

Selbstverständlich sind die durum-Weizen im allgemeinen sehr anspruchsvoll an die Sonne, und sie kommen bei uns nur in Jahren wie 1928 zur vollen Entfaltung ihrer Leistung, in denen sie dann mehr bringen als unsere besten deutschen Zuchtsorten. Es gibt aber auch Formen, denen die Sonnenbestrahlung mittlerer Jahre genügt, um unsere extensiveren Weizensorten zu erreichen, wie Übersicht II zeigt. Aus ihr geht auch die Kornqualität der Sorten beider Reihen hervor, die nach einem Punktiersystem mit 0—4 Punkten (ausnahmsweise 4,5 Punkten) beurteilt wurde. Im allgemeinen können sich hierin die ausgewählten *durum* neben unsere qualitätsreichen deutschen Sommerweizen stellen.

Bei dieser Erörterung drängt sich die Frage auf, ob unter unseren Verhältnissen *durum*-Formen nicht allein zu Kreuzungen mit *vulgare*, sondern sogar etwa zum Anbau in der praktischen Landwirtschaft in Betracht kommen könnten. Ihr kleberreiches Korn müßte für uns besonders wertvoll sein. Ob die Beschaffenheit des Klebers dem bestechenden Aussehen des Kernes entspricht, wäre zu prüfen. Sollte der Eiweißgehalt zu hoch sein, käme Verschneidung dieses Weizens mit solchen einheimischen Weizen in Betracht, die zu mehlig sind. Vielleicht wäre auch Gemenganbau von *durum* und *vulgare* als Winter- und als Sommerfrucht zu versuchen. Manche *durum* sind, wie bereits erwähnt, ziem-

lich winterfest, könnten also nach Belieben als Winterfrucht und als Sommerfrucht gesät werden. Doch sind die verhältnismäßig winterfesten Sorten weniger ertragreich als manche schlecht winterfeste. Man sieht also, daß sich hier für Weizenzüchtung und Weizenbau verschiedene neue Wege eröffnen, welche die ausgetretenen bisherigen Geleise zu verlassen gestatten könnten. Ob sie sich freilich betretbar erweisen, steht noch ganz dahin. Ich kann mir aber nicht denken, auf welch andere Weise die Weizenzüchtung etwas grundsätzlich Neues anstreben könnte. Ähnlich war auch die Lage in den Jahren um 1880, als man die englischen Squareheads nach Deutschland einzuführen begann. Heute sind diese Weizen vollkommen winterfest als Ergebnis 50jähriger Anstrengungen. Vielleicht liegt die Arbeit der nächsten 50 Jahre doch in der angedeuteten Richtung. Allerdings läßt sich damit die Tatsache nicht vereinbaren, daß der Anbau der Hartweizen in den für sie geeigneten Gebieten, wie in den Mittelmeerländern, sowie in Dakota und Minnesota in den Vereinigten Staaten zurückzugehen scheint. In Italien finden sie sich z. B. ausschließlich in Unteritalien, Sizilien und Sardinien. Vielleicht liegt dort der Grund darin, daß sie wegen ihres besonders hohen Eiweißgehaltes in reinem Zustande für die Brotbereitung weniger geeignet sind.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abt. Correns, Berlin-Dahlem.)

Pseudogamie und Androgenesis bei Pflanzen.

(Sammelreferat.)

Von **E. Kuhn.**

Bekanntlich sind die Bastarde zwischen verschiedenen Spezies im allgemeinen mehr oder weniger intermediär ausgebildet. In manchen Artkreuzungen kann aber die Nachkommenschaft entweder nach der Mutter oder nach dem Vater schlagen. Man unterscheidet zwei Fälle:

1. Die Nachkommen ähneln einem der beiden Eltern sehr stark, sie sind metroklin bzw. patroklin. Es handelt sich um echte Bastarde, die man einseitig oder goneoklin nennt. Die Mutter- bzw. Vaterähnlichkeit erklärt sich entweder durch einseitige Dominanz oder durch Einwirkungen des Zellplasmas.

2. Die Nachkommen gleichen wirklich völlig einem der beiden Eltern, sie sind metromorph bzw. patromorph.

Wie nun diese Fälle von vater- bzw. mutter-

gleicher Nachkommenschaft zu verstehen sind, war lange Zeit sehr umstritten. Bei Metromorphie wird man natürlich zunächst immer an eine ungewollte Selbstbestäubung infolge ungenügender Kastration denken müssen. Sind aber alle Versuchsfehler ausgeschlossen, so müssen die scheinbaren Bastarde ohne Bevruchtung mit nachfolgender Kernverschmelzung — apomiktisch — entstanden sein. Man spricht dann häufig von „Scheinbastarden“ („faux hybrides“ von MILLARDET). Dieser Ausdruck wird in verschiedener Bedeutung verwandt, MILLARDET hielt seine „faux hybrides“ jedenfalls ursprünglich für wirkliche, aber stark metro- bzw. patrokline Bastarde. Wir wollen dagegen unter Scheinbastarden mit RENNER (1929, S. 17 u. 18) nur völlig eltergleiche, apomiktisch entstandene Individuen verstehen.

Bei vatergleichen Nachkommen kann nur einer der drei väterlichen Kerne des Pollenschlauchs an der Entwicklung teilgenommen haben, d. h. also, für die Samenbildung ist Bestäubung notwendig. Wir werden diesen Vorgang Androgenesis nennen.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei muttergleichen Nachkommen, da sehr verschiedenartige Zellen bzw. Kerne der Mutter für eine Embryoentstehung in Betracht kommen, und die Entwicklungsanregung auf zweierlei Weise erfolgen kann. Wenn nämlich die Samenbildung auch ohne den Reiz der Bestäubung eintreten kann, handelt es sich um eine autonome, auf inneren Bedingungen beruhende, Apomixis. Hierher gehören z. B. die bekannten Scheinbarstade bei einigen *Hieracium*-Arten (Habichtskräutern), bei denen somatische oder diploide Parthenogenesis vorliegt. Wenn aber die Bestäubung zur Samenbildung notwendig ist, spricht man von Pseudogamie.

In diesem Sammelreferat soll über Pseudogamie und das verwandte Problem der Androgenesis berichtet werden. Beide Erscheinungen sind im Pflanzenreich bisher nur bei den angiospermen Blütenpflanzen bekannt geworden. Vorwiegend werden nur neuere Arbeiten berücksichtigt, die ältere Literatur ist erschöpfend bei ERNST (1918) und WINKLER (1920) behandelt.

I. Pseudogamie.

Der Begriff Pseudogamie wurde von FOCKE in seinem Buche über „Pflanzen-Mischlinge“ (1881) eingeführt, um die Entstehung muttergleicher „Bastarde“ zu erklären und folgendermaßen erläutert:

„Ich vermute, daß in diesen Fällen der fremde Blütenstaub keine wirkliche Befruchtung vollzogen, sondern nur die Anregung zur Ausbildung der äußeren Fruchtteile gegeben hat. Die Samen, welche sich in der Frucht vorgefunden haben, sind nach meiner Auffassung nicht durch hybride und überhaupt nicht durch geschlechtliche Zeugung hervorgebracht, sondern sie sind parthenogenetisch entstanden.“

Wenn FOCKE von „Parthenogenesis“ spricht, so meint er damit zweifellos eine apomiktische Samenbildung im allgemeinsten Sinne, da zu seiner Zeit die verschiedenen in Frage kommenden Arten der Apomixis (eigentliche Parthenogenese, Adventivembryonie, evtl. Apogamie)¹ noch nicht näher bekannt waren. Der Be-

griff Pseudogamie im Sinne FOCKES ist also rein phänomenologisch definiert und schließt keine nähere Vorstellung über die Art der Embryoentstehung ein. Die Abgrenzung der Pseudogamie gegenüber verwandten Erscheinungen ergibt sich schon aus unserer Einleitung, ihre Kriterien seien aber hier noch einmal zusammengestellt:

1. Völlige Muttergleichheit der Nachkommenschaft. Die Entscheidung, ob wirklich Metromorphie und nicht Metroklinie vorliegt, ist häufig nur durch die Aufzucht einer F_2 -Generation zu erbringen, die nicht aufspalten darf.

2. Die Unmöglichkeit einer ungewollten Selbstbestäubung infolge ungenügender Kastration muß ganz sicher erwiesen sein.

3. Die Apomixis muß durch die Bestäubung induziert werden. Der Nachweis, daß es sich nicht um eine autonome, auf inneren Bedingungen beruhende, apomiktische Samenbildung handelt, muß durch den Kastrationsversuch erbracht sein.

4. Die Chromosomenzahl der Nachkommen muß mit der haploiden oder diploiden Chromosomenzahl der Mutter übereinstimmen.

Pseudogamie ist demnach eine durch Bestäubung induzierte, apomiktische Entstehung von mutterlichen Nachkommen. Obwohl der Ausdruck Pseudogamie gelegentlich auch in einem anderen Sinne (als Synonym für Pseudomixis, der Verschmelzung zweier nicht als Befruchtungszellen differenzierter Zellen) gebraucht wird, empfiehlt es sich, ihn als Sammelbegriff vorläufig beizubehalten. Es ist nämlich wahrscheinlich, daß die Erscheinung der Pseudogamie durch verschiedene Bedingungen ausgelöst werden und durch Vorgänge verschiedener Art zustande kommen kann.

Seit Erscheinen des FOCKESchen Buches ist Pseudogamie noch mehrmals zur Erklärung des Auftretens rein mutterlicher Nachkommenschaft nach Bestäubung mit fremden Pollen herangezogen worden. In allen Fällen war aber die eine oder andere der Fehlerquellen, welche sich aus den oben angeführten drei experimentellen Kriterien der Pseudogamie ergeben, nicht völlig ausgeschaltet worden (vgl. besonders WINKLER 1920).

Ein wirklicher Beweis für das Vorkommen von Pseudogamie ist erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit durch die cytologische Untersuchung der Nachkommenschaft erbracht worden.

¹ Über die Definition dieser Begriffe vgl. WINKLER (1908 u. 1920).

i. Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft.

a) Nachgewiesenes Vorkommen.

Wirklich sicher sind nur diejenigen Fälle von Pseudogamie, bei denen die Scheinbastarde haploid sind, d. h. in ihren Körperzellen diejenige Chromosomenzahl führen, welche sich gewöhnlich nur in den Gonen bzw. Keimzellen der betreffenden Art findet. Daraus folgt, daß diese ausnahmsweise haploiden Pflanzen ohne Befruchtung (apomiktisch) entstanden sein müssen, ein Nachweis der Konstanz ist daher nicht nötig. Da bei den gleich zu besprechenden Fällen Samenbildung ohne Bestäubung nicht stattfindet, ist das Vorkommen von Pseudogamie am oben definierten Sinne also bewiesen.

Wir wollen zunächst einen Überblick über diejenigen haploiden Pflanzen geben, die sicher dem Mutterindividuum gleichen. Das kann man naturgemäß nur dann behaupten, wenn sie in Art- und Sippenkreuzungen aufgetreten sind. Bei den gleichen Arten sind aber zum Teil auch haploide Pflanzen nach Selbstbestäubungen gefunden worden. Diese haploiden Individuen unbekannter Herkunft werden weiter unten gesondert aufgeführt. Die Morphologie und Cytologie der Haploiden wird in Abschnitt IV dargestellt werden.

Triticum (Weizen).

GAINES und AASE (1926) fanden in der Kreuzung *Triticum compactum Humboldtii* ♀ ($n = 21$) × *Aegilops cylindrica* ♂ ($n = 14$) ein muttergleiches haploides Individuum, welches aus einem besonders großen Korn entstanden war.

Datura Stramonium (Stechapfel).

Haploide muttergleiche Individuen traten in der Kreuzung *Datura Stramonium* ♀ × *D. ferox* ♂ auf. (BELLING und BLAKESLEE 1927.)

Nicotiana tabacum (Tabak).

In Kreuzungen verschiedener Varietäten (*purpurea*, *macrophylla*, *Cuba*) von *N. tabacum* ($n = 24$) mit einer der 12 chromosomigen Arten *N. silvestris* und *N. tomentosa* wurden neben einer großen Zahl von Bastarden im ganzen 7 haploide Individuen gefunden. Diese glichen jeweils der als Mutter verwendeten Sippe von *N. tabacum* (vgl. RUTTLE 1928).

Solanum nigrum (Nachtschatten).

JØRGENSEN (1928) kreuzte *Solanum nigrum* ($n = 36$) mit *S. luteum* ($n = 24$). Diese Verbindung ergab nur einen sehr geringen Prozentsatz tauglicher Samen. Im ganzen konnten 35 Pflanzen, die

sämtlich muttergleich (*nigrum*) waren, aufgezogen werden. Von diesen waren 28 diploid, 7 haploid. Nur ein einziges Mal wurde ein wirklicher Bastard zwischen *S. nigrum* (*var. chlorocarpum*) und *S. luteum* erhalten.

Crepis capillaris.

Zwei haploide *Crepis capillaris*-Pflanzen erschienen in F_2 -Generationen der Kreuzung *Crepis capillaris* ($n = 3$) × *Crepis tectorum* ($n = 4$) unter etwa 1700 Bastarden (HOLLINGSHEAD 1928) (siehe Abb. 1). Die Temperaturen waren zur Zeit der Bestäubung sehr niedrig gewesen. M. NAWASHIN (BABCOCK u. NAWASHIN 1930) fand ebenfalls eine haploide *Crepis capillaris*-Pflanze in der Kreuzung *C. capillaris* × *C. neglecta*.

Oenothera (Nachtkerze).

In der Kreuzung *Oenothera franciscana* × *Oe. franciscana sulfurea* traten haploide muttergleiche (*franciscana*) Pflanzen auf, und zwar je eine in 3 Versuchen von DAVIS und KULKARNI (1930) und eine in 1 Versuch von ST. H. EMERSON (1929) vgl. S. 134).

STOMPS (1929) erhielt aus den Kreuzungen *Oenothera Hookeri* ♀ × *Oe. longiflora* ♂ und *Oenothera Hookeri* ♀ × *Oe. argillicola* ♂ je eine haploide *Oe. Hookeri*-Pflanze. Ferner wurde in der Kreuzung *Oenothera franciscana* ♀ × *Oe. longiflora* ♂ eine haploide *Oe. franciscana* gefunden. Bastarde wurden in allen diesen und den reziproken Verbindungen nicht gebildet.

GATES (1929) kreuzte *Oenothera rubricalyx* ♀ × *Oe. eriensis* ♂. Die zahlreichen Sämlinge gingen alle frühzeitig zugrunde bis auf eine haploide muttergleiche Pflanze. Die reziproke Kreuzung lieferte Bastarde.

b) Über die Embryobildung und ihre Bedingungen.

Aus der vorstehenden Übersicht der bekannten Fälle von Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft ergibt sich, daß diese sich auf verschiedene Verwandtschaftskreise verteilen. Es ist wahrscheinlich, daß Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft prinzipiell bei jeder Angiospermenspezies vorkommen kann. Man darf nicht vergessen, daß haploide Individuen nicht immer leicht zu erkennen sind. Lehrreich in dieser Beziehung ist die soviel untersuchte Gattung *Oenothera*, bei der haploide Pflanzen, welche offenbar gar nicht so selten auftreten, erst 7 Jahre nach Bekanntwerden des ersten haploiden Angiospermensporophyten gefunden wurden.

Unter welchen Umständen treten nun metromorphe Haploide auf? Sie wurden gefunden sowohl in vollfertilen Sippenkreuzungen (*Oenothera franciscana* × *Oe. franciscana sulfurea*) wie auch in Artkreuzungen, die relativ leicht (z. B. *Nicotiana tabacum* × *N. silvestris*, *Crepis capillaris*

knotens zur Frucht (stimulative Parthenokarpie). Der Pollenschlauch dringt nicht in die Eizelle ein, diese entwickelt sich aus irgendwelchen Gründen, die nicht notwendig mit der Bestäubung zusammenhängen brauchen: generative oder haploide Parthenogenesis im

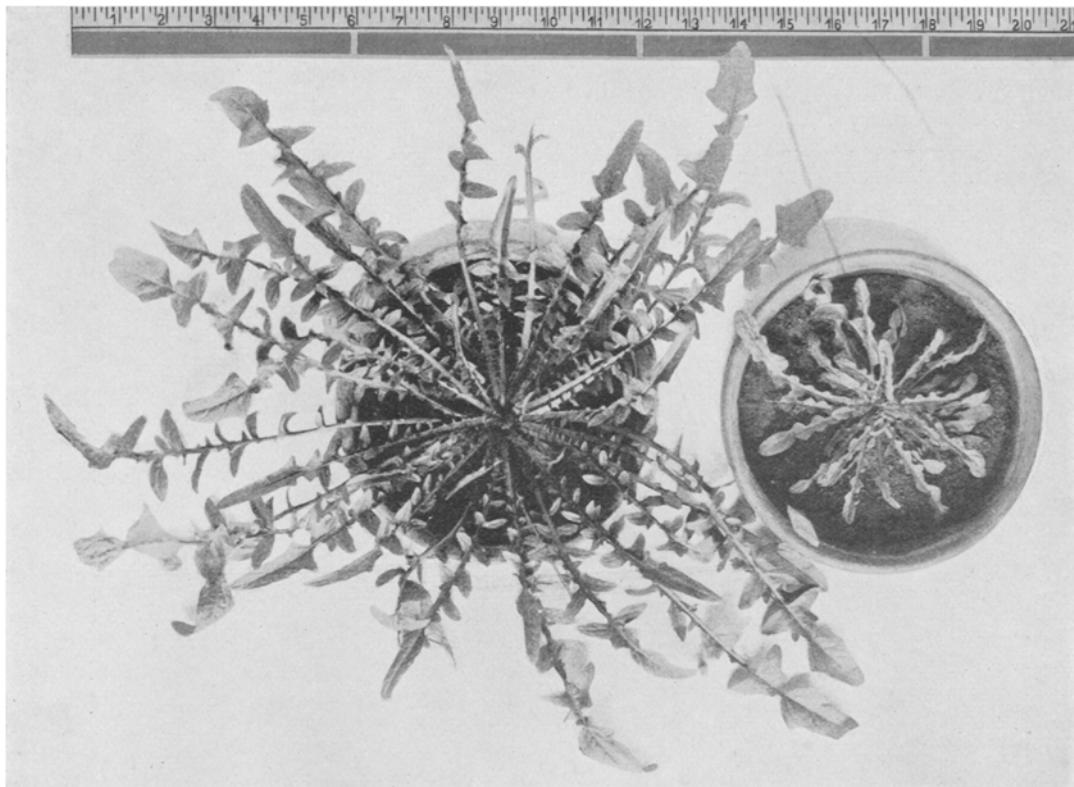
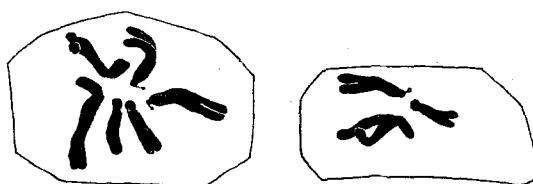


Abb. 1. Links diploide, rechts haploide Rosette von *Crepis capillaris*. (Nach HOLLINGSHEAD aus BABCOCK and



NAVASHIN.) Darunter die entsprechenden somatischen Chromosomen: 6 und 3. (Nach HOLLINGSHEAD.)

laris × *C. tectorum*) oder nur sehr selten lebensfähige Bastarde ergeben (z. B. *Solanum nigrum* × *S. luteum*).

In allen Fällen ist sicher bekannt nur, daß die ausgebildete Pflanze haploid und muttergleich ist, also aus einer reduzierten Zelle des Embryosacks entstanden sein muß. Am naheliegendsten ist die Annahme, daß der Embryo aus der Eizelle entsteht. Es sind dann zwei Möglichkeiten denkbar: Parthenogenesis und Gynogenesis.

I. Parthenogenesis. Der Pollen verursacht nur die Weiterentwicklung des Frucht-

eigentlichen Sinne. Möglicherweise beruht die Entwicklungsanregung der Eizelle auf der Wirkung von Wund- oder Nekrohormonen im Sinne HABERLANDTS (zusammenfassend 1922). HABERLANDT (1921) ist es bekanntlich gelungen, experimentell bei *Oenothera Lamarckiana* durch traumatische Reizung (Quetschung der Frukt-knoten) Ansätze zur parthenogenetischen Entwicklung der Eizelle zu erzielen. Über die Vorgänge, welche bei der natürlichen Parthenogenese die Entwicklung der Eizelle induzieren könnten, lassen sich natürlich nur Vermutungen

aufstellen. Es könnte z. B. die Wirkung extremer Temperaturen in Frage kommen (vgl. *Datura*, *Crepis* [?]). Jedenfalls braucht es sich nicht notwendigerweise um eine direkte Einwirkung des Pollens zu handeln. Vielleicht finden Ansätze zu parthenogenetischer Entwicklung überhaupt gar nicht allzu selten statt. Die parthenogenetischen Embryonen gehen aber normalerweise zugrunde, weil sich bei völlig fehlender Bestäubung die Frucht nicht entwickelt, oder weil bei reichlicher Bestäubung die haploiden Embryonen in der Konkurrenz um die Nährstoffe gegenüber den diploiden unterliegen. Man würde unter diesen Voraussetzungen haploide Individuen vielleicht bei vielen Arten durch Selbstbestäubung erhalten,

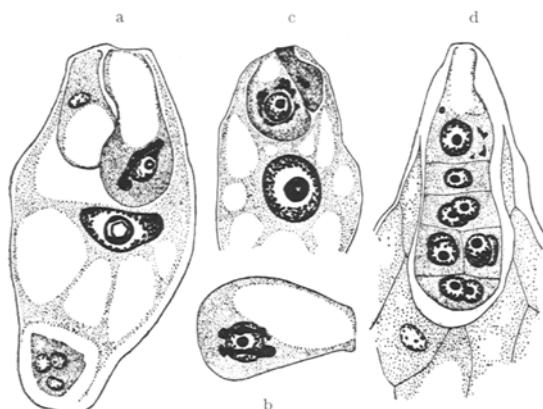


Abb. 2. Embryosäcke von *Solanum nigrum* nach der Bestäubung mit *S. luteum*. a) Ein Spermakern ist in die Eizelle eingedrungen. b) Eizelle mit zwei Spermakernen. c) Der Spermakern innerhalb der Eizelle ist zerfallen. d) Junger Embryo und ein Teil des Endosperms. (Nach JØRGENSEN.)

wenn man nur so wenige Pollenkörner auf die Narbe bringt, daß die überwiegende Zahl der Eizellen unbefruchtet bleiben müssen. Diese Vermutung hat schon JØRGENSEN ausgesprochen (vgl. S. 132). Bei künftigen Versuchen zur Erzeugung von Haploiden wäre darauf zu achten. Eine getrennte Aussaat jeder einzelnen Frucht würde vielleicht die Entscheidung darüber bringen können, ob eigentliche Parthenogenese vorkommt.

2. Gynogenese. Der Pollenschlauch dringt in die Eizelle ein, der Spermakern verschmilzt aber nicht mit dem Eikern, sondern verfällt früher oder später der Auflösung: die Eizelle ist mit dem Spermakern steril. Der Spermakern induziert nur die Entwicklung des Eies, nimmt aber selbst an der weiteren Entwicklung nicht teil. Dieses Verhalten ist vor allem bei einigen Artkreuzungen im Tierreich bekannt geworden (vgl. WILSON 1925, S. 460f.). Wir nennen diese Er-

scheinung mit WILSON am besten Gynogenese. Diese Bezeichnung bringt treffend den wesentlichen Unterschied zur eigentlichen Parthenogenese zum Ausdruck. In der botanischen Literatur werden häufig sehr zu Unrecht beide Erscheinungen Parthenogenese genannt. Manche Autoren (z. B. SCHNARF) gebrauchen den Begriff Pseudogamie, der rein phänomenologisch definiert ist, im Sinne von Gynogenese.

Es wäre ferner denkbar, daß der Embryo nicht aus der Eizelle, sondern aus einer anderen reduzierten Zelle des Embryosacks (einer der beiden Synergiden oder einer der drei Antipoden) entstünde. Die apomiktische Entstehung eines Embryo aus einer vegetativen Zelle des Gametophyten nennen wir mit WINKLER (1908) Apogamie. Da die angeführten Elemente des Embryosacks haploid sind, würde es sich um generative Apogamie handeln. Synergiden- und Antipodenembryonen sind bei manchen Arten bekannt (vgl. SCHNARF).

Nach diesen theoretischen Erörterungen gehen wir zur Besprechung der tatsächlichen Befunde über. Leider liegt infolge der sehr großen technischen Schwierigkeiten nur eine ausführliche cytologische Untersuchung der Verhältnisse bei der Befruchtung vor. Diese ist von JØRGENSEN (1928) für die Kreuzung *Solanum nigrum* × *S. luteum* ausgeführt worden. Der Pollen von *luteum* keimt leicht auf der *nigrum*-Narbe, und das Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack verläuft zunächst völlig normal. Die Affinität zwischen den beiden Spermakernen und dem Eizell- bzw. sekundären Embryosackkern ist hingegen nur schwach. Gewöhnlich dringt ein Spermakern in die Eizelle ein (Abb. 2a), gelegentlich wurden auch beide Spermakerne in der Eizelle gefunden (Abb. 2b). Der andere Spermakern liegt meist frei im Embryosack, nur selten wurde er in Kontakt mit dem Polkern gesehen. Die Endospermbildung ist nicht näher untersucht.

Der in die Eizelle eingedrungene Spermakern behält seine gewundene, langgestreckte Form 2–4 Tage lang nach der Befruchtung bei, ohne mit dem Eikern zu verschmelzen. Allmählich verfällt der Spermakern der Auflösung, in Abb. 2c sind nur noch einige stark färbbare Partikel zu bemerken, welche um den Eikern herum liegen. Leider bildet der Verf. die Übergangsstadien, die zwischen Abb. 2a und 2c liegen, nicht ab.

Die erste Teilung der unbefruchteten Eizelle konnte JØRGENSEN in seinem Material nicht

auffinden. Der jüngste schon vielzellige Embryo, welcher angetroffen wurde, ist in Abb. 2 dargestellt. Aus der Lage des Embryos kann man wohl mit Sicherheit schließen, daß er aus der Eizelle entstanden sein muß. Ältere Embryonen wurden wiederholt beobachtet, in einigen konnten teilweise 30—40 Chromosomen gezählt werden, was der haploiden Chromosomenzahl von *S. nigrum* ($n = 36$) entsprechen würde (ein Bastardembryo müßte 60 Chromosomen haben). Aus der JØRGENSENSchen Untersuchung folgt also mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit, daß in seinem Falle Gynogenesis stattgefunden hat.

Ähnliche Verhältnisse hat NOGUCHI (1928) in einer kurzen Mitteilung beschrieben. Die Kreuzung *Brassica campestris* L. (*Aoleifera* DC.) ♀ × *B. oleracea* L. var. *gemmaifera* DC. ♂ ergab eine rein mütterliche Nachkommenschaft, deren Chromosomenzahl aber noch nicht festgestellt wurde. Die histologische Untersuchung zeigte, daß die männlichen Kerne weder mit dem Eikern noch mit dem sekundären Embryosackkern verschmelzen, sondern nach einiger Zeit zerfallen. Wahrscheinlich handelt es sich also auch hier um Gynogenesis.

Man könnte auf Grund dieser beiden Befunde vermuten, daß alle Fälle von Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft auf Gynogenesis beruhen. Das erscheint aber wenig wahrscheinlich, da haploide Pflanzen auch nach Selbstung in reinen Linien aufgetreten sind. In diesen Fällen läßt es sich allerdings nicht sicher entscheiden, ob Pseudogamie oder Androgenesis stattgefunden hat, wenn auch das erste sehr viel wahrscheinlicher ist. Nimmt man hier Pseudogamie an, dann sprechen diese Befunde sehr für die Möglichkeit echt parthenogenetischer Entwicklung, denn eine wechselseitige Sterilität zwischen Gameten der gleichen Art wäre nicht so leicht zu verstehen wie die Unverträglichkeit fremder Gameten. Auch JØRGENSEN hält es für durchaus möglich, daß haploide *Solanum nigrum*-Pflanzen außer durch Gynogenesis auch durch echte Parthenogenese entstehen können.

Wahrscheinlich entstehen die muttergleichen haploiden Individuen sowohl durch generative Parthenogenese, wie auch durch Gynogenesis, möglicherweise auch durch generative Apogamie. Jedenfalls ist Bestäubung für die Entwicklung der Frucht nötig (induzierte Parthenokarpie).

II. Pseudogamie mit diploider Nachkommenschaft.

Wenn die muttergleichen Nachkommen die normale, diploide Chromosomenzahl der Mutter haben, liegt zunächst der Verdacht nahe, daß sie durch ungewollte Selbstbestäubung entstanden sind. Diese Vermutung ist wiederholt für die berühmten metromorphen Bastarde in der Gattung *Fragaria* ausgesprochen worden. In letzter Zeit haben MANGELSDORF und EAST (1927) darauf hingewiesen, daß bei der außergewöhnlichen Kleinheit der Erdbeerpollenkörner die üblichen Isolierungsmethoden nicht ausreichen, um Versuchsfehler auszuschließen. Die Autoren halten daher die von LONGLEY (1926) und ihnen selbst gefundenen metromorphen diploiden „Bastarde“ für durch Selbststung entstandene Individuen. Die Fälle von Pseudogamie bei *Fragaria* sind also durchaus unsicher, so daß auf sie nicht näher eingegangen werden soll.

An sich ist das Vorkommen von Pseudogamie mit diploider Nachkommenschaft keineswegs unmöglich. Die Bildung eines diploiden Embryos könnte auf mehrfache Weise zustande kommen:

1. Durch parthenogenetische bzw. gynogenetische Entwicklung der *haploiden* Eizelle mit nachfolgender Verdoppelung der Chromosomenzahl. Es wäre dann anzunehmen, daß bei einer der ersten Teilungen des Embryos die Wandbildung unterbleibt und die beiden Kernspindeln bei der nächsten Mitose verschmelzen. Diesen Prozeß bezeichnet JØRGENSEN als „Endoduplikation“. Eine Heraufregulierung der Chromosomenzahl auf die diploide nach Gynogenesis ist im Tierreich beobachtet worden.

2. Durch parthenogenetische bzw. gynogenetische Entwicklung einer ausnahmsweise unreduzierten, *diploiden* Eizelle. Hieran wird man natürlich nur dann denken, wenn die diploiden Nachkommen in geringer Zahl auftreten.

3. Durch induzierte Adventivembryonie. Die Bildung von Nucellar- oder Integumentembryonen gehört nach WINKLER unter die Erscheinungen der vegetativen Propagation. Die Notwendigkeit der Bestäubung für die Entstehung von Nucellarembryonen ist in einigen Fällen sicher erwiesen (z. B. *Funkia ovata*, *Citrus aurantium*).

4. Durch induzierte Entwicklung des diploiden sekundären Embryosackkerns ohne Mitwirkung des Spermakerns (somatische Apo-

gamie). Ein solches Verhalten ist bisher noch nicht bekannt geworden und wenig wahrscheinlich.

Einige neuere Angaben über Pseudogamie mit diploider Nachkommenschaft seien kurz angeführt.

JØRGENSEN (1928) erhielt in der Kreuzung *Solanum nigrum* × *S. luteum* neben den oben erwähnten 7 haploiden auch 28 diploide völlig muttergleiche (*nigrum*) Pflanzen. Die Nachkommenschaft der diploiden Pflanzen spaltete nicht auf. Es konnte noch nicht sicher entschieden werden, ob Selbstbestäubung oder einer der angeführten Modi der Pseudogamie vorliegt. Der Verfasser glaubt, daß die Embryonen durch Gynogenese bzw. Parthenogenese mit nachträglicher Verdoppelung der Chromosomenzahl entstanden sind. Eine Wiederholung der Versuche unter Verwendung des F_1 -Bastardes zwischen dem normalen *S. nigrum* und einer grünfrüchtigen recessiven Mutante (*S. nigrum* var. *chlorocarpum*) ist von JØRGENSEN in Angriff genommen, um das zu entscheiden.

MÜNTZING (1928) fand Pseudogamie bei mehreren Sippen der folgenden polymorphen *Potentilla*-Arten: *P. collina*, *P. argentea* und *P. Tabernae montani*. Da kastrierte Blüten keinen Samenansatz zeigen, liegt sicher keine autonome Apomixis vor. MÜNTZING erhielt Samenansatz in einer Reihe von Verbindungen zwischen verschiedenen Sippen der gleichen Art und zwischen verschiedenen Arten. Die F_1 -Pflanzen glichen aber (bis auf wenige noch nicht genauer untersuchte Ausnahmeindividuen) in jeder Hinsicht der Mutter. Sie waren diploid und hatten jeweils die gleiche Chromosomenzahl wie die als Mutter verwendete Art bzw. Sippe. Da bisher noch keine histologischen Untersuchungen vorliegen, kann über die Embryoentstehung nichts gesagt werden. Hier liegen wahrscheinlich besondere Verhältnisse vor. Die untersuchten Sippen zeigen nämlich alle eine ziemlich hochgradige, einige sogar völlige Pollensterilität. Diese Tatsache in Verbindung mit der Konstanz deutet darauf hin, daß bei diesen Typen überhaupt keine normalsexuelle Fortpflanzung (Amphimixis) vorkommt.

FARENHOLTZ (1927) fand in Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen von *Hypericum perforatum* nur muttergleiche, weiterhin konstante Bastarde. Ebenso ergaben Kreuzungen von *Hypericum perforatum* mit den Arten *H. quadrangulum* und *H. acutum* (= *H. tetrapetrum*) nur muttergleiche (*perforatum*) Bastarde. Die reziproken Kreuzungen gelangen nicht. Die

Chromosomenzahl der Nachkommen ist nicht bekannt. Aus der relativ hohen Fertilität der Nachkommen läßt sich schließen, daß sie vermutlich diploid waren. Die von FARENHOLTZ untersuchten Kreuzungen sind größtenteils von Prof. CORRENS in Münster hergestellt worden. Wahrscheinlich sind die metromorphen Bastarde durch Pseudogamie und nicht durch ungewollte Selbstbestäubung entstanden. Andererseits geben einige Verbindungen mit *perforatum* als Mutter Samen, welche sich im Gewicht von den durch Selbstbestäubung der Mutter entstandenen Samen unterschieden. FARENHOLTZ sieht darin einen Beweis für stattgehabte wirkliche Bastardierung. Bemerkenswerterweise keimten diese Samen nicht.

II. Androgenesis.

Vatergleiche oder vaterähnliche Nachkommenschaft hat zuerst MILLARDET bei einigen Artkreuzungen in der Gattung *Fragaria* beobachtet. Schon WINKLER (1908) hat vermutet, daß die Patromorphie nichts weiter als einseitige Dominanz ist. Diese Deutung vertreten auch MANGELSDORF und EAST (1927) auf Grund eigener Versuche. Die von ihnen hergestellten stark patroklinen Bastarde wiesen in ihren Körpierzellen eine Chromosomenzahl auf, wie sie der Summe der Haploidzahlen der beiden Elternarten entspricht. Damit war auch cytologisch bewiesen, daß in diesen Fällen wirkliche Bastardierung stattgefunden haben mußte. Es ist aber nicht ganz ausgeschlossen, daß bei *Fragaria* neben patroklinen, auch patromorphe Bastarde vorkommen können (vgl. S. 132).

Bei vatergleicher Nachkommenschaft ist Verwechslung mit Patroklinie die einzige in Betracht kommende Fehlerquelle, vorausgesetzt natürlich, daß die vatergleichen Individuen wirklich aus Samen der als Mutter verwendeten Art entstanden, und „wilde Keimungen“ ausgeschlossen sind.

GIARD hat als erster zur Erklärung der MILLARDETSchen sehr stark vaterähnlichen *Fragaria*-Bastarde angenommen, daß nur der väterliche Kern an der Entwicklung teilgenommen habe. Dann wäre zu erwarten, daß die vatergleichen Individuen haploid sind. Solche vaterähnlichen haploiden Pflanzen sind nun erst in der allerletzten Zeit im Pflanzenreich entdeckt worden. Beide Fälle betreffen die Gattung *Nicotiana* und sind unabhängig voneinander gefunden worden.

CLAUSEN und LAMBERTS (1929) bestäubten *Nicotiana digluta*, einen konstanten tetraploiden Bastard zwischen *Nicotiana tabacum* ($n = 24$)

und *N. glutinosa* ($n=12$), mit weißem *N. tabacum* ($n=24$). Aus der Kreuzung *N. digluta* ♀ \times *tabacum* ♂ wurden 173 Individuen erhalten, welche größtenteils einige Chromosomen weniger als die zu erwartenden 24 Bivalente und 12 Univalente zeigten. Daraus folgt, daß bei *N. digluta*, bei welcher häufig unregelmäßige Verteilung der Chromosomen in der Reifeteilung beobachtet wurde, meist einige Chromosomen eliminiert werden.

Unter den zahlreichen F_1 -Individuen wurde nun eine haploide *N. tabacum*-Pflanze mit 24 univalenten Chromosomen gefunden. Diese war äußerlich mit dem Vater, einer weißblütigen *N. tabacum* var. *purpurea* identisch und glich auch sonst (kleinere Blüten!) den durch Pseudogamie entstandenen muttergleichen *tabacum*-Haploiden.

KOSTOFF (1929) kreuzte eine aberante Pflanze von *Nicotiana tabacum macrophylla* (diploid 70—72 Chromosomen) mit *N. Langsdorffii* ($n=9$, $2n=18$). Die Verbindung *N. tabacum* ♀ \times *N. Langsdorffii* ♂ ergab eine große Zahl von mehr oder weniger geschrumpften Samen, welche leicht keimten. Von den etwa 1000 Sämlingen starben die meisten früher oder später, nur eine Pflanze gelangte zur Blüte. Diese glich dem Vater, *N. Langsdorffii*, völlig, war nur in allen Dimensionen etwas kleiner. Die cytologische Untersuchung zeigte, daß sie haploid war (siehe Abb. 3).

In diesen beiden Fällen, der haploiden *Nicotiana tabacum* und haploiden *N. Langsdorffii*, kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß die vatergleichen Individuen ohne Teilnahme des Eikerns entstanden sind. Histologische Untersuchungen darüber liegen natürlich nicht vor. Folgende Möglichkeiten der Embryoentstehung sind denkbar:

1. Androgenesis. Der Spermakern dringt in die Eizelle ein, verschmilzt aber nicht mit dem Eikern, sondern der Eikern geht infolge wechselseitiger Sterilität der beiden Gametenkerne zugrunde. Ein solches Verhalten ist bei einigen wenigen Tieren, deren Eikerne durch Radiumbestrahlung geschädigt wurden, beobachtet worden (vgl. WILSON, S. 464) und entspricht vice versa der Gynogenesis. Wir nennen daher diese Erscheinung mit WILSON am besten Androgenesis. Von COLLINS und KEMPTON

(1916) ist statt dessen Patrogenesis vorgeschlagen worden, was natürlich das Verhalten ebensogut zum Ausdruck bringt. Es erscheint aber ratsam, die Bezeichnung Androgenesis allein zu verwenden, da sie analog zu Gynogenesis gebildet ist. Viele Autoren nennen die Erscheinung auch Merogonie, ein Begriff, welcher bisher in einem engeren Sinne verwandt worden ist. Unter Merogonie versteht man nämlich die Befruchtung eines kernlosen Eifragments durch einen normalen Spermakern.

2. Merogonie. Es wäre denkbar, daß einer der beiden Spermakerne oder auch der vegetative Pollenschlauchkern nicht in die Eizelle eindringt, sondern im Plasma des Embryosacks einen bestimmten Bezirk durch Bildung einer

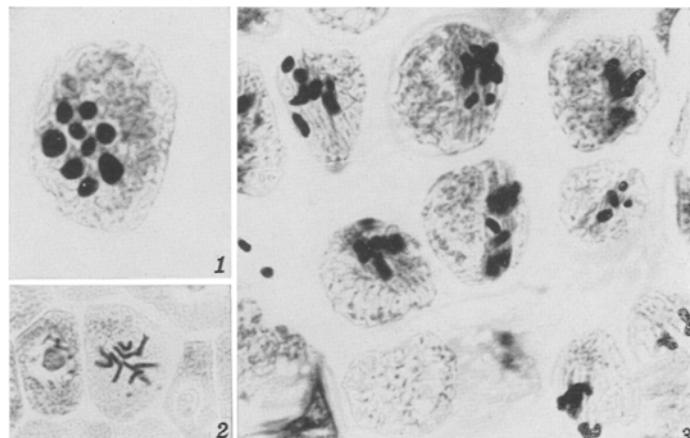


Abb. 3. Chromosomen einer haploiden Pflanze von *Nicotiana Langsdorffii*, welche in der Kreuzung *N. tabacum macrophylla* ($2n=70-72$) ♀ \times *N. Langsdorffii* ♂ ($2n=18$), wahrscheinlich durch Androgenese, entstanden ist. 1. Metaphase der ersten Reifeteilung in einer Pollenmutterzelle: 9 univalente Chromosomen. 2. Somatiche Metaphase: ebenfalls 9 Chromosomen. 3. Unregelmäßige Verteilung der Chromosomen in der Anaphase der Reifeteilung. (Nach KOSTOFF.)

Zellwand abgrenzt. Dieses Verhalten könnte eher als Merogonie bezeichnet werden, wenn man darunter die Befruchtung eines kernlosen Plasmas bezeichnet, gleichgültig, ob dieses aus einer weiblichen Gon oder aus der Eizelle selbst stammt.

Die zweite angedeutete Möglichkeit erscheint schon aus allgemeinen cytologischen Gründen unwahrscheinlich. Die bisher bekannten sicheren Fälle sprechen jedenfalls für Androgenesis, da beidemal die Eizellen einen unbalancierten Chromosomensatz haben. Vatergleiche Nachkommen entstehen also vermutlich stets durch Androgenesis.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß nach Androgenesis eine Heraufregulierung der Chro-

mosomenzahl auf die diploide stattfindet, ähnlich wie das für Pseudogamie vermutet worden ist. Auf diese Weise würden sich vielleicht einige früher bekannt gewordene, unsichere Fälle von vatergleicher diploider Nachkommenschaft erklären lassen. RENNER weist darauf hin, daß diploide Androgenesis auch auf dispermer Befruchtung oder auch auf Befruchtung durch ein diploides Pollenkorn beruhen könnte.

COLLINS und KEMPTON (1916) haben aus der Kreuzung *Tripsacum dactyloides* × *Euchlaena mexicana* ein einziges vatergleiches Individuum erhalten. Cytologische Untersuchungen liegen nicht vor. Da die Pflanze eine nicht spaltende Nachkommenschaft (F_2 und F_3) ergab, ist anzunehmen, daß sie die diploide Chromosomenzahl hatte.

LONGLEY (1926) fand in der Kreuzung *Fragaria vesca* var. *americana alba* ($n=7$) × *F. (hybrid?) hort. var. Aroma* ($n=28$) ein vatergleiches Individuum, welches wie der Vater diploid 56 Chromosomen hatte.

CLAUSEN und LAMMERTS (1929) vermuten, daß die in Rückkreuzungen der F_1 (*Nicotiana tabacum* × *silvestris*) mit *N. silvestris* gelegentlich auftretenden vatergleichen (*silvestris*) Individuen auch durch Androgenesis mit nachträglicher Heraufregulierung der Chromosomenzahl entstanden sein könnten. Die Autoren halten es für unwahrscheinlich, daß diese Individuen auf die Befruchtung einer durch Rekombination gebildeten reinen *silvestris*-Gamete zurückgehen.

M. NAWASCHIN (1927) fand in einer F_2 -Population der Kreuzung von *Crepis tectorum* ♀ × *C. alpina* ♂ eine diploide vatergleiche (*alpina*) Pflanze. Hier handelt es sich so gut wie sicher um ein Rekombinationsprodukt. Das nimmt auch NAWASCHIN an, trotzdem er irreführenderweise von Merogonie spricht.

Als im höchsten Grade unwahrscheinlich muß der Fall der patromorphen angeblichen „Linsen-Wicken-Bastarde“ bezeichnet werden, welche in Linsensaaten gelegentlich gefunden werden. Künstliche Bastardierung zwischen Linsen und Wicken gelingt nicht. Die angeblichen Bastarde sind in Feldversuchen (!) aufgetreten und gleichen morphologisch, anatomisch und cytologisch völlig den Wicken. (Nähtere Angaben bei BLEIER 1929).

III. Haploide Pflanzen unbekannter Herkunft.

Eine ganze Reihe von haploiden Pflanzen sind entweder nach Selbstbestäubung oder in

F_2 -Generationen aufgetreten. In diesen Fällen kann man natürlich nicht mit Sicherheit sagen, daß sie muttergleich sind. Man hat bisher angenommen, daß auch diese Pflanzen pseudogam entstanden seien. Das ist gewiß auch sehr wahrscheinlich, zumal es sich meistens um Arten handelt, bei denen sicher muttergleiche Haploide bekannt sind. Nachdem aber mit großer Wahrscheinlichkeit auch vatergleiche Haploide nachgewiesen sind, ist es nicht unmöglich, daß die Haploiden unbekannter Elterschaft teilweise auch durch Androgenesis entstanden sind. Diese Fälle sollen daher gesondert aufgeführt werden.

Datura Stramonium (Stechapfel).

Die beiden ersten haploiden Individuen traten nach einer bei niedriger Temperatur vorgenommenen Selbstbestäubung auf (BLAKESLEE und Mitarbeiter 1922). Später wurden noch etwa 50 haploide Pflanzen in *Datura Stramonium*-Populationen gefunden (BLAKESLEE und Mitarbeiter 1927).

Solanum nigrum (Nachtschatten).

Eine haploide *Solanum nigrum*-Pflanze wurde von JØRGENSEN (1928) in der Nachkommenschaft eines *S. nigrum*, welches in einer *S. sisymbifolium*-Haut steckte, gefunden. Der Verfasser vermutet, daß die Keimung des *nigrum*-Pollen auf der *sisymbifolium*-Haut der Narbe gehemmt wurde, so daß nur wenige Pollenschläuche rechtzeitig den Embryosack erreichten. Dadurch könnte die parthenogenetische Entwicklung einer Eizelle stimuliert worden sein.

Lycopersicum esculentum (Tomate).

Eine haploide Pflanze (siehe Abb. 4) erschien in der F_2 -Generation einer vollfertigen Sippenkreuzung von bekannter genetischer Konstitution (LINDSTROM 1929). Aus dem Phänotypus folgt, daß das Individuum aus einer Austauschgamete entstanden sein muß. Es läßt sich daher nicht sicher entscheiden, ob der mütterliche oder ob der väterliche Kern an der Entwicklung teilgenommen hat. LINDSTROM vermutet das erste.

Nicotiana glutinosa.

Eine haploide Pflanze trat in der Nachkommenschaft einer reinen Linie von *Nicotiana glutinosa* auf (GOODSPEED und AVERY 1929).

Matthiola incana (Levkoje).

In einer F_2 -Population der „Snowflocke“-Varietät von *Matthiola incana*, bei welcher häufig Individuen mit aberranten Chromosomenzahlen ($2n+1$ usw.) auftreten, wurde von LESLEY und FROST (1928) ein besonders kleines

Individuum gefunden. Dieses hatte außer den der haploiden Zahl der Art entsprechenden 7 Chromosomen noch ein kleines Extrachromosom.

Oenothera (Nachtkerze).

In 13 Generationen einer reinen Linie von *Oenothera franciscana* ($n = 7$) wurden insgesamt unter 5690 Pflanzen 4 haploide Individuen, „pointed tips“ genannt (vgl. S. 134), gefunden (DAVIS und KULKARNI 1930). Die Autoren haben berechnet, daß haploide Individuen bei *Oenothera franciscana* in einer Häufigkeit von etwa 1:1000 entstehen.

In einer offenbar reinen Linie von *Oenothera Hookeri* trat unter 1291 Pflanzen eine Haploide („pointed tip“) auf. Das würde ebenfalls einer Häufigkeit von 1:1000 entsprechen (DAVIS und KULKARNI 1930).

IV. Allgemeines über haploide Pflanzen.

Äußere Erscheinung.

Die haploiden Individuen gleichen den normalen, diploiden Pflanzen der betreffenden Art in allen wesentlichen Merkmalen. Sie sind im allgemeinen sowohl in der Gesamtgröße wie in den Dimensionen der einzelnen Organe (besonders der Blüten) kleiner als diploide Individuen (vgl. Abb. 1 u. 4). Eine Ausnahme bildet nur das haploide *Triticum compactum*, welches nach GAINES und AASE (1926) ebenso kräftig wie normale, diploide Pflanzen war. In vielen Fällen wurde festgestellt, daß das Kern- und Zellvolumen erheblich kleiner ist.

Alle haploiden Pflanzen sind entweder total oder hochgradig steril. Die Ursache dieser Sterilität ist im Verhalten der Chromosomen zu suchen. Wir wollen daher ganz kurz auf die Cytologie der Haploiden eingehen.

Cytologie.

Soweit bekannt, führen alle somatischen Zellen die haploide Chromosomenzahl. Im Wurzeleristem wurden gelegentlich auch einige diploide Zellen beobachtet. RUTTLE (1929) untersuchte die Chromosomenzahlen in 82 Wurzelspitzen von Stecklingen haploider *Nicotiana tabacum*-Pflanzen. Von diesen waren 52 haploid, 22 diploid und 8 enthielten sowohl haploide als auch diploide Zellen. In den oberirdischen Teilen fanden sich aber niemals diploide Zellen.

Die Prophasen der Reifeteilung verlaufen zunächst ganz normal. Bei allen Formen¹ wurde

das für die Reifeteilung charakteristische Stadium der Synkinesis (synaptische Zusammenballung) gefunden. Eine Chromosomenpaarung (Synapsis der englischen Autoren) findet aber im allgemeinen nicht statt, da ja der Chromosomensatz nur einmal vertreten ist. Man bezeichnet das Unterbleiben der Chromosomenpaarung als Asyndese.

In der 1. Reifeteilung werden ganze Chromosomen unregelmäßig auf die beiden Pole verteilt (vgl. Abb. 3). In der 2. Teilung erfolgt eine Längsspaltung, und es entstehen (meist) 4 Toch-



Abb. 4. Links haploide, rechts diploide Pflanze von *Lycopersicum esculentum* (Tomate), beide gleichaltrig. Die haploide Pflanze ist steril. (Nach LINDSTROM.)

terkerne, von denen keiner den vollen Chromosomensatz führt.

Gelegentlich kann aber der Verteilungsmechanismus der 1. Teilung versagen, so daß Restitutionskerne gebildet werden, welche den ganzen Chromosomensatz (n Chromosomen) enthalten. In der darauffolgenden normalen 2. Reifeteilung werden 2 Pollenkörper gebildet, welche je das ganze Genom enthalten. Aus dem gleich zu besprechenden züchterischen Verhalten folgt, daß diese und nur diese fertig sind. Pol-

¹ Nur die Reifeteilung der haploiden *Crepis capillaris* ist noch nicht untersucht.

lenkörner, welche weniger Chromosomen enthalten, als es der Haploidzahl der betreffenden Art entspricht, sind untauglich.

Der eben geschilderte Ablauf der Reifeteilung, unregelmäßige Reduktion oder Asyndese mit nachfolgender Restitutionskernbildung, findet sich auch bei manchen parthenogenetischen *Hieracien* und bei Artbastarden. ROSENBERG (1927) hat dafür die Bezeichnung „semiheterotypische Mitose“ vorgeschlagen. Dieser Terminus ist wenig glücklich gewählt, da ja keineswegs eine „halbe“ heterotypische Teilung erfolgt, sondern diese entweder völlig unterdrückt wird oder unregelmäßig verläuft. Darauf weisen auch DAVIS und KULKARNI (1929) hin. Die Haploiden (ebenso wie die asyndetischen Artbastarde) zeigen, daß das Wesen der Reifeteilung in der Verteilung ganzer Chromosomen liegt, gleichgültig ob Paarung stattgefunden hat oder nicht.

Abweichend von diesem Schema verhalten sich die haploiden Pflanzen von *Solanum nigrum* ($n = 36$, $2n = 72$). Nach JØRGENSEN (1928) finden sich hier in der Reifeteilung stets einige Gemini (3—11) neben einer entsprechenden Zahl von Univalenten. Es findet offenbar gemischte Auto- und Asyndese nach dem Schema 12 Bivalente + 12 Univalente statt. Daraus folgt, daß der Chromosomensatz von *S. nigrum* nicht aus lauter qualitativ verschiedenen Chromosomen, sondern aus 3 Gruppen von je 12 Chromosomen bestehen muß. Von diesen drei Sätzen müssen zwei einander homolog sein, da Paarung zwischen ihnen stattfindet. Auf die Bedeutung dieser Tatsache für die Fragen der Chromosomenpaarung und Polyploidie kann hier nicht eingegangen werden.

Nachkommenschaft.

Wenn die gelegentlich gebildeten tauglichen Pollenkörper (bei *Datura* z. B. etwa zu 12%) mit n Chromosomen eine ebensolche Eizelle befruchten, entstehen normale diploide Nachkommen. Auch aus der Verbindung haploide Form \times diploide Form müssen diploide Nachkommen entstehen.

BELLING und BLAKESLEE (1927) erhielten nach Selbstbestäubung der haploiden *Datura Stramonium* einige normale diploide Individuen.

Die Haploiden von *Nicotiana tabacum* scheinen weiblich total steril zu sein. CLAUSEN und MANN erhielten nach Selbstbestäubung keinen Samenansatz. Aus der Rückkreuzung diploid ♀ \times haploid ♂ wurden aber einige normale diploide Nachkommen erhalten.

Die Nachkommenschaft von haploiden *Oeno-*

thera franciscana-Pflanzen ist ausführlich von DAVIS und KULKARNI (1929) untersucht worden. Durch Selbstbestäubung einer haploiden Pflanze wurden in drei Generationen 694 normale diploide *franciscana* und 29 haploide „pointed-tips“-Pflanzen erhalten. Sehr auffallend ist die Tatsache, daß hier bei Selbstbestäubung von Haploiden offenbar haploide Individuen in einem weit höheren Prozentsatz als bei Selbstbestäubung von Diploiden auftreten. Rückkreuzungen von haploiden Pflanzen mit normalen diploiden ergaben nur diploide Pflanzen (531).

Genetische Bedeutung.

Die haploiden Pflanzen zeigen, daß der einfache Chromosomensatz (ein Genom) genügt, um lebensfähige Sporophyten mit allen für die betreffende Art wesentlichen Merkmalen zu bilden.

Die Bedeutung der haploiden Formen liegt einmal darin, daß sie uns die genetische Konstitution der Keimzellen, aus denen sie entstanden sind, unmittelbar zum Ausdruck bringen. Wir können bei den haploiden Individuen die Wirkung der Gene in einfacher Dosis studieren. Nähtere Untersuchungen in dieser Richtung liegen noch nicht vor. Es seien nur ein paar Angaben angeführt, nach denen sich in gewissen Merkmalen Unterschiede in der Ausprägung im Vergleich zu homozygot diploiden Formen finden.

Nach LINDSTROM (1929) wirkt sich ein Faktor, welcher behaarte Früchte bedingt, wahrscheinlich in der haploiden *Tomate* nicht voll aus.

Bei der haploiden *Nicotiana glutinosa* war die Blattform von diploiden Individuen beträchtlich verschieden, und die Blütenfarbe war mehr gelbgrün als lachsfarben (GOODSPEED und AVERY 1929).

Haploide Pflanzen von *Oenothera franciscana* und *Oe. Hookeri* sind nach DAVIS und KULKARNI (1929), abgesehen von der geringen Wuchsgröße, an den schmäleren und stark zugespitzten Blättern sofort zu erkennen. Die haploiden „Mutanten“ werden von den Autoren daher als „pointed tips“ bezeichnet. Auch ST. H. EMERSON berichtet, daß seine haploide *Oe. franciscana* schon auf dem Rosettenstadium durch sehr schmale Blätter auffiel.

Eine zweite Bedeutung der Haploiden für die Genetik liegt darin, daß sie ihrer Natur nach nicht heterozygot sein können. Ihre Nachkommenschaft muß daher absolut homozygot sein, vorausgesetzt, daß keine neuen Mutationen auftreten.

In der Nachkommenschaft von haploiden

Datura-Pflanzen haben BLAKESLEE und Mitarbeiter (1927) eine große Zahl von Chromosomenaberranten ($2n + 1$ usw.), sowie mindestens zwei neue Faktorimutanten gefunden. Die Faktormutationen sind wahrscheinlich in den Gameten der haploiden Eltern erfolgt. Auch in der Nachkommenschaft von haploiden *Oe. franciscana*-Pflanzen haben DAVIS und KULKARNI mehrere abweichende Typen gefunden. Diese sind aber noch nicht näher untersucht.

Zusammenfassung.

1. Der Sammelbegriff Pseudogamie ist rein phänomenologisch definiert als durch Bestäubung induzierte apomiktische Entstehung von muttergleichen Nachkommen und schließt keine nähere Vorstellung über die Art der Embryoentstehung ein.

Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft ist mehrfach sicher nachgewiesen. Über die Vorgänge bei der Embryobildung ist nichts Sichereres bekannt. Wahrscheinlich kommt sowohl Parthenogenesis (Entwicklung der Eizelle ohne Befruchtung) wie Gynogenesis (Entwicklung der Eizelle nach Befruchtung, aber nur mit dem *weiblichen* Kern) vor.

Pseudogamie mit diploider Nachkommenschaft ist nur in einem Falle (*Potentilla*) sicher nachgewiesen. Über die Embryobildung ist nichts bekannt. Es könnte sowohl Parthenogenesis bzw. Gynogenesis mit nachträglicher Heraufregulierung der Chromosomenzahl wie auch Adventivembryonie vorliegen.

2. Vatergleiche Nachkommen entstehen wahrscheinlich durch Androgenesis (Entwicklung der Eizelle nach Befruchtung, aber nur mit dem *männlichen* Kern). Es sind neuerdings zwei Fälle von vatergleicher haploider Nachkommenschaft in der Gattung *Nicotiana* nachgewiesen, über die Embryobildung ist aber nichts bekannt. Die Fälle von Androgenesis mit diploider Nachkommenschaft sind ganz unsicher.

Literaturverzeichnis.

a) Allgemeines.

ERNST, A.: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. 665 S. Jena 1918.

FOCKE, W. O.: Die Pflanzen-Mischlinge. 569 S. Berlin 1881.

HABERLANDT, G.: Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 40, 695—725 (1921).

HABERLANDT, G.: Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zu Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zbl. 42, 145—172 (1922).

SCHNARE, K.: Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie. Ed 10 II. 689 S. Berlin 1929.

WILSON, E. B.: The cell in development and heredity. 1232 S. New York 1925.

WINKLER, H.: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. 166 S. Jena 1908.

WINKLER, H.: Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 231 S. Jena 1920.

RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft. Ed 2 A. 161 S. Berlin 1929.

ROSENBERG, O.: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas 8, 305 bis 338 (1927).

b) Spezielles.

BABCOCK, E. B. and M. NAVASHIN: The genus Crepis. Bibliogr. genetic. 6, 1—90 (1930).

BELLING, J. and A. F. BLAKESLEE: The assortment of chromosomes in Haplid *Daturas*. Cellule 37, 350—361 (1927).

BLAKESLEE, A. F., J. BELLING, M. E. FARNHAM and A. D. EERGNER: A haploid mutant in the jimson weed, „*Datura Stramonium*“. Science (N. Y.) 55, 646—648 (1922).

BLAKESLEE, A. F., G. MORRISON and A. G. AVERY: Mutations in a Haplid *Datura*. J. Hered. 18, 193—199 (1927).

EIJER, H.: Karyologische Untersuchungen an Linsen-Wicken-Bastarden. Genetica ('s-Gravenhage) 11, 111—118 (1929).

CHIFMAN, R. H. and T. H. GOODSPED: Inheritance in *Nicotiana tabacum*. VIII. Cytological features of *purpurea* haploid. Univ. California Publ. Bot. 11, 141—158 (1927).

CLAUSEN, R. E. and M. C. MANN: Inheritance of *Nicotiana tabacum* V. The occurrence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 10, 121—124 (1924).

CLAUSEN, R. E. and W. E. LAMBERTS: Interspecific hybridisation in *Nicotiana* X. Haplid and diploid merogeny. Amer. Naturalist 63, 279—282 (1929).

COLLINS, G. N. and J. H. KEMPTON, J. H.: Parthenogenesis. J. Hered. 7, 106—118 (1916).

DAVIS, B. M. and C. G. KULKARNI: The cytology and genetics of a haploid sport from *Oenothera franciscana*. Genetics 15, 55—80 (1930).

EMERSON, S. H.: The reduction division in a haploid *Oenothera*. Cellule 39, 159—165 (1929).

FARENHOLTZ, H.: Über Rassen- und Artkreuzungen in der Gattung *Hypericum*. Festschr. für Prof. Dr. SCHAUINSLAND. S. 23—32. Bremen 1927.

GAINES, E. F. and H. C. AASE: A haploid wheat plant. Amer. J. Bot. 13, 373—385 (1926).

GATES, R. R.: A haploid *Oenothera*. Nature 124, 948 (1929).

GOODSPEED, TH. H. and P. AVERY: The occurrence of a *Nicotiana glutinosa* haplont. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 15, 502—504 (1929).

HOLLINGSHEAD, L.: A preliminary note on the occurrence of haploids in *Crepis*. Amer. Naturalist **62**, 282—284 (1928).

JORGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. J. Genet. **19**, 133—210 (1928).

KOSTOFF, D.: An androgenic *Nicotiana* haploid. Z. Zellforschg **9**, 640—642 (1929).

LESLEY, M. M. and H. B. FROST: Two extreme „small“ *Matthiola* plants: a haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. Amer. Naturalist **62**, 22—33 (1928).

LINDSTROM, E. W.: A haploid mutant in the tomato. J. Hered. **20**, 23—30 (1929).

LONGLEY, A. E.: Chromosomes and their significance in strawberry classification. J. agricult. Res. **32**, 559—568 (1926).

MANGELSDORF, A. J. and E. M. EAST: Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics **12**, 307—339 (1927).

MÜNTZING, A.: Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. Hereditas **11**, 267—283 (1928).

NAWASCHIN, M.: Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. Ber. dtsch. bot. Ges. **45**, 115—126 (1927).

NOGUCHI, Y.: Cytological studies on a case of pseudogamy in the genus *Brassica*. Proc. imp. Acad. Tokyo **4**, 617—519 (1928).

RUTTLE, M. L.: Chromosome number and morphology II. Diploidy and partial diploidy in root tips of *Tabacum* Haploids. Univ. California Publ. Bot. **11**, 213—231 (1928).

STOMPS, TH. J.: Über Parthenogenesis infolge Fremdbefruchtung. Z. Abstammgslehre **54**, 243 bis 245 (1930).

Genetik der Wellensittiche.

Von **H. Duncker**, Bremen.

Die ersten Anfänge meiner genetischen Untersuchungen an Wellensittichen gehen auf das Jahr 1925 zurück, in welchem mir Gelegenheit gegeben wurde, in der Voliere meines Freundes, Herrn Generalkonsul C. H. CREMER, Bremen, blaue Wellensittiche zu sehen. Es handelte sich um die beiden Farbenschläge „Himmelblau“ und „Kobalt“. Blaue Wellensittiche waren damals noch eine große Seltenheit und wurden im Handel das Stück mit etwa 100 RM. bezahlt. Außer solchen blauen Wellensittichen kannte man noch eine gelbe Variante, ferner dunkelgrüne Abarten von der Färbung frischer Lorbeerblätter und olivgrüne Formen mit deutlicher Braunbeimischung. Sogenannte *Mauve*-Vögel, die etwa die Farbe der Syringenblüte zeigten, wurden von Schweizern Züchtern angeboten und stammten aus französischen Zuchten. Als ganz große Seltenheiten waren in französischen und Schweizer Zuchten auch weiße Wellensittiche entstanden. Die Wildform des Wellensittichs ist *hellgrün* wie junges Gras. Über die Vererbung dieser verschiedenen Farbenschläge war 1925 nichts bekannt. Planmäßige Züchtungen zum Zwecke der Feststellung des Vererbungsmodus waren noch nicht vorgenommen worden. Gelegentliche Mitteilungen über Aufspaltungen nach Kreuzungen zwischen den verschiedenen Farbenschlägen in Liebhaberzeitschriften wie der „Gefiederten Welt“, dem „A.Z.-Jahrbuch der Liebhabervereinigung zur Pflege und Zucht fremdländischer Sing- und Ziervögel (A.-Z.-Jahrbuch)“ ergaben kein richtiges Bild von dem Erbmechanismus.

Daher schlug ich Herrn Generalkonsul CREMER vor, in gemeinsamer Arbeit, diese Frage zu klären. Da es sich um sehr wertvolle Vögel handelte, war es nicht am Platze, ohne bestimmten Plan mit irgendwelchen Kreuzungen zu beginnen, um dann an Hand der Ergebnisse sich weiter zu tasten, sondern es mußte versucht werden, zunächst eine Arbeitshypothese zu gewinnen, nach welcher die Paarungen möglichst ökonomisch angesetzt werden konnten, so daß bereits ein verhältnismäßig kleines Zahlensmaterial eine größtmögliche Sicherheit für die aufgestellte Theorie ergab. Ferner lag es im Interesse der Lösung des Farbenproblems, die Mithilfe der Liebhaberzüchter zu gewinnen. Dieses war aber nur möglich, wenn es gelang, dem Züchter schon frühzeitig eine Theorie zu unterbreiten, die er verstehen, und nach welcher er seine Paarungen ansetzen konnte. Meine genetischen Untersuchungen an Kanarienvögeln hatten mich bereits mit der Phänotypen der Federfarben vertraut werden und Beziehungen der Federfärbungen zu ganz bestimmten Genen auffinden lassen. Diese Kenntnisse veranlaßten mich, den Versuch zu unternehmen, aus der mikroskopischen Untersuchung der Feder auf die wirksamen Erbfaktoren zu schließen, also gleichsam den Vererbungsmechanismus aus dem Phänotypus voraus zu sagen. Damit war natürlich ein großes Risiko verbunden, dessen ich mir in jedem Augenblick meiner Untersuchungen bewußt war. Eine Veröffentlichung der lediglich aus der Federuntersuchung gewonnenen