

2. BACKHOUSE, W.: Selfsterility and self-fertility in plums. *Rept. British Ass. Adv. Sci.* 1911.
3. BRIEGER, F.: Selbststerilität und Kreuzungssterilität. *Monographien Physiol.* 21 (1930).
4. CRANE, M. B.: Reports on tests of self-sterility in plums, cherries and apples at the John Innes Hort. Inst. II. *J. of Pomol.* 3 (1923).
5. CRANE, M. B.: Self-sterility and cross-incompatibility in plums and cherries. *J. Genet.* 15 (1925).
6. CRANE, M. B., and W. J. C. LAWRENCE: Sterility and incompatibility in diploid and polyploid fruits. *J. Genet.* 24 (1931).
7. CRANE, M. B.: Genetical and cytological aspects of incompatibility and sterility in cultivated fruits. *J. of Pomol. a. Hortic. Sci.* 7, 4 (1929).
8. CRANE, M. B.: Studies in Sterility. *Rep. a. Proc. IX. Intern. Hortic. Congress* 1930.
9. DARLINGTON, C. D.: Studies in Prunus, I. and II. *J. Genet.* 19, 2 (1928).
10. DARLINGTON, C. D.: Studies in prunus III. *J. Genet.* 22, 1 (1930).
11. DORSEY, M. J.: A study of sterility in the plum. *Genetics* 4, 5 (1919).
12. FLORIN, E. H.: Pollinering och fruktsättning his plommonsorster. *Sver. Pomol. För. Arsskr.* 1927, H. 2.
13. HANSEN, H.: Die Befruchtungsverhältnisse unserer Obstsorten (dänisch). *Dansk Trugtavl.* 1929.
14. HENDRICKSON, A. H.: Plum pollination. *Univ. California Publ. Agricult. Sci.* 1919, No. 310.
15. HENDRICKSON, A. H.: Plum pollination. *Univ. California Publ. Agricult. Sci.* 1919, Nr. 310. cult. Sci. 1922, Nr. 352.
16. HEDRICK, U. P.: The plums of New York. State of N. Y. Dep. of agric. 18. annual. rep. Vol. 3, Part. II (1911).
17. HOOPER, C. H.: Pollination of fruits. *J. of fruits.* J. Ministry Agricult. Lond. 28 (1921).
18. JOHANSSON, E.: Blombiologiska försök vid Alnarp. 1923—1925. *Medd. Perm. Komm. f. Fruktodlingsförsök* 1926.
19. JOHANSSON, N.: Blombiologiska försök a fruktträd. 1921. *Sver. Pomol. För. Arsskr.* 22 (1921).
20. JOHANSSON, E.: Undersökingar av pollenet beskaffenhet hos fruktsorten. *Sver. Pomol. För. Arsskr.* 1 (1929).
21. JOHANSSON, E.: Blombiologiska försök med fruktträd vid Alnarp 1926—1930. *Sver. Pomol. För. Arsskr.* 1 (1931).
22. JOHANSSON, E.: An sortkombinationer i fruktträdgårdas med häusyn till pollinierungs- och fruktsättningsförbållauden. *Sver. Pomol. För. Ströskr.* Stockholm 1931.
23. KOBEL, F.: Untersuchungen über die Keimfähigkeit des Pollens unserer wichtigsten Stein- und Kernobstsorten, mit einem Überblick über die Befruchtungsverhältnisse derselben. *Landw. Jb. Schweiz* 40 (1926).
24. KOBEL, F.: Lehrbuch des Obstbaues auf physiologischer Grundlage. Berlin: Verlag Julius Springer 1931.
25. KOBEL, F.: Zytologische Untersuchungen an Prunoideen und Pomoideen. *Arch. Klaus-Stiftg* 3, 1 (1927).
26. NEBEL, B.: Über einige Obstkreuzungen aus dem Jahre 1929 und zur Cytologie von *Malus* II. *Züchter* 1, 7 (1929).
27. PASKEWITCH, V. V.: Sterility and degree of productivity in fruitgrowing in dependance on the pollinating variety. *Bull. of appl. Bot., Gen and Plant-Breed.* 1930.
28. RAWES, A. N.: Self-fertility and self-sterility in plums. *Horticultural J.* 45/46, 253 (1919—21).
29. RUDLOFF, C. F., und H. SCHANDERL: Befruchtungsbiologische Studien an Zwetschen, Pflaumen, Mirabellen und Reineclauden. *Gartenbauwissen.* 7, 4 (1933).
30. SCHANDERL, H.: Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei Stein- und Kernobst in Westdeutschland. *Gartenbauwiss.* 6, H. 2 (1932).
31. SUTTON, I.: Report on tests of self-sterility in plums, cherries and apples at the John Innes Hort. Inst. *J. Genet.* 7 (1918).
32. STÅLFELT, M.: S. P. F's pollineringssundersökningar 1919. *Sver. Pomol. För. Arsskr.* 21 (1927).
33. WELLINGTON, R., A. B. STOUT, OLAV EINSET and L. M. VAN ALSTYRE: Pollination of fruit trees. N. Y. state agric. exp. stat. Bull. 1929, 577.
34. WELLINGTON, R.: An experiment in breeding plums. N. Y. state agric. exp. stat. Bull. 1927, 127.

(Aus dem Institut für Botanik der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf.)

Cytologische Untersuchungen am Markstammkohl.

Von Werner Lindenbein.

„Viel tüchtige und gediegene Arbeit ist bisher zur Lösung der Speziesfrage getan worden von einem rein systematischen Standpunkt aus, d. h. durch mühsame und bis ins kleinste gehende Beobachtung der äußerer und inneren Merkmale von Tieren und Pflanzen. Aber dies allein hat sich in vielen Fällen als unzureichend erwiesen, wenn auch die Methode im großen und ganzen äußerst erfolgreich war und größte Anerkennung Generationen von geduldigen Arbeitern gezollt werden muß, die soviel zu unserer

Kenntnis beigetragen haben. Viele Hindernisse, die mit Hilfe der systematischen Methode allein als geradezu unübersteiglich schienen, erwiesen sich als leicht zu beseitigen durch genetische und cytologische Forschung. Die Durcharbeitung großer Gattungen und Familien, bei der eine Kombination aller drei Untersuchungsmethoden zur Anwendung kommt, ist eine langwierige Prozedur; aber sie ist der einzige gewisse und sichere Weg zur Feststellung verwandtschaftlicher und Entwicklungsgeschicht-

licher Werte“ (HURST 1933). Die Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse, der genetischen Konstitution und der phylogenetischen Stellung einer jeden Kulturpflanze ist aber eine unendlich wichtige Vorarbeit, die die Botanik leisten und deren Ergebnisse sie dem Züchter an die Hand geben muß, soll dieser nicht zeitraubende und kostspielige Irr- und Umwege gehen. Die Gruppe der Brassicinae mit den wichtigsten Gattungen *Brassica*, *Sinapis* und *Raphanus* hat von jeher den Systematikern größte Schwierigkeiten bereitet, und die Abgrenzung der einzelnen Formen sowohl als die Erkennung ihrer systematischen Werte erwies sich oft genug als unausführbar. So hat besonders SINSKAJA (1927) speziell für die Brassicinae die Anwendung aller drei Methoden nachdrücklich gefordert. Dank eifriger genetischer und cytologischer Untersuchungen besonders japanischer und russischer Forscher ist dann in letzter Zeit bereits viel erreicht worden, und auch der kleinste Beitrag ist willkommen.

In den letzten Jahren hat sich der Markstammkohl bei uns mehr und mehr eingebürgert, eine für Deutschland neue Futterpflanze, für welche diese eben erwähnte Unsicherheit der systematischen Stellung in hohem Maße zutrifft. Die Frage, ob es sich beim Markstammkohl um eine weitere Subvarietät von *Brassica oleracea* handelt, die neben die äußerlich sehr ähnliche Form *B. oleracea* var. *acephala* D. C. subvar. *plana* PETERM., den Futterstaudenkohl, zu stellen sei, ist gerade so ungeklärt wie Herkunft und systematischer Wert des Futterstaudenkohls selber. Die am meisten verbreitete Ansicht (BÜRGER 1932, SCHOLZ 1932) ist, daß der Markstammkohl aus einer Kreuzung von Futterstaudenkohl mit Kohlrabi hervorgegangen sein soll. Nach BÜRGER wurde schon vor Jahrzehnten der Markstammkohl in großem Umfange in Frankreich gebaut und schon damals nach England eingeführt, wo er züchterische Bearbeitung erfuhr. Es gibt nur eine echte „Art“, den Kale Marrow Stem Green, in zwei Farben grün und rot. Alle anderen Herkünfte dürften mit der englischen identisch sein. Inwieweit die des öfteren geäußerte Ansicht, daß neben dem Futterstaudenkohl entweder Rosenkohl oder Steckrübe (*B. Napus Napobrassica*) als anderer Elter herangezogen worden sei, hat sich zur Zeit noch nicht einwandfrei feststellen lassen, wird aber nach BÜRGER gegenwärtig zu ermitteln gesucht.

Um einen Beitrag zur Lösung des Problems zu liefern, schien eine Untersuchung der sich beim Markstammkohl findenden chromosomal

Verhältnisse erwünscht. Eine Anzahl verschiedener grüner und roter Typen dieser Pflanze, welche uns im Jahre 1932 Prof. Dr. ROTHES, Direktor des Instituts für Tierzucht und Molkereiwesen an hiesiger Hochschule, zur Untersuchung übergeben hatte, kamen im nächsten Jahre sehr reichlich zur Blüte. Das zum Studium der Pollenentwicklung benötigte Material wurde in Alkohol-Eisessig eingelegt, während zur Fixierung von Wurzelspitzen und plumulae das Navaschinsche Gemisch zur Anwendung kam. Die mit Hilfe der Paraffinmethode hergestellten Schnitte wurden mit Hämatoxylin-Eisenalaun gefärbt. Die Zeichnungen wurden mittels des ABBÉSchen Zeichenspiegels auf dem Niveau des Arbeitstisches hergestellt, wobei die Zeißsche Fluoritimmersion 100 und das Kompensationsokular 18 = 25 × zur Verwendung kamen.

Beobachtungen.

Die zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Pflanzen entnommenen Blütenknospen zeigen in ihren Pollenmutterzellen im großen und ganzen die gleichen Verhältnisse, so daß eine gemeinsame Beschreibung gegeben werden kann. Zur Feststellung von Chromosomenzahl und -paarung ist die späte Prophase besonders geeignet. Die Diakinese läßt im allgemeinen sehr deutlich neun Gemini erkennen, welche in Größe und Form eine relativ große Einheitlichkeit aufweisen. In sehr vielen Pollenmutterzellen sind alle neun Gemini ringförmig ausgebildet, also die einzelnen Partner mit ihren Enden vereinigt, während die mittleren Partien auseinanderweichen. In einem bestimmten Stadium, in das meist sämtliche Pollenmutterzellen desselben Pollenfaches gleichzeitig eingetreten sind, ist diese ringförmige Bildung vollkommen; doch finden sich auch gelegentlich einseitig geöffnete Ringe in schwankender Anzahl. Daneben treten je nach Lage der Chromosomen und je nach der Schnittrichtung auch andere Bilder in Erscheinung, meist in der bekannten Biskuitform, während eine kreuzförmige Anordnung der beiden Geminipartner in keinem Falle beobachtet wurde. Neben diesen deutlich als Gemini zu erkennenden Gebilden treten nun auch in manchen Diakinesen kleinere, offenbar ungepaarte Chromosomen auf. Die Abb. 1 zeigt

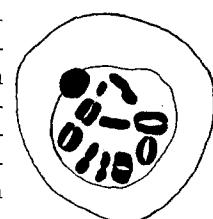


Abb. 1. 9 Chromosomenpaare mit einem überzähligen Chromosom.

einen Kern mit neun Gemini und einem überzähligen Chromosom. Während die typische Diakinese wegen der nicht immer einheitlich durch-

geführten Paarung der Chromosomen und der peripheren Lagerung der Gemini wie auch wegen des zuweilen Einzelheiten verdeckenden Nucleolus zum eingehenderen Studium der überzähligen Chromosomen nicht sehr geeignet erscheint, wurde im Übergang von der Diakinese zur heterotypischen Metaphase ein Stadium gefunden, welches hierzu außerordentlich gut benutzt werden kann. Kernwand und Nucleolus sind bereits verschwunden, die Chromosomen dichter und kürzer geworden. In der Form erinnern die Gemini noch stark an die Diakinese und sind durch deutlich zwischen den Partnern auftretende Spalten oder Einschnürungen wie auch durch die bedeutende Größe meist leicht als bivalente Gebilde zu erkennen und von den univalenten zu unterscheiden. Da nun weder die Bivalenten noch die Univalenten in stets konstanter Zahl auftraten, wurde eine möglichst große Anzahl dieser Stadien untersucht. Das Material gestattete es, weit über 1000 Pollenmutterzellen einer genauen Durchsicht zu unterziehen. Als Ergebnis dieser Untersuchung steht fest, daß sowohl die Gesamtzahl der Chromosomen als auch die Anzahl der Univalenten und der Bivalenten innerhalb ein und desselben Pollenfaches gewissen Schwankungen unterworfen ist, und daß ferner in manchen Blütenknospen die Schwankungen häufiger auftreten als in anderen, in wieder andern endlich gänzlich fehlen können. Pollenmutterzellen, welche angeschnitten worden waren oder in denen sonst aus irgendeinem Grunde die Verhältnisse gestört oder undeutlich erschienen, wurden unberücksichtigt gelassen. Leider liegen die Chromosomen in diesem Stadium nie in einer Ebene, so daß die photographische Wiedergabe aller Elemente nicht möglich ist. Die Beobachtungen stimmen mit denen an der Diakinese gemachten insofern überein, als das Auftreten von neun Chromosomenpaaren auch hier wieder als die Regel angesehen werden muß. Die Abb. 2 zeigt neun Bivalente auf eine Ebene projiziert, während Abb. 3 einen der-

die Größe der Chromosomen sich kontinuierlich verringert, je weiter der Kern dem Stadium der Äquatorialplatte sich nähert, so lassen sich doch nach meinen Beobachtungen in vergleichbaren Stadien gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen. So treten z. B. in einem Präparat bei allen Pollenmutterzellen, deren Kerne sich im gleichen Stadium befinden müssen, ganz konstant auf: Ein sehr großes bivalentes Chromosom von wechselnder Gestalt, ein balkenförmiges und zwei biskuitförmige neben 4 sich nicht voneinander unterscheidenden mittelgroßen Chromosomen. Vergleichungen mit den übrigen Stadien überzeugen, daß dieses transitorische Bild dadurch zustande kommt, daß der Formwechsel der einzelnen Chromosomen in verschiedenem aber jeweils bestimmtem Tempo abläuft. In etwas weiter fortgeschrittenen Stadien ist von Größenunterschieden fast gar nichts mehr zu sehen. Was nun die Zahl der bivalenten Chromosomen angeht, so schwankt diese in meinen Präparaten von 7—10. Die ungepaarten Chromosomen sind augenfällig von den Paaren unterschieden, sind mehr oder weniger kugelförmig und etwa von der Größe eines halben Biskuits. Sie liegen einzeln oder zu mehreren zwischen den gepaarten Chromosomen zerstreut. In Abb. 5 ist der häufige Fall dargestellt, in welchem neben 9 Paaren ein überzähliges Chromosom auftritt, während Abb. 6 ein solch unge-

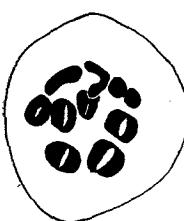


Abb. 2.
9 Chromosomenpaare.



Abb. 3.
10 Chromosomenpaare.



Abb. 4.
8 Chromosomenpaare.

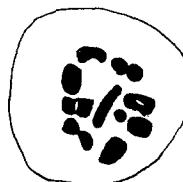


Abb. 5. 9 Chromosomenpaare und
ein überzähliges Chromosom.



Abb. 6. 1 ungepaartes Chromosom
neben 8 Chromosomenpaaren.

paartes Chromosom neben 8 Paaren zeigt. Nur einmal wurde der Fall beobachtet, in dem 4 ungepaarte und 7 gepaarte Chromosomen in die Erscheinung treten. Eine Zusammenstellung aller gefundenen Konstellationen mit den beobachteten Häufigkeiten findet sich weiter unten in der Diskussion.

In der Äquatorialplatte der heterotypischen Teilung sind die Chromosomen, zum mindesten nach der angewendeten Fixierung, meist so dicht aneinander gelagert, daß Einzelheiten nur sehr schwer zu erkennen sind. Immerhin können auch in diesem Stadium die ungepaarten Chromosomen an Gestalt, Größe und Färbbarkeit unterschieden werden, wie es auch MORINAGA (1933) für bestimmte Brassica-Hybriden beschreibt.

jenigen Fälle darstellt, in welchen 10 bivalente Chromosomen gesehen werden. In Abb. 4 schließlich finden sich nur 8 Paare. Wenn auch

Verfolgt man das Schicksal der univalenten Chromosomen weiter, so zeigt bereits der Übergang von der Interkinese zur homöotypischen Metaphase wieder sehr klare Bilder. Hier liegen meist 9, auch 8 oder 10 Chromosomen schön voneinander getrennt und bereits in diesem Stadium treten ein oder zwei Chromatinkörper innerhalb oder außerhalb der Kerne im Plasma auf (Abb. 7, 8). Offenbar handelt es sich hier

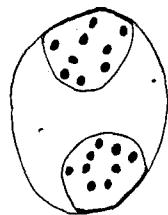


Abb. 7.
Aufreten von Chromatinkörpern.

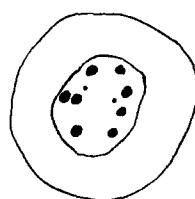


Abb. 8.

um Tochterunivalente, welche bei der ersten Teilung die Pole nicht mehr erreicht haben. Metaphasen in der zweiten Teilung wurden in großer Zahl beobachtet, Verklumpung der Chromosomen tritt nur ganz vereinzelt auf. Über die Zahlenverhältnisse geben die Polansichten Aufschluß, während die Lage der Tochterunivalente in Seitenansichten am besten zu erkennen ist. Am häufigsten sind Pollenmutterzellen, die beide Ansichten zugleich zeigen (Abb. 9–11).

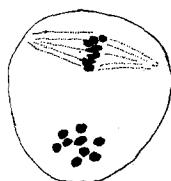


Abb. 9.

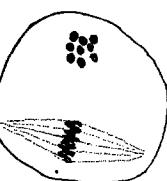


Abb. 10.
Pollenmutterzellen.



Abb. 11.

Meist zählt man 9 Chromosomen, was auch für die Fälle gilt, in denen es gelingt, die Chromosomenzahl in beiden homöotypischen Platten festzustellen. Abweichungen finden sich in manchen Präparaten mehr in manchen weniger. Die Abb. 12 zeigt beispielsweise 9 in der einen Platte und 8 in der anderen, Abb. 13 dagegen

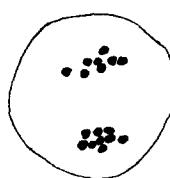


Abb. 12.
Abweichungen von der homöotypischen Teilung mit 9 und 8 bzw.
9 und 10 Chromosomen.

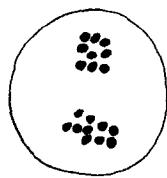


Abb. 13.

9 und 10 Chromosomen, die untereinander keinerlei Größenunterschiede erkennen lassen.

Eine solche Chromosomenverteilung muß zu stande kommen, wenn in der heterotypischen Anaphase solcher Kerne, welche 8 B + 1 U bzw. 9 B + 1 U enthalten, das überzählige Chromosom ungeteilt zu einem Pol wandert. In diesen Fällen ordnen sich die überzähligen Chromosomen in die Äquatorialplatte der 2. Teilung ein, wie die Seitenansichten lehren, bei denen man nur ganz vereinzelt einmal etwas außerhalb der Platte liegende Chromosomen findet (Abb. 14). Ganz anders verhalten sich die Tochterunivalente, die bereits an ihrer viel geringeren Größe zu erkennen sind. Nur ein Bild zeigt ein solches Chromosom in die Äquatorialplatte eingeordnet (Abb. 11), alle anderen Bilder ließen 1–3 derartige kleine Chromosomen außerhalb der Platte und innerhalb oder außerhalb der Spindel erkennen (Abb. 10, 14, 15). Tochterunivalente werden innerhalb oder in der Nähe beider Spin-

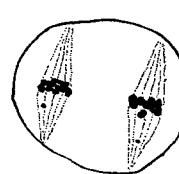


Abb. 14.
Kleine Chromosomen außerhalb der Äquatorialplatte.

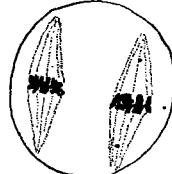


Abb. 15.
Kleine Chromosomen außerhalb der Äquatorialplatte.

deln (Abb. 14) oder auch nur einer Spindel (Abb. 10, 15) gesehen. Ihre Verteilung ist in hohem Maße unregelmäßig, doch liegen sie stets in der Nähe einer Spindel, niemals im Zellraum zwischen den Spindeln. Zusammenfassend lässt sich über das Verhalten der Univalente sagen, daß es durchaus dem entspricht, was wir allgemein im Pflanzenreich bei aneuploiden Bastarden kennen. Haben sich diese Chromosomen nämlich während der ersten Teilung gespalten, so gehen ihre Abkömmlinge in den allermeisten Fällen im Plasma verloren, da sie in der 2. Teilung keine regelmäßigen Bewegungen ausführen können.

Die homöotypische Telophase läßt in manchen Pollenmutterzellen neben den 4 normalen Kernen 1–3 Mikronuclei erkennen. Die Häufigkeit dieser Erscheinung entspricht weitgehend denjenigen, mit welcher Pollenmutterzellen auftreten, die in der 2. Metaphase einzeln zerstreute Chromosomen zeigen. Man geht also nicht fehl, wenn man den Tochterunivalente die Bildung von Kleinkernen zuschreibt (Abb. 19). Die Tetraden zeigen normales Aussehen. In einigen Präparaten treten durchweg eigentümliche Chromatinfragmente in allen Kernen auf (Abb. 16). Offenbar handelt es sich hier um ein normales Stadium, das von allen Tetradenkernen durchlaufen wird und Reste der Chromosomen der

Telophase zeigt. Diese somit als Chromozentren zu bezeichnenden färbbaren Körperchen lassen keine Konstanz hinsichtlich der Zahl erkennen. Als Degenerationserscheinungen sind diese Chromatinfragmente keinesfalls zu werten. Eine solche gibt sich vielmehr sehr deutlich in einer Verschmierung des gesamten Zellinhaltes zu erkennen, wenn sich bei normalen Zellen Kern und Plasma bereits deutlich differenziert haben. Meist degeneriert nur eine Zelle der

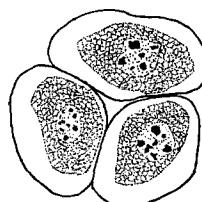


Abb. 16.
Chromatinfragmente in
den Tetradenkernen.

Tetrale und die relativ große Seltenheit der obliterierten Zellen macht es wahrscheinlich, daß es sich dabei um solche handelt, deren Kerne ein zu kleines Chromosomenkomplement erhalten haben. Die Tapetenzellen sind in diesem Stadium noch immer gesund und deutlich zweikernig. Der fertige Pollen ist einheitlich gut ausgebildet, kollabierte Körner finden sich nur sehr selten, so daß die Fertilität des Markstammkohls durch die beobachteten Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung nicht merklich gemindert erscheint. Das spricht sich auch in dem sehr reichlichen Samenansatz aus. Bemerkt sei noch, daß die Versuchspflanzen von anderen Kohlgewächsen isoliert abgeblüht und sehr reichlich von Insekten besucht worden waren.

In Anbetracht der beobachteten Inkonstanz der Chromosomenzahlen in den Pollenmutterzellen erschien eine direkte Feststellung der somatischen Zahl notwendig. Obwohl in allen Teilen der Blütenknospen reichlich Mitosen zu sehen waren, stieß die Feststellung der genauen Zahl auf erhebliche Schwierigkeiten, da die ziemlich langen Chromosomen sehr eng gelagert und ineinander verschlungen erschienen. Es wurden deshalb Keimlinge aus geerntetem Samen erzogen und Wurzelspitzen und plumulæ in Navaschinschem Gemisch fixiert. Die Resultate sind wesentlich besser, wenn sie auch nicht



restlos befriedigen. Unter weit über 100 Teilungsfiguren finden sich nur 10zählbare Platten. In einem Fall lassen sich deutlich 18 Chromosomen auszählen (Abb. 17), in einem zweiten 19, was leider auf der Photographie nicht so klar herauskommt (Abb. 18). Bei den übrigen Platten schwanken die Zählungen von 17—19. Die Bilder ähneln stark den Photographien NETROU-FALS (1927), besonders vergleiche man dessen Abb. 19—21, die Platten von Keimlingen

von *B. oleracea* wiedergegeben, welche ebenso wie mein Material im Januar im Kalthaus gezogen worden waren. Die Zeichnungen KARPETSCHENKOS (1923) zeigen die einzelnen Chromosomen besser voneinander getrennt. Der Baumkohl (Futterstaudenkohl) hatte in den Präparaten KARPETSCHENKOS sehr viel kürzere Chromosomen als alle anderen Varietäten. Der von mir untersuchte Markstammkohl zeigt diese Eigentümlichkeit nicht, seine Chromosomen lassen sich vielmehr mit denen der übrigen Varietäten von *B. oleracea* vergleichen. — Die Seitenansichten der somatischen Metaphase lassen keinerlei Unregelmäßigkeiten erkennen, die Äquatorialplatten erscheinen stets als eine völlig gerade Linie. Auch in der Anaphase wandern die Chromosomen regelmäßig zu den Polen. Anhangsweise sei erwähnt, daß sich verschiedentlich Kerne mit sehr schön ausgebildeten Chromozentren finden, die ja gerade für Cruciferen des öfteren beschrieben worden sind. Ihre Zahl ist schwankend, zeigt aber im Mittel ebenfalls 18. Über die Unbrauchbarkeit der Chromozentren zur Feststellung der Chromosomenzahl vgl. die neueste Zusammenstellung bei TISCHLER (1934, S. 125ff.).

Diskussion.

Wie wir gesehen haben, ist die späte Diakinese beim Markstammkohl zur Feststellung der Chromosomenzahl und der Paarungsverhältnisse ein gleich gut geeignetes Stadium. Allerdings ist bei kritischer Musterung auch hier der größte Teil aller Pollenmutterzellen unberücksichtigt zu lassen, weil durch ungünstige Lagerung der Chromosomen Einzelheiten häufig nicht zu erkennen sind. Folgende Tabelle veranschaulicht die bei etwa 500 Pollenmutterzellen ermittelten Chromosomenzahlen und -paarungen in ein und derselben Blüte.

Aus umstehender Zusammenstellung darf man schließen, daß 9 Bivalente in der Diakinese das normale Verhalten ist. Es fragt sich nun, was das immerhin relativ häufige Vorkommen abweichender Zahlen zu bedeuten hat. Man könnte zunächst daran denken, als somatische Zahl des Markstammkohls 19 anzunehmen, entstanden aus der Vereinigung eines 9- und eines 10chromosomigen Elters, etwa *B. oleracea* und *B. Napus* ($n = 10$ GALLASTEGUI 1926). Dem widerspricht



Abb. 18. 19 Chromosomen.

Chromosomenzahl . . .	16	17	18	19	20	18	16	18	Unbestimmt
Paarung	8B	8B + 1U	9B	9B + 1U	10B	8B + 2U	7B + 2U	7B + 4U	Unbestimmt
Beobachtete Häufigkeit	6	8	27	8	3	2	2	1	etwa 440

jedoch die Tatsache, daß von 57 Diakinesen nur 8 mit der Zahl $2n = 19$ gefunden wurden, daß außerdem Kerne mit 16, 17, 18, 20 auftraten, und zwar in einer Häufigkeit, welche $2n = 18$ als Norm, alle übrigen Zahlen aber als seltener Ausnahmen erscheinen läßt. Dazu kommt, daß auch in den Somazellen $2n = 18$ als Mittel gefunden wird. Es ist daher am wahrscheinlichsten, daß die bereits in der Prophase der heterotypen Teilung zu erkennende Aneuploidie einiger Pollenmutterzellen auf Unregelmäßigkeiten in einer der der Reduktionsteilung voraufgehenden Mitosen zurückzuführen ist, wie auch die gelegentlich in den Somazellen festgestellten Abweichungen von der Norm auf unregelmäßige Mitosen schließen lassen. Abweichende Zahlen sind speziell für verschiedene Kulturformen von *B. oleracea* bekannt, und die Beobachtungen NETROUFALS (1927) gewinnen durch unsere Befunde an Bedeutung. NETROUFAL untersuchte Mitosen aus allen Teilen der plumula bei Kulturrassen des Kohls und fand in etwa 95 % 18 Chromosomen in der Metaphase, in 4 % 19 oder 21 und in 1 % schließlich 36 bzw. 38 Chromosomen. *B. montana* P., eine mediterrane Wildform und eine der mutmaßlichen Stammformen unseres Kohls, zeigte sogar zu 15 % 19—20 Chromosomen. NETROUFAL fand also niemals weniger als die diploide Zahl und führt die Hyperdiploidie teilweise auf Segmentierung, teilweise auf verfrühte Längsspaltung zurück. Wenn sich bei 1 oder 2 Chromosomen die Chromatiden bereits in der Metaphase getrennt hätten, so wäre trotzdem eine Verteilung von je 9 auf die Pole möglich und wahrscheinlich, und den Bildern käme keine besondere Bedeutung zu. Fragmentierung ist nach den Bildern NETROUFALS wenig wahrscheinlich.

Nach unseren heutigen Kenntnissen entstehen unregelmäßige Chromosomenzahlen zweifellos am häufigsten durch Nondisjunktion. Daß Extrachromosomen auf diese Weise bei der Reduktionsteilung entstehen, ist seit den Untersuchungen von GATES (1915) immer wieder beobachtet worden, und auch für Mitosen ist in Körperzellen des öfteren nachgewiesen worden, daß ein Chromatid den falschen Weg geht. Das kann auffällig werden, wenn eine solche Zelle mit Extrachromosom einem mutierten Sproß den Ursprung gibt, wie bei *Crepis* (NAVASCHIN 1930), wird aber zweifellos sehr viel häufiger unbemerkt in irgendwelchen Somazellen vorkommen. Um nur einen Fall aus der neueren

Literatur zu nennen, so finden sich bei den reinen diploiden *Hemerocallis*-arten neben der normalen Zahl $2n = 22$ auch Zellen mit 21, 23 und 24 Chromosomen in den Wurzelspitzen ein und derselben Pflanze (STOUT 1932).

Die von uns beobachteten Zahlenverhältnisse in der heterotypischen Diakinese lassen sich sämtlich zwanglos erklären, wenn man annimmt, daß Nondisjunktion eines oder mehrerer Chromosomen in einer der prämeiotischen Mitosen vorgekommen war, so daß ein gewisser Prozentsatz von Pollenmutterzellen mit gestörtem Chromosomenbestand in die Reduktionsteilung eingetreten ist. Dafür, daß es sich um mehr oder weniger lokale Störungen handelt, spricht vor allem die Tatsache, daß in manchen Blüten unregelmäßige Zahlen viel seltener als in andern festgestellt werden können. Allerdings bemerkt MORINAGA (1929 I), daß auch die nach Bastardierung verschiedenchromosomiger Eltern auftretenden Unregelmäßigkeiten in der Univalentenverteilung bei verschiedenen Individuen der Nachkommenschaft und in den einzelnen Blüten ihrem Grade nach leicht differieren.

Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten der überzähligen Chromosomen während des weiteren Verlaufes der Reduktionsteilung. Wie aus unserer Darstellung hervorgeht, wurden niemals Trivalente gefunden, die für trisomische Rassen im allgemeinen charakteristisch sind. 1 bis 4 Chromosomen von etwa der Größe der Geminipartner liegen mehr oder weniger vereinzelt im Kern. Daß dieses Verhalten bis zu einem gewissen Grade gegen unsere Auffassung von der Entstehung durch Nondisjunktion spricht, darf nicht verschwiegen werden. Andererseits ist es bekannt, daß während der späten Diakinese die Bindungen mitunter gelockert sind, so daß zuweilen in einem Teil der Pollenmutterzellen Trivalente auftreten, im anderen dagegen durch Bivalente + Univalente ersetzt sein können. Das ist sowohl bei triploiden als auch bei trisomischen Rassen beobachtet worden (vgl. die Zusammenstellung bei DARLINGTON 1932, S. 120). Daß übrigens auch Seitenansichten der ersten Metaphase trivalente Chromosomen nicht immer mit Sicherheit erkennen lassen, zeigen die Untersuchungen an *Prunus avium*. DARLINGTON (1928) hatte aus solchen Seitenansichten auf die Aneuploidie der Süßkirschen geschlossen, welche Annahme bereits in ein größeres englisches Lehrbuch übergegangen ist. Ich hatte (1929) ebenfalls tri-

partite Chromosomen aus diesem Stadium beschrieben und abgebildet, dann aber, da mich gerade die Analyse der Diakinese von einer Euploidie überzeugt hatte, für diese Gebilde nach einer anderen Erklärung gesucht. DARLINGTON erledigt nunmehr (1933) durch eine dankenswerte Untersuchung somatischer Äquatorialplatten die Frage dahin, daß den Süßkirschen tatsächlich kein Extrachromosom kommt.

MORINAGA (1929 I) konnte bei F_1 -Pflanzen der Kreuzung *B. Napella* \times *pekinensis* in der Diakinese keine deutlichen Unterschiede zwischen bivalenten und univalenten Chromosomen erkennen, während sich solche in der Metaphase sehr auffallend zeigten. Im Gegensatz dazu bildet er 1929 II eine späte Diakinese des Bastards *cernua* \times *sinensis* ab, die eine große Ähnlichkeit mit den von uns beobachteten aufweist und die Univalenten gut erkennen läßt. Die Stadien der Meta- und Anaphase erwiesen sich in meinen Präparaten als weniger geeignet, das Schicksal der Univalenten weiter zu verfolgen; doch ist aus einigen Bildern zu entnehmen, daß sie geteilt oder ungeteilt als Nachkömmlinge zufällig auf die Pole verteilt werden. Das geht besonders aus den Bildern der homöotypischen Teilung hervor. Hier finden wir nämlich entweder den Fall, daß sich die Univalenten in die Äquatorialplatte lagern und sich zum einen oder anderen Pol begeben oder aber, daß meist zwei kleine Chromosomenfragmente ins Plasma ausgestoßen werden. Man vergleiche hierzu besonders die Bilder, die KARPETSCHENKO für triploide Hybriden gibt (1927, Abb. 33a, 34g). Durch das Verlorengehen der Tochterunivalenten im Plasma bzw. durch Mikronucleusbildung wird in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Störung wieder ausgeglichen, indem die Tetradenkerne meist 9 Chromosomen erhalten (Abb. 19). Daneben bleibt die Entstehung 8- und 10chromosomiger Gonen ebenfalls möglich. In der Abb. 20 sind einige Verteilungsmöglichkeiten der Chromosomen während des ganzen Verlaufes der Teilungen schematisch dargestellt.

Betrachten wir nun noch kurz die möglichen mitotischen Störungen, welche zu den von uns beobachteten Chromosomenanordnungen führen könnten und bezeichnen wir das eine Genom mit n , das andere mit n' , so hat ein normaler somatischer Kern die Konstitution $n = 9 + n' = 9$. Gehen nun die beiden Chromatiden eines n -Chromosoms zum gleichen Pol, so entstehen (I) $n = 8 + n' = 9$ und $n = 10 + n' = 9$. Geschieht dasselbe bei je einem Chromosom beider

Genome, so sind zwei Fälle möglich (IIa) $n = 10 + n' = 8$ und $n = 8 + n' = 10$; (IIb) $n = 8 + n' = 8$ und $n = 10 = n' = 10$, je nach dem, ob die verklebten Längshälften des n - und

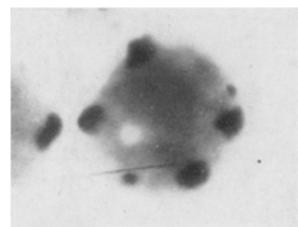


Abb. 19. Tetradenkerne mit 9 Chromosomen.

n' -Chromosoms zu verschiedenen oder zu gleichen Polen wandern. Nimmt man dagegen ein völliges Unterbleiben der Längsspaltung bei einem oder mehreren Chromosomen an, wodurch sich übrigens das Fehlen trivalenter erklären würde, so sind folgende Fälle die wahrschein-

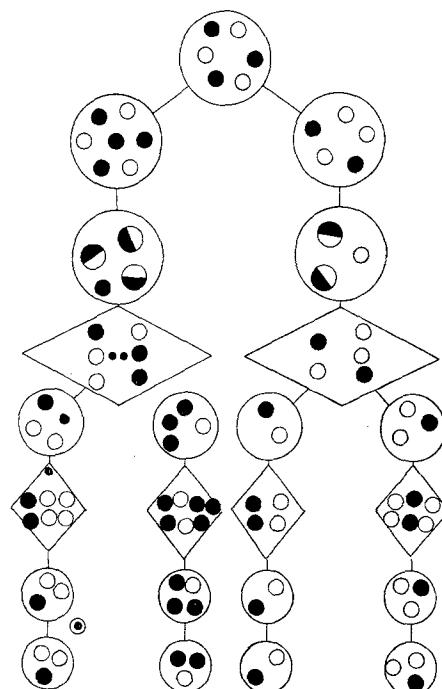


Abb. 20. Verteilungsmöglichkeiten der Chromosomen während des Teilungsablaufs.

lichsten: Ein Chromosom des n -Genoms teilt sich nicht: (III) $n = 9 + n' = 9$ und $n = 8 + n' = 9$, es entstehen 35 Tochterchromosomen, die sich zu 18 und 17 auf die Tochterkerne verteilen. Je ein Chromosom des n - und n' -Genoms teilt sich nicht: (IVa) $n = 9 + n' = 8$ und $n = 8 + n' = 9$, also 34 Chromosomen verteilen sich zu 17 und 17; (IVb) $n = 8 + n' = 8$

und $n = 9 + n' = 9$, 34 Tochterchromosomen verteilen sich zu 16 und 18. Treten die so entstandenen Kerne in Reduktionsteilung, so müssen bei Allosyndese und Vermeidung von Trivalenten auftreten: (I) 8 B + 1 U und 9 B + 1 U; (IIa) 8 B + 2 U und 8 B + 2 U; (IIb) 8 B und 10 B; (III) 9 B und 8 B + 1 U; (IVa) 8 B + 1 U und 8 B + 1 U; (IVb) 8 B und 9 B. Die so theoretisch zu fordernden Möglichkeiten der Chromosomenpaarung treten sämtlich in meinen Präparaten auf. Der einmal beobachtete Fall 7 B + 4 U wäre ganz entsprechend entstanden zu denken, durch gleichsinniges Wandern aller vier Chromatiden zweier Chromosomen beider Genome zum gleichen Pol. Der eine Kern müßte dann enthalten $n = 7 + n' = 11$, der andere $n = 11 + n' = 7$.

Nach den mitgeteilten Ergebnissen müssen Gonen mit 8, 9 und 10 Chromosomen entstehen, und nimmt man dieselben Verhältnisse in den weiblichen Organen an, so müssen sich bei den Nachkommen alle beobachteten Typen der Chromosomenverteilung wiederfinden. Es müssen 16-, 17-, 18-, 19- und 20chromosomige Individuen auftreten, die in der Reduktionsteilung die Anordnungen 8 B, 8 B + 1 U, 9 B, 8 B + 2 U, 9 B + 1 U und 10 B entsprechend zeigen müßten. Das Auftreten aller dieser Verteilungstypen in ein und derselben Blüte jedoch, wie es von mir beobachtet wurde, kann nur auf prämeiotische Chromosomenaberration zurückgeführt werden.

Kerne mit 9 Bivalenten in der heterotypischen Teilung müssen nach meinen Präparaten unbedingt als die Regel angesehen werden. Außerdem wirkt sich die Elimination der Univalenten während der Meiose allermeist dahin aus, daß Gonen mit 9 Chromosomen entstehen. Als Chromosomenzahl des Markstammkohls müssen wir daher $n = 9$ und $2n = 18$ angeben. Damit reiht sich diese Pflanze in die Gruppe *B. oleracea* ein (KARPETSCHEKO 1924a, WINGE 1925, SHIMOTOMAI 1925, GALLASTEGUI 1926, NETROUFAL 1927). Einen direkten Beweis für die interspezifische Bastardnatur des Markstammkohls liefert die karyologische Untersuchung nicht, zumal gelegentliche Chromosomenaberrationen auch bei anderen Varietäten von *B. oleracea* wie auch einer Wildform bekannt geworden sind. Es bleibt daher sehr wahrscheinlich, daß der Markstammkohl intraspezifisch entstanden ist und als „Varietät“ zur polymorphen Spezies *B. oleracea* zu stellen ist. Über die Entstehung der Kohlvarietäten im allgemeinen kann man mit SCHIEMANN (1932) nur soviel sagen, daß Auslese aus Kreuzungen und

mutative Veränderungen in der Kultur die Hauptvarietäten schufen, wobei der Mutation die größere Rolle zukam. Daß Chromosomenmutationen bei der Formenbildung des Kohls kaum von Bedeutung gewesen sind, wird durch vorliegende Untersuchung bestätigt, ebenso daß die kolossale Wuchsigkeit des Markstammkohls nicht mit Polyploidie parallel geht, wie denn auch alle übrigen großwüchsigen Formen des Kohls keine Gigasrassen sind.

Literatur.

- BÜRGER, K.: Der Markstammkohl — eine Modescheinung? Dtsch. landw. Presse 59, 161 u. 249 (1932).
- DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* I and II. J. Genet. 19, 213—256 (1928).
- DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. London 1932.
- DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* IV. J. Genet. 28, 327—328 (1933).
- GALLASTEGUI, C.: Número de cromosomas en algunas especies del género *Brassica*. Bol. R. Soc. esp. Hist. Nat. 26, 185—191 (1926).
- HURST, C. C.: The mechanism of creative evolution. II. ed. Cambridge 1933.
- KARPETSCHEKO, G. D.: The number of chromosomes and the genetic correlation of cultivated Cruciferae. Bull. Appl. Bot. Plant Breed. 13, 4—14 (1924).
- KARPETSCHEKO, G. D.: a) The production of polyploid gametes in hybrids. Hereditas 9, 349 bis 368 (1927). b) Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Bull. Appl. Bot. Plant Breed. 17, 3, 205—410 (1927).
- LINDENBEIN, W.: Die Pollenentwicklung einiger Süßkirschen. Gartenbauwiss. 2, 133—157 (1929).
- MORINAGA, T.: Interspecific hybridization in *Brassica*. I. The cytology of F_1 -hybrids of *B. Napa* and various other species with 10 chromosomes. Cytologia 1, 16—27 (1929). II. The cytology of F_1 -hybrids of *Brassica cernua* and various other species with 10 chromosomes. Jap. J. of Bot. 4, 277—289 (1929). V. Thy cytology of F_1 -hybrid of *Brassica carinata* and *Brassica alboglabra*. Jap. J. of Bot. 6, 467—476 (1933).
- NETROUFAL, F.: Zytologische Studien über die Kulturrassen von *Brassica oleracea*. Österr. bot. Z. 76, 101—115 (1927).
- SCHIEMANN, E.: Die Entstehung der Kulturpflanzen. Handb. Vererb.wiss. Bd. III, 1932.
- SCHOLZ, J.: Der Markstammkohl, eine neue Futterpflanze. Centralbl. f. d. österr. Landw. 176; Landw. Ztg 82, 179—180 (1932).
- SHIMOTOMAI, M.: A karyological study of *Brassica* I. Botanic. Mag. 39, 122—127 (1925).
- SINSKAJA, E.: Genosystematical investigations of cultivated *Brassica*. Bull. App. Bot. 17, 1, 3—166 (1927).
- STOUT, A. B.: Chromosome numbers in *Hemerocallis*, with reference to triploidy and secondary polyploidy. Cytologia 3, 250—259 (1932).
- TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. II. Aufl. I. Der Ruhékern. 1934.
- WINGE, Ö.: Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. La Cellule. Vol. Jubilaire. V. Grégoire 30—324 (1925).