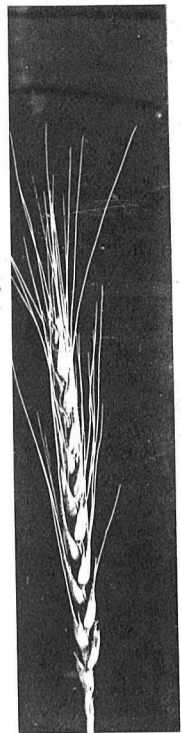


Fig. 14

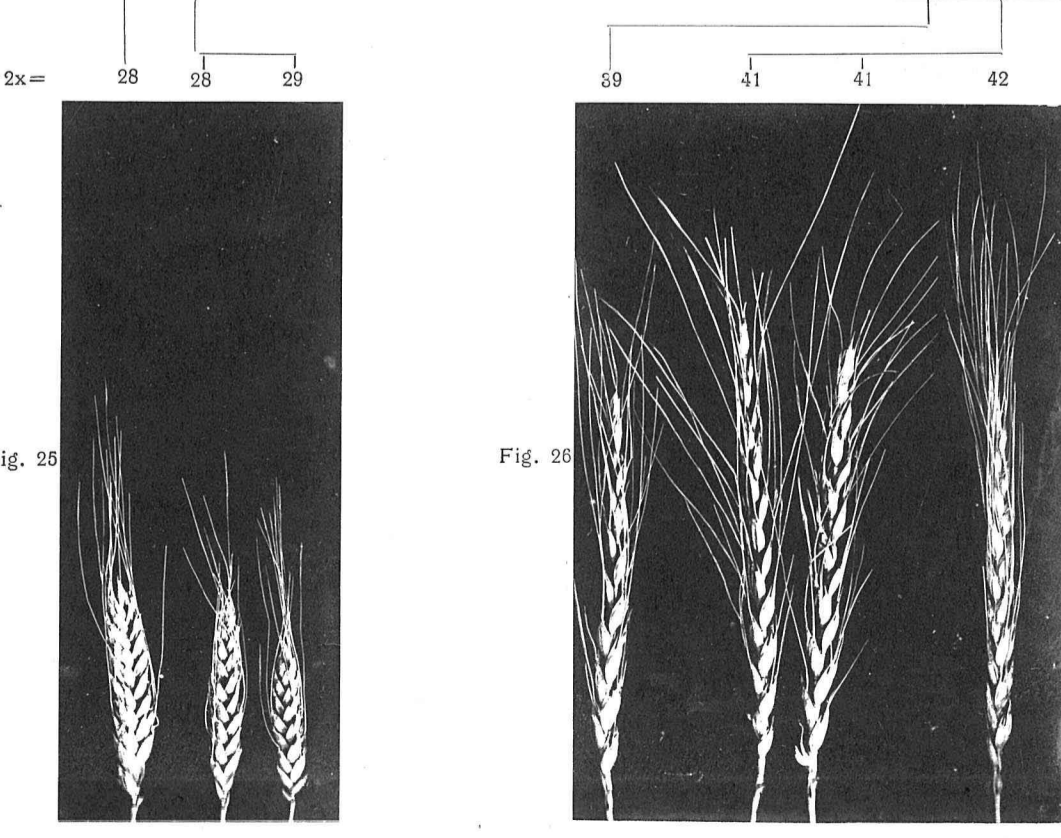
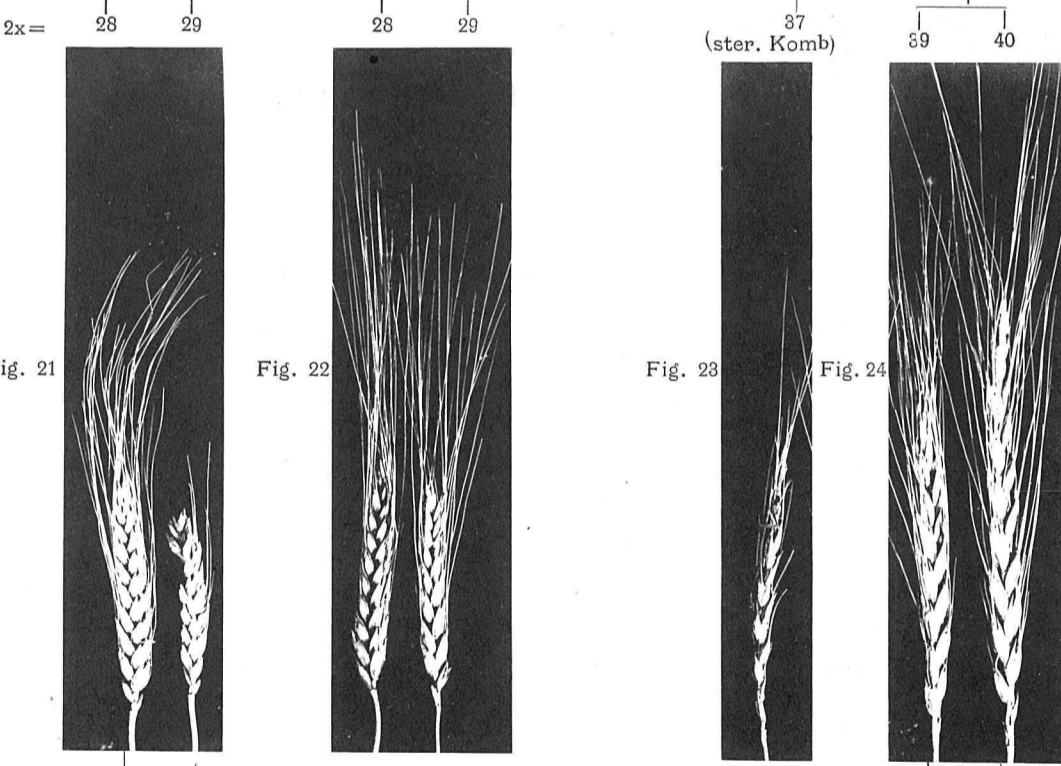
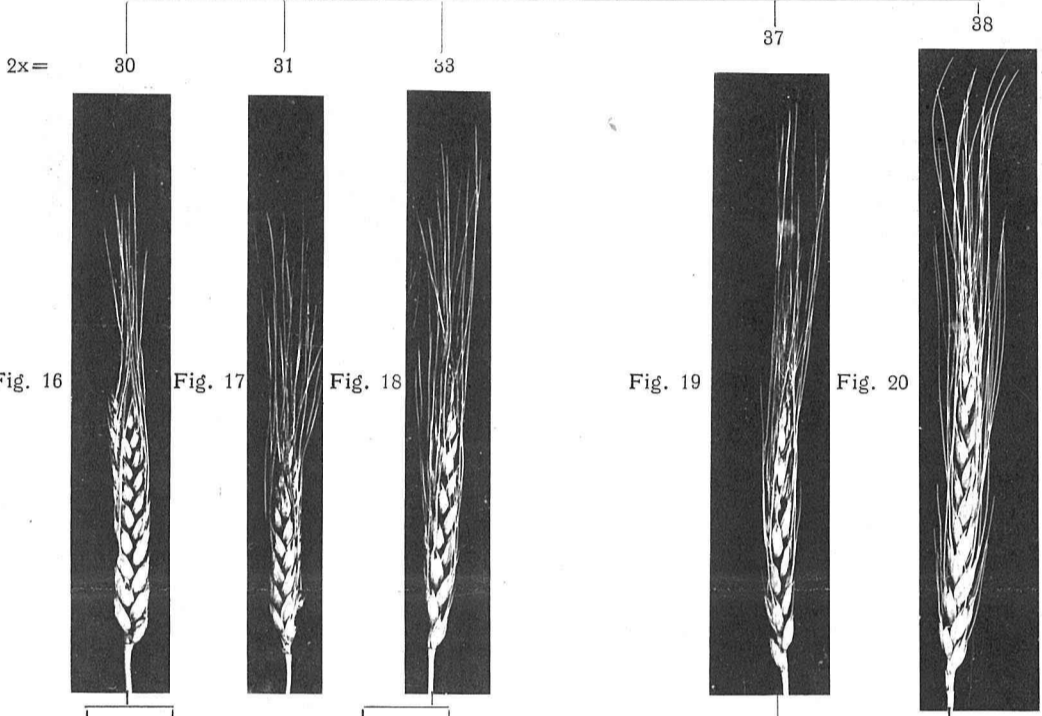
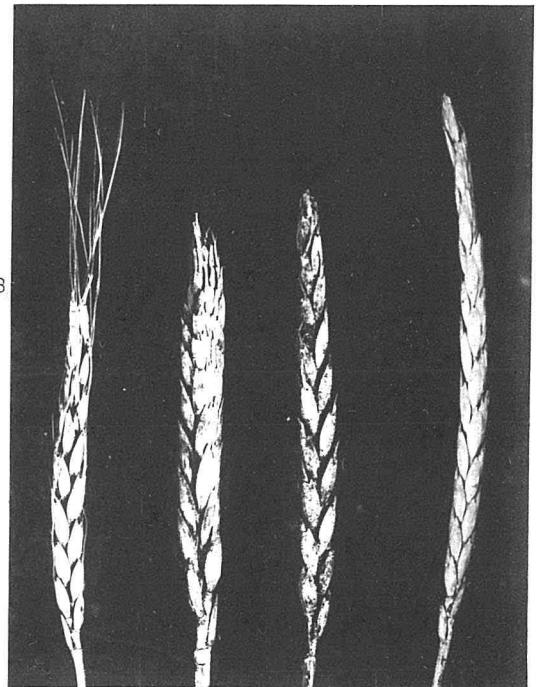


Fig. 27



2x =      P<sub>1</sub>      F<sub>1</sub>      P<sub>2</sub>  
             28      35      42

Fig. 28



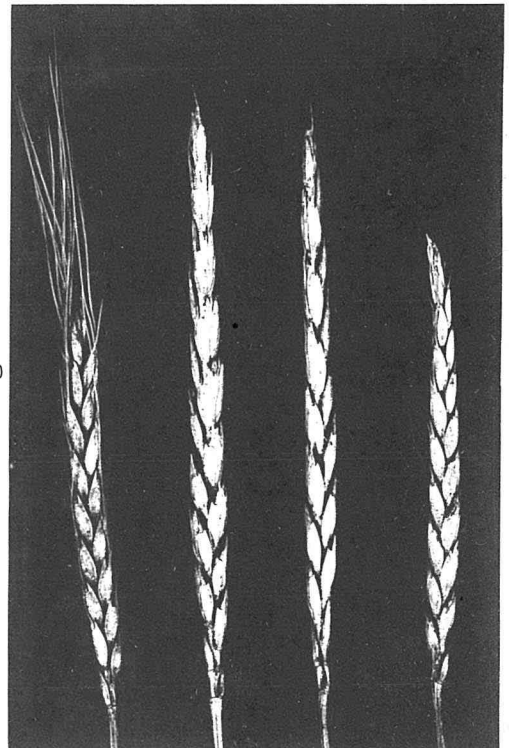
F<sub>28</sub>      F<sub>21</sub>      F<sub>22</sub>      F<sub>23</sub>  
             38

Fig. 29



2x =      F<sub>38-1</sub>      F<sub>38-2</sub>      F<sub>38-4</sub>      F<sub>38-5</sub>  
             28      30

Fig. 30



F<sub>32-8</sub>      F<sub>32-4</sub>      F<sub>32-5</sub>      F<sub>32-1</sub>  
             41      40      39      38

Fig. 31



a

b

Fig. 32



*T. turgidum*      *F1*      *T. compactum*

Fig. 33



a      b

Fig. 34



*T. polonicum*      *F1*      *T. compactum*

Fig. 35



KIHARA phot.