

(Aus der Abteilung für Genetik der Landwirtschaftlichen Fakultät, Kaiserliche Universität Kyoto/Japan.)

## Verwandtschaft der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse.

### Ein Überblick<sup>1</sup>.

Von **HITOSHI KIHARA.**

Unsere Kenntnisse über Verwandtschaftsverhältnisse der Arten innerhalb eines systematisch abgegrenzten Bereichs sind bis vor kurzem nur durch morphologische und pflanzengeographische Untersuchungen bereichert worden. Diese Forschungsmethode hat viele nützliche Auskünfte über die Variabilität einzelner Arten sowie das Areal ihrer Verbreitung geliefert. Doch vermag sie die Frage nach der verwandtschaftlichen Beziehung zwischen diploiden und polyploiden Arten, vor allem was die Entstehung der polyploiden Arten betrifft, kaum zu beantworten. Für die Lösung dieses Problemkomplexes erwiesen sich cytologisch-genetische Arbeitsmethoden als sehr leistungsfähig, und zwar in erster Reihe die Karyotypen- und Genomanalyse.

Die Arten des *Aegilops*-Kreises sind nun nach allen oben genannten Richtungen hin durchgearbeitet worden. Die bisherigen Ergebnisse möchte ich im folgenden übersichtlich referieren. Unpublizierte Befunde von mir und meinen Mitarbeitern wurden ebenfalls berücksichtigt, soweit sie für den Gesamtüberblick von Bedeutung sind.

#### 1. Systematik der Gattung *Aegilops*.

Die von LINNÉ aufgestellte Gattung *Aegilops* wurde seit den letzten Jahrhunderten von mehreren Systematikern eifrig ausgearbeitet. Neuere umfangreiche Arbeiten über diese Gattung sind die Monographien von EIG (1929) und ZHUKOVSKY (1928). Ihre Resultate werden in der folgenden Tabelle zusammengestellt (Tabelle 1).

Die Klassifikation beider Autoren zeigt keinen prinzipiellen Unterschied. Nach ZHUKOVSKY wurde die Gattung in 9 Sektionen eingeteilt. EIG hat dagegen 2 bzw. 3 Sektionen von ZHUKOVSKY in je eine Sektion vereinigt, so daß er deshalb im ganzen 6 Sektionen aufweist. Die Beschreibung der wichtigen morphologischen

Merkmale jeder Sektion findet sich in dem nächsten Kapitel.

Tabelle 1. Gegenüberstellung der *Aegilops*-Systematik von EIG und ZHUKOVSKY.

EIG:	ZHUKOVSKY:	
I. <i>Anathera</i>	VIII. <i>Amblyopyrum</i>	<i>n</i>
<i>Ae. mutica</i> BOISS. . .	<i>Ae. mutica</i> BOISS.	7
II. <i>Platystachys</i>	VII. <i>Sitopsis</i>	
<i>Ae. bicornis</i> (FORSK.)	<i>Ae. bicornis</i> (FORSK.)	
JAUB. et SP.	JAUB. et SP.	7
<i>Ae. sharonensis</i> EIG . . . . .		7
<i>Ae. longissima</i> SCHW. et MUSCH.	<i>Ae. longissima</i> SCHW. et MUSCH.	7
<i>Ae. ligustica</i> COSS. . .	<i>Ae. speltooides</i> TAUSCH	7
<i>Ae. speltooides</i> TAUSCH	<i>Ae. Aucheri</i> BOISS.	7
III. <i>Pachystachys</i>	IV. <i>Vertebrata</i>	
<i>Ae. squarrosa</i> L. . . .	<i>Ae. squarrosa</i> L.	7
<i>Ae. crassa</i> BOISS. . . .	IX. <i>Polyplloides</i>	
<i>Ae. juvenalis</i> (THELL.) EIG	<i>Ae. crassa</i> BOISS. 14, 21	
	<i>Ae. turcomanica</i> ROSH.	21
	VI. <i>Gastropyrum</i>	
<i>Ae. ventricosa</i> TAUSCH	<i>Ae. ventricosa</i> TAUSCH	14
IV. <i>Monoleptathera</i>	III. <i>Cylindropyrum</i>	
<i>Ae. cylindrica</i> HOST.	<i>Ae. cylindrica</i> HOST	14
V. <i>Macrathera</i>	V. <i>Comopyrum</i>	
<i>Ae. caudata</i> L. . . . .	<i>Ae. caudata</i> L.	7
<i>Ae. comosa</i> SIBTH. et SM.	<i>Ae. comosa</i> SIBTH. et SM.	7
<i>Ae. comossa</i> ssp. <i>Heldreichii</i> (HOLZM.) EIG	<i>Ae. Heldreichii</i> HOLZM.	7
<i>Ae. uniaristata</i> VIS. .	<i>Ae. uniaristata</i> VIS.	7
VI. <i>Pleionathera</i>	II. <i>Surculosa</i>	
<i>Ae. triuncialis</i> L. . . .	<i>Ae. triuncialis</i> L.	14
<i>Ae. variabilis</i> EIG . .	<i>Ae. triunc.</i> ssp. <i>brachyathera</i> BOISS.	14
<i>Ae. Kotschy</i> BOISS.	<i>Ae. triunc.</i> ssp. <i>Kotschy</i> BOISS.	14
<i>Ae. columnaris</i> ZHUK.	I. <i>Polyeides</i>	
<i>Ae. biuncialis</i> VIS. .	<i>Ae. columnaris</i> ZHUK.	14
<i>Ae. triaristata</i> WILLD.	<i>Ae. biuncialis</i> VIS.	14
<i>Ae. umbellulata</i> ZHUK.	<i>Ae. triaristata</i> WILLD.	14, 21
<i>Ae. ovata</i> L. . . . .	<i>Ae. umbellulata</i> ZHUK.	7
	<i>Ae. ovata</i> L.	14

<sup>1</sup> Contributions from the Laboratory of Genetics, Biological Institute, Kyoto Imperial University No. 107.

Tabelle 2. Karyotypen und Klassifikation der Gattung *Aegilops* nach  
SENJANINOVA-KORCZAGINA.

Karyotypen und Arten				n	Sek- tion	Karyotypen und Arten				n	Sek- tion
1		<i>Ae. umbellulata</i> ZHUK.		7	Sect. Polyoides (ZHUK.) KORCZ.	14		<i>Ae. comosa</i> SIBTH. et SM.		7	Sect. Comopyrum (JAUB. et SP.) KORCZ.
2		<i>Ae. ovata</i> L. . . . .		14		15		<i>Ae. Heldreichii</i> HOLZM.		7	
3		<i>Ae. triaristata</i> ssp. <i>contorta</i> ZHUK. . . . .		14		16		<i>Ae. mutica</i> BOISS. . .		7	Sect. Amblyopyrum (JAUB. et SP.)
4		<i>Ae. triaristata</i> ssp. <i>recta</i> ZHUK. . . . .		21		17		<i>Ae. speltoides</i> TAUSCH. .		7	
5		<i>Ae. columnaris</i> ZHUK. . .		14		18		<i>Ae. Aucheri</i> ssp. <i>virgata</i> ZHUK. . . . .		7	Sect. Sitopsis (JAUB. et SP.) ZHUK.
6		<i>Ae. biuncialis</i> VIS. . .		14		19		<i>Ae. longissima</i> EIG. . .		7	
7		<i>Ae. variabilis</i> EIG. . . .		14		20		<i>Ae. bicornis</i> (FORSE) JAUB. et SP. . . . .		7	
8		<i>Ae. Kotschy</i> EIG. . .		14		21		<i>Ae. squarrosa</i> L. . . .		7	Sect. Vertebrata (ZHUK.) KORCZ.
9		<i>Ae. triuncialis</i> L. . . .		14		22		<i>Ae. crassa</i> BOISS. . . .		21	
10		<i>Ae. turcomanica</i> ROSHEV. .		21		23		<i>Ae. ventricosa</i> TAUSCH. .		14	
11		<i>Ae. persica</i> BOISS. . . .		14	Sect. Cylindropyrum (JAUB. et SP.) KORCZ.						
12		<i>Ae. cylindrica</i> HOST. . .		14							
13		<i>Ae. caudata</i> L. . . .		7							

2. Karyosystematik von *Aegilops*.

Die Chromosomenmorphologie der *Aegilops*-Arten wurde zuerst von KAGAWA (1929) bei 2 Arten (*Ae. speltoides* und *Ae. cylindrica*) studiert. Er kam zu dem Ergebnis, daß die ihm zugänglichen Arten in keiner nahen Beziehung zueinander stehen. Nach dem Studium ihrer Idiogramme hat SENJANINOVA-KORCZAGINA (1932) 7 Sektionen (*Polyoides*, *Cylindropyrum*, *Comopyrum*, *Amblyopyrum*, *Sitopsis*, *Vertebrata* und *Gastropyrum*) aufgestellt. Ihre Klassifikation weicht bedeutend von der von EIG und ZHUKOVSKY verwandten ab.

Die Einzelheiten betreffs der Karyotypen (vgl. das Schema in Tabelle 2) werden zusammen mit der Angabe ihrer morphologischen Merkmale und ihres Verbreitungsareals kurz referiert.

*Polyoides*.

*Karyotypus*. In dieser Sektion ist *Ae. umbellulata* die einzige diploide Art. Das Genom besteht aus 7 Chromosomen, welche morphologisch in 5 Gruppen eingeteilt werden (Tab. 2). Ein dreischenkliges Chromosom hat einen mittellangen Arm, ein kurzes Mittelstück und ein oblonges Anhängsel. Das zweite hat L-förmige Gestalt, welche sich durch die zwei ungleichen Arme (etwa  $< 2:1$ ) ergibt. Die nächsten zwei haben wieder zwei ungleiche Schenkel. Das Verhältnis der Arme ist  $> 2:1$  bzw.  $3:1$ . Ein Chromosom mit ungleichen Armen (etwa  $2 \sim 3:1$ ) wird kürzeralber J-förmig genannt. Das letzte Chromosom besteht aus einem langen Arm und

einem Köpfchen. Die tetra- sowie hexaploiden Arten haben außer *Ae. biuncialis* alle den gleichen Chromosomensatz wie *Ae. umbellulata*. Die polyploiden Arten besitzen außerdem ein wenig differenziertes Genom (Genome) mit 7 bzw. 14 L- oder J-förmigen Chromosomen. Es fehlt bei *Ae. biuncialis* ein dreischenkliges Chromosom. Zwei Arten, *Ae. Kotschyi* und *Ae. variabilis*, zeigen fast das gleiche Idiogramm. Sie sind Subspezies von *Ae. triuncialis* nach ZHUKOVSKY. Karyosystematisch müssen sie als selbständig betrachtet werden.

**Morphologie und Areal.** Ähre meist kurz, aus wenigen (2–6) elliptischen oder krugförmigen Ährchen zusammengesetzt. Zur Zeit der Reife als Ganzes zerfallend (*Umbellulata*-Typ). Grannen zahlreich, sowohl auf den Hüllspelzen als auch

Ansicht überein. Wir möchten diese Art wieder als eine Subspezies von *Ae. triuncialis* behandeln (vgl. folgendes Kapitel). Morphologisch ist *Ae. persica* eine auf den seitenständigen Ährchen unbegrannte Form von *Ae. triuncialis*. Abb. 2 zeigt die Ähren von *Ae. triuncialis typica*, *Ae. persica* und ihrem Bastard.

Endlich gelangt SENJANINOVA-KORCZAGINA zu dem Schluß, daß *Ae. cylindrica* ein Genom von *Ae. caudata* und eins von *Ae. bicornis* erhalten habe. Die Resultate der Genomanalyse von *Ae. cylindrica* und die Morphologie des  $F_1$ -Bastardes zwischen *Ae. caudata* und *bicornis* (Abb. 4e) sprechen einstimmig dagegen.

**Morphologie und Areal.** Die Ähre lang, zylindrisch mit linearen oder elliptischen Ährchen.

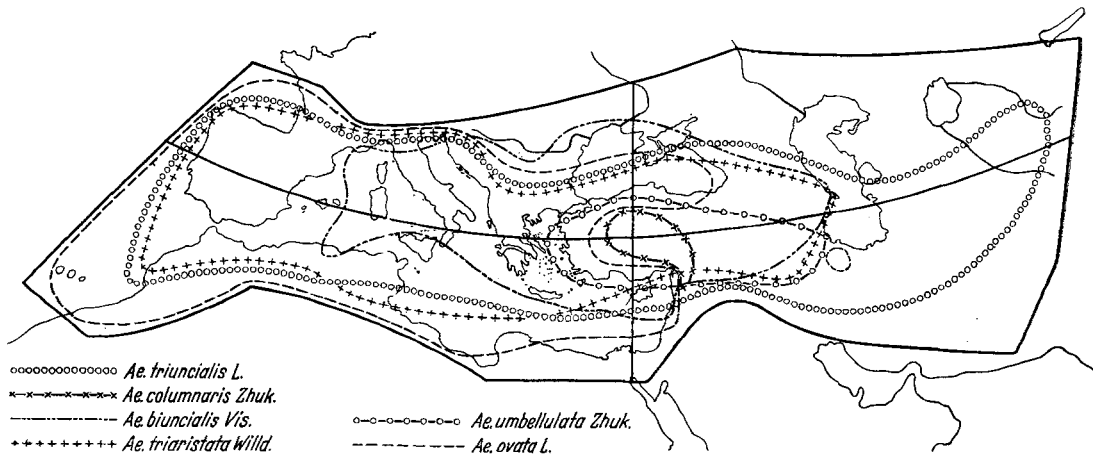


Abb. 1. Areal der Arten der Sektion *Polyeides* KORCZ. (= *Pleionathera* EIG) und das Gattungsareal (nach EIG).

auf den Deckspelzen auftretend. Diese Sektion ist die arten- und formenreichste. Ihr Areal umfaßt fast das ganze Gattungsareal (Abb. 1).

#### *Cylindropyrum*.

**Karyotypus.** In dieser Sektion ist das *Caudata*-Genom allen Arten gemeinsam. Es besteht aus sieben morphologisch differenzierten Chromosomen. Unter ihnen werden zwei dreischenkliges Chromosomen nach Größe und Form der Arme unterschieden. SENJANINOVA-KORCZAGINA hat *Ae. persica* als eine selbständige Art aus *Ae. triuncialis* isoliert, weil die Idiogramme der beiden Arten stark voneinander abweichen. *Ae. persica* hat außer dem *Caudata*-Genom noch einen Satz mit *Ae. umbellulata* gemeinsam. Sie vermutet deshalb, daß *Ae. persica* eine amphidiploide Art aus *Ae. umbellulata* und *Ae. caudata* sei. Die Resultate der von IWATA (1938) und von uns wiederholten genomanalytischen Untersuchungen stimmen durchaus nicht mit dieser

Zur Reifezeit in einzelne Ährchen zerfallend, wobei jedes mit dem anliegenden Spindelgliede zusammen abfällt (faßförmiger Typus, *Ae. cylindrica*, Abb. 3b), oder als Ganzes vom Halme abfallend (*Ae. caudata*, Abb. 3a). Eingrannig an allen Hüllspelzen und an der Deckspelze nur des obersten Ährchens (*Ae. cylindrica*) oder lange Grannen hauptsächlich an den Hüllspelzen des obersten Ährchens und selten auch an denen der Seitenährchen (*Ae. caudata*).

Das Areal von *Ae. cylindrica* umfaßt den nordöstlichen Teil des Gattungsareals, d. h. von Ungarn bis Russisch-Zentralasien. Das Zentrum liegt in der Nähe des Kaukasus. Die angebliche Verbreitung der Art in Afrika scheint nach EIG auf einem Irrtum bei der Bestimmung der Art zu beruhen. *Ae. caudata* wächst meistens an der westlichen Küste Kleinasien und auf der südlichen Balkanhalbinsel. Beide Arten haben ein gemeinsames Areal.

*Comopyrum.*

*Karyotypus.* Zwei Arten, *Ae. comosa* und *Ae. Heldreichii*, wurden analysiert. Sie haben auffallend ähnliche Chromosomen. Charakte-

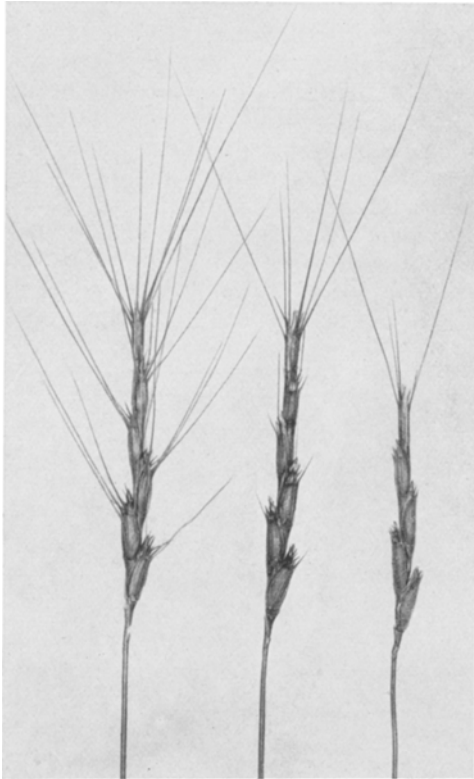


Abb. 2. a: *Ae. triuncialis typica*. b: *Ae. triuncialis persica*. c:  $F_1$  Bastard.

istisch für diese Arten ist das Vorhandensein der dreischenkigen Chromosomen. Das Längenverhältnis der beiden Arme ist  $< 2 : 1$ , wobei das lange und zylindrische Anhängsel weit von dem Mittelstück absteht. Es existiert bei diesem Typus kein Köpfchen-Chromosom.

*Morphologie und Areal.* Ährenform ähnlich wie bei *Polyeides*. Sie weicht aber darin ab, daß die Deckspelzengrannen schwach entwickelt sind, und daß mehrzählige Spelzen nur am obersten Ährchen vorkommen. Balkanhalbinsel und westliches Kleinasien.

*Amblyopyrum.*

*Karyotypus.* Eine einzige Art, *Ae. mutica*, gehört zu dieser Sektion. Ein dreischenkiges Chromosom, ähnlich wie das bei der vorigen Sektion, und 6 V- bis L-förmige Chromosomen sind vorhanden.

*Morphologie und Areal.* Ähre sehr lang

(bis 24 cm), einzeilig aus vielen Ährchen zusammengesetzt, linear *unbegrant*; Ährchen vielblütig, zur Reifezeit meist in einzelne Ährchen zerfallend, wobei jedes zusammen mit dem ihm zugehörnden unteren Spindelgliede abfällt (keilförmiger Typus). Diese Sektion ist morphologisch am stärksten verschieden von den anderen Sektionen und ist nach EIG der einzige Vertreter von Subgenus *Amblyopyrum*. Ihrer Ährenform nach steht sie *Agropyrum* nahe. Areal. Endemisch in Kleinasien und im türkischen Armenien.

*Sitopsis.*

*Karyotypus.* Vier Arten sind untersucht worden. *Ae. speltoides* und *Ae. Aucheri* weisen ein identisches Idiogramm auf, während alle anderen mehr oder weniger von beiden abweichen.



Abb. 3. Ähren aus dem Rückkreuzungsversuch mit *Ae. caudata*  $\times$  *cylindrica*. a:  $F_1 \times Ae. caudata$ ,  $2n = 14$  (7II). b:  $F_1 \times Ae. cylindrica$ ,  $2n = 27$  (12II + 1III oder 13II + 1I).

Vier Arten haben alle ein dreigliedriges Chromosom. Das Anhängsel bei *Ae. bicornis* ist seiner kugeligen Gestalt nach sehr verschieden von dem der anderen Arten. Außerdem hat diese

Art noch ein typisches dreigliedriges Chromosom, welches niemals in anderen Arten der Gattung beobachtet wurde. Das Mittelstück dieses Chromosoms ist sehr kurz und mit dem verlängerten Anhängsel ununterbrochen verbunden (vgl. Schema in Tabelle 2).

**Morphologie und Areal.** Ähre zweizeilig aus elliptischen oder linearen Ährchen zusammengesetzt. Die Grannen verteilen sich nur auf den Deckspelzen gleichmäßig, und zwar treten sie stets nur in der Einzahl auf. Die Ähre zerfällt in einzelne Ährchen (keilförmiger Typus). Die Pflanzen dieser Sektion zeigen Spuren von Kielbildung auf dem oberen Teil der Hüllspelze, wodurch sie dem Subtribus *Triticeae* nahe stehen.

Das Gebiet dieser Sektion ist relativ beschränkt und deckt das mittel-südliche Areal. Das Zentrum liegt ungefähr in Palästina; von dort verbreiten sich 2 Arten (*Ae. speltoides* und *Ae. Aucheri*) nach Norden (Kleinasien) und 2 Arten (*Ae. bicornis* und *Ae. longissima*) nach der südwestlichen Küste Ägyptens.

#### *Vertebrata.*

**Karyotypus.** *Ae. squarrosa* hat ein dreigliedriges Chromosom, zwei fast V-förmige, und vier L- oder J-förmige Chromosomen. Das Idiogramm von *Ae. crassa* konnte die Verfasserin nicht näher analysieren. Sie gibt 8 Gruppen an. Davon sind drei dreigliedrig und die übrigen V bis J. Falls sie noch weiter analysieren würde, könnte sie mit größter Wahrscheinlichkeit einen Satz von *Ae. squarrosa* identifizieren (vgl. Genomanalyse).

#### *Gastaropyrum.*

**Karyotypus.** Eine einzige Art, *Ae. ventricosa*; sie hat ein Köpfchen-Chromosom und gleich- oder ungleichschenklige Chromosomen in variiender Armlänge.

**Morphologie und Areal von *Vertebrata* und *Gastaropyrum* (= *Pachystachys* EIG).** Ähre meist lang, zylindrisch oder perlschnurförmig, meist dick mit 5—8 Ährchen. Zur Reifezeit in einzelne Ährchen zerfallend (faßförmiger Typus). Ährchen eiförmig aufgeblasen. *Ae. ventricosa* steht vollständig isoliert von den übrigen Arten. Sein Areal ist an der westlichen afrikanisch-europäischen Mittelmeerküste, während die anderen Arten (*Ae. crassa* und *Ae. squarrosa*) asiatisch sind.

### 3. Morphologische Beobachtungen über die Artbastarde.

Die Merkmale, die die Gattung sowie ihre Sektionen charakterisieren, beschränken sich

hauptsächlich auf die Ähre. Besonders zwei Eigenschaften, die Brüchigkeit der Ähre zur Reifezeit und die Begrannung der Hüllspelzen, habe ich hier zum Gegenstand meiner Aufmerksamkeit gemacht.

Bezüglich der Brüchigkeit der Ähre können 3 Typen unterschieden werden: 1. Atfallen als Ganzes (*Umbellulata*-Typ), 2. faßförmiger Typ und 3. keilförmiger Typ. Tabelle 3 orientiert über das Auftreten dieser Eigenschaft in den verschiedenen Sektionen. Das Vorhandensein bzw. Fehlen der Grannen, wie auch die Stelle, an der sie sich entwickeln (auf den obersten und seitenständigen Ährchen) sowie ihre Zahl bieten wichtige Anhaltspunkte für die Gliederung der Gattung in Sektionen und Arten (Tabelle 4).

Tabelle 3. Typ des Brechens der Ährenspindel bei den reinen Arten von *Aegilops*.

Typus	<i>Umbellulata</i>	faßförmig	keilförmig
Sektion (Arten)	<i>Polyeides</i> <i>Comopyrum</i> <i>Cylindropyrum</i> ( <i>Ae. caudata</i> ) <i>Sitopsis</i> ( <i>Ae. Aucheri</i> )	<i>Cylindropyrum</i> ( <i>Ae. cylindrica</i> ) <i>Vertebrata</i>	<i>Amblyopyrum</i> <i>Sitopsis</i> ( <i>Ae. speltoides</i> ) ( <i>Ae. longissima</i> ) <sup>1</sup> ( <i>Ae. bicornis</i> )

<sup>1</sup> Der größere Teil der Ähre von *Ae. longissima* fällt oft im ganzen ab, während der andere Teil am Halme zurückbleibt.

Tabelle 4. Begrannung der Hüllspelze der obersten Ährchen und Systematik von *Aegilops*.

vielgrannig	eingrannig	unbegrannet
<i>Polyeides</i> <i>Comopyrum</i>	<i>Comopyrum</i> <i>Cylindropyrum</i> <i>Vertebrata</i>	<i>Amblyopyrum</i> <i>Sitopsis</i> <i>Vertebrata</i>

Nach vergleichend morphologischen Untersuchungen über den Tribus *Hordeae* kommt EIG (1929) zu dem Schluß, daß die Evolution dieser zwei Ährenmerkmale nach der folgenden Richtung stattgefunden hat:

Ährentypen . . . . .

keilförmig → faßförmig → *Umbellulata*-Typ.

Begrannung auf der Hüllspelze . . . . .

unbegrannet → eingrannig → vielgrannig.

Somit ist für die Entwicklung der Gattung *Aegilops* die Reihenfolge anzunehmen: 1. Untergattung *Amblyopyrum* mit der Sektion *Anathera* (einzige Art *Ae. mutica*, die eine besondere Stellung auf dem Wege der Entwicklung ein-

nimmt), 2. *Eu-Aegilops* mit den Sektionen *Platystachys*, *Pachystachys*, *Monoleptathera*, *Macrathera*, *Pleionathera*. Die nach EIG jüngste Sektion *Pleionathera* (*Polyeides* in dieser Arbeit) weicht am meisten von den anderen Gattungen des Tribus *Hordeae* ab. In der vorliegenden Beschreibung möchte ich ein neues Gruppie-

wickelte Ährentyp (*Umbellulata*-Typ) ist in vielen Fällen dominierend gegenüber den anderen zwei Typen. *Polyeides*, die jüngste Sektion, dominiert am stärksten. *Comopyrum* und *Cylindropyrum* (*Ae. caudata*) sind dagegen sehr schwach. Der Bastard zwischen *Ae. caudata* und *bicornis* zeigt die Eigenschaften der beiden

Tabelle 5. Art des Brechens der Ährenspindel bei den  $F_1$ -Bastarden zwischen Arten mit verschiedenen Ährentypen.

A) *Umbellulata*-Typ × faßförmiger Typ

Ährentypen	<i>Umbellulata</i>	Umb. + (faßf.)	Umb. + faßf.	schwer oder gar nicht zerbrechlich
<i>Polyeides</i> × <i>Vertebrata</i> . .	<i>crassa</i> × <i>ovata</i> <i>ovata</i> × <i>ventr.</i> <i>triaris</i> × <i>ventr.</i>	<i>triunc.</i> × <i>ventr.</i> <i>ovata</i> × <i>ventr.</i> <i>ventr.</i> × <i>umbell.</i> <i>triaris</i> × <i>crassa</i>		<i>squarr.</i> × <i>ovata</i>
<i>Polyeides</i> × <i>Ae. cylindrica</i> . .	<i>triaris</i> × <i>cyl.</i>	<i>ovata</i> × <i>cyl.</i> <i>cyl.</i> × <i>umbell.</i>	<i>triunc.</i> × <i>cyl.</i>	
<i>Ae. caudata</i> × <i>Vertebrata</i> . .				<i>caud.</i> × <i>squarr.</i> <i>caud.</i> × <i>ventr.</i>
<i>Ae. caudata</i> × <i>Ae. cylindrica</i>			<i>caud.</i> × <i>cyl.</i>	
<i>Comopyrum</i> × <i>Vertebrata</i> . .				<i>uniaris.</i> × <i>squarr.</i> <i>comosa</i> × <i>squarr.</i> <i>cyl.</i> × <i>uniaris.</i>
<i>Comopyrum</i> × <i>Ae. cylindrica</i>				

B) *Umbellulata*-Typ × keilförmiger Typ

Ährentypen	<i>Umbellulata</i>	Umb. + keilf.	keilförmig	schwer oder gar nicht zerbrechlich
<i>Polyeides</i> × <i>Sitopsis</i> . . .	<i>ovata</i> × <i>spelt.</i> <i>spelt.</i> × <i>umbell.</i> <i>biunc.</i> × <i>long.</i> <i>long.</i> × <i>caud.</i>			
<i>Ae. caudata</i> × <i>Sitopsis</i> . .		<i>caud.</i> × <i>bicor.</i> (Abb. 4e)		<i>spelt.</i> × <i>caud.</i>
<i>Ae. Aucheri</i> × <i>Sitopsis</i> . .			<i>spelt.</i> × <i>Aucheri</i>	
<i>Comopyrum</i> × <i>Sitopsis</i> . .				<i>uniaris.</i> × <i>bicor.</i> <i>comosa</i> × <i>mutica</i>
<i>Comopyrum</i> × <i>Amblyopyrum</i>				

C) Keilförmiger Typ × faßförmiger Typ

Ährentypen	Umb. + (keilf.)	keilförmig	faßförmig	
<i>Sitopsis</i> × <i>Ae. cylindrica</i> . .	<i>cyl.</i> × <i>bicornis</i>		<i>cyl.</i> × <i>long.</i>	
<i>Sitopsis</i> × <i>Vertebrata</i> . . .		<i>squarr.</i> × <i>bicor.</i>		

Bei den in Klammer gesetzten Typen bricht die Ähre bei nur leichtem Druck schon ab.

run gssytem der *Aegilops*-Arten auf cytologischer Grundlage versuchen (Tabelle 12). Abgesehen von einigen Abweichungen ist dies System identisch mit SENJANINOVA-KORCZAGINAS System.

Meine eigenen Beobachtungen in bezug auf die Ährentypen der  $F_1$ -Bastarde finden sich in Tabelle 5 zusammengestellt.

Das Auftreten oder Nichtauftreten eines Merkmals wird durch das Zusammenwirken der elterlichen Genome bestimmt. Der höchst ent-

Eltern, d. h. die Ähre bricht sowohl als Ganzes wie auch keilförmig ab (Abb. 4e). Die Morphologie des Bastardes paßt nicht mit der Ansicht über die Entstehung des *Ae. cylindrica* durch *Ae. caudata* × *bicornis*.

Die Beziehung zwischen faß- und keilförmigen Typen ist wenig untersucht. Unter 3 Fällen konstatierte ich einmal den faß- und einmal den keilförmigen Ährentyp (Abb. 4d) und einmal die Ähre, die spontan als Ganzes und auch bei leichtem Druck keilförmig abbricht. Das Auf-

treten des *Umbellulata*-Typ bei *Ae. cylindrica*  $\times$  *bicornis* und *Ae. cylindrica*  $\times$  *caudata* wird durch die Annahme der Existenz eines *Caudata*-Genoms in *Ae. cylindrica* erklärt<sup>1</sup>. Der  $F_1$ , *Ae. cylindrica*  $\times$  *caudata* wurde mit Pollen von *Ae. cylindrica* bzw. *caudata* bestäubt. Zwei Pflanzen aus  $F_1$   $\times$  *caudata* waren morphologisch identisch mit *Ae. caudata* (Abb. 3a), während eine aus  $F_1$   $\times$  *cylindrica* vollkommen gleich mit *Ae. cylindrica* ist (Abb. 3b).

Als Kombinationsnovum haben wir solche Ähren beobachtet, die sich gar nicht oder nur schwer brechen lassen. Einige davon dürften zu früh geerntet sein. Doch gibt es Fälle, wo die Ähre tatsächlich ganz zäh ist.

In bezug auf die Begrannung der Hüllspelze der obersten (sowie der seitenständigen) Ährchen habe ich folgende Erfahrungen gemacht:

Hüllspelze . . . . .

unbegrannt < eingrannig < vielgrannig.

Diese Reihenfolge der Dominanz oder Prävalenz konnte ich bei fast allen Kombinationen der Arten innerhalb der Untergattung *Euaegilops* feststellen. Doch bei einem Bastard zwischen zwei Untergattungen, *Ae. comosa*  $\times$  *Ae. mutica*, und bei einem intraspezifischen Bastard, *Ae. triuncialis typica*  $\times$  *Ae. triuncialis persica*, war das Verhältnis umgekehrt, d. h. unbegrannt > vielgrannig (Abb. 2). Beim ersten Bastard dominiert das Unbegranntheit, während beim zweiten die Ähre meistens kurz, selten lang begrannt ist.

Das Unbegranntheit der Deckspelzen von *Ae. caudata* ist bei allen Bastardkombinationen dominierend, z. B. sind die Bastarde *Ae. caudata* (unbegrannt)  $\times$  *bicornis* (begrannt)<sup>2</sup> und *Ae. caudata*  $\times$  *speltoides* unbegrannt. Die Begrannung der Deckspelze von *Ae. speltoides* dominiert aber über das Unbegranntheit von *Ae. Aucheri*. Die  $F_2$ -Nachkommen zeigen eine monofaktorielle Spaltung (Genomanalyse IV).

#### 4. Ergebnisse der Genomanalyse und Diskussion.

Zwei Genome sind homolog, wenn ihre Elemente, die Chromosomen, paarweise linearhomologe Loci in derselben Reihenfolge angeordnet besitzen. Infolgedessen konjugieren sie in der ersten Reifungsteilung konstant und typisch und werden ohne Schädigung der Gonen bzw. Zygo-

ten ausgetauscht. Dieses Prinzip der Genomanalyse erfährt stets eine Komplikation durch das Vorkommen von Univalenten, welche die Fruchtbarkeit der Bastarde stark herabsetzen. Nehmen wir als Beispiel einen triploiden Bastard, *Ae. cylindrica*  $\times$  *caudata*, mit  $7_{II} + 7_I$  an.



Abb. 4. a: *Ae. squarrosa*, b: *Ae. bicornis*, c: *Ae. caudata*, d: *Ae. squarrosa*  $\times$  *bicornis*, e: *Ae. caudata*  $\times$  *bicornis*.

Um die Homologie der beiden Genome zu beweisen, muß man vorzugsweise die Rückkreuzung mit dem diploiden Elter (*Ae. caudata*) vornehmen. In diesem Bastard entstehen 7 chromosomige Gameten einmal, je 128 (d. h.  $2^7$ ), falls die Univalenten dem Zufall nach verteilt werden. Durch die Elimination der Univalenten wird die Häufigkeit der 7 chromosomigen Gameten höher. Bei *Ae. cylindrica*  $\times$  *Ae. caudata* ( $7_{II} + 7_I$ ) habe ich wirklich zweimal in 220 Blütchen 7 chromosomige Gameten (die sicher durch

<sup>1</sup> Es sei hier nebenbei erwähnt, daß die Ähre von *Ae. cylindrica*  $\times$  *Triticum vulgare* auch *Umbellulata*-Typ zeigt.

<sup>2</sup> Der Bastard hat jedoch Grannen auf den Hüllspelzen, welche Eigenschaft hier dominierend ist (Abb. 4 b, c und e).

Rekombination der *Ae. cylindrica*- und *caudata*-Chromosomen entstanden sind) festgestellt (KIHARA, 1937). Die eine von diesen beiden Gameten hat mit *caudata*-Pollen eine diploide Pflanze hinterlassen, welche vollkommen fertil war. Sie ergab monofaktorielle *Albino*-Keimlinge in den Folgegenerationen. In dem anderen Falle wurden auch 7<sub>II</sub>chromosomige Nachkommen erzeugt. Die Pflanze war ziemlich hoch steril und spaltete lebensunfähige *xantha*-Keimlinge (25%) ab. Wahrscheinlich existieren bei polyploiden Arten viele letale Gene, die die Gameten sowie Zygoten eliminieren. Sie manifestieren sich gar nicht, weil das normale Allel im anderen Genom existiert (vgl. KIHARA, 1937).

Die Anwesenheit der letalen Gene sowie auch der Faktorenaustausch (crossing-over) von semihomologen Chromosomen (KIHARA und NISHIYAMA, 1937) machen die Fruchtbarkeit viel ge-

ringer, als wir früher theoretisch zu errechnen vermochten.

### *Polyeides*.

Unter *Polyeides* hat man bis jetzt keine Kreuzung mit *Ae. turcomanica* beobachtet. Deshalb wird diese Art außer acht gelassen. Die übrigen 8 Arten können 28 Kombinationen ergeben, falls die Richtung der Kreuzung nicht berücksichtigt wird. Hiervon sind 17 schon untersucht worden (Tabelle 6).

Fangen wir mit der Kombination *Ae. ovata* × *Ae. umbellulata* an. Dieser Bastard hat 7<sub>II</sub> + 7<sub>I</sub>. Die Bivalenten sind ebenso fest wie bei *Ae. umbellulata* gebunden (Abb. 5a, b). Ein Trivalentes findet man fast immer (Abb. 5c). Wiederholte Rückkreuzung blieb bis jetzt erfolglos. Doch der Umstand, daß der Prozentsatz der guten Pollenkörner 0,82 betrug und die Geminibildung zweier Genome konstant und

Tabelle 6. Genomanalyse der Sektion *Polyeides*.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Anzahl der homologen Genome	Fruchtbarkeit
KIHARA	1937	<i>ovata</i> × <i>umbellulata</i>	7	—7	I (fast immer)	I	0,00
VON BERG	1937	<i>variabilis</i> × <i>umbellulata</i>	7—8 (7)	—7	0—I	I	—
PERCIVAL	1932	<i>ovata</i> × <i>triaristata</i> 6 x	6—7	2—4	—	—	—
KIHARA	1937	<i>biuncialis</i> × <i>ovata</i>	10—13 (12)	—10	0—2	(I)	0,00
KIHARA	1937	<i>ovata</i> × <i>variabilis</i>	6—8	1—4	(0—3) III (0—I) IV	I	0,31
KIHARA	1929	<i>ovata</i> × <i>triuncialis</i>	5—11 (7-9)	—	0—6	I	—
LONGLEY u. SANDO	1930	<i>ovata</i> × <i>triuncialis</i>	0—7	—	—	—	—
KIHARA u. NISHIYAMA	1937	<i>biuncialis</i> × <i>triaristata</i> 4 x	5—10 (8)	0—5	(0—2) III (0—I) IV	(I)	—
KIHARA	1937	<i>triaristata</i> 4 x × <i>variabilis</i>	5—9	3—5	0—I	I	0,00
LINDSCHAU u. OEHLER	1936	<i>triaristata</i> 4 x × <i>truncialis</i>	0—9 (5)	0—2	0—I	I <sup>s</sup>	3,15
KIHARA	1937	<i>triaristata</i> 6 x × <i>triuncialis</i>	+ 7 (—9)	—4	0—I	(I)	0,00
KIHARA u. NISH.	1937	<i>columnaris</i> × <i>biuncialis</i>	7—9 (8)	—7	(0—2) III (0—I) IV	I	0,00
KIHARA u. NISH.	1937	Rec.	6—9 (7)	—7	0—I	I	0,00
LINDSCHAU u. OEHLER	1936	<i>triuncialis</i> × <i>columnaris</i>	6—12 (10)	0—5	0—2	I	6,04
KIHARA	1937	<i>biuncialis</i> × <i>variabilis</i>	—7	—5	0—I	(I)	0,00
KIHARA	1937	<i>triuncialis</i> × <i>biuncialis</i>	6—9	—4	—I III —I IV	I <sup>s</sup>	0,00
KIHARA u. NISHIYAMA	1937	<i>Kotschy</i> × <i>biuncialis</i>	6—9 (7)	1—5 (3—4)	(0—I) III (0—I) IV	I	0,33
KIHARA	1937	<i>variabilis</i> × <i>Kotschy</i>	13—14	—12	(0—2) III (0—2) IV	2*	69,26 (13,74) <sup>1</sup>
LILIENFELD u. KIHARA	1937	Rec.	13—14	—12	(0—2) III —I IV	2*	75,49 (13,51) <sup>1</sup>
LINDS. u. OEHLER	1936	Rec.	12—14 (14)	fest	0—I	2	hochfert.
LINDS. u. OEHLER	1936	<i>variabilis</i> × <i>triuncialis</i>	2—12 (7)	0—5	selten	I	1,50
KIHARA	1937	Rec.	7—9	—4	(0—3) III (0—I) IV	(I)	—
KIHARA	1937	<i>triaristata</i> 6 x × 4 x	14	14	oft IV	2	48,56 (29,09) <sup>1</sup>
LILIENFELD u. KIHARA	1937	Rec.	14	14	oft Kompl.	2	43,13 (20,45) <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Isoliert. s = semihomolog. \* Fast echthomolog. (I) Ein Genom wahrscheinlich homolog.



fest ist, läßt nur die eine Deutung zu, daß eines der beiden Genome von *Ae. ovata* mit einem von *Ae. umbellulata* vollständig übereinstimmt (vgl. Genomanalyse IV). Dieser Schluß findet auch seine Bestätigung in der Karyotypanalyse, wie wir schon gesehen haben.

Der Bastard *Ae. variabilis* × *umbellulata* hat ein auffallend ähnliches Konjugationsverhältnis. Nach VON BERG (1937) ist die Chromosomenformel für diesen Bastard  $7_{II} + 7_I$  genau dieselbe wie bei dem vorigen Bastard. Ein Genom von den beiden *Variabilis*-Genomen muß, wie VON BERG richtig gedeutet hat, wieder mit dem von *Ae. umbellulata* identisch sein. Mein Resultat bei dem Bastard *Ae. ovata* × *variabilis* bestätigt diese Annahme vollkommen. Hier habe ich  $\pm 7$  Bivalente gefunden. Die Sterilität dieses Bastards war nicht vollkommen (KIHARA, 1937). Seine  $F_4$ -Nachkommen sind tetraploid geworden. Sie haben normale Fruchtbarkeit und dieselbe Morphologie wie *Ae. variabilis*.

*Ae. Kotschyi* hat fast völlig mit *Ae. variabilis* übereinstimmende Genome (LINDSCHAU und OEHLER, 1936; KIHARA, 1937). Der Bastard *Ae. variabilis* × *Kotschy* und rez., zeigt  $10_{II} + 2_{IV}$ ,  $11_{II} + 1_{IV}$ , ...  $14_{II}$ . Diese Komplexbildung läßt sich durch zweifachen Segmentaustausch erklären.

Die übrigen tetraploiden Arten sind bisher noch nicht genau analysiert. Trotzdem scheint diesen Arten, soweit wir sehen konnten, allen ein Genom gemeinsam, das höchstwahrscheinlich mit demjenigen des *Ae. umbellulata* völlig oder doch sehr weitgehend homolog ist. Die Karyotypanalyse spricht ebenfalls hierfür. Somit kann man schließen, daß ein Grundgenom allen Arten gemeinsam ist, und zwar muß C dieses Genom sein, weil wir schon ein gemeinsames Genom für *Ae. triuncialis* und *Ae. ovata*

festgestellt haben, welches C genannt wurde. Dieses C-Genom wurde auch bei den Arten anderer Sektionen (*Ae. caudata*, *cylindrica* und *ventricosa*) bemerkt. Die obigen und letzteren Sektionen gemeinsamen C-Genome bilden zusammen die C-Serie. Sie variieren von Art zu Art innerhalb einer Sektion wenig, doch von Sektion zu Sektion stark (Tabelle 7). Das C-Genom von *Ae. caudata* ist echt homolog mit

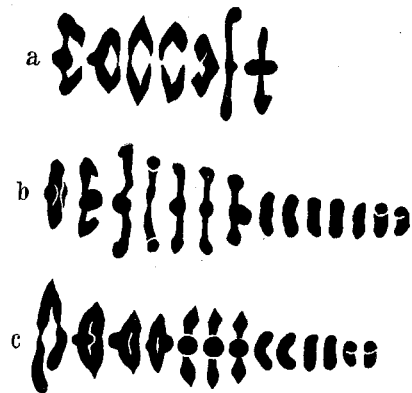


Abb. 5. a: *Ae. umbellulata*  $7_{II}$ . b—c: *Ae. ovata* × *umbellulata*. b:  $7_{II} + 7_I$ . c:  $11_{II} + 6_{II} + 6_I$ . (1900 fach).

einem Genom von *Ae. cylindrica*, wogegen es dem der Sektion *Polyeides* (*Ae. umbellulata*, *ovata*, *columnaris*, *variabilis* und *Kotschy*) ziemlich fern steht. Diese beiden sind jedoch so weitgehend homolog, daß in gewissen Kombinationen 6—7 Bindungen, darunter bis zu 4 fest gefunden worden sind (Tabelle 7). Darum möchte ich das C-Genom der *Polyeides*-Sektion in der C-Serie behalten unter der etwas veränderten Bezeichnung  $C^u$ . Das Symbol des *Umbellulata*-Genoms ist demnach  $C_{umb}^u$ .

Tabelle 7. Analyse der „C-Serie“.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Fruchtbarkeit
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>umbellulata</i>	3—6	0—1	0—1	0,00
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>ovata</i>	6—7	0—2	(0—2)III —IV	0,00
KIHARA	1937	Rez.	5—7	0—1	0—1	—
BLEIER	1928	Rez.	7—0	—	—	—
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>columnaris</i>	6—7	0—4	0—3	0,00
KIHARA u. NISHIYAMA	1937	<i>caudata</i> × <i>variabilis</i>	3—8 (5)	0—1	(0—3)III (0—1)IV	0,00
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>Kotschy</i>	3—7 (6)	0—1	0—3	0,00
AASE	1930	<i>cylindrica</i> × <i>ovata</i>	3—8	0—2	0—4	—
PERCIVAL	1930	<i>cylindrica</i> × <i>ovata</i>	7—13	wenig	—	—
KAGAWA u. CHIZAKI	1934	<i>cylindrica</i> × <i>ovata</i>	6—11?	—	0—4	—
AASE	1930	Rez.	3—8	0—2 (2)	0—4	—
PERCIVAL	1930	Rez.	7—13	wenig	—	—
KIHARA u. LILIENFELD	1932	Rez.	9—12	3—6	0—3	0,00

Tabelle 8. Genomanalyse der Sektion *Cylindropyrum*.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Anzahl der homologen Genome	Fruchtbarkeit
KIHARA IWATA	1937 1938	<i>caudata</i> × <i>cylindrica</i> <i>truncialis typica</i> × <i>truncialis persica</i>	7 13—14	—7 —14	0—2 (I) —III	I 2*	0,07 43,56 65,57(Rez.)

\* Fast echthomolog.

*Cylindropyrum*.

Betreffs *Ae. persica*, die nach BOISSIER *Ae. cylindrica* am nächsten stehen sollte, wurde von EIG bewiesen, daß diese Art nichts anderes als eine Varietät von *Ae. truncialis* darstellt. Sie ist nur eine unbegrannte Form (unbegrenzt auf den Spelzen der seitenständigen Ährchen) dieser Art (Abb. 2). SENJANINOVA-KORCZAGINA (1932) hat aber, nach karyomorphologischen Studien vorgeschlagen, *Ae. persica* wieder eine selbständige Stelle einzuräumen. Der Bastard zwischen *Ae. truncialis typica* und *Ae. persica* zeigt aber eine verhältnismäßig regelmäßige Konjugation (Tabelle 8) und ziemlich hohe

weisen eindeutig auf Homologie des *Caudata*-Genoms mit einem der beiden *Cylindrica*-Genome CD hin. Weil *Ae. caudata* kein mit Dinkel (ABD) homologes Genom aufweist, muß es das Genom C besitzen.

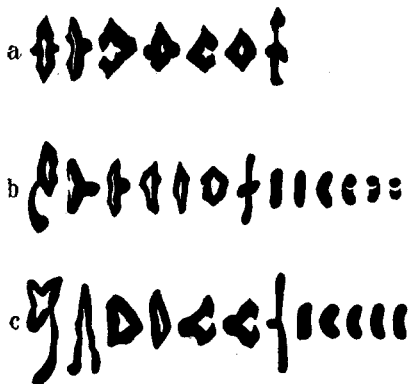
Das Resultat der Karyotypanalyse stimmt vollkommen mit demjenigen der Genomanalyse überein. Die Vermutung SENJANINOVA-KORCZAGINA's, daß *Ae. cylindrica* außer C noch ein *Bicornis*-Genom haben soll, scheint unrichtig zu sein. Der Bastard *Ae. cylindrica* × *bicornis* hatte keine feste Bindung (Tabelle 10), wie wir sie bei *Ae. caudata* × *cylindrica* festgestellt haben.

*Comopyrum*.

Diese Sektion umfaßt 3 Arten (*Ae. comosa*, *Ae. Heldreichii* und *Ae. uniaristata*). Der Bastard *Ae. Heldreichii* × *comosa* hat immer 5II + 1IV. 5 Bivalente sind sehr fest gebunden. Das Tetravalente ist fast immer offen (N oder U). Der Bastard ist hoch fertil (83,7%). Es ist anzunehmen, daß die Genome der beiden Eltern durch einmalige Translokation oder einmaligen Segmentaustausch sich differenzierten (KIHARA, 1937).

*Ae. uniaristata* steht aber den anderen Arten ziemlich fern. Der Bastard *Ae. comosa* × *uniaristata* hat 2—6 Bivalente. Der Prozentsatz der guten Pollen ist 0,42. Der Bastard ist dementsprechend schwach fertil (0,36%).

Soweit wir untersucht haben, zeigen sich die Genome von *Ae. comosa* (M) nicht homolog mit denjenigen der Analysatoren (*Ae. caudata*, *Ae. umbellulata* usw.). Gute Pollen konnte ich bei *Ae. uniaristata* × *umbellulata* ziemlich reichlich (1,59%) erhalten. Der Bastard war aber gänzlich steril. Wahrscheinlich gab es keinen Pollenlieferanten in der Nähe. Das Genom von *Ae. uniaristata* ist semihomolog mit M von *Ae. comosa*. Die beiden Genome stehen dermaßen weit auseinander, daß wir sie gemäß unserer bisherigen Übung lieber mit verschiedenen Buchstaben symbolisieren möchten. Bis wir eine morphologische Begründung finden zur Abtrennung von *Ae. uniaristata* aus *Comopyrum*, wollen wir *Ae. uniaristata* in dieser Sektion behalten. Die bisherigen wichtigen Befunde findet man in Tabelle 9.

Abb. 6. a: *Ae. caudata* 7II. b—c: *Ae. caudata* × *cylindrica*. b: 13II + 6II + 6I. c: 2III + 5II + 5I. (1900 fach).

Fruchtbarkeit. Es dürfte nicht notwendig sein, diese eine als eine selbständige Art zu betrachten. In dieser Hinsicht ist es sehr interessant, daß SEARS (1939) eine amphidiploide Pflanze aus der Kreuzung *Ae. caudata* × *umbellulata* erzeugt hat. Diese Pflanze ist sehr ähnlich *Ae. truncialis typica* (nicht *persica*!). SOROKINA (1937) hat auch eine  $F_1$  gezogen, die ebenfalls sehr *typica* ähnelt. Die Genomanalyse von *typica* und *persica* mit der neuen Allotetraploiden mag diese Frage sicher lösen.

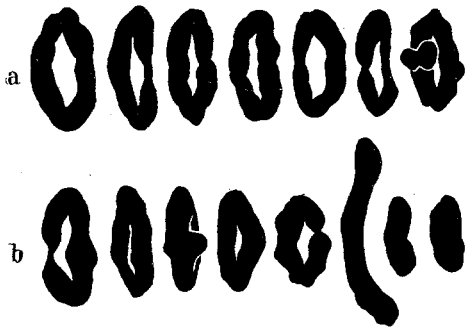
*Ae. caudata* × *cylindrica* hat 7 II + 7 I (Tabelle 8). Die Bivalenten sind sehr fest gebunden, wie bei der reinen Art *Ae. caudata* (Abb. 6 a—c). 1—2 Trivalente sind oft zu sehen (Abb. 6 b, c). Die Rückkreuzung mit den Eltern sowie die genetischen Untersuchungen

Tabelle 9. Analyse von *Comopyrum*.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Anzahl der homologen Genomen	Fruchtbarkeit
KIHARA	1937	<i>Heldreichii</i> × <i>comosa</i>	7	5	IIV	I*	83,74 (8,33) <sup>1</sup>
KIHARA	1937	<i>comosa</i> × <i>uniaristata</i>	2—6	0—I	(0—I)	0	0,36
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>uniaristata</i>	4—6	0—I	(0—I)	0	0,00
KIHARA	1937	<i>comosa</i> × <i>caudata</i>	4—5 (5)	2—3	0—2	0	0,00
KIHARA	1937	<i>comosa</i> × <i>umbellulata</i>	0—6	0	0—2	0	0,00
KIHARA	1937	<i>uniaristata</i> × <i>umbellulata</i>	3—5	0	0—I	0	0,00
VON BERG	1937	<i>umbellulata</i> × <i>uniaristata</i>	1—7	—2	—2III —IIV	—	—

<sup>1</sup> Isoliert. \* Fast echthomolog.*Amblyopyrum*.

Eine einzige Art in dieser Sektion, *Ae. mutica*, wurde fast gar nicht untersucht. Der Bastard *Ae. mutica* × *comosa* hat 3—7 Bindungen. Bis zu 5 feste Bindungen und (0—I)<sub>III</sub> wurden festgestellt. Die Fruchtbarkeit konnte ich nicht beobachten, weil der Bastard in unserem sehr feuchten Klima vor der Reife eingegangen ist.

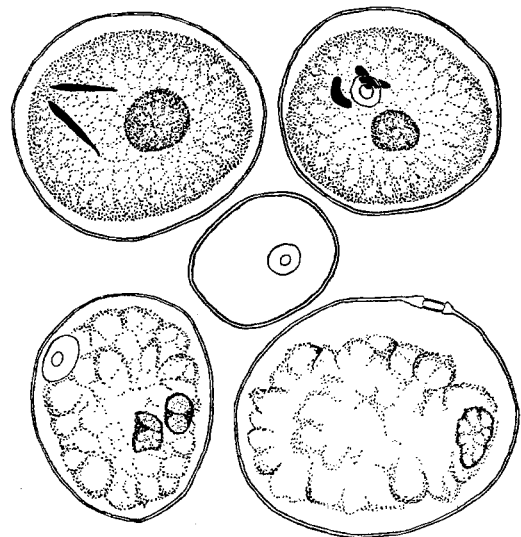
Abb. 7. a—b: *Ae. speltoides* × *bicornis*. a: 7II. b: 6II + 2I (Schmierpräp.). (1900 fach).

Gute Pollen konnte ich 20 unter 108 (18,5 %) konstatieren. Hier durfte also sowohl bei freiem Abblühen als auch bei künstlicher Bestäubung mit Elternpollen auf Ansatz gerechnet werden.

*Sitopsis*.

Hier haben wir wieder 2 Arten (*Ae. speltoides* und *Aucheri*) mit einem echt homologen Genom (S). Das Genom von *Ae. bicornis* ist ebenfalls mit S sehr nahe verwandt (Tabelle 10). Der Bastard *Ae. speltoides* × *bicornis* hat 5—7 Bivalente (Abb. 7 a, b). Die Bindungen sind sehr

fest. Nach dem karyologischen Bild habe ich sofort vermutet, daß der Bastard ziemlich hoch fertil sein muß. Die Fruchtbarkeit aus der Rückkreuzung mit *bicornis*-Pollen beträgt 2,79 %.

Abb. 8. *Ae. speltoides* × *bicornis*. 2 gute und 3 schlechte Pollenkörner. (600 fach).

Gute Pollenkörner konnte ich sogar bis zu 1,97 % finden (Abb. 8). Das Genom von *Ae. bicornis* möchte ich S<sup>b</sup> nennen. Die Genome der S-Serie wurden auf ihre Homologie mit Analysatoren (C und C<sup>a</sup>) geprüft. Kein Genom war homolog mit S. *Ae. longissima* ist noch zu wenig untersucht. Eine cytologische Untersuchung der Bastarde von *Ae. longissima* mit anderen Arten dieser Sektion findet sich überhaupt nicht.

Tabelle 10. Analyse von *Sitopsis*.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Anzahl der homologen Genome	Fruchtbarkeit
KIHARA u. LILIENFELD	1932	<i>speltoides</i> × <i>Aucheri</i>	7	5—7	0	I	61,30
KIHARA u. MEGURO	1939	<i>speltoides</i> × <i>bicornis</i>	5—7 (7)	—7	0	I <sup>s</sup>	2,79 <sup>1</sup>
KIHARA	1937	<i>cylindrica</i> × <i>bicornis</i>	2—7	0—2	vereinzelt	0	0,00
KIHARA u. NISHIYAMA	1937	<i>caudata</i> × <i>bicornis</i>	0—5 (2)	0—2	0—2	0	0,10

<sup>1</sup> Fruchtbarkeit bei der Rückkreuzung, F<sub>1</sub> × *bicornis*.

Tabelle II. Analyse von *Vertebrata*.

Verfasser	Jahr	Bastardkombination	Anzahl der Bindungen (Mode)	Anzahl der festen Bindungen	Zahl der tripart. Komplexe	Anzahl der homologen Genome	Fruchtbarkeit
KIHARA	1939	<i>caudata</i> × <i>squarrosa</i>	3—5	—2	—2	0	—
KIHARA	1939	<i>crassa</i> 4x × <i>squarrosa</i>	4—8	—3	—2	1	0,32
KIHARA	1937	<i>squarrosa</i> × <i>bicornis</i>	0—7	0—2	0—1	0	0,00
KIHARA	1939	<i>squarrosa</i> × <i>ventricosa</i>	7	—7	—1	1	0,00
KIHARA	1939	<i>ventricosa</i> × <i>crassa</i> 4x	3—7	—3	0—3 (2)	(1)	0,00
KIHARA	1939	<i>crassa</i> 6x × <i>crassa</i> 4x	14	—10	—2III	2	16,75
					—3IV		
KIHARA	1935	<i>crassa</i> 6x × <i>ventricosa</i>	7—10	—6	—3	1	0,00
KIHARA	1937	<i>ventricosa</i> × <i>umbellulata</i>	0—5 (2)	0	0—1	0	0,00
KIHARA	1937	<i>caudata</i> × <i>ventricosa</i>	4—7	0—2	0—2 (1)	1 <sup>s</sup>	0,00
KIHARA	1932	<i>ventricosa</i> × <i>cylindrica</i>	6—12	3—7	0—3	1	—
KIHARA	1935	<i>comosa</i> × <i>squarrosa</i>	3—7 (7)	0—7(3-4)	0—1	1 <sup>s</sup>	—

*Vertebrata*.

EIGs *Pachystachys* enthält 4 Arten, nämlich: *Ae. squarrosa*, *crassa*, *juvenalis* und *ventricosa*. SENJANINOVA-KORCZAGINA hat aber aus ihrer

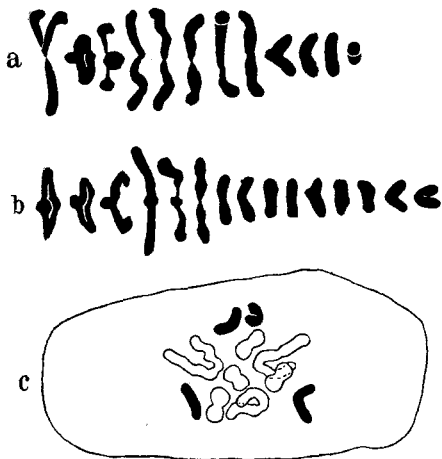


Abb. 9. *Ae. crassa* 4x × *squarrosa*. a: 1III + 7II + 4I. b: 6II + 9I. c: 3III + 4II + 4I (Polansicht). (1900 fach).

*Vertebrata*-Gruppe die letzte Art *Ae. ventricosa* gestrichen und eine monotypische Sektion *Gastropyrum* aufgestellt. Aus folgendem Grunde

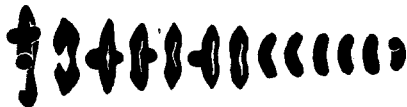


Abb. 10. *Ae. squarrosa* × *ventricosa* 1III + 6II + 6I. (1900 fach).

möchte ich diese Art in die *Vertebrata*-Gruppe mit einschließen. *Ae. juvenalis* wurde bis jetzt noch niemals zum Gegenstand cytologischer wie genetischer Untersuchung gemacht. Diese Art wird deshalb in meiner vorliegenden Überlegung nicht berücksichtigt.

Von den drei übrigen Arten habe ich alle mög-

lichen Bastardkombinationen hergestellt. Das Resultat der genomanalytischen Untersuchung ist aus Tabelle II ersichtlich. Hier ist wieder ein Genom, das *Squarrosa*-Genom, allen 3 Arten (*Ae. squarrosa*, *crassa* und *ventricosa*) gemeinsam. Dies ist der Grund, weshalb wir trotz der geographischen Isolierung *Ae. ventricosa* in die Sektion *Vertebrata* eingeschlossen wissen möchten. Unter diesen drei homologen Genomen der 3 Arten scheint das Genom von *Ae. crassa*, welches 4—7 Bindungen mit *Squarrosa*-Genom bildet (Abb. 9), den anderen ziemlich fern zu stehen. Der triploide Bastard *Ae. squarrosa* × *ventricosa* hat sehr feste Bivalente (Abb. 10).

Nach meiner bisherigen Bezeichnung ist der Genomtyp von *Ae. ventricosa* CF (KIHARA und LILIENFELD, 1932). Aus dem cytologischen sowie morphologischen Verhältnis dieser 3 Arten und der Kreuzungen zu verschiedenen Analysatoren läßt sich bestimmen, mit welchem Genom (C oder F) das Genom von *Ae. squarrosa* homolog ist. Es wird sich hierbei wahrscheinlich um das F-Genom handeln, weil der Bastard *Ae. caudata* × *squarrosa* nur 3—5 Bindungen gibt. Das andere Genom (C), das dem *Caudata*-Genom (C) sehr nahe verwandt ist, möchte ich wieder in die C-Serie einschließen und C<sup>v</sup> nennen. Das Köpfchenchromosom, das SENJANINOVA-KORCZAGINA gezeichnet hat, muß ein Bestandteil dieses Genoms sein. Die Genomformel der *Ae. ventricosa* ist deshalb C<sup>v</sup>vent F<sup>v</sup>vent. C<sup>v</sup>vent ist eine stark modifizierte Form von C<sup>u</sup>umb. Das F-Genom von *Ae. squarrosa* (F<sub>sq</sub>) hat, soweit unsere Analyse erkennen läßt, keine echt homologe Beziehung mit den anderen Analysatoren (*Ae. bicornis*, *Ae. caudata* und *Haynaldia villosa*). Hingegen steht das F-Genom in einer merkwürdig nahen Beziehung zum *Comosa*-Genom. Es finden sich zwischen ihnen 3—7 (Mode 7!) Bindungen. Unseren genomanalytischen Unter-

suchungen nach scheinen die Genome der 3 Analysatoren von *Comopyrum* (*comosa*), *Amblyopyrum* (*mutica*) und *Vertebrata* (*squarrosa*) enge Verwandtschaft aufzuweisen, während sie nur sehr fern verwandt mit denen der *Sitopsis*-Arten sind.

Der pentaploide Bastard zwischen der 4x- und 6x-Form von *Ae. crassa* hat  $14_{II} + 7_I$  wie der pentaploide *triaristata*-Bastard. Bis zu drei ringförmige Tetrapartite wurden beobachtet (Abb. 11). Die homologen Genome der beiden Formen sind deshalb durch dreimaligen Segmentaustausch differenziert. Die sieben isolierten Chromosomen sind gar nicht homolog denen der anderen Arten. Die hexaploide Form kann deshalb als eine selbständige Art betrachtet werden. Die Ansicht, daß *Ae. crassa* eine amphidiploide Art von *Ae. squarrosa* und *Ae. bicornis* sei, kann

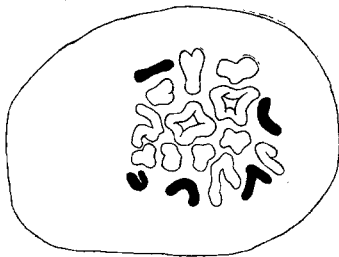


Abb. 11. *Ae. crassa* 6x × 4x.  $2_{IV} + 2_{III} + 8_{II} + 5_I$ . (1900 fach).

ich nicht teilen. Der Bastard *Ae. squarrosa* × *bicornis* weicht morphologisch völlig ab von *Ae. crassa*. Er hat einen keilförmigen Ährentyp (Abb. 4d).

Aus obigen Überlegungen möchte ich vorläufig mit Tabelle 12 eine Klassifikation der Gattung *Aegilops* im Lichte der Genomanalyse vorlegen.

Das Resultat der Genomanalyse stimmt im großen und ganzen gut mit dem Befunde der Karyotypen überein. In einigen Punkten sind die Resultate beider Methoden nicht gleich. Einen extremen Fall bildet die Differenz zwischen Karyotypenanalyse und Genomanalyse bei *Ae. triuncialis* ssp. *typica* und *Ae. triuncialis* ssp. *persica*. Nach meiner Meinung ist die Karyotypenanalyse bei manchen polyploiden Arten schwierig. Sie ist außerdem variabel, sogar innerhalb einer Art (vgl. YAMAMOTO, 1938).

Bei Genomanalyse ist die Fruchtbarkeit der Bastarde niedriger als man erwartet. Dies erklärt sich durch das Vorhandensein der letalen Gene und das crossing-over der semihomologen Chromosome. Gametisch letale Gene im einzelnen Genom sind noch nicht nachgewiesen. Aber die Erscheinung des Faktorenaustausches

Tabelle 12. Eine neue Klassifikation der Gattung *Aegilops* auf genomanalytischer Grundlage.

Polyeides	Genomtyp
<i>Ae. umbellulata</i> ZHUK. . . . .	$C_{umb}^u$
<i>Ae. ovata</i> L. . . . .	$C_{ov}^u E_{ov}$
<i>Ae. triaristata</i> WILLD. 4x. . . . .	$C_{tria-4x}^u I_{tria-4x}$
<i>Ae. triaristata</i> WILLD. 6x. . . . .	$C_{tria-6x}^u I_{tria-6x+?}$
<i>Ae. columnaris</i> ZHUK. . . . .	$C_{col}^u + ?$
<i>Ae. biuncialis</i> VIS. . . . .	$C_{biu}^u + ?$
<i>Ae. variabilis</i> EIG. . . . .	$C_{var}^u H_{var}$
<i>Ae. Kotschy</i> BOISS. . . . .	$C_{Ko}^u H_{Ko}$
<i>Ae. triuncialis</i> L. . . . .	$C_{triu}^u T_{triu}$
<i>Cylindropyrum</i>	
<i>Ae. cylindrica</i> HOST. . . . .	$C_{cyl} D_{cyl}$
<i>Ae. caudata</i> L. . . . .	$C_{caud}$
<i>Comopyrum</i>	
<i>Ae. comosa</i> SIBTH. et SM. . . . .	$M_{com}$
<i>Ae. Heldreichii</i> HOLZM. . . . .	$M_{Held}$
( <i>Ae. uniaristata</i> VIS. . . . .)	(?)
<i>Amblyopyrum</i>	
<i>Ae. mutica</i> BOISS. . . . .	$Mt_{mut}$
<i>Sitopsis</i>	
<i>Ae. speltoides</i> TAUSCH. . . . .	$S_{sp}$
<i>Ae. Aucheri</i> BOISS. . . . .	$S_{Au}$
( <i>Ae. longissima</i> SCHWEINF. et MUSCHL. . . . .)	(?)
<i>Ae. bicornis</i> (FORSK.) JAUB et SP. . . . .	$S_{bic}^b$
<i>Vertebrata</i>	
<i>Ae. squarrosa</i> L. . . . .	$F_{sq}$
<i>Ae. crassa</i> BOISS. 4x. . . . .	$F_{cr-4x} J_{cr-4x}$
<i>Ae. crassa</i> BOISS. 6x. . . . .	$F_{cr-6x} J_{cr-6x+?}$
<i>Ae. ventricosa</i> TAUSCH. . . . .	$F_{vent} C_{vent}^v$

(crossing-over) haben wir schon bei mehreren Versuchsmaterialien festgestellt (KIYARA und NISHIYAMA, 1937). Sie führt zur Defizienz und Duplikation der Chromosomenstücke und wird die Ursache für die gametische Sterilität der Bastarde.

Mit der weiteren Analyse der Gattung dürften die Genomformeln der Arten allmählich geklärt werden. Die genomanalytische Untersuchung vermag auf diese Weise nicht nur zur Lösung des Evolutionsproblems bei dieser Gattung beizutragen, sondern auch wohl die Frage der verwandtschaftlichen Beziehung zum Weizen zu lösen.

#### Literatur.

- AASE, H. C.: Cytology of *Triticum*, *Secale* and *Aegilops* hybrids with reference to phylogeny. Res. Studies of the State College of Washington 2 (1930).
- BERG, K. H. v.: Beitrag zur Genomanalyse in der Getreidegruppe. Züchter 9 (1937).

BLEIER, H.: Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden. Z. Abstammungslehre 1 (1928).

EIG, A.: Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops*. Fedde Repert spec. nov. 55. Beihefte (1929).

IWATA, K.: Karyogenetische Untersuchungen der Bastarde zwischen Varietäten der Art *Aegilops triuncialis*. Jap. J. Gen. 14 (1938).

KAGAWA, F.: A study on the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops*, based upon the comparison of chromosomes. J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo 10, (1929).

KAGAWA, F., and Y. CHIZAKI: Cytological studies on the genus hybrids in *Aegilops*. Jap. J. Bot. 7 (1934).

KIHARA, H.: Conjugation of homologous chromosomes in the genus hybrids *Triticum* × *Aegilops* and species hybrids of *Aegilops*. Cytologia 1 (1929).

KIHARA, H.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. IV. KIHARA, H., u. F. LILIENFELD: Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum*- und *Aegilops* × *Aegilops*-Bastarden. Cytologia 3 (1932).

KIHARA, H.: Idem. VII. Kurze Übersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934–36. Mem. Coll. Agric., Kyoto Imp. Univ. 41 (1937).

KIHARA, H.: Genetic studies on the chlorophyll defective segregates arising from interspecific hybrids. I. *Triticum persicum* × *T. Timopheevi*. Bot. Mag., Tokyo 51 (1937).

KIHARA, H., and I. NISHIYAMA: Possibility of crossing-over between semi-homologous chromo-

somes from two different genoms. Cytologia Fujii Jub. Vol. (1937).

LINDSCHAU, M., u. E. OEHLER: Cytologische Untersuchungen an tetraploiden *Aegilops*-Artbastarden. Züchter 8 (1936).

LONGLEY, A. E., and W. J. SANDO: Nuclear divisions in the pollen mother cells of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale* and their hybrids. J. Agric. Res. 40 (1930).

PERCIVAL, J.: Cytological studies of some hybrids of *Aegilops* sp. × wheats, and of some hybrids between different species of *Aegilops*. J. Gen. 22 (1930).

PERCIVAL, J.: Cytological studies of some wheat and *Aegilops* hybrids. Ann. Bot. 46 (1932).

SEARS, E. R.: Amphidiploids in the *Triticinae* induced by colchicine. J. Hered. 30 (1939).

SENJANINOVA-KORCZAGINA, M.: Karyo-systematical investigation of the genus *Aegilops* L. Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant-Breed 1, Ser. 2 (1932).

SOROKINA, O. N.: Contribution of the synthesis of *Aegilops* species. Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant-Breed. 7, Ser. 2 (1937).

ZHUKOVSKY, P. M.: A critical-systematical survey of the species of the genus *Aegilops* L. Bull. Appl. Bot. 18 (1928).

YAMAMOTO, Y.: Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung *Rumex*. VI. Geschlechtsbestimmung bei eu- und aneuploiden Pflanzen von *Rumex acetosa* L. Mem. Coll. Agric., Kyoto Imp. Univ. 43 (1938).

(Aus dem Forschungsinstitut der Rabbethge & Giesecke AG. Kleinwanzleben.)

## Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten.

Von **Hans Greis**.

Zur Frage stand, ob es möglich sei, in kurzer Zeit und in ausreichender Menge polyploide Formen von Gersten zu erhalten, und wie die physiologische Leistung dieser Formen gegenüber den Ausgangsformen sich ändert. Zur Herstellung polyploider Formen wurde Colchicin verwendet, als Material verschiedene Gersten (Japaner: Kobai, Chikuriu, Chinko, Baitori, Karyo; Peragis Sommergerste und Heines Hanna). Die im folgenden beschriebenen Versuche beziehen sich ausschließlich auf Kobai-gerste, die sich als am geeignetsten erwiesen hatte.

Die Ausgangsformen wurden durchwegs als Samen mit Colchicin behandelt. Die Samen wurden in Colchicininlösungen von 0,05, 0,1 0,2 und 0,4 % eingelegt und verschieden lange in der Lösung belassen. Teils kamen die Körner sofort in die Lösung, teils wurden sie in Leitungs- oder destilliertem Wasser vorgequollen. Der Erfolg hing sehr stark von der Behandlungsweise ab. Die höchste Zahl an polyploiden Pflanzen wurde bei folgender Behandlung erhalten: Die Körner wurden zuerst auf mit Leitungs- bzw. destilliertem Wasser ge-

tränktem Filtrierpapier in Petrischalen vorgequollen. Zu Beginn der Keimung wurden die Körner in 0,4 % ige Colchicininlösung für 48 Stunden eingebracht. Nach der Behandlung kamen die Körner in steriler Erde ins Gewächshaus. Auf diese Weise wurden unter 100 Körnern 14 Tetraploide und 18 Chimären erhalten, d. h. ungefähr ein Drittel der Keimlinge war chromosomal verändert.

### Morphologische Veränderungen bei den 4n-Pflanzen.

Besonders in stärkeren Lösungen wiesen viele Keimlinge eine kugelige Gestalt auf (etwa 6–7 mm Durchmesser). Sie waren auffallend blaß gefärbt. Die Chlorophyllausbildung war schlecht, die Chloroplasten an Zahl gering und stark deformiert, vielfach verklumpt. Diese Kugelkeime gingen spätestens nach 4 Wochen ausnahmslos zugrunde. Eine Freipräparierung der Keimlinge aus ihren Koleoptilen führte nicht zu einem Weiterwachsen der Kugelkeimlinge, oder die freipräparierten Keimlinge wuchsen geringfügig und gingen etwas später