

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Bastfaserforschung, Mährisch-Schönberg, jetzt Bielefeld
[Leitung: Prof. Dr. E. SCHILLING] und dem Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Halle a. d. Saale
[Leitung: Prof. Dr. H. KUCKUCK].)

Die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes (*Cannabis sativa* L.) I.

Von WALTHER HOFFMANN.

Mit 11 Textabbildungen.

A. Einleitung.

Hanf ist im allgemeinen eine dioecische Pflanze. Die seitenständigen Blütenstände der männlichen und weiblichen Pflanzen sind stark verschieden. Die männlichen Blütenstände sind trugdoldig, in den letzten Verzweigungen wickelartig. Sie bilden am oberen Teil der Stengel eine Art lockere Rispe. Die fünfzähligen männlichen Blüten sind kurzgestielt. Der weibliche Blütenstand ist das laubige Sprossende. Die ungestielten weiblichen Blüten stehen zu zweit in den Achseln kleiner Laubblätter und sind zu Scheinähren vereinigt. Sie werden auch noch zur Reifezeit von ihrem Vorblatt kapuzenartig eng eingeschlossen. Es besteht daher beim Hanf außer dem Unterschied zwischen den sehr verschieden gestalteten männlichen und weiblichen Blüten ein starker Dimorphismus der „sekundären“ Geschlechtsmerkmale (Abb. 1 und 2). Dieser Unterschied erstreckt sich unter anderem auch auf die Lebensdauer der Pflanzen, während die Männchen nach dem Ausstäuben des Pollens absterben, benötigen die Weibchen noch 2—4 Wochen bis zur Reife der Nüßchen.

Das Zahlenverhältnis der Geschlechter des Hanfes ist unter den verschiedensten Bedingungen und an den verschiedensten Samenherkünften untersucht worden. In der Regel überwiegen die Weibchen in größerem oder geringerem Maße. Im allgemeinen, vor allem bei den bisherigen Zuchtsorten, kommen auf 100 Männchen etwa 110—120 Weibchen. Das Verhältnis der Geschlechter entspricht also ungefähr einem 1:1 Verhältnis. In den meistens dicht gesäten Beständen werden die männlichen Pflanzen, die eine geringere Vitalität haben, von den robusteren weiblichen Pflanzen unterdrückt.

Seit den klassischen Untersuchungen von CORRENS an *Bryonia* (6) wissen wir, daß der Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Individuen einer rein dioecischen Art, auf einem einfach mendelnden, d. h. unifaktoriell spaltenden Erbschied beruht. Meistens ist das weibliche Geschlecht homozygot und das männliche heterozygot. Auch beim Hanf konnte der unifaktorielle Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Individuen nachgewiesen werden. Nach verschiedenen Behandlungen (Verletzungen, Einspritzungen von Chemikalien, Aufwuchs unter Kurztagbedingungen usw.) können an Pflanzen des einen Geschlechts Blüten des anderen Geschlechtes oder auch Zwitterblüten auftreten. Trotzdem ist das Geschlecht des Hanfes nicht,

wie früher angenommen wurde, phänotypisch bestimmt, sondern wird, wie MCPHEE (28) und HIRATA (13) zeigen konnten, nach dem Homoheterogametie-schema vererbt. Weibliche Pflanzen, die nach Behandlung einige männliche Blüten gebildet hatten, ergaben, geselbstet oder untereinander bestäubt, nur Weibchen. Nach Kreuzung mit männlichen Pflanzen traten dagegen Weibchen und Männchen auf. Die erhaltenen Zahlen sind zwar bei beiden Autoren nur klein, aber die Ergebnisse, die mit anderen derartigen „Subdioecisten“ erzielt wurden, lassen wohl keinen Zweifel an der Richtigkeit des Befundes (25).

Einen weiteren Beweis für die Homo- bzw. Heterogametie der Geschlechter des Hanfes lieferte das Studium der Chromosomen. Hanf ist heterochromosom, das männliche Geschlecht enthält ein ungleiches Chromosomenpaar. Das Weibchen besitzt nach den Angaben von DRIGA (n. 8, 30) außer 9paarigen Chromosomen (Autosomen) zwei dreigliedrige große Chromosomen (X-Chromosomen), während das Männchen außer den 9 Autosomenpaaren das große X-Chromosom und ein kleines, nur zweigliedriges Chromosom (Y-Chromosom) enthält. Ein ungleiches Chromosomenpaar bei den männlichen Pflanzen wurde weiterhin von MACKEY (27), HIRATA (14) u. a. (bei 16, 18) festgestellt (siehe auch S. 271), so daß heute wohl kein Zweifel mehr besteht, daß alle Hanfrassen heterochromosom sind (18).

Beim Anbau des dioecischen Hanfes erweist sich die verschieden lange Lebensdauer der beiden Geschlechter als großer Nachteil. Die männlichen Pflanzen blühen kurz vor den weiblichen auf und sterben dann, wie bereits erwähnt, wesentlich früher als diese ab. Erntet man einen Hanf zur Samenreife, was für die Rentabilität des Hanfanbaues und für die Erzeugung des Saatgutes unbedingt notwendig ist, so ist die Faser der männlichen Pflanzen verholzt und stark angeröstet, wenn nicht sogar die männlichen Pflanzen umgebrochen sind und für die Ernte damit verloren gehen. Für die Hanfzüchtung entstand daher das Problem der Züchtung eines „einhäusigen“ oder „gleichzeitig reifenden“ Hanfes, bei dem der Reifeunterschied der beiden Geschlechter wegfällt. Solche Züchtungen sind in Deutschland und Rußland in Angriff genommen worden (2, 8, 17, 29, 30). Um der Züchtung dieser Hanfsorten eine sichere Grundlage zu geben, erschien es notwendig, die Vererbungsweise der verschiedenen Geschlechtsformen des Hanfes zu untersuchen, um ein Zuchtschema aufstellen zu kön-

nen, mit dem möglichst schnell das angestrebte Zuchtziel zu erreichen ist. Solche Arbeitshypothesen sind von v. SENGBUSCH (31) und NEUER und v. SENGBUSCH (29) und GRIŠKO (8) bereits aufgestellt worden (s. Seite 258—260). Da die von mir erhaltenen Versuchsergebnisse sich mit diesen Hypothesen zur Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes nicht in Einklang bringen lassen, sollen in vorliegender Arbeit diese Hypothesen mit den aus meinen Versuchen hervorgehenden Vorstellungen verglichen werden, und an Hand des Zahlenmaterials auf ihre Stichhaltigkeit geprüft werden.

B. Material und Methoden.

Auf der Suche nach geeignetem Ausgangsmaterial für die Züchtung eines einhäusigen oder gleichzeitig reifenden Hanfes fand man andere geschlechtliche Zwischenformen als die oben erwähnten durch verschiedene Außenfaktoren hervorgerufenen einhäusigen oder zwittrigen Pflanzen, die stets den unterschiedlichen Wuchstyp haben. Der Wuchstyp erweist sich diesen Außenbedingungen gegenüber als sehr stabil. In gewissen Hanfherkünften häufiger und wahrscheinlich in allen Hanfrassen, wenn auch z. T. sehr selten, konnten nun folgende Geschlechtstypen festgestellt werden (8, 17, 29).

1. Einhäusige Pflanzen mit weiblichem Wuchs. Es gibt hier Pflanzen mit nur wenig männlichen und viel weiblichen Blüten und alle Übergänge bis zu Pflanzen mit viel männlichen und fast keinen weiblichen Blüten = feminisierte Monoecisten.

2. Männliche Pflanzen mit weiblichem Wuchs. Hier fehlen die weiblichen Blüten vollkommen; Pflanzen, die den Habitus der Weibchen haben, weisen nur männliche Blüten auf = feminisierte Männchen.¹

NEUER und v. SENGBUSCH (29) haben, um eine kurze Charakterisierung des Types der Monoecisten zu ermöglichen, diese in 5 Gruppen eingeteilt. Sie bezeichnen

a) Pflanzen mit viel männlichen und wenig weiblichen Blüten als 1 + = Einkreuzmonoecisten = ♂ b) Pflanzen

mit ungefähr gleichen Teilen von männlichen und weiblichen Blüten als 2 + = Zweikreuzmonoecisten = ♂

c) Pflanzen, bei denen die weiblichen Blüten in geringerem Maße überwiegen als 3 + = Dreikreuzmonoecisten = ♂

d) Pflanzen mit viel weiblichen und wenig männlichen Blüten als 4 + = Vierkreuzmonoecisten = ♂ und e)

Pflanzen, die nur noch ganz wenig männliche Blüten, als 5 + = Fünfkreuzmonoecisten = ♂. Wir wollen uns in

folgendem dieser Bezeichnungsweise anschließen.

Außer diesen Zwischenformen mit weiblichem Wuchstyp gibt es aber auch solche mit männlichem Wuchstyp, die also einen lockeren, rispenartigen Blütenstand haben.

3. Pflanzen mit männlichem Wuchs und männlichen und weiblichen Blüten in verschiedenem Verhältnis = maskulinisierte Monoecisten.

4. Pflanzen mit männlichem Wuchs und nur weiblichen Blüten = maskulinisierte Weibchen.

¹ Wir wollen an dieser ursprünglichen Bezeichnung festhalten. Dadurch, daß NEUER und v. SENGBUSCH (29) auf Grund ihrer Arbeitshypothese diese Formen als „maskulinisiert“ bezeichneten, kann leicht Verwirrung entstehen.

Nach der Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale, des Wuchstyps, bestehen beim Hanf bei den Geschlechtsformen 2 Reihen:

a) Eine Reihe mit weiblichem Wuchstyp: normale Weibchen, feminisierte Monoecisten mit verschiedenem Anteil weiblicher und männlicher Blüten und schließlich feminisierte Männchen mit nur männlichen Blüten (Abb. 1, 3, 4).

b) Eine Reihe mit männlichem Wuchstyp: normale Männchen, maskulinisierte Monoecisten mit verschiedenem Anteil männlicher und weiblicher Blüten und schließlich maskulinisierte Weibchen mit nur weiblichen Blüten (Abb. 2, 5).

Ob und inwieweit bei den einzelnen Formen Zwitterblüten auftreten, wollen wir hier vernachlässigen, da es von untergeordneter Bedeutung zu sein scheint. Als wesentlich und als besonders wichtig wollen wir dagegen nochmals herausstellen, daß bei den Endtypen der beiden Reihen die eigentliche Geschlechtsausbildung, d. h. die Blüten von den entsprechenden sekundären Geschlechtsmerkmalen vollkommen getrennt sind: männliche Blüten — weiblicher Wuchstyp, weibliche Blüten — männlicher Wuchs.

Für die praktische Hanfzüchtung sind die Formen mit weiblichem Wuchs von besonderer Bedeutung, da diese kräftig, robust und gut fertil sind. Auch die Monoecisten liefern viel Saatgut. Die maskulinisierten Pflanzen haben dagegen einen höheren Faseranteil (17).

Die Versuche wurden von 1942—1945 im Kaiser-Wilhelm-Institut für Bastfaserforschung, Mährisch-Schönberg durchgeführt; die Verrechnung des Zahlenmaterials und die Niederschrift der Arbeit erfolgte 1946 am Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Halle a. d. Saale. Zum Teil wurden besondere, kontrollierte Kreuzungen in Gewächshäusern ausgeführt, zu einem anderen Teil konnte Material von den verschiedenen Hanfzüchtgärten benutzt werden. Die Aussaat erfolgte einzelkornweise im Abstand von 2—3 cm in Reihen von 20—25 cm Abstand. Trotzdem kamen in vielen Fällen nur etwa 50% der ausgesäten Pflanzen zur Blüte, da während des Wachstums viele Pflanzen, wie bei jedem Hanfanbau, unterdrückt wurden. Es besteht aber keinerlei Grund zu der Annahme, daß dadurch das Verhältnis der Geschlechter verschoben ist, da gleichzeitig angebaute dioecische Hanfrassen, bei gleich geringem oder geringerem Pflanzenbestand das normale Verhältnis zeigten. Da die feminisierten Formen die gleiche Vitalität wie die Weibchen zeigen, ist bei ihrem häufigerem Auftreten auch dadurch keine Gefahr für eine stärkere sekundäre Verschiebung des Verhältnisses gegeben.

Die Kreuzungen wurden mit den verschiedenen Geschlechtsformen aus dioecischen, monoecischen und gleichzeitig reifenden Zuchtstämmen des Institutes (17, 18, 19) und mit Schurigischem Hanf durchgeführt.

Die Verrechnung des Zahlenmaterials erfolgte mit der χ^2 -Methode (7, 26).

C. Ergebnisse der Versuche.

I. Hypothesen zur Vererbung der Geschlechtsformen von GRIŠKO und von v. SENGBUSCH.

GRIŠKO (8, 30) nimmt an, daß „die sekundären Geschlechtsmerkmale durch den gesamten Genotyp bestimmt werden und, daß dem Mechanismus der Geschlechtsdifferenzierung beim Hanf nicht die Umkombination einzelner Chromosomen im Verlauf der Reduktionsteilung zugrunde liegt, sondern die sich stets wiederholende Kombination ganzer Genome der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen (Gameten), Die Neigung zur Dominanz der Morphogenese der Staubblätter oder der Stempelblüten ist bei den verschiedenen Rassen und Individuen

nicht ein und dieselbe. Da in der Erbanlage aller Hanfpflanzen beide Tendenzen vorhanden sind, so werden dadurch eben auch die verschiedenen Einhäusigkeitsgrade und die ganze Mannigfaltigkeit der Blüten bei den Sexualtypen des Hanfes erklärt“. Außerdem vermutet er eine Plasmonwirkung. Für die Kreuzung gewöhnliches Weibchen \times feminisiertes Männchen nimmt GRIŠKO folgendes Vererbungsschema an, wobei die großen, äußeren Zeichen die sekundären Merkmale und die kleineren, inneren Zeichen die Blüten andeuten sollen (Tabelle 1).

Tabelle 1. Vererbungsschema nach GRIŠKO (8, 30).

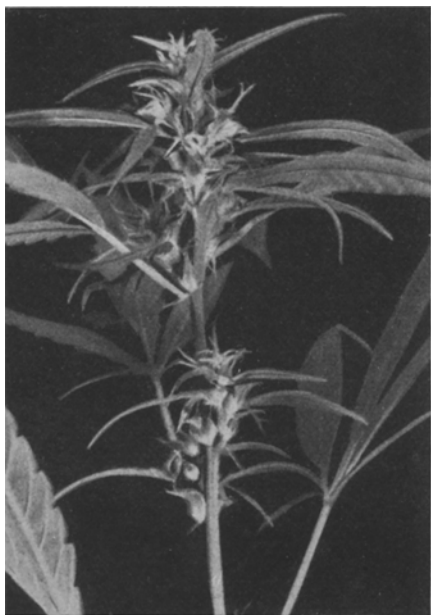
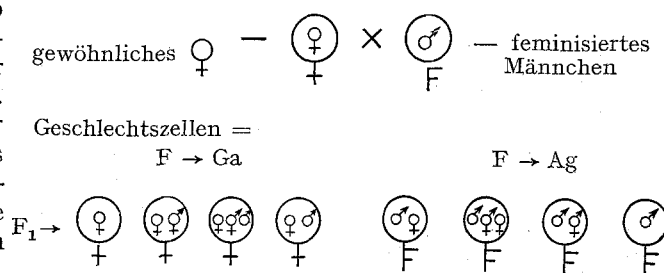


Abb. 1. Normale weibliche Pflanze (aus 17).



Abb. 2. Normale männliche Pflanze (aus 17).



Abb. 3. Einhäusige Pflanze mit weiblichem Habitus (feminisierter Monoecist [aus 17]).

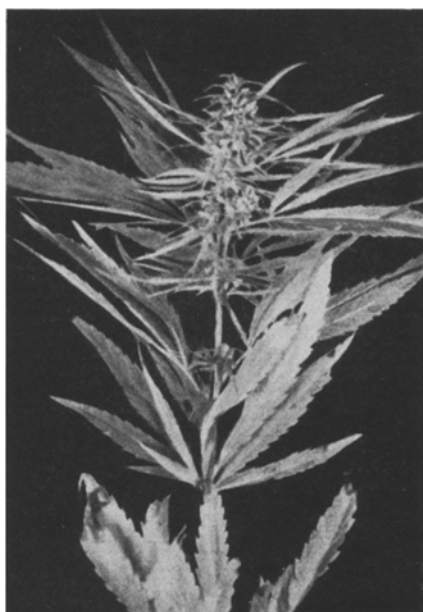


Abb. 4. Männliche Pflanze mit weiblichem Habitus (feminisiertes Männchen [aus 17]).



Abb. 5. Weibliche Pflanze mit männlichem Habitus (maskulinisiertes Weibchen [aus 17]).

F soll den Genkomplex der sekundären weiblichen Merkmale, Ga die „Neigung zur Dominanz der Entstehung von weiblichen Blüten und Ag die umgekehrte Neigung“ symbolisieren. GRIŠKO glaubt, daß

das feminisierte Männchen in den aufspaltenden Nachkommenschaften einhäusiger Pflanzen erstmalig auf Kosten der weiblichen Pflanzen und das maskulinisierte Weibchen auf Kosten der Männchen hervor-

gegangen sei. Seine angeführten Zahlen sind aber kein unbedingter Beweis für diese Annahme. Da GRIŠKO aber sowohl von feminisierten Monoecisten als auch von einhäusigen Weibchen spricht, kompliziert er die Verhältnisse unnötigerweise. Seine Hypothese ist noch mit wenig Zahlen belegt und sehr allgemein gehalten, so daß es schwierig ist, seine Vorstellungen auf bestimmte Kreuzungen anzuwenden. Wichtig scheint mir zu sein, daß er annimmt, daß der Wuchstyp unabhängig von den Faktoren für die Bildung der beiden Geschlechter (Blüten) vererbt wird.

Während ich auf Grund der verschiedenartigen Geschlechtsformen darauf hinwies, daß die Vererbung dieser Geschlechtstypen polymer bedingt sein müsse (15—18), hat v. SENGBUSCH (31) und NEUER und v. SENGBUSCH (29) auf Grund ihrer Versuche nur mit feminisierten Typen eine Arbeitshypothese aufgestellt, die eine monomere aber polyallele Vererbungsweise der Geschlechtsformen annimmt. Die Autoren nehmen an, daß die gesamte Reihe mit weiblichem Wuchstyp genotypisch weiblich und homogametisch sei, also XX-Charakter besitze, während die gesamte Reihe mit männlichem Habitus genotypisch männlich und heterogametisch sei, und demnach XY-Charakter besitze. Einen Hauptbeweis für ihre Annahme stellt nach den Autoren die Tatsache dar, daß nach Kreuzungen von normalen Weibchen aus dioecischem Hanf mit feminisierten Monoecisten oder feminisierten Männchen, also Formen mit weiblichem Wuchstyp, die F_1 -Generation fast nur oder vollkommen aus weiblichen Pflanzen besteht. Sie stellen daher die Arbeitshypothese auf, daß die verschiedenen Monoeci grade und auch das Endglied der weiblichen Reihe, das Männchen mit weiblichem Wuchs (feminisiertes Männchen), durch eine Serie von Allelomorphen des Geschlechtsrealisators mit verschiedener Wertigkeit bedingt sind, z. B. F_{50} , F_{45} , F_{40} , F_{35} , F_{30} und F_{25} .

Demnach wären:

Tabelle 2. Schema der Entstehung der Geschlechtsformen durch Allele des Geschlechtsrealisators nach v. SENGBUSCH (31).

XY F_{50}^f zus. 50 = reine Männchen
XX $F_{50}^f F_{50}^f$ 100 = reine Weibchen

XX $F_{40} F_{40}$ 80 = fem. Monoecisten stark weibl. blühend
XX $F_{30} F_{30}$ 60 = fem. Monoecisten mehr männl. blühend
XX $F_{25} F_{25}$ 50 = fem. Männchen
XX $F_{50} F_{50}$ od. $F_{50} F_{40}$ od. $F_{50} F_{30}$ od. $F_{50} F_{25}$ = Weibchen.

Das Realisatorallel mit dem höheren Wert wäre demnach weitgehend dominant über das mit dem niedrigeren Wert. Es müssen daher aus der Kreuzung (Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisierte Männchen oder Monoecisten) nur Weibchen hervorgehen.

1. Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisiertes Männchen oder Monoecisten.

Wie Tabelle 3 zeigt, treten auch nach dieser Kreuzung überwiegend Weibchen auf.

NEUER und v. SENGBUSCH geben weiterhin das Spaltungsverhältnis von 20 Einzelpflanzen der Kreuzung: Weibchen aus dioecischem Hanf \times Zwei- und Dreikreuzmonoecisten an. Bei drei Nachkommenschaften treten 100% Weibchen, bei elf Nachkommenschaften 95—98,4% Weibchen und nur bei drei Nachkommenschaften unter 90% Weibchen auf. Feminisierte Männchen kommen in keinem Fall vor. Dagegen bei 13 Nachkommenschaften Monoecisten mit weiblichem Wuchs. In zwei Nachkommenschaften war der Anteil an Monoecisten besonders groß, 15,2 und 23,7%. Normale Männchen wurden in acht Nachkommenschaften mit 1,1 bis 3,8% festgestellt. Die Autoren glauben, daß diese normalen Männchen durch irgendwelche Fremdbestäubungen mit dioecischem Hanf entstanden sind. Die Weibchen, bei deren Nachkommenschaft 15,2 bzw. 23,7% Monoecisten auftraten, sollen bereits heterozygot für den Geschlechtsrealisator gewesen sein. Falls diese Annahme richtig wäre, müßte gemäß der Hypothese nach dem Rückkreuzungsschema (z. B. $F_{50} F_{25} \times F_{30} F_{30}$) Monoecisten und Weibchen im Verhältnis 1 : 1 entstehen, was aber nicht der Fall ist. Die anderen Fälle, wo nur wenige Monoecisten erscheinen, müssen in unbefriedigender Weise durch die Annahme einer unvollständigen Dominanz des Weibchenrealisators erklärt werden.

Tabelle 3.

| Versuchsansteller | dioecische Sorte Kreuzung | % ♀ | fem. % Mon. | fem. % ♂ | % ♂ | % mask. Typen | n |
|--|----------------------------------|------|-------------------|----------|------|---------------|--------|
| a) Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisiertes Männchen. | | | | | | | |
| GRIŠKO | Indischer Hanf | 100 | — | — | — | — | 20 000 |
| HOFFMANN | Schurigischer Hanf | 88,5 | 0,9 | 1,6 | 9,0 | — | 123 |
| „ | Französischer Hanf | 57,4 | 13,0 | 7,4 | 18,5 | 2,7 | 54 |
| „ | „ „ | 65,6 | — | 6,2 | 25,0 | 3,1 | 32 |
| „ | „ „ | 81,5 | 18,5 ² | — | — | — | 92 |
| „ | „ „ | 96,8 | 0,9 | 0,5 | 2,3 | — | 217 |
| b) Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisierte Monoecisten | | | | | | | |
| v. SENGBUSCH | Schurig \times 1+ ¹ | 95,9 | 3,25 | 0,9 | — | — | — |
| HOFFMANN | Französischer Hanf \times 1+ | 87,0 | — | 8,9 | 4,1 | — | 146 |
| v. Sengbusch | Schurig \times 2+ u. 3+ | 96,6 | 3,4 | — | — | — | — |
| „ „ | „ \times 2+ u. 3+ | 94,9 | 4,0 | — | 1,1 | — | 820 |
| „ „ | „ \times 2+ u. 3+ | 96,1 | 2,6 | — | 1,3 | — | 687 |
| HOFFMANN | Franz. Hanf \times 2+ u. 3+ | 93,0 | 0,4 | — | 6,6 | — | 232 |
| „ | Hellst. Hanf \times 2+ u. 3+ | 98,0 | — | — | 2,0 | — | 442 |
| „ | „ „ \times 2+ u. 3+ | 97,8 | — | — | 2,2 | — | 91 |
| „ | „ „ \times 2+ u. 3+ | 99,1 | 0,3 | — | 0,6 | — | 335 |
| „ | Schurig \times 4—5+ | 89,1 | — | 10,9 | — | — | 121 |

¹ 1+, 2+, 3+, 4+, 5+ = Monoecisten mit verschiedenem Anteil männlicher und weiblicher Blüten (siehe S. 258)

² 4+ u. 5+ Monoecisten.

Betrachtet man die Tabelle 3 und die Nachkommenschaften ohne vorgefaßte Meinung, so kann man feststellen: 1. Der Anteil an Weibchen ist bei den einzelnen Hanfrassen, ja sogar bei den einzelnen Nachkommenschaften verschieden groß, liegt aber im allgemeinen sehr hoch. 2. Monoecisten und feminisierte Männchen treten entgegen der Hypothese in vielen Fällen, anscheinend je nach den Kreuzungseltern in verschiedenem Hundertsatz auf. 3. Ebenso häufig lassen sich normale Männchen, wenn auch z. T. in geringem Anteil, feststellen. Nach meinen Beobachtungen treten in den Kreuzungen ungefähr gleichviel normale Männchen auf, wie in den Zuchtstämmen, aus denen die feminisierten Männchen oder Monoecisten stammen, mit welchen gekreuzt wurde. Eine Fremdbestäubung in so großem Umfang, — die Fremdbefruchtungen müßten ja doppelt so groß sein, als normale Männchen auftreten, da nur 50% davon müßten, — halte ich für ausgeschlossen. Meine Kreuzungen wurden unter recht genauer Kontrolle im Gewächshaus durchgeführt.

Mit der Hypothese von GRIŠKO wären wohl die Monoecisten zu erklären, nicht aber die normalen Männchen. Wenn man auch feststellen kann, daß in allen Kreuzungsnachkommenschaften die Weibchen stark überwiegen, so können beide Hypothesen den wirklichen Tatbestand nur unbefriedigend erklären.

2. Feminisierte Monoecisten \times normales Männchen aus dioecischem Hanf.

Für diese Kreuzung gibt v. SENGBUSCH an (31), daß in der F_1 praktisch 50% Weibchen und 50% Männchen entstehen. Auch in unseren Versuchen treten ungefähr gleichviel Männchen und Weibchen auf, doch sind noch zu wenig Kreuzungen ausgeführt worden (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Feminisierte Monoecisten \times normale Männchen aus dioecischem Hanf.*

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | n |
|---|--------------------------------|-----------|--------|------|-----|
| a) 2—3+ \times hellstengelig ♂ | | | | | |
| Anzahl | 16 | 15 | 2 | 17 | 50 |
| % | 32,0 | 30,0 | 4,0 | 34,0 | |
| ♀ u. fem. Typen : männl. Typen | Anzahl 33 : 17 | | | | |
| | % 66,0 34,0 | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 25 : 25 | | | | |
| | $\chi^2 = 5,12$ $P = > 0,02$ | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen: 1. | | | | | |
| b) 4—5+ \times Schurig ♂ | | | | | |
| Anzahl | 24 | 3 | — | 22 | 49 |
| % | 49,0 | 6,1 | — | 44,9 | |
| ♀ u. fem. Typen : männl. Typen | Anzahl 27 : 22 | | | | |
| | % 55,1 44,9 | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 24,5 : 24,5 | | | | |
| | $\chi^2 = 0,510$ $P = > 0,3$ | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen: 1 | | | | | |
| c) verschiedene Typen \times ♂ (Feldbestäubung) | | | | | |
| Anzahl | 159 | 1 | 2 | 161 | 323 |
| % | 49,2 | 0,3 | 0,6 | 49,8 | |
| ♀ + fem. Typen : männl. Typen | Anzahl 162 : 161 | | | | |
| | % 49,2 50,8 | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 161,5 : 161,5 | | | | |
| | $\chi^2 = 0,0031$ $P = > 0,95$ | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen: 7, Homogenität: $\chi^2 = 12,840$, $P = > 0,02$. | | | | | |

Die Ergebnisse stimmen mit der Erwartung nach der Hypothese überein, wenn auch bei der Kreuzung mit hellstengeligem Männchen etwas zu wenig männliche Typen auftreten. In Tabelle 4c sind die Nachkommenschaften verschiedener feminisierter Typen, die erstmalig in verschiedenen Zuchtlinien von dioecischem Hanf aufgefunden und auf dem Felde von den sie umgebenden normalen Männchen bestäubt wurden zusammengefaßt. Die Daten der 7. Einzelspalungen erweisen sich trotz großer Schwankungen noch als homogen.

Die Anzahl der auftretenden feminisierten Typen ist in den Nachkommenschaften sehr verschieden und beträgt bei a) 34%, bei b) 6,1% und bei c) nur 0,9%. Es ist nicht zu entscheiden ob der Grund hierfür bei den dioecischen Männchen oder bei den verschiedenen Monoecisten liegt.

3. Weibchen \times normale Männchen aus monoecischem Hanf.

Wenn die Formen mit weiblichem Wuchstyp XX-Typen und die Formen mit männlichem Habitus XY-Typen darstellen, und wenn die in monoecischen oder gleichzeitig reifenden Hanfrassen noch auftretenden normalen Männchen wirklich nur durch Fremdbestäubung entstanden sind, dann müßten aus Kreuzungen zwischen normalen Weibchen aus dioecischem Hanf oder Weibchen aus monoecischen oder gleichzeitig reifenden Linien mit solchen Männchen nach dem XY-Schema 50% weiblich gestaltete und 50% männlich gestaltete Pflanzen hervorgehen.

Tabelle 5. *Weibchen \times normale Männchen aus monoecischem Hanf.*

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|---|---------------|-----------|--------|------|------------|------|
| a) normales Weibchen aus dioecischem Hanf \times normales ♂ aus monoecischem Hanf | | | | | | |
| Anzahl | 729 | 27 | 1 | 297 | 1 | 1055 |
| % | 69,1 | 2,6 | 0,01 | 28,2 | 0,01 | |
| ♀ u. fem. Typen : männl. Typen | 757 : 298 | | | | | |
| | % 71,7 28,2 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 527,5 : 527,5 | | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen 4; Homogenität $\chi^2 = 7,3124$, $P = > 0,05$ | | | | | | |
| b) Weibchen aus monoecischem Hanf \times normales ♂ aus monoecischem Hanf. | | | | | | |
| Anzahl | 518 | 22 | 32 | 341 | 19 | 932 |
| % | 55,5 | 2,4 | 3,4 | 36,6 | 2,0 | |
| ♀ u. fem. Typen : männl. Typen | 572 : 360 | | | | | |
| | % 61,4 38,6 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 466 : 466 | | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen 2, Homogenität $\chi^2 = 15,23$, $P = > 0,20$ | | | | | | |
| c) F_2 aus Kreuzung: Weibchen aus monoecischem Hanf \times normales ♂ aus dioecischem Hanf (hellstengel. (19)). | | | | | | |
| (F_1 gekreuzt — ♀ \times ♂) | | | | | | |
| Anzahl | 110 | 35 | 12 | 78 | — | 235 |
| % | 46,8 | 14,9 | 5,1 | 33,1 | — | |
| ♀ u. fem. Typen : männl. Typen | 157 : 78 | | | | | |
| | % 66,8 33,1 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 117,5 : 117,5 | | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen 10, Aufspaltungen z. T. nur wenig Pflanzen. | | | | | | |

In allen drei Fällen der Tabelle 5 fällt der starke Überschuß an Formen der weiblichen Reihe besonders

der Weibchen auf; in keinem Fall ergibt sich das erwartete 1 : 1 Verhältnis. Gerade aber bei Kreuzungen wie in Tabelle 5a, wo ein normales Weibchen mit einem Männchen gekreuzt wurde, müßte man doch ein derartiges Verhältnis erwarten. Diese Ergebnisse berechtigen zu dem Schluß, daß das normale Männchen aus dem monoecischen oder gleichzeitig reifenden Hanf genetisch nicht mit dem normalen Männchen aus dioecischem Hanf identisch ist. Dadurch erhält auch die Annahme, daß diese Männchen nicht aus Fremdbestäubungen hervorgegangen sind, eine weitere Stütze. Wie Tabelle 5a zeigt, übertragen diese Männchen Faktoren, die zur Ausbildung von geschlechtlichen Zwischenformen führen (feminisierte Typen). Die Anzahl der entstehenden feminisierten Formen ist bei den verschiedenen Kreuzungen unterschiedlich groß. Wir müssen also feststellen, daß die Ergebnisse der beschriebenen Kreuzungen nicht mit der Hypothese in Einklang gebracht werden können.

4. Weibchen aus monoecischem Hanf × normale Männchen aus dioecischem Hanf.

Kreuzt man normale Weibchen aus monoecischem oder gleichzeitig reifendem Hanf mit normalen Männchen aus dioecischem Hanf, so treten ebenfalls zu viel weiblich gestaltete Pflanzen auf (Tabelle 6). Das Verhältnis der verschiedenen Formen ist fast genau so wie bei der umgekehrten Kreuzung (Tabelle 5a); so beträgt der Prozentsatz Weibchen, feminisierte Typen und Männchen einmal 66,7 — 3,1, — 30,2 und das anderemal 69,1, — 2,6, — 28,2.

Tabelle 6. Weibchen aus monoecischem Hanf × normales Männchen aus dioecischem Hanf.

| gl. rf. Hanf × Schurig | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | n |
|---------------------------------|------------------|-----------|--------|------|------|
| F ₁ Anzahl | 460 | 12 | 10 | 208 | 690 |
| % | 66,7 | 1,7 | 1,4 | 30,2 | |
| ♀ u. fem. Typen : ♂ | Anzahl 482 : 208 | | | | |
| | % 69,8 | | | | 30,2 |
| erwartet bei 1 : 1 | 345 | | | | 345 |

Aus Tabellen 5 u. 6 ergibt sich also, daß nach Kreuzungen, wo ein Elter aus dioecischem Hanf stammt, die weiblich gestalteten Formen und im allgemeinen die normalen Weibchen überwiegen und kein 1 : 1 Verhältnis eintritt. Dagegen werden sowohl vom Männchen als auch Weibchen aus dem monoecischen Hanf Faktoren für geschlechtliche Zwischenformen übertragen. Diese Tatsachen legen den Schluß nahe, daß ein anderer Vererbungsmodus für die verschiedenen Geschlechtsformen vorliegen muß.

5. Maskulinisierte Typen × normales Männchen aus dioecischem Hanf.

Nach der angegebenen Arbeitshypothese sollen die Formen mit männlichem Wuchs XY-Grundlage besitzen. Die Kreuzung: maskulinisierte Weibchen oder maskulinisierte Monoecisten × normales Männchen aus dioecischem Hanf gibt die Möglichkeit, diese Annahme zu prüfen. Bei dieser Kreuzung wären demnach 2 XY-Typen miteinander gekreuzt worden. In

der F₁-Generation müßten dann 1 Teil XX Pflanzen, 2 Teile XY-Pflanzen und 1 Teil YY-Pflanzen entstehen, d. h. die Formen mit weiblichem Habitus müßten sich wie 1 : 3 zu den Formen mit männlichem Wuchs verhalten. Da nicht feststeht, ob YY-Pflanzen beim Hanf lebensfähig sind, könnte sich das Verhältnis nach 1 : 2 verschieben.

Tabelle 7. Maskulinisierte Typen × normales Männchen aus dioecischem Hanf.

| | ♀ | fem. ♂ + | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|------------------------------------|--|-------------|--------|------|------------|-----|
| Anzahl | 91 | 8 | 12 | 85 | 48 | 244 |
| % | 37,3 | 3,3 | 4,9 | 34,8 | 19,7 | |
| ♀ u. fem. Typen : ♂ u. mask. Typen | 111 : 133 | | | | | |
| | % 45,5 : 54,5 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 3 | 61 : 183 | | | | | |
| | $\chi^2 = \text{sehr groß}$ P = < 0,01 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 2 | 81,3 : 162,7 | | | | | |
| | $\chi^2 = 16,5$ P = < 0,01 | | | | | |

Leider ist bei diesen Kreuzungen das Saatgut von verschiedenen Einzelpflanzen zusammen untersucht worden, so daß in Tabelle 7 nur ein zusammengefaßtes Ergebnis mitgeteilt werden kann, das evtl. in sich heterogenes Material enthält. Wenn jedoch nur die oben beschriebene einfache Aufspaltung eintreten würde, so könnte dieser Tatbestand nur wenig schaden. Wie aber aus der Tabelle hervorgeht, ist weder eine 1 : 3 noch eine 1 : 2 Spaltung gegeben. Es treten erheblich mehr Formen mit weiblichem Wuchs auf als der Erwartung entsprechen. Die maskulinisierten Formen können also keine XY-Typen wie die normalen Männchen sein, denn ein Anzeichen für einen Gametenausfall oder eine stärkere sekundäre Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses ist nicht gegeben. Da in den Aufspaltungen feminisierte Typen auftreten, liegt die Annahme nahe, daß Faktoren für diese Formen von den maskulinisierten Pflanzen, die aus Linien entstanden waren, wo solche Typen auftraten, übertragen worden sind.

II. Eigene Hypothese zur Vererbung der Geschlechtsformen.

Die bisher mitgeteilten Versuche sprachen gegen die Hypothesen der anderen Autoren, so daß nach einer anderen Erklärung für die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes gesucht werden muß. Bei dem Versuch Klarheit in die z. T. verwirrenden Aufspaltungszahlen der Geschlechtsformen des Hanfes zu bringen, bin ich von dem Grundgedanken ausgegangen, daß in erster Linie die Ausbildung der primären Geschlechtsmerkmale, die Blüten, und dann erst in zweiter Linie die sekundären Merkmale, der Wuchstyp, zu berücksichtigen sind. Aus den Versuchen zur Beeinflussung der Geschlechtsausbildung des Hanfes durch Außenbedingungen geht hervor, daß das männliche Geschlecht viel leichter dazu neigt, Blüten des anderen Geschlechts oder mehr oder weniger zwitterige Blüten anzulegen. Ich ging nun von der Vorstellung aus, daß auch in diesem Fall das weibliche Geschlecht (XX) konstanter und das männliche Geschlecht (XY) labiler ist. Die männlich gut fertilen feminisierten Formen müßten sich demnach im Chromosomenbestand nicht von den normalen Männchen unterscheiden, also ebenso XY-Typen sein.

Zwangsläufig ergibt sich daraus, daß die maskulinisierten Formen besonders die maskulinisierten Weibchen XX-Typen sein müßten. Die im allgemeinen schlechtere Fertilität besonders bei den maskulinisierten Monoecisten, auch in den männlichen Blüten, ist geeignet, diese Annahme zu stützen.

Auf dieser Grundlage ist die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes nur durch die Annahme polymerer Faktoren, die sich in ihrer Wirkung summieren, möglich. Die sekundären Geschlechtsmerkmale, also auch der Habitus der Pflanzen, werden sicher polyfaktoriell vererbt; sie werden aber durch den XY-Mechanismus oder — anders ausgedrückt — durch den monofaktoriellen Erbünterschied beim dioecischen Hanf so „gesteuert“, daß immer mit den männlichen Blüten der männliche Wuchstyp und umgekehrt eintritt. Bei den feminisierten und maskulinisierten Hanfformen ist dieser „Balancezustand“ gestört [vgl. auch BRIDGES (5)]. Es entstehen XY-Typen mit weiblichem Wuchs und XX-Typen mit männlichem Wuchs. Da wir einen fließenden Übergang von feminisierten Formen mit viel bis wenig männlichen und weiblichen Blüten und von maskulinisierten Formen mit viel bis wenig weiblichen und männlichen Blüten vorfinden, können wir annehmen, daß die Faktoren für den Wuchstyp imstande sind, auch die Blütenbildung zu beeinflussen, bzw. daß wesentliche Faktoren für Blütenausbildung und Habitus identisch¹ oder sehr eng gekoppelt sind. Wir stellen also die Hypothese auf, daß außer dem XY-Mechanismus wahrscheinlich in den Autosomen gelegene Faktoren, die den männlichen und weiblichen Wuchstyp beeinflussen und außerdem in die Ausbildung des Geschlechts der Blüten eingreifen können, vorhanden sind. Diese „vermännlichenden“ bzw. „verweiblichenden“ Faktoren können Allele sein oder 2 polymere Reihen von Faktoren, je eine Reihe für männliche und eine für weibliche Ausbildung. Diese polymeren Faktoren können wir über die gesamten Autosomen verteilt annehmen. Das Auftreten der verschiedensten Geschlechtstypen bei einer Aufspaltung spricht dafür, daß es wahrscheinlich ist, daß die „vermännlichenden“ und „verweiblichenden“ Faktoren nicht Allele sondern getrennte Faktoren sind. Im Normalfall wird durch den XY-Mechanismus das Übergewicht der einen über die anderen Faktoren gewährleistet. Bei den Hanfzwischenformen überwiegt nun die Summe der Faktorenwirkung der einen Genreihe derartig, daß der XY-Mechanismus nicht mehr voll ausschlaggebend ist und im untersten Grade der Wuchstyp, bei weiterer Steigerung der Wirkung dieser Gene schließlich die Blütenausbildung umschlagen kann. Stellt man sich nun weiterhin vor, daß nicht nur dominante sondern auch rezessive Gene als „vermännlichende“ und „verweiblichende“ Gene wirken, so kann man sich mit der Fülle der Möglichkeiten alle Aufspaltungen erklären.

GRIŠKO nimmt ebenfalls an, daß die Geschlechtsdifferenzierung beim Hanf durch die Umkombination ganzer Genome, d. h. doch wohl durch mehrere Faktoren, bewirkt wird, jedoch glaubt er, die Faktoren für den Wuchstyp vollkommen von den Faktoren für die Ausbildung des Geschlechtes trennen zu können.

¹ Man kann dabei auch an eine pleiotrope Wirkung dieser Gene denken.

Seine Vermutung, daß die feminisierten Formen erstmalig auf Kosten der Weibchen und die maskulinisierten Formen auf Kosten der Männchen entstanden seien, steht im Gegensatz zu meiner Hypothese und wird durch die Ergebnisse widerlegt.

Der eigenartigste Fall, der mit dieser Hypothese der Geschlechtsvererbung auch erklärt werden kann, ist das Auftreten einer rein weiblichen oder fast rein weiblichen Nachkommenschaft nach der Kreuzung zwischen normalen Weibchen aus dioecischem Hanf und feminisierten Typen (Tabelle 2). Wenn die feminisierten Typen wirklich den XY-Typus haben, dann müssen entweder fast alle in dieser Nachkommenschaft auftretenden XY-Typen letal sein, — irgend ein Anzeichen dafür kann aber in keinem Fall festgestellt werden —, oder es müssen XY-Typen phänotypisch weiblich sein. Man kann sich diese Erscheinung nur so entstanden denken, daß bei dem Zusammentreffen der Faktoren des normalen Weibchens aus dioecischem Hanf mit den Faktoren der feminisierten Formen eine Art „Heterosiswirkung“ der sich in ihrer Wirkung summierenden „verweiblichenden“ Faktoren eintritt und dadurch schließlich die männliche Blütenbildung fehlt und nur noch weibliche Blüten gebildet werden. Da der Hanf aber stets heterozygot ist, können in größerem oder kleinerem Umfange bei der besprochenen Kreuzung feminisierte Männchen, Monoecisten oder auch normale Männchen entstehen. Wenn in einzelnen F₁-Generationen solcher Kreuzungen außer Weibchen eine größere Anzahl 4+- und 5+- Monoecisten auftritt, so stellen diese Formen, wo nur vereinzelt männliche Blüten gebildet werden, den Übergang zu den Weibchen dar. Diese wenigen männlichen Blüten, im Extremfall nur eine einzige, werden sicherlich leicht übersehen, besonders weil sie bald nach der Blüte abfallen.

Die Möglichkeit der Entstehung von XY-Weibchen ist nun nicht nur in der F₁-Generation der angeführten Kreuzung, sondern auch in den folgenden Generationen und durch die Neukombinationen auch bei anderen Kreuzungen gegeben. So ergab sich bei der Züchtung einhäusiger oder gleichzeitig reifender Stämme in den ersten Jahren stets ein Überschuß an Weibchen. GRIŠKO gibt für die zweite, durch Rückkreuzung der Weibchen mit feminisierten Männchen gewonnene Generation der Kreuzung normales Weibchen (indischer Hanf) × feminisiertes Männchen 60 bis 85% weibliche Pflanzen, für die dritte Rückkreuzungsgeneration nur noch 60% an. Ich habe 1940/41 in meinem gleichzeitig reifenden Hanf 70 bis 76% Weibchen und 1945 nur noch etwa 35–40% Weibchen gefunden. Ähnliche Feststellungen kann man bei allen Zuchtstämmen machen (8, 17). Dies zeigt deutlich, daß im Laufe der züchterischen Arbeit zur Erzielung eines reinen gleichzeitig reifenden oder einhäusigen Hanfes der Überschuß an Weibchen abnimmt, was durch das immer seltener werdende Auftreten der XY-Weibchen erklärt werden kann. Bei anderen Kreuzungen werden solche XY-Weibchen nur in geringem Umfang auftreten, sie werden aber ein klares Bild der Aufspaltung stark verschleiern können.

Diese Tatsache zeigt sich schon deutlich an den bereits mitgeteilten Ergebnissen der Tabellen 4–6. Bei den Kreuzungen der Tabelle 4 müßten nach der Hypothese (2 XY-Typen miteinander gekreuzt) nur $\frac{1}{4}$ bis

$\frac{1}{3}$ Weibchen auftreten. Es erscheinen aber etwa gleichviel Weibchen einerseits und feminisierte Pflanzen und Männchen andererseits; nur in der Nachkommenschaft der Kreuzung 2—3 + Monoecist \times hellstengeliges Männchen ergibt sich die erwartete 1 : 3 Spaltung. (Tabelle 4a = 16 ♀ : 34 feminisierte und männliche Typen = 32,0% : 68,0%, erwartet bei 1 : 3 = 12,5 : 37,5, $\chi^2 = 1,31$ $P = > 0,2$.) Die Wahrscheinlichkeit ist hier demnach größer für eine derartige 1 : 3 Spaltung als für eine 1 : 1 Spaltung. Die Frage, warum in diesem einen Fall kein so großer Überschuß an Weibchen vorhanden ist, läßt sich an Hand des kleinen Zahlenmaterials nicht entscheiden. Es ist wahrscheinlich, daß der Genbestand der Monoecisten, die mehr oder weniger verweiblichende Gene (2 oder 4—5 + Monoecisten) enthalten können, von Einfluß ist.

Nach der neuen Hypothese sind bei Tabelle 5 und 6 Weibchen einerseits und feminisierte Typen und Männchen andererseits im Verhältnis 1 : 1 (XX \times XY) zu erwarten, es sei denn, daß zufällig ein Weibchen aus dem monoecistischen Hanf vom XY-Typ gewesen sei. Es zeigt sich auch hier, daß mit Ausnahme der F_2 -Nachkommenschaft Tabelle 5c zuviel Weibchen auftreten (Tabelle 5a = 69,1% Weibchen : 30,8% feminisierte Formen und Männchen; 5b = 57,5% Weibchen und maskulinisierte Formen : 42,5% feminisierte Formen und Männchen, Tabelle 6 = 66,7% Weibchen und 33,3% feminisierte Formen und Männchen). Auffallend sind die maskulinisierten Typen, die nach Kreuzung Weibchen \times normales Männchen, beide aus gleichzeitig reifendem Hanf, auftreten. Auf die Übereinstimmung der Ergebnisse der beiden Kreuzungen normales Weibchen aus dioecischem Hanf \times normales Männchen aus monoecischem Hanf und Weibchen aus monoecischem Hanf \times normales Männchen aus dioecischem Hanf (Tabelle 5a und 6), die sozusagen reciproke Kreuzungen darstellen, wurde bereits hingewiesen (S. 262). Die erhaltenen Daten sind für beide Kreuzungen homogen ($\chi^2 = 1,183$, $P = > 0,20$). Dieses Ergebnis spricht gegen eine stärkere Wirkung des Plasmons bei der Vererbung der Geschlechtsformen. Bei der F_2 -Aufspaltung (Tabelle 5c) tritt die erwartete 1 : 1 Spaltung ein (110 Weibchen : 125 feminisierte Formen und Männchen = 46,8% : 53,2%, erwartet bei 1 : 1 = 117,5 : 117,5, $\chi^2 = 0,958$, $P > 0,30$). Die besprochenen Kreuzungen zeigen weiterhin, daß der Überschuß an Weibchen am größten ist, wenn ein Elter aus dioecischem Hanf stammt, stammen beide Eltern aus einhäusigem Hanf, so ist der Überschuß nicht mehr so groß, die Anzahl der Weibchen nähert sich 50%.

Auf Tabelle 7 soll später in anderem Zusammenhang zurückgekommen werden.

Wenn meine Hypothese richtig ist, dann müßten sich im genetischen Experiment der XY-Charakter der feminisierten Monoecisten und Männchen einerseits und auch solche XY-Weibchen andererseits nachweisen lassen. Da infolge der polyfaktoriellen Bedingtheit der verschiedenen Geschlechtsformen und der großen Heterozygotie des Materials die Aufspaltungen in die einzelnen Formen unübersichtlich sind, wollen wir im folgenden besonders den Anteil an Weibchen in den Aufspaltungen untersuchen.

6. Weibchen aus monoecischem Hanf \times feminisierte Männchen oder Monoecisten.

Untersucht man die Nachkommenschaft von Weibchen aus einhäusigem oder gleichzeitig reifendem Hanf, die mit Pollen von feminisierten Männchen und Monoecisten bestäubt wurden, so treten Weibchen, feminisierte Männchen und Monoecisten und evtl. ein geringer Teil normaler Männchen auf. Vorausgesetzt, daß das Pollengemisch gleich ist, müssen nach der Hypothese bestimmte Gruppen von Nachkommenschaften auftreten. Bei den im folgenden beschriebenen Kreuzungsnachkommenschaften waren die Mutterpflanzen im Felde von feminisierten Männchen und Monoecisten bestäubt worden; die normalen Männchen wurden vor der Blüte entfernt. Das Pollengemisch kann in allen Fällen als gleich angesehen werden. Im Allgemeinen muß es nach unserer Annahme etwa aus 50% Pollen mit dem X-Chromosom und aus 50% Pollen mit dem Y-Chromosom bestehen. Da die Weibchen aus einem älteren Zuchtstamm entnommen wurden, bei dem sich bereits Monoecisten auch untereinander bestäubt haben können (XY \times XY), könnte auch ein geringer Teil YY-Pflanzen als Pollenspender auftreten und dadurch den Anteil des Y-Pollens ev. etwas erhöht haben. Bei einer großen Anzahl Nachkommenschaften in dieser Weise bestäubter Weibchen müßten sich folgende 4 Gruppen feststellen lassen:

1. Nachkommenschaften mit fast nur oder ausschließlich Weibchen = 80—100% Weibchen. Die weiblichen Elternpflanzen müßten sich wie ein dioecisches Weibchen verhalten.

2. Nachkommenschaften mit mehr als 50% Weibchen = etwa 60—75% Weibchen. Die weiblichen Elternpflanzen wären stark heterozygot und würden einen Teil XY-Weibchen bilden können.

3. Nachkommenschaften mit ungefähr 50% Weibchen = \approx 50% Weibchen. In älteren Linien, wie es hier der Fall ist, müßte diese Gruppe am zahlreichsten vertreten sein.

4. Nachkommenschaften mit weniger als 50% Weibchen = etwa 25—35% Weibchen. Die weibliche Elternpflanze müßte vom XY-Typus gewesen sein und demnach müßten nur $\frac{1}{4}$ Weibchen oder, falls die entstehenden YY-Typen nicht lebensfähig sind, $\frac{1}{3}$ Weibchen in den Nachkommenschaften auftreten.

1943, 1944, 1945 wurden insgesamt 810 derartige Nachkommenschaften mit 36 719 Individuen analysiert, wobei nur Nachkommenschaften zur Auswertung gelangten, die mehr als 30 Pflanzen aufwiesen. Auf den Abbildungen 6—8 ist die Verteilung (%) der Weibchen in den F_1 -Nachkommenschaften in ein Koordinatensystem eingetragen.

Die Abb. 6 und 7 geben die Ergebnisse für gleichzeitig reifenden Hanf in 2 aufeinanderfolgenden Jahren (1943 und 1944), die Abb. 8 für die Nachkommenschaften von Weibchen aus einhäusigem Hanf (1945) wieder.

Bei Betrachtung der Abbildungen 6—8 ergibt sich folgendes: Alle Kurven zeigen mehrere Gipfel. Die Kurven der Abb. 6 und 7 stimmen recht gut überein. Der Hauptgipfel liegt bei 55%. Nach rechts fallen die Kurven geringfügig, steiler als nach links ab, wo

sich bei Abb. 6 ein kleiner Absatz ergibt, dem aber keine große Bedeutung zugemessen werden kann. 1 bzw. 2 schwächere Gipfel liegen bei 30–20%, ein weiterer bei etwa 10%. Am oberen Ende der Kurve kann man nochmals einen geringfügigen Anstieg feststellen. Abb. 8 zeigt einen ähnlichen Verlauf mit Gipfelpunkten bei 15%, 25%, 50–55%, 75% und geringfügige Schwankungen am Ende der Kurve.

Es ergibt sich also eine weitgehende Übereinstimmung mit der nach der Hypothese geforderten Verteilung. Die Masse der Nachkommenschaften gruppiert sich in einer leicht schiefen Variationskurve um den Gipfelpunkt bei etwa 50–55%, die Elternpflanzen dieser Nachkommenschaften sind also XX-Weibchen gewesen. Elternpflanzen, die in den Nachkommenschaften mehr oder fast ausschließlich Weibchen ergeben, sind anscheinend nur wenige vorhanden. Bei Abb. 6 und 7 fehlt daher bei 75% ein Gipfel, der nur bei Abb. 8 eintritt, wo es sich noch um einen jüngeren Zuchtstamm handelt. Am Ende der Kurve sind nur unbedeutende Erhöhungen feststellbar. Dagegen ist bei allen 3 Kurven bei etwa 20–30 ein Gipfel feststellbar, der im Falle des Vorhandenseins von XY-Weibchen gefordert wurde. Der nochmalige Anstieg der Kurve bei 10–15% ist überraschend und nicht erklärbar.

Nach der Hypothese von v. SENGBUSCH müßten die Kurven ebenfalls mehrgipflig sein. Nur müßten sich hier nur 2 Gipfel ergeben, je nachdem die Mutterpflanzen homo- oder heterozygot für den Realisator waren ($F_{50}F_{50}$ oder $F_{50}F_{25}$, $F_{50}F_{35}$ usw.); der eine Gipfel müßte nach dem Rückkreuzungsschema bei etwa 50% Weibchen und der zweite bei etwa 80–100% Weibchen liegen, wenn man annimmt, daß die Dominanz keine vollständige ist. Die erhaltene Verteilung stimmt also auch hier nicht mit der Erwartung nach dieser Hypothese überein.

Das Vorkommen der verschiedenen Typen läßt sich auch rein rechnerisch feststellen. Prüft man mit Hilfe der χ^2 -Methode die einzelnen Nachkommenschaften, bei wieviel noch eine Wahrscheinlichkeit ($P = > 0,01$) besteht, daß es sich um eine 1 : 1 Spaltung (50% Weibchen : 50% feminisierte Typen und Männchen)

Tabelle 8. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Männchen und feminisierte Monoecisten.

a) 1943 gleichzeitig reifender Hanf

Verteilung der ♀♀ in 350 F_1 -Nachkommenschaften

| | Anzahl | % |
|---------------------------------|--------|------|
| fast nur ♀♀, 80–100% | 17 | 4,9 |
| ca. 60–75% ♀♀ (3 : 1) | 23 | 6,6 |
| ca. 50% ♀♀ (1 : 1) | 255 | 72,9 |
| ca. 20–30% ♀♀ (1 : 3) | 43 | 12,3 |
| fast keine ♀♀, 0–10% | 12 | 3,4 |

b) 1944 gleichzeitig reifender Hanf

Verteilung der ♀♀ in 335 F_1 -Nachkommenschaften

| | Anzahl | % |
|---------------------------------|--------|------|
| fast nur ♀♀, 80–100% | 5 | 1,5 |
| ca. 60–75% ♀♀ (3 : 1) | 15 | 4,5 |
| ca. 50% ♀♀ (1 : 1) | 222 | 66,5 |
| ca. 20–30% ♀♀ (1 : 3) | 63 | 18,8 |
| fast keine ♀♀, 0–10% | 30 | 9,0 |

c) 1945 einhäusiger Hanf

Verteilung der ♀♀ in 125 F_1 -Nachkommenschaften

| | Anzahl | % |
|---------------------------------|--------|------|
| fast nur ♀♀, 80–100% | 1 | 0,8 |
| ca. 60–75% ♀♀ (3 : 1) | 13 | 10,4 |
| ca. 50% ♀♀ (1 : 1) | 82 | 65,6 |
| ca. 20–30% ♀♀ (1 : 3) | 24 | 19,2 |
| fast keine ♀♀, 0–10% | 5 | 4,0 |

handeln kann, und bei dem verbliebenen Rest der Nachkommenschaften, bei wieviel eine 1 : 3 oder 3 : 1 Spaltung angenommen werden darf, und faßt außerdem die Nachkommenschaften zusammen, bei denen fast nur bzw. fast keine Weibchen auftreten, so ergibt sich für die Jahre 1943, 44 u. 45 das in Tabelle 8 zu-

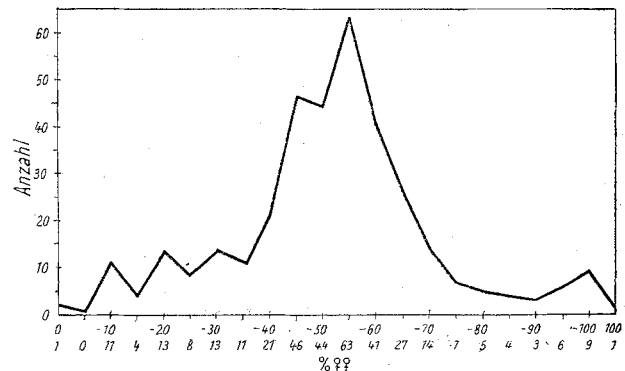


Abb. 6. Gleichzeitig reifender Hanf 1943.

Verteilung der Weibchen (%) in 352 F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung: Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Männchen und Monoecisten.

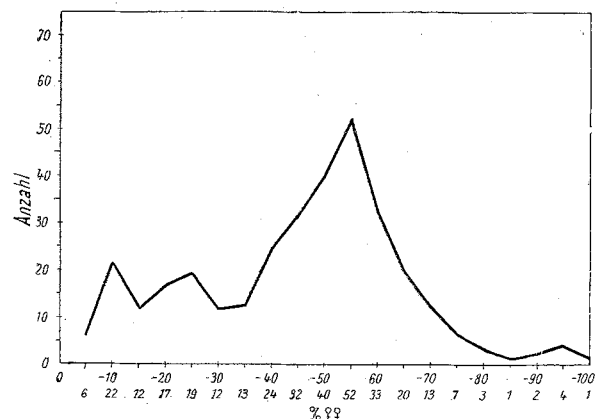


Abb. 7. Gleichzeitig reifender Hanf 1944.

Verteilung der Weibchen (%) in 333 F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung: Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Monoecisten und Männchen.

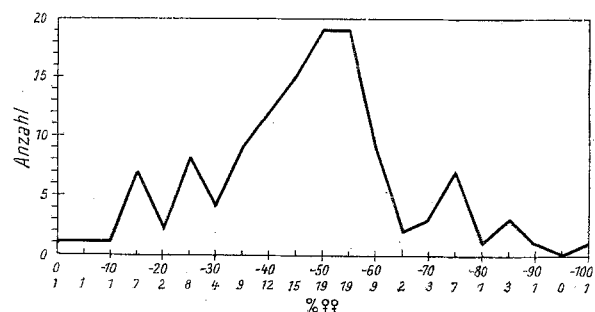


Abb. 8. Einhäusiger Hanf 1945.

Verteilung der Weibchen (%) in 125 F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung: Weibchen aus monoecischem Hanf \times feminisierte Monoecisten.

sammengestellte Ergebnis. Es kann hierbei natürlich nicht die wirkliche Anzahl in den Gruppen ermittelt werden, sondern nur festgestellt werden, bei wieviel Nachkommenschaften die Wahrscheinlichkeit für die erwartete Aufspaltung spricht, d. h. aber daß z. B. tatsächlich 1 : 3 Spaltungen und damit XY-Weibchen angenommen werden dürfen.

Aus der Zusammenstellung geht einwandfrei hervor, daß alle erwarteten Gruppen auftreten. Weibchen

von XY-Typen kommen zweifelsfrei in 12,3, 18,8 bzw. 19,2% der Fälle vor und dürfen damit als genetisch bewiesen gelten.

NEUER und v. SENGBUSCH haben im Durchschnitt nach dieser Kreuzung etwa 50% Weibchen festgestellt. Von 9 angeführten Einzelpflanzennachkommenschaften lassen 5 die Möglichkeit einer 1:1 Spaltung zu, bei 3 treten zuviel Weibchen auf und bei einer nur etwa 11% Weibchen. Diese Ergebnisse lassen sich in den Rahmen meiner Ergebnisse ohne Schwierigkeiten einfügen.

Nicht recht verständlich ist das Auftreten von Nachkommenschaften mit fast keinen Weibchen. Ob die bestäubten Mutterpflanzen hier vielleicht Fünfkreuzmonoecisten waren, deren männliche Blüten zur Zeit der Bestimmung der Pflanzen bereits abgefallen waren, kann nicht entschieden werden. Diese Fünfkreuzmonoecisten müßten dann vom YY-Typ gewesen sein. Theoretisch ließe sich noch denken, daß auch YY-Pflanzen phänotypisch Weibchen sein könnten. Zur Entscheidung dieser Fragen sind die Zahlen noch zu klein und müssen weitere Versuche angestellt werden.

Gewächshauskreuzungen mit größerer Zahl von Individuen in den Nachkommenschaften bestätigen die bisher mitgeteilten Ergebnisse (vgl. Tab. 9).

Die Aufspaltungen in die verschiedenen Geschlechtsformen mit männlichen Blüten (feminisierte Monoecisten, feminisierte Männchen und normale Männchen) sind auch hier wieder in jeder Kreuzung verschieden; so schwankt z. B. die Anzahl der feminisierten Männchen in den Kreuzungen Weibchen \times feminisierte Männchen zwischen 0 und 50,0%, die der Monoecisten zwischen 6,0 und 44,6%. Die Daten der Einzelversuche stellen also in bezug auf die Aufspaltung in die verschiedenen Formen stets ein heterogenes Material dar. Trennt man die Monoecisten nach deren Anteil an Ein-Fünfkreuzmonoecisten, so wird die Aufspaltung noch unübersichtlicher, da nach jeder Kreuzung verschiedene Formen gleichzeitig auftreten. Diese Tatsachen können als ein weiterer Beweis für die Annahme einer polyfaktoriellen Vererbungsweise dieser Formen angesehen werden.

Faßt man dagegen die verschiedenen Geschlechtstypen mit männlichen Blüten zusammen, und stellt sie den Weibchen gegenüber, so erhält man, wie Tabelle 9 zeigt, eine Gruppe homogenen Materials, das eine 1:1 Spaltung für diese beiden Klassen zeigt, eine zweite Gruppe, die zwar von den insgesamt 16 durchgeführten Kreuzungen nur 2 umfaßt, aber ebenfalls ein homogenes Material darstellt, läßt eine 1:2 bis 1:3 Spaltung für die beiden Klassen erkennen. Bei einer einzigen Kreuzung treten zuviel Weibchen auf, die als XY-Weibchen erklärt werden müssen. Daß die Daten des Versuchsmaterials für die Kreuzungen

Tabelle 9. 1. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisiertes Männchen.

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ | n |
|--|------|-----------|--------|-----|-----------|-----|
| a) Anzahl . . . | 492 | 248 | 190 | 34 | — | 964 |
| % | 51,0 | 25,8 | 19,7 | 3,5 | — | |
| ♀ : fem. Typ + ♂ Anzahl 492 : 472 | | | | | | |
| % 51,0 49,0 | | | | | | |
| erwartet bei 1:1 482 : 482 $x^2 = 0,4149$, $P > 0,50$ | | | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen: 7, Homogenität: $x^2 = 9,5016$, $P > 0,10$ | | | | | | |

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ | n |
|-----------------|------|-----------|--------|-----|-----------|-----|
| b) Anzahl . . . | 67 | 42 | 105 | 1 | — | 215 |
| % | 31,2 | 19,5 | 48,8 | 0,5 | — | |

♀ : fem. Typ + ♂ Anzahl 67 : 148
% 31,2 : 68,8

erwartet bei 1:3 53,75 : 161,25 $x^2 = 4,3551$,
 $P = > 0,02$

Anzahl der Kreuzungen: 1.

2. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Einkreuzmonoecisten.

| | | | | | | |
|-----------------|------|------|------|----|-----|-----|
| a) Anzahl . . . | 214 | 76 | 41 | 50 | 2 | 383 |
| % | 55,9 | 19,8 | 10,7 | 13 | 0,6 | |

♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ Anzahl 216 : 167
% 55,9 44,1

erwartet bei 1:1 191,5 191,5 $x^2 = 6,269$
 $P = > 0,01$

Anzahl der Kreuzungen: 2, Homogenität:

$x^2 = 0,00348$ $P = > 0,95$

| | | | | | | |
|-----------------|------|------|------|-----|-----|----|
| b) Anzahl . . . | 27 | 12 | 37 | 4 | 2 | 82 |
| % | 32,9 | 14,6 | 45,2 | 4,9 | 2,4 | |

♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ Anzahl 29 : 53
% 32,9 67,1

erwartet bei 1:3 20,5 : 61,5, $x^2 = 4,699$,
 $P = > 0,02$

Anzahl der Kreuzungen: 1.

3. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Zweikreuzmonoecisten.

| | | | | | | |
|--------------|------|------|------|-----|---|-----|
| Anzahl . . . | 269 | 142 | 113 | 35 | — | 559 |
| % | 48,2 | 25,3 | 20,2 | 6,3 | — | |

♀ : fem. Typ + ♂ Anzahl 269 : 290
% 48,2 51,8

erwartet bei 1:1 275,5 275,5, $x^2 = 0,7889$, $P = > 0,30$

Anzahl der Kreuzungen: 4, Homogenität:

$x^2 = 4,2099$ $P = > 0,20$

4. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Vierkreuzmonoecisten.

| | | | | | | |
|--------------|------|------|-----|---|---|----|
| Anzahl . . . | 23 | 5 | 2 | — | — | 30 |
| % | 76,6 | 16,7 | 6,7 | — | — | |

♀ : fem. Typ Anzahl 23 : 7

% 76,6 23,4

Anzahl der Kreuzungen: 1.

5. Weibchen aus gleichzeitig reifendem Hanf \times feminisierte Typen.

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ | n |
|--|---|-----------|--------|---|-----------|---|
|--|---|-----------|--------|---|-----------|---|

a) Zusammenfassung der 1:1-Spaltungen von 1—4

| | | | | | | |
|--------------|------|------|------|-----|-----|------|
| Anzahl . . . | 975 | 466 | 344 | 119 | 2 | 1906 |
| % | 51,2 | 24,4 | 18,1 | 6,2 | 0,1 | |

♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ Anzahl 977 : 929
% 51,2 48,8

erwartet bei 1:1 953 953 $x^2 = 1,2088$
 $P = > 0,20$

Anzahl der Kreuzungen: 13, Homogenität:

$x^2 = 19,9$ 40, $P = > 0,05$

b) Zusammenfassung der 1:3-Spaltungen von 1—4

| | | | | | | |
|--------------|------|------|------|-----|-----|-----|
| Anzahl . . . | 94 | 54 | 142 | 5 | 2 | 297 |
| % | 31,6 | 18,2 | 47,8 | 1,7 | 0,7 | |

♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ Anzahl 96 : 201
% 32,3 67,7

erwartet bei 1:3 74,25 : 222,75 $x^2 = 8,600$
 $P = > 0,01$

erwartet bei 1:2 99 : 198 $x^2 = 0,1353$
 $P = > 0,70$

Anzahl der Kreuzungen: 2, Homogenität:
 $x^2 = 0,4685$ $P = > 0,30$.

zungen mit verschiedenen feminisierten Typen sich als homogen erweisen, spricht eindeutig für ihren einheitlichen XY-Typus. In den Nachkommenschaften der kontrollierten Gewächshauskreuzungen treten demnach gemäß der Kreuzung ($XX \times XY$) meistens solche mit 50% Weibchen auf.

In 2 Fällen sind auch hier XY-Weibchen als Mutterpflanzen anzunehmen, da die Nachkommenschaften 1 : 3 bis 1 : 2 Spaltungen zeigen. Ich möchte die Verschiebung des Verhältnisses (mehr nach 1 : 2 hin) weniger mit einem Ausfall der erwarteten YY-Pflanzen als vielmehr auch in diesem Fall durch das Auftreten von XY-Weibchen, d. h. also durch ein Zuviel an phänotypischen Weibchen, erklären. Mit Vier- und Fünfkreuzmonoecisten müssen noch weitere Kreuzungen durchgeführt werden, um eine Aussage darüber machen zu können, ob gerade nach Kreuzungen mit solchen sehr „verweiblichten“ XY-Formen besonders viel XY-Weibchen auftreten.

7. Feminisierte Monoecisten \times feminisierte Monoecisten.

Aus einem Bestand des monoecischen Hanfes wurden außer Weibchen auch Monoecisten zur Nachkommenschaftsprüfung ausgelesen. Wie die Weibchen waren die Monoecisten hauptsächlich von Pollen der Monoecisten bestäubt worden. Es darf auch hier X- und Y-Pollen in ungefähr gleichem Verhältnis, vielleicht etwas mehr Y-Pollen, angenommen werden. Da die Monoecisten hauptsächlich ebenfalls weibliche Gameten mit X und Y bilden, müßte sich folgende Spaltung ergeben: 1 XX Weibchen : 2 XY feminisierte Typen : 1 YY feminisierte Typen, also phänotypisch 1 Weibchen : 3 feminisierten Typen. Falls die YY-Pflanzen weniger oder nicht lebensfähig sind, könnte auch ein 1 : 2 Verhältnis entstehen. Da es sich um einen älteren Zuchtstamm handelt, könnten in ihm ev. bereits solche YY-Monoecisten entstanden sein, deren Nachkommenschaften ausschließlich aus XY und YY-Formen bestehen, d. h. sich fast ausschließlich aus feminisierten Typen zusammensetzen müßten. Es wurden 184 Nachkommenschaften mit insgesamt 8953 Individuen ausgewertet. Das Ergebnis ist wie bei den Nachkommenschaften der Weibchen graphisch dargestellt.

Es zeigt sich auf den ersten Blick, daß die Verteilung der Weibchen in den Nachkommenschaften der Monoecisten ganz anders ist als in den Nachkommenschaften der Weibchen (Abb. 6—8). Fast alle Nachkommenschaften weisen zwischen 5 und 35% Weibchen auf. Zwischen diesen Grenzen liegen 3 Gipfelpunkte bei 10, 20 und 30%. Es kommen jedoch auch Nachkommenschaften mit mehr als $\frac{1}{3}$ Weibchen vor, die noch näher untersucht werden müssen, da ein Teil dieser Weibchen nach der Hypothese vom XY-Typus sein müßte.

Prüft man auch hier wieder nach der χ^2 -Methode, bei wievielen Nachkommenschaften noch eine Wahrscheinlichkeit ($P = > 0,01$) besteht, daß die im vorliegenden Fall erwartete 1 : 3 Spaltung noch angenommen werden darf, und bei dem verbliebenen Rest der Nachkommenschaften, bei wievielen es sich um eine 1 : 2, 1 : 1 bzw. 3 : 1 Spaltung handeln kann, und faßt man außerdem die Nachkommenschaften, bei denen fast keine, keine, oder fast nur Weibchen

auftreten zusammen, so ergibt sich folgende Übersicht:

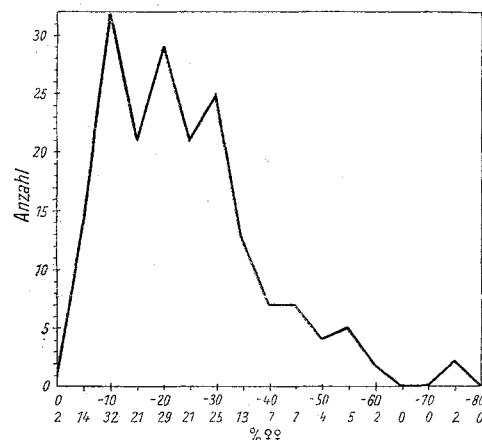


Abb. 9. Einhäusiger Hanf 1945.

Verteilung der Weibchen (%) in 184 F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung: feminisierte Monoecisten \times feminisierte Monoecisten.

Tabelle 10. Feminisierte Monoecisten \times feminisierte Monoecisten.

1945 einhäusiger Hanf.

Verteilung der ♀♀ in 184 F_1 -Nachkommenschaften.

| | Anzahl der Nachkommenschaften | % |
|------------------------------------|-------------------------------|-------------|
| fast nur ♀♀, 80—100% | 0 | 0 |
| ca. 60—75% ♀♀ (3 : 1) | 2 | 1,1 |
| ca. 50% ♀♀ (1 : 1) | 10 | 5,4 |
| ca. 30—35% ♀♀ (1 : 2) | 11 | 6,0 |
| ca. 20—30% ♀♀ (1 : 3) | 115 | 62,5 |
| fast keine ♀♀, ca. 5—15% | 44 | 23,9 |
| keine ♀♀, 0% | 2 | 1,1 |

Aus der Tabelle 10 geht hervor, daß der größte Teil der Nachkommenschaften dem nach der Hypothese erwarteten 1 : 3 bzw. 1 : 2 Verhältnis entspricht. Bei einem weiteren Teil treten nur wenig Weibchen auf. Ob es sich bei allen diesen Weibchen, wie z. T. auch bei den Weibchen der Nachkommenschaften mit etwa 50% und mehr Weibchen, wie anzunehmen ist, um XY-Weibchen handelt, müssen weitere Versuche klären. Die Mutterpflanze der Nachkommenschaften mit wenig oder keinen Weibchen müßten danach YY-Monoecisten gewesen sein. Aus der Abb. 9 und Tabelle 10 ergibt sich auf jeden Fall eindeutig, daß die feminisierten Monoecisten genetisch vollkommen anders veranlagt sind als die Weibchen.

Gewächshauskreuzungen von feminisierten Monoecisten untereinander und mit feminisierten Männchen wurden bis jetzt nur in geringem Umfang hergestellt. Es ergab sich hier, daß von 6 analysierten F_1 -Nachkommenschaften bei 4 etwa 50% Weibchen auftraten (insgesamt 86 ♀♀ : 84 feminisierte Typen und Männchen = 50,6 : 49,4%) und bei 2 eine 1 : 2 Spaltung festgestellt werden konnte (insgesamt 44 ♀♀ : 78 feminisierte Typen und Männchen = 34,0 : 66,0%). Ein Zusammenhang zwischen Form der Eltern und Aufspaltung kann nicht festgestellt werden. Die Kreuzungen müssen noch erweitert werden.

In größerem Umfang wurden dagegen Selbstungen von Monoecisten der verschiedensten Ausprägung ausgeführt. Insgesamt konnten 21 Nachkommenschaften von Selbstungen analysiert werden, 2 von Einkreuzmonoecisten, 16 von Zwei-Dreikreuzmonoecisten und 3 von Vierkreuzmonoecisten. In den bei-

zeigt sich, daß bei den angegebenen Einzelpflanzen-nachkommenschaften¹ der Kreuzung Zwei- und Dreikreuzmonoecisten \times Zwei- und Dreikreuzmonoecisten in sieben Fällen die Wahrscheinlichkeit für 1 : 3 Spaltungen (Weibchen : feminisierte Typen und Männchen) spricht, bei einer Nachkommenschaft treten zuviel (67%) Weibchen, bei vier zu wenig Weibchen (2,8—9,4%) auf. In 6 Fällen erscheinen überhaupt keine Weibchen. Die Nachkommenschaften der Kreuzung Einkreuzmonoecist \times Einkreuzmonoecist zeigen überwiegend keine Weibchen (12 Nachkommenschaften); bei 2 Nachkommenschaften treten nur wenig (3,2 und 5%) Weibchen auf, und nur bei 2 Nachkommenschaften besteht noch eine Wahrscheinlichkeit, daß es sich um 1 : 3 Spaltungen handeln kann. Es ist demnach wahrscheinlich, daß bei NEUER und v. SENGBUSCH durch die längere Auslese in Richtung Monoecie bereits ein etwas höherer Anteil von YY-Monoecisten entstanden ist als in unserem Material. Eine weitere Prüfung des Materials in dieser Richtung erscheint aber notwendig.

8. Feminisierte Monoecisten \times normale Männchen aus gleichzeitig reifendem Hanf.

Die Kreuzung ist nur zweimal ausgeführt worden, einmal mit einem Zwei-Dreikreuzmonoecisten und einmal mit einem Vier-Fünfkreuzmonoecisten. In beiden Fällen sind die F_1 -Nachkommenschaften nicht groß.

Tabelle 12. *Feminisierte Monoecisten \times normale Männchen aus gleichzeitig reifendem Hanf.*

a) 2 + — 3 + Monoecist \times ♂

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|------------------|----------------|-----------|--------|------|------------|----|
| Anzahl . . . | 47 | 6 | 2 | 30 | — | 85 |
| % | 55,2 | 7,1 | 2,4 | 35,3 | | |
| ♀ : fem. Typ + ♂ | Anzahl 47 : 38 | | | | | |
| | % 55,2 44,8 | | | | | |

b) 4 + — 5 + Monoecist \times ♂

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|------------------------------|----------------|-----------|--------|------|------------|-----|
| Anzahl . . . | 13 | 3 | 1 | 12 | 1 | 30 |
| % | 43,3 | 10,0 | 3,4 | 40,0 | 3,4 | |
| ♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ | Anzahl 14 : 17 | | | | | |
| | % 46,7 : 53,3 | | | | | |
| Summe | | | | | | 115 |
| ♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ | Anzahl 61 : 54 | | | | | |
| | % 53,1 46,9 | | | | | |

Anzahl der Kreuzungen: 2, Homogenität: $\chi^2 = 1,6005$
 $P = > 0,20$.

Wie bei den Kreuzungen feminisierte Monoecisten \times normale Männchen aus dioecischem Hanf ergeben sich auch hier etwa 1 : 1 Spaltungen und nicht die erwarteten 1 : 3 bis 1 : 2 Spaltungen. Nur in der 2. Nachkommenschaft (Tabelle 12b) besteht auch eine Wahrscheinlichkeit für eine 1 : 2 Spaltung ($\chi^2 = 2,400$ $P = > 0,10$). Für eine Deutung dieser Ergebnisse ist ein größeres Material notwendig und weiterhin muß die Konstitution der in den Nachkommenschaften auftretenden Weibchen analysiert werden, um nachzuweisen, ob es sich wirklich bei einem Teil um XY-

Typen handelt. Nach der Hypothese von v. SENGBUSCH würden sich 72 Individuen mit weiblichem Wuchs (= 62,6%) und 43 Individuen mit männlichem Wuchs (= 37,4%) gegenüberstehen, während ein 1 : 1 Verhältnis erwartet werden müßte ($\chi^2 = 7,314$, $P = < 0,01$).

9. Maskulinisierte Typen \times feminisierte Typen.

Wir haben in den besprochenen Kreuzungsnachkommenschaften die Weibchen mit den maskulinisierten Typen zusammengefaßt, da nach meiner Hypothese diese Typen für das Geschlechtschromosom homogametisch sein sollen. Im folgenden sollen die genetischen Unterlagen für diese Annahme erbracht werden. Betrachten wir kurz unter diesem Gesichtspunkt noch einmal die F_1 der Kreuzung maskulinisierte Typen \times normales Männchen (Seite 262, Tab. 7). Faßt man die Weibchen und maskulinisierten Typen zusammen und stellt sie den feminisierten Typen und Männchen gegenüber, so erhält man ungefähr ein 1 : 1 Verhältnis (139 : 105 = 57% : 43%; erwartet bei 1 : 1 = 122 : 122, $\chi^2 = 4,738$, $P = > 0,02$). Da die feminisierten Typen auf Grund der vorausgegangenen Analysen als XY-Typen anzusprechen sind, ist anzunehmen, daß die maskulinisierten Typen XX-Typen darstellen. Ist diese Annahme richtig, so müssen die F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung maskulinisierte Typen \times feminisierte Monoecisten oder feminisierte Männchen dasselbe Bild ergeben wie die Nachkommenschaften der Weibchen aus monoecischem Hanf, die mit feminisierten Typen bestäubt wurden, d. h. also hauptsächlich 1 : 1 Spaltungen, wenn man Weibchen und maskulinisierte Typen (XX) den feminisierten Typen und Männchen (XY) gegenüberstellt.

1943, 1944 und 1945 wurden insgesamt 98 F_1 -Nachkommenschaften mit 5720 Individuen der Kreuzung maskulinisierte Typen \times feminisierte Typen analysiert, wobei nur Nachkommenschaften mit mehr als 30 Pflanzen zur Auswertung gelangten. Die maskulinisierten Typen entstanden spontan in Zuchtlinien von gleichzeitig reifendem Hanf und wurden auf dem Feld mit Pollen der feminisierten Formen (feminisierte Männchen und Monoecisten) dieser Zuchtstämme bestäubt. Die Ergebnisse (% Weibchen in den Nachkommenschaften) sind in der Abb. 10 dargestellt.

Wie die Abb. 10 zeigt, liegt der Gipfelpunkt bei der Klasse 50—55% Weibchen und die Masse der Beobachtungen zwischen 35 und 60% Weibchen. Nachkommenschaften, in denen keine oder wenig Weibchen auftreten, sind selten. Nachkommenschaften mit vielen oder fast ausschließlich Weibchen kommen jedoch ebenso wie nach der Kreuzung Weibchen aus monoecischem Hanf \times feminisierte Typen (Abb. 6, 7 und 8) vor. Die Kurven der Abb. 6, 7, 8 und 10 stimmen in ihren Hauptmerkmalen gut überein. Die Gipfelpunkte liegen bei 50—55% Weibchen; auch die Kurve der Abb. 10 fällt nach rechts etwas steiler als nach links ab. Die Übereinstimmung läßt sich nur damit erklären, daß es sich bei den maskulinisierten Formen um XX-Typen handeln muß, die nach der Kreuzung mit den feminisierten XY-Typen eine 1 : 1 Spaltung in Weibchen + maskulinisierte Typen und Männchen + feminisierte Typen geben.

¹ Alle angegebenen Werte lassen eine derartige Prüfung nicht zu, da vielfach die Daten mehrerer Nachkommenschaften zusammengefaßt sind, die evtl. heterogen sein können.

Prüft man auch hier wieder, nach der χ^2 -Methode, bei wievielen Nachkommenschaften noch eine Wahrscheinlichkeit ($P = > 0,01$) besteht, daß eine 1 : 1 Spaltung vorliegt, und bei dem verbliebenen Rest der

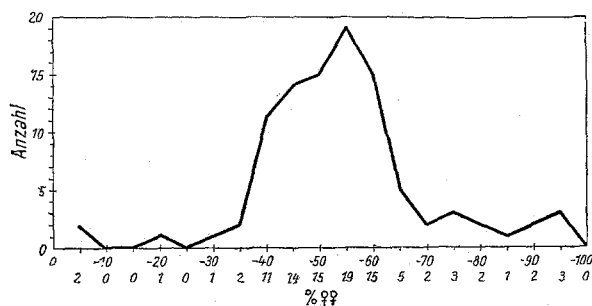


Abb. 10. Gleichzeitig reifender Hanf 1943-45.

Verteilung der Weibchen + maskulinisierten Typen (%) in 98 F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzung: maskulinisierte Weibchen und Monoecisten \times feminisierte Männchen und Monoecisten.

Spaltungen, bei wievielen es sich um eine 1 : 3, 1 : 2 bzw. 3 : 1 usw. Spaltung handeln kann, so ergibt sich folgende Übersicht (Tabelle 13).

Tabelle 13. Maskulinisierte Typen \times feminisierte Typen. 1943-1945 aus gleichzeitig reifendem Hanf.

Verteilung der Weibchen + maskulinisierte Typen in 98 F_1 -Nachkommenschaften.

| Klasse | Anzahl der Nachkommenschaften | % |
|---------------------------------|-------------------------------|------|
| fast nur ♀♀ + mask. 80-100% | 2 | 2 |
| ca. 60-75% ♀♀ + mask. (3 : 1) | 8 | 8,1 |
| ca. 50% ♀♀ + mask. (1 : 1) | 83 | 84,8 |
| ca. 20-30% ♀♀ + mask. (1 : 3) | 3 | 3,1 |
| fast keine ♀♀ + mask. ca. 5-15% | 1 | 1,0 |
| keine ♀♀ + mask. 0% | 1 | 1,0 |

Die Tabelle 13 zeigt, daß in 84,8% der Nachkommenschaften die erwartete 1 : 1 Spaltung angenommen werden darf. In 10% der Fälle muß die Mutterpflanze „stark weiblich“ veranlagt gewesen sein, denn ihre Nachkommenschaften ergeben dasselbe Bild wie diejenigen der „starken“ Weibchen aus dioecischem Hanf, d. h. viele Weibchen. Nur 5 Nachkommenschaften bringen wenig Weibchen hervor. Bevor man aus diesen wenigen Fällen irgendwelche Schlüsse ziehen darf, müssen sie noch weiter geprüft werden, und die Konstitution der entstandenen Weibchen und maskulinisierten Formen untersucht werden.

Weitere im Gewächshaus unter Kontrolle durchgeführte Kreuzungen bestätigen die mitgeteilten Ergebnisse (Tabelle 14).

Tabelle 14. Maskulinisierte Weibchen \times feminisierte Monoecisten.

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|--|-------------------|--------------|-------------|------|--------------------|-----|
| Anzahl | 125 | 67 | 79 | 43 | 65 | 379 |
| % | 33,0 | 17,7 | 20,8 | 11,3 | 17,2 | |
| ♀ + mask. Typ : fem. Typ + ♂ | Anzahl 190 | | 189 | | | |
| | % 50,2 | | 49,8 | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 189,5 | | 189,5 | | $\chi^2 = 0,00264$ | |
| | P = > 0,95. | | | | | |
| Anzahl der Kreuzungen: 4, Homogenität: $\chi^2 = 9,5002$ | | | | | | |
| | P = > 0,02 | | | | | |
| ♀ + fem. Typen : mask. Typ + ♂ | 271 : 108 | | | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 189,5 : 189,5 | | | | | |
| | $\chi^2 = 69,784$ | | P = < 0,01. | | | |

Es tritt also auch hier die erwartete 1 : 1 Spaltung ein, so daß an der Richtigkeit der Annahme, daß es sich bei den maskulinisierten Typen um XX-Typen handelt, kein Zweifel mehr bestehen dürfte. Die Aufspaltung in die verschiedenen Geschlechtsformen deutet wieder auf den polyfaktoriellen Vererbungsmodus der verschiedenen Geschlechtsformen hin.

Faßt man nach der Arbeitshypothese von v. SENG-BUSCH die Formen mit weiblichem Wuchstyp (Weibchen und feminisierte Typen) und diejenigen mit männlichem Wuchstyp (Männchen und maskulinisierte Typen) zusammen, so erhält man nicht das nach dieser Hypothese erwartete 1 : 1 Verhältnis, sondern viel mehr Individuen mit weiblichem Wuchs.

10. Feminisierte Monoecisten \times maskulinisierte Monoecisten.

Diese Kreuzung stellt die reciproke Kombination der vorherigen Kreuzungen dar; es müßte sich demnach ebenfalls eine 1 : 1 Spaltung ergeben. Die Bastardierung ist bis jetzt nur einmal ausgeführt.

Tabelle 15. Feminisierte Monoecisten \times maskulinisierte Monoecisten.

| | ♀ | fem. Mon. | fem. ♂ | ♂ | mask. Typ. | n |
|--------------------|----------------|-----------|------------------|-----|--------------|-----|
| Anzahl | 40 | 63 | 4 | 5 | — | 112 |
| % | 35,7 | 56,2 | 3,6 | 4,5 | — | |
| ♀ : fem. Typ. + ♂ | Anzahl 40 : 72 | | | | | |
| | % 35,7 | | 64,3 | | | |
| erwartet bei 1 : 1 | 56 : 56 | | $\chi^2 = 9,142$ | | $P = > 0,01$ | |

In der vorliegenden F_1 tritt keine 1 : 1 Spaltung ein; der Anteil an Weibchen ist zu gering, so daß sich eine 1 : 2 Spaltung ergibt. Auffallend ist, daß keine maskulinisierten Typen auftreten. Die Kreuzungen müssen noch in größerem Umfang durchgeführt werden, um aus den Aufspaltungen Schlüsse ziehen zu können. Es wäre zu prüfen, ob auch maskulinisierte Typen XY-Charakter besitzen können; die, wenn auch seltenen Fälle der Tabelle 13 lassen immerhin eine solche Möglichkeit offen. Die Hypothese von v. SENG-BUSCH erweist sich auch bei der vorliegenden Spaltung als nicht richtig (107 ♀ + fem. Typ. : 5 ♂).

11. Normales Weibchen aus dioecischem Hanf \times maskulinisierte Monoecisten.

Handelt es sich bei den maskulinisierten Formen um XX-Typen, wie aus den anderen Kreuzungen hervorgeht, so müssen die F_1 -Generationen der Kreuzungen Weibchen aus dioecischem Hanf \times maskulinisierte Monoecisten nur aus Weibchen bzw. maskulinisierten Typen bestehen. Die Kreuzung konnte bisher nur zweimal ausgeführt werden und brachte in beiden Fällen, da die maskulinisierten Typen nicht so reichlich Pollen wie die normalen Männchen oder die feminisierten Typen liefern, nur wenige Früchtchen. Als Mutterpflanzen wurden hier Weibchen spätreifer dioecischer Hanfrassen benutzt. In einem Fall bestand die F_1 nur aus 9 Individuen, die alle normale Weibchen waren, im anderen Fall konnten 26 Pflanzen ausgezählt werden, 24 normale Weibchen und 2 normale Männchen. Da

bei diesen beiden Kreuzungen eine geringe Möglichkeit zu Fremdbestäubungen bestand, möchte ich die beiden Männchen als durch Fremdbestäubung entstanden denken. Damit würde das Ergebnis, das durch weitere Kreuzungen gesichert werden muß, mit meiner Hypothese übereinstimmen. Die maskulinisierten Typen sind „umgewandelte“, „vermännlichte“ Weibchen vom XX-Typus.

III. Cytologische Beobachtungen.

Die Chromosomen des Hanfes sind klein und daher schwierig zu identifizieren, obwohl die Chromosomenzahl mit $n = 10$ nicht groß ist. So hat es lange gedauert bis überhaupt Geschlechtschromosomen bei Hanf festgestellt werden konnten. Heute steht wohl einwandfrei fest, daß alle Hanfrassen ein Chromosomenpaar von unterschiedlicher Größe haben (s. S. 257). Ich habe mich bemüht, zuerst bei Reduktionsteilungen der Pollenmutterzellen von normalem dioecischem Hanf das Geschlechtschromosomenpaar zu erkennen. Die Beobachtungen erfolgten alle an aus frischen, jungen Antheren mit Karminessigsäure hergestellten Quetschpräparaten. Ich konnte bei verschiedenen Hanfrassen ein Geschlechtschromosomenpaar beobachten. Das eine Chromosom ist größer, mit 1 ev. auch 2 Einschnürungen, das andere kleiner mit keiner ev. auch einer Einschnürung (Abb. 11 a u. b). Diese Beobachtungen decken sich ungefähr mit den Angaben DRIGAS (n. 30). In den Zeichnungen der Abb. 6a und b sind die Metaphasenplatten der Meiosis von Männchen eines japanischen Hanfes und eines mittelspäten Zuchtstammes (Stamm III), gezeichnet¹. Auf Abb. 11c—g sind Metaphasenplatten der Meiosis von feminisierten Männchen und feminisierten Zwei-Dreikreuzmonoecisten abgebildet. Auch hier sind die unterschiedlichen Chromosomen von gleicher Gestalt wie bei den normalen Männchen. Auf der Zeichnung 11f ist das Geschlechtschromosom im Verhältnis der Autosomen zu groß gezeichnet. Die Untersuchungen, die leider unterbrochen wurden, konnten nicht auf alle Geschlechtsformen ausgedehnt werden. So fehlen noch Beobachtungen an Vier- und Fünfkreuzmonoecisten und an allen maskulinisierten Formen. Leider wurde bei den Beobachtungen der Chromosomen der feminisierten Typen nicht auf die YY-Typen geachtet, da erst einmal nach einem unterschiedlichen Geschlechtschromosom gesucht wurde. Die cytologischen Beobachtungen müssen zur endgültigen Klärung der Vererbungsfragen über die Geschlechtsbestimmung des Hanfes in großem Umfange fortgesetzt werden.

Die bisherigen Beobachtungen bestätigen einwandfrei die genetischen Resultate und sind geeignet, meine Arbeitshypothese zu unterbauen und zu stützen, während sie mit der Arbeitshypothese der anderen Autoren unvereinbar sind.

D. Diskussion.

a) Fassen wir die mitgeteilten Ergebnisse noch einmal kurz zusammen:

1. Die Weibchen des dioecischen Hanfes sind homogametisch und vom XX-Typus.
2. Weibchen aus monoecischem oder gleichzeitig reifendem Hanf (mit einheitlichem weiblichen Wuchs-

typ) sind genetisch untereinander verschieden. Sie enthalten Gene für Monoecie und feminisierten Wuchs der Männchen. Aus der Kreuzung Weibchen aus monoecischem Hanf \times normale Männchen aus dioecischem Hanf, das mit normalen Weibchen aus dioecischem Hanf keine monoecischen oder feminisierten Formen hervorbringt, entstehen in der F_1 -Generation solche feminisierte Formen (Tabelle 6).

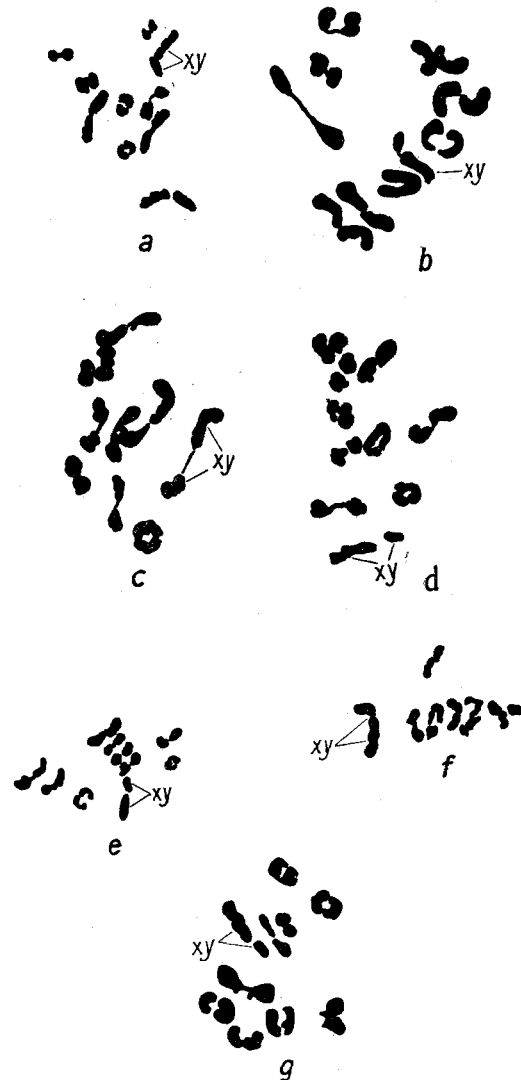


Abb. 11. Geschlechtschromosomen des Hanfes in der Reduktionsteilung von Pollenmutterzellen.

a) Japanischer Hanf, normales Männchen. b) Zuchtstamm (Stamm III), normales Männchen. c u. d) Fröhreifer gleichzeitig reifender Hanf, feminisiertes Männchen. e) Spät-reifer gleichzeitig reifender Hanf, feminisiertes Männchen. f u. g) Spät-reifer gleichzeitig reifender Hanf, feminisierte 2—3 Kreuz-Monoecisten.

Diese Weibchen sind zu einem Teil homogametisch und vom XX-Typus, zu einem anderen Teil jedoch heterogametisch und von XY-Typus (Abb. 6, 7 und 8, Tabellen 8 und 9). Solche XY-Weibchen konnten auf Grund ihrer F_1 -Nachkommenschaft nach Bestäubung mit Pollen von XY-feminisierten Männchen und Monoecisten an 2 verschiedenen Zuchtstämmen z. T. in verschiedenen Jahren nachgewiesen werden. Außerdem gibt es in diesen Zuchtstämmen noch Weibchen, die fast keine Weibchen in den F_1 -Nachkommenschaften hervorbringen, deren genetische Konstitution noch geklärt werden muß. Es besteht die Vermutung, daß es sich um YY-Typen handeln könnte. Die nach Selbstungen gewisser Monoecisten in geringer Zahl auftretenden Weibchen (Tabelle 8) müs-

¹ Die Photographien sind leider verloren gegangen.

sen aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls vom YY-Typus sein. Bei Selbstung eines XY-Monoecisten entstehen, wie erwartet, etwa zu einem Viertel Weibchen. In diesen Fällen erscheinen aber nur etwa 12% Weibchen, so daß als Mutterpflanze ein YY-Monoecist angenommen werden kann. Eine weitere Prüfung der Frage ist aber noch notwendig. Das Vorkommen von XY-Weibchen legt die Annahme nahe, daß bei den Kreuzungen: Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisierte Typen (Tabelle 3), wo fast ausschließlich oder überwiegend Weibchen auftreten, solche XY-Typen phänotypisch weiblich sein müssen. XY-Weibchen müssen ebenfalls in denjenigen Aufspaltungen angenommen werden, wo übermäßig viel oder nur in sehr geringem Umfang Weibchen auftreten (z. B. Tabelle 4, 5, 6 u. a.).

3. Die normalen Männchen des dioecischen Hanfes sind heterogametisch und vom XY-Typus (Abb. 11).

4. Die normalen Männchen aus dioecischem oder gleichzeitig reifendem Hanf, die in den Zuchtlinien vereinzelt immer noch auftreten, sind heterogametisch und vom XY-Typus, können aber Gene für feminisierten Wuchs und Monoecie übertragen. (Tabelle 5); sie sind dadurch von den Männchen aus dioecischem Hanf verschieden, und können daher nicht nur auf Fremdbestäubung zurückgeführt werden.

5. Die feminisierten Formen (feminisierte Männchen und feminisierte Monoecisten aller Grade) sind genetisch untereinander verschieden. Ein Teil ist heterogametisch und vom XY-Typus, ein anderer Teil ist homogametisch und vom YY-Typus (Abb. 9, Tabelle 10 u. 11, Abb. 11). Die Formen mit weiblichem Wuchs und nur männlichen Blüten sind daher als feminisierte Männchen und nicht als maskulinisierte Weibchen zu bezeichnen.

6. Die maskulinisierten Formen (maskulinisierte Weibchen und maskulinisierte Monoecisten) sind soweit bisher festgestellt in der Hauptsache homogametisch und vom XX-Typ (Tabelle 13 u. 14, Abschnitt 11, Abb. 10). Sie können Gene für feminisierte Formen enthalten (Tabelle 7), denn nach Kreuzung solcher maskulinisierter Typen mit normalen Männchen aus dioecischem Hanf, die mit normalen Weibchen nur normale Weibchen und Männchen hervorbringen, treten in der F_1 -Generation feminisierte Formen auf. Weitere Untersuchungen mit diesen Formen sind notwendig, um einige Unklarheiten zu beseitigen (Tabelle 15). Der feminisierte Wuchstyp scheint in einigen Fällen über den maskulinisierten dominant zu sein (Tabelle 15 und Abschnitt 11). Ob bei den XX-Typen schließlich auch phänotypische Männchen entstehen können, ist noch nicht geprüft. Vielleicht kann es sich bei den spätreifen Männchen um solche Typen handeln, die in Hanflinien, die in Richtung eines maskulinisierten Hanfes gezüchtet wurden, auftreten und die ein etwas anderes Aussehen als normale Männchen haben.

7. Die Aufspaltung innerhalb der XX-Typen (in Weibchen, maskulinisierte Monoecisten und maskulinisierte Weibchen) und innerhalb der XY-Typen (in Männchen, feminisierte Männchen, feminisierte Ein-, Zwei-, Drei- usw. -Kreuzungsmonoecisten) ist fast nach jeder Kreuzung verschieden. Es können gleichzeitig die verschiedensten Formen (z. B. Weibchen, feminisierte Monoecisten, feminisierte Männ-

chen und maskulinisierte Formen) nebeneinander auftreten.

Da einerseits Weibchen, andererseits aber auch Männchen und sogar maskulinisierte Formen Gene für Monoecie und feminisierten Wuchs vererben, und da weiterhin in einer Nachkommenschaft die verschiedensten Geschlechtsformen nebeneinander auftreten, können wir uns die Vererbung der verschiedenen Geschlechtsformen des Hanfes nicht nach den von CORRENS, GOLDSCHMIDT u. a. (6, 9, 11, 13) aufgestellten Hypothesen mit Hilfe von Realisatorgenen und ihren Valenzänderungen erklären. Wir sind gezwungen, um die Fülle der verschiedenen Formen erklären zu können, mehrere gleichsinnig wirkende Gene, die in den Autosomen liegen müssen, anzunehmen, und haben uns daher die auf Seite 262ff. entwickelte Arbeitshypothese gebildet. Dadurch, daß Faktoren, die den Wuchstyp beeinflussen, anscheinend gleichzeitig auf die Geschlechtsausbildung einwirken, läßt sich beim Hanf ihre Wirkung erkennen. Im Normalfall des dioecischen Hanfes gibt der XY-Mechanismus den Ausschlag, ob Männchen oder Weibchen entstehen. Nimmt man z. B. an, daß 2 X-Chromosomen mit den Autosomen ein Übergewicht der weiblich wirkenden Faktoren herbeiführen, 1 X-Chromosom aber mit dem Autosomen ein Übergewicht der männlich wirkenden Faktoren ergibt, so können die Faktoren der Autosomen ein Übergewicht an männlicher Wirkung haben. Die Y-Chromosomen wären also in diesem Beispiel (wie bei *Drosophila*, *Sphaerocarpus* oder dem XO-Typus) (5, 11, 21, 22) für die Geschlechtsbestimmung ohne Bedeutung. Wird nun bei zunehmender Stärke der Wirkung der sich summierenden verweiblichenden Faktoren (durch Änderung eines oder mehrerer weiblich wirkender Faktoren), hier anscheinend gleichzeitig für den Wuchstyp, ein geringeres Übergewicht der männlichen Faktoren geschaffen, so werden die XY-Männchen zu feminisierten Männchen, oder bei mehr oder weniger ausgeprägtem Gleichgewicht der Wirkung der Genserien entstünden Einkreuz-, Zweikreuz- usw. Monoecisten, ja schließlich können beim Übergewicht der verweiblichenden Faktoren XY-Typen ev. auch YY-Typen rein weiblich sein. XX-Typen würden in ähnlicher Weise bei einem mehr oder weniger großen Gleich- bzw. Übergewicht der männlichen Faktoren über die Wirkung der weiblichen Serie + der Wirkung der beiden XX-Chromosomen zu maskulinisierten Weibchen, bzw. maskulinisierten Monoecisten. Das Gleich- oder Übergewicht der vermännlichenden Faktoren müßte in diesem Fall durch eine schwächere Wirkung sämtlicher verweiblichenden Faktoren zustande kommen; oder die Wirkung des Genes oder der Gene muß erst bei zweifachem Vorhandensein eines Allels am größten sein, denn normale Weibchen mit maskulinisierten Monoecisten gekreuzt, ergeben fast ausschließlich Weibchen.

Bei dem im X-Chromosom gelegenen verweiblichenden Realisator-Gen kann es sich um eine ähnliche Wirkungsweise wie bei den anderen autosomalen Genen handeln, seine Sonderstellung wäre allein durch den XY-Mechanismus (Homo-Heterogametie-Mechanismus) bedingt, dem einzig möglichen genetischen Mechanismus, durch den das sich ständig in allen Generationen wiederholende Auftreten von nur 2 Sorten von Individuen erreicht werden kann. Der XY-Me-

chanismus ist bei allen Kreuzungen, soweit nicht durch das Auftreten von XY-Weibchen das Bild verschleiert ist, nachweisbar. Es würde sich also die Wirkung der „Realisatorgene“ zu der Wirkung der autosomalen Gene hinzufügen.

Natürlich ließe sich auch durch andere Annahmen, — weiblicher Realisator im X-Chromosom, männlicher im Y-Chromosom oder männlicher im Y-Chromosom, weiblicher in den Autosomen, — der Versuch unternehmen, die Ergebnisse zu erklären. Alle diese Versuche stoßen jedoch auf \pm große Schwierigkeiten, besonders bei der Erklärung, wieso nach der Kreuzung Weibchen aus dioecischem Hanf \times feminisierte Typen fast ausschließlich Weibchen entstehen. Dieselben Schwierigkeiten entstehen auch bei der Annahme von Faktorenaustausch zwischen dem X- und Y-Chromosom. Ich habe die oben aufgezeigte Erklärungsmöglichkeit besonders auch deshalb weiter ausgeführt, weil bei *Drosophila* und *Sphaerocarpus* diese Annahmen (ausschlaggebende weibliche Realisatoren im X-Chromosom, männliche in den Autosomen) als wirklich bewiesen gelten dürfen (5, 11, 21—23). Eine endgültige Klärung, welche Möglichkeit beim Hanf gegeben ist, muß zwar erst durch weitere Versuche erbracht werden. Bei allen Erklärungsversuchen muß aber immer die Wirkung autosomaler Gene, die in die Geschlechtsbestimmung eingreifen, angenommen werden.

Eine Entscheidung über die Frage, ob nur eine polymere Serie männlich oder weiblich wirkender Allele vorliegt oder ob zwei polymere Serien von vermännlichenden bzw. verweiblichenden Genen vorliegen, kann noch nicht getroffen werden; das gleichzeitige Herausspalten der verschiedensten Geschlechtsformen spricht jedoch zugunsten der zweiten Möglichkeit. Die Wirkung der einen Serie müßte in diesem Fall von einer bestimmten Grenze des Valenzunterschiedes an jedoch epi- bzw. hypostatisch über die Wirkung der anderen sein, da dann die Ausbildung des einen oder anderen Geschlechtes vollkommen unterbleibt.

Über die Anzahl der Faktoren, die bei der Entstehung der verschiedenen Geschlechtsformen zusammenwirken, könnten ev. die Selbstungsnachkommenschaften der sicheren und vermutlichen YY-Monoecisten Auskunft geben. In den Selbstungsnachkommenschaften solcher Monoecisten fällt der XY-Mechanismus weg, und die Geschlechtsbestimmung müßte rein polyfaktoriell verlaufen. Bei einem Teil solcher Nachkommenschaften treten überhaupt keine weiblichen Individuen auf, bei diesen muß es sich sicher um YY-Monoecisten handeln. Bei einem anderen Teil treten dagegen wenige Weibchen auf; da noch näher geprüft werden muß, ob tatsächlich diese Weibchen vom YY-Typus sind, sollen die Mutterpflanzen dieser Selbstungsnachkommenschaften als vermut-

liche YY-Monoecisten bezeichnet werden. Die Selbstungsnachkommenschaften solcher YY-Monoecisten sind in Tabelle 16 zusammengestellt. Die Aufspaltungszahlen zeigen auch hier, daß eine polyfaktorielle Vererbung angenommen werden muß, und sicher mehr als 2 oder 3 Faktoren im Spiele sind.

Aus diesem Zusammenspiel mehrerer Faktoren kann man sich das Herausspalten von normalen Männchen einerseits und normalen Weibchen andererseits erklären; nicht nur hier bei den Selbstungen von Monoecisten sondern auch bei anderen Kreuzungen. Je heterocygoter das Material ist, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß z. B. noch normale Männchen Herausspalten. Diese Männchen gehen also aus der Kombination der Faktoren hervor und nicht durch ungewollte Fremdbestäubung. Durch diese Annahme wird auch die ständige Abnahme der normalen Männchen in den Zuchtstämmen durch fortgesetzte Auslese verständlich. Bei dem anfänglich kleinem Zuchtmaterial war das Ausmerzen der Männchen vor der Blüte sicherer und vollständiger durch-

Tabelle 16. Selbstungsnachkommenschaften sicherer oder vermutlicher YY-Monoecisten (feminisiert).

| Mutterpflanzen | | ♀ | fem. Mon. | Ein-kreuz-mon. | fem. ♂ | ♂ | n |
|-------------------------|--------|------|-----------------|----------------|--------|-----|-----|
| Ein—Zweikreuzmonoecist | Anzahl | — | 3 | 3 | 15 | — | 21. |
| | % | — | 14,3 | 14,3 | 71,4 | — | |
| Zwei—Dreikreuzmonoecist | Anzahl | — | 41 ¹ | 17 | 40 | — | 98 |
| | % | — | 41,8 | 17,4 | 40,8 | — | |
| Zwei—Dreikreuzmonoecist | Anzahl | — | 6 | 2 | 16 | 1 | 25 |
| | % | — | 24,0 | 8,0 | 64,0 | 4,0 | |
| Ein—Zweikreuzmonoecist | Anzahl | 24 | 96 ¹ | — | 37 | 9 | 166 |
| | % | 14,5 | 57,8 | — | 22,3 | 5,4 | |
| Zwei—Dreikreuzmonoecist | Anzahl | 1 | 23 ² | 1 | — | 1 | 26 |
| | % | 3,8 | 88,5 | 3,8 | — | 3,8 | |
| Zwei—Dreikreuzmonoecist | Anzahl | 11 | 49 ² | 8 | 20 | — | 88 |
| | % | 12,5 | 55,7 | 9,1 | 22,7 | — | |
| Zwei—Dreikreuzmonoecist | Anzahl | 16 | 85 ¹ | — | 45 | 16 | 162 |
| | % | 9,9 | 52,4 | — | 27,8 | 9,9 | |

¹ In der Masse Zwei—Dreikreuzmonoecisten.

² In der Masse Vier—Fünfkreuzmonoecisten.

zuführen als bei den späteren größeren Nachkommenschaften, und trotzdem traten anfänglich noch viele Männchen auf. Wie bei vielen Faktoren zu erwarten ist, wird die Abnahme bei großen Populationen schließlich nur langsam von statten gehen. Die Abnahme der normalen Männchen in dem gleichzeitig reifendem Hanf infolge Ausmerzen der Männchen vor der Blüte von 1937—1945 zeigt Tabelle 17.

Tabelle 17. Abnahme der normalen Männchen im gleichzeitig reifenden Hanf.

| | | |
|-----------|--------|------------------------------|
| 1937 noch | 36—37% | normale Männchen aufgetreten |
| 1938 „ | 30—32% | |
| 1939 „ | 17—20% | |
| 1940 „ | 6—8% | |
| 1941 „ | 4—5% | |
| 1944 „ | 2—3% | |
| 1945 „ | 1—2% | |

Wie aus den züchterischen Versuchen von NEUER und v. SENGBUSCH und mir hervorgeht, kann man durch fortgesetzte Auslese der gewünschten und Ausmerzen der unerwünschten Formen bei Bestäubung und Ernte zu einhäusigem Hanf kommen, der wahrscheinlich nicht mehr für allzu viele Faktoren heterozygot sein wird. Besonders durch fortgesetzte Selbst-

stung der YY- und XX-Monoecisten (feminisierte und maskulinisierte Monoecisten) wird dieses Ziel erreichbar sein. Mit solchem mehr homocygoten Material werden sich dann die aufgeworfenen Fragen klären lassen und wird sich weiterhin eine Entscheidung darüber treffen lassen, ob wir mit diesen Genen zum Beginn einer Analyse des „A-G-Z-Komplexes“ (CORRENS) gelangen können.

Es ist selbstverständlich, daß, wenn die genetische Bedingtheit der Geschlechtsbestimmung derartig vielförmig ist, auch die Außeneinflüsse auf die Ausprägung eine Wirkung ausüben können. In bezug auf die feminisierten und maskulinisierten Formen fehlen darüber aber noch genaue Unterlagen. Der Wuchstyp ist im allgemeinen sehr stabil. Eine Prüfung der Frage, ob besonders bei den XY- und YY (?) Weibchen durch verschiedene Außenbedingungen noch männliche Blüten ausgelöst werden können, erscheint besonders lohnend. Es wäre durchaus möglich, daß man innerhalb der Kreuzungsnachkommenschaften die XX-Weibchen von den XY-Weibchen mit Hilfe ihres unterschiedlichen Verhaltens trennen könnte. Es sei hier darauf hingewiesen, daß GRIŠKO (8) bei späteren Aussaatterminen in ein und derselben Familie einen kleineren Prozentsatz einhäusiger feminisierter Pflanzen fand als bei einem früheren Aussaattermin. NEUER und v. SENGBÜSCH (29) stellten fest, daß die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten am Nachwuchs von ausgekeimten Pflanzen sich veränderte.

Die weiteren Arbeiten müssen in enger Verbindung von Genetik und Cytologie durchgeführt werden. Besonders wichtig erscheint mir die weitere Untersuchung der XY- und YY-Weibchen. Der genetische Nachweis der Konstitution solcher Weibchen wird ziemlich schwierig werden, da immer wieder mit XY-Weibchen gerechnet werden muß. So entsteht ja bereits ein Überschuß an Weibchen, wenn man die Weibchen des monoecischen Hanfes mit normalen Männchen aus dioecischem Hanf (Tabelle 6) oder mit feminisierten Männchen oder Monoecisten zurückkreuzt. (Tabellen 8, 9). Vielleicht läßt sich durch Einkreuzen mit maskulinisierten Monoecisten der erwünschte Erfolg erzielen. Die laufenden und geplanten Versuche werden Klarheit darüber bringen. Von großem Interesse wird dabei auch die Kreuzung Weibchen aus dioecischem Hanf \times YY-feminisiertes Männchen oder Monoecist sein. Günstig wäre es, wenn es gelänge das Y-Chromosom durch geschlechtsgekoppelte Gene kenntlich zu machen. 2 Blattgrünmutanten, die in Röntgenbestrahlungsversuchen von IMAI (20) auftraten, waren auscheinend an das männliche Geschlecht gekoppelt; eine hellstenglige Mutante, die von mir untersucht wurde, spaltete unabhängig von allen Geschlechtsformen (19).

Suchen wir nach anderen Objekten, deren Untersuchung eine ähnliche Verschiedenartigkeit der Geschlechtsformen geliefert hat, so sind von botanischen Objekten vor allem die Weinrebe (4) und *Melandrium* (6), von zoologischen Objekten vor allem Zahnkarpfen (3, 11, 24), *Anuren* (11, 34) und auch *Lymantria* (9, 10, 11) zu nennen. Bei *Melandrium* sind verschiedenartige Zwitter bekannt geworden, die z. T. durch mutative Valenzänderung der Realisatoren (6, 11, 12, 32) erklärt wurden. CORRENS fand aber auch andere Zwitter, die mit dioecischen Weib-

chen gekreuzt nur Weibchen, z. T. aber auch nur wieder Zwitter ergaben. In den Reifeteilungen, sowohl der männlichen als auch der weiblichen Sporenmutterzellen, konnte ein XY-Chromosomenpaar, also der männliche Chromosomenbestand nachgewiesen werden (1). Es wird bei *Melandrium* angenommen, daß die Zwitter, die nur Weibchen geben, eine Parallele zu den sog. thelygenen Männchen getrennt geschlechtlicher *Melandrien* und die Zwitter, die stets Zwitter erzeugen, eine solche zu den arrhenogenen Männchen darstellen (11). Bei *Vitis vinifera* konnten BREIDER und SCHEU (4) Zwitter vom XY- und YY-Typ nachweisen. Nach Selbstungen oder Kreuzungen von XY-Typen traten 3 Teile Zwitter : 1 Teil Weibchen auf, nach Selbstungen von YY-Typen nur Zwitter. In seltenen Fällen entstanden jedoch auch nach Selbstungen von Zwittern Männchen und außerdem in gewissen Selbstungs- und Kreuzungsnachkommenschaften unerwartet wenig Weibchen (etwa 8–14%). Es wird daraus geschlossen, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Vitis vinifera* nicht in allen Fällen nach dem monohybriden Rückkreuzungsschema verläuft. Kreuzungen zwischen *Vitis vinifera* und den dioecischen Wildspezies *Vitis riparia* und *Vitis rupestris* ergeben monofaktorielle Geschlechtsbestimmung; in bestimmten Fällen bei Kreuzungen mit *V. rupestris* konnte ebenfalls polyfaktorielle Geschlechtsvererbung festgestellt werden. Während die Ergebnisse bei *Lymantria* und *Anuren* durch Valenzänderungen der geschlechtsbestimmenden Elemente erklärt werden, nimmt KOSWIG und seine Schule eine polyfaktorielle Beeinflussung des Geschlechtes bei Zahnkarpfen an. Es wäre verlockend, Parallelen zu den Resultaten bei Hanf zu ziehen, doch soll dies bis zu einer endgültigen Klärung der noch aufgeworfenen Fragen der Geschlechtsbestimmung beim Hanf zurückgestellt werden. Eine so große phänotypische wie genetische Vielförmigkeit der Geschlechtstypen wie beim Hanf ist bei keinem anderen Objekt gegeben. Es besteht daher gerade beim Hanf die Hoffnung noch tiefer in die Fragen der Geschlechtsbestimmung einzudringen.

Das ausschließliche Auftreten von Weibchen in der Nachkommenschaft der Kreuzung dioecisches Weibchen \times feminisierte Formen wirft die Frage auf, ob nicht hier, wie bei *Melandrium* angenommen wird, Thelygenie, d. h. Ausfall des männlichen bestimmenden Pollens, oder eine Wirkung des mütterlichen Plasmons vorliegen kann. Da jedoch nach Selbstungen Geschwisterbestäubungen und anderen Kreuzungen mit feminisierten Formen kein Ausfall von Gameten festgestellt werden kann, und in den späteren Generationen aus solchen F_1 -Weibchen feminisierte Formen herausspalten, kann sowohl die eine als auch andere Möglichkeit ausgeschlossen werden.

Durch Kreuzung und Auslese können wir beim Hanf von der normalen dioecischen Rasse mit männlichen XY- und weiblichen XX-Individuen die ausgeprägte sekundäre Geschlechtsmerkmale zeigen, und mit monofaktorieller Geschlechtsvererbung nach dem Rückkreuzungsschema, über ein Stadium, wo die verschiedensten Geschlechtsformen nebeneinander auftreten (Weibchen, feminisierte Monoecisten, feminisierte und normale Männchen) zu verschiedenen Rassen gelangen: 1. zu Rassen, die keine sekundären Geschlechtsmerkmale zeigen, aber monofaktorielle Ver-

erbung der primären Geschlechtsmerkmale (Weibchen-XX und feminisierte Männchen-XY) aufweisen oder 2. zu Rassen, die ohne sekundäre Geschlechtsmerkmale weiblich-XX, einhäusig-XY, männlich-XY auf feminisierter Basis sind oder auch 3. zu Rassen, die weiblich-XX, einhäusig-XY sind. Der Unterschied zwischen den feminisierten Typen wird polyfaktoriell vererbt. 4. Schließlich können wir zu rein einhäusigen YY-Rassen kommen, bei denen die Ausprägung der Monoecie rein polyfaktoriell vererbt wird. Als Übergangsstadium zu solchen reinen monoecischen Rassen können 5. YY-Typen entstehen, in deren Nachkommenschaft auf Grund nur polyfaktorieller Aufspaltung Weibchen, feminisierte Monoecisten und feminisierte Männchen ev. auch normale Männchen auftreten können. 6. Dadurch, daß aus der ersten Möglichkeit aber auch XY-Weibchen hervorgehen können, die mit YY-feminisierten Männchen (oder mit Monoecisten) gepaart werden können, könnte man zu einer Kreuzung gelangen, bei der das weibliche Geschlecht heterozygot, das männliche aber homozygot ist. Die Möglichkeiten 1—5 sind in den züchterischen und genetischen Versuchen bereits verwirklicht worden, wenn auch noch nicht die Reinheit der Linien in späteren Aufspaltungen erzielt werden konnte. Da aber nach den Ergebnissen NEUERS und v. SENGBUSCH und meinen eigenen Beobachtungen eine Auslese auf bestimmte Formen von Erfolg begleitet ist, besteht die Wahrscheinlichkeit Rassen mit derartig ausbalanciertem Genbestand zu schaffen. Die letzte 6. Kreuzungsmöglichkeit ist noch nicht ausgeführt worden, es besteht aber aus denselben Gründen eine gewisse Wahrscheinlichkeit zu einer solchen Rasse mit weiblicher Heterogametie und monofaktorieller Vererbung der beiden Geschlechtsformen zu kommen. Auf diese Weise ließe sich das Vorkommen von männlicher und weiblicher Heterogametie bei nahe verwandten Arten verstehen, eine Tatsache, von der schon CORRENS (6) sagte, daß diese Erscheinung ihm als eines der merkwürdigsten Ergebnisse der modernen Genetik vorgekommen sei. Darüber hinaus ließe sich ev. aber auch hiermit eine Erklärung für die Auffassung von KOSWIG und seinen Schülern (3, 4, 11, 24) über die Geschlechtsbestimmung und die Lokalisation der Realisatorgene bei Zahnkarpfen geben. KOSWIG zieht aus seinen Befunden bei Zahnkarpfen den Schluß, daß die X-Chromosomen im Gegensatz zu allen anderen Objekten hier keine geschlechtsbestimmenden Gene enthalten und das Geschlecht z. T. polyfaktoriell durch eine größere Serie polymerer Faktoren festgelegt wird. Die nahe verwandten Arten *Platypoecilus xiphidium* und *variatus* sind männlich heterogametisch, während *Platypoecilus maculatus* weiblich heterogametisch ist; bei *Xiphophorus* wird polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung angenommen. Wenn KOSWIG feststellt, daß vom X des *maculatus* im Erbgut des *variatus* oder des *xiphidium* dieselbe vermännlichende Wirkung ausgeht wie vom arteiligen Y-Chromosom, so legt dieses Verhalten in Analogie zu den Ergebnissen bei Hanf den Schluß nahe, daß bei der weiblichen Heterogametie als X-Chromosom bezeichnete paarige Chromosom des Männchen wirklich dem Y-Chromosom der männlich heterogametischen Arten entspricht und es sich bei den XX-Männchen der weiblich heterogametischen Arten eigentlich um YY-Männchen, bei den Weibchen dagegen um XY-

Weibchen handeln kann. Man könnte sich also hier phylogenetisch die (sicher sehr junge) weibliche Heterogametie aus der männlichen Heterogametie durch die Annahme weiterer polymerer Geschlechtsfaktoren entstanden denken. Bei *Xiphophorus* könnte es sich um einen äußerst labilen Übergangstyp mit verschiedener genetischer Konstitution handeln, z. T. scheinen die Formen ebenfalls vom YY-Typus zu sein. Da bei *Drosophila* nachgewiesen werden konnte, daß die Y-Chromosomen für die Geschlechtsbestimmung belanglos sind, wäre somit die Feststellung KOSWIGS, daß die paarigen (YY) Chromosomen der Männchen bei den Arten mit weiblicher Heterogametie keine geschlechtsbestimmenden Gene enthalten, wohl aber das unpaarige Chromosom der Weibchen, dadurch verständlich. Ein Versuch, die Ergebnisse KOSWIGS mit Hilfe dieser Hypothese zu erklären, läßt sich leicht durchführen und stößt auf keine großen Schwierigkeiten. Derartige Überlegungen wurden ja auch bereits von CASTLE und HÄMMERLING (11a) in bezug auf Valenzänderung der „Realisatoren“ angestellt.

Da die maskulinisierten Formen noch nicht so eingehend untersucht wurden wie die feminisierten, kann für sie noch keine solche Entwicklungsreihe aufgestellt werden. Es scheint aber, daß ähnliche Ergebnisse auf XX-Basis erzielt werden können. Diese würden dann eine Parallele zu den XX-Linien bei *Lebistes* in den Versuchen WINGES (24) darstellen.

Es bleibt abzuwarten, ob alle Möglichkeiten beim Hanf verwirklicht werden können und, ob es gelingt, solche \pm ausbalancierten Rassen tatsächlich zu schaffen. Infolge der Mannigfaltigkeit der Geschlechtsformen, die anscheinend alle recht gut lebensfähig sind und sich ohne weitere Schwierigkeiten miteinander kreuzen lassen, scheint der bisher sich in vielen genetischen Versuchen als spröde erwiesene Hanf doch ein für die Klärung der Geschlechtsbestimmungsfragen günstiges Objekt zu sein.

b) Für die Züchtung eines einhäusigen oder gleichzeitig reifenden Hanfes ist die Kenntnis der Vererbungsweise der Geschlechtsformen von großer Bedeutung. Während nach der polyallelen Arbeitshypothese sich das Zuchtziel hätte schneller und leichter erreichen lassen müssen, als es tatsächlich der Fall ist, ist nach den neuen Erkenntnissen der Weg langwieriger und schwieriger. Im ersten Falle hätten strenge Isolierung und genaue Femelung der Bestände zum Ziel führen müssen, jetzt muß eine genaue Kenntnis des Erbgutes der einzelnen Linien angestrebt werden. Die Züchtung eines gleichzeitig reifenden Hanfes ist einfacher und schneller zu erreichen als die Züchtung eines monoecischen Hanfes. Diese Zuchtichtung hat damit als Nahziel zur Verbesserung der bestehenden Hanfsorten ihre volle Berechtigung. Eine einhäusige Hanfsorte wird sich aber ebenfalls verwirklichen lassen; theoretisch ist sogar die Möglichkeit gegeben mit Hilfe der YY-Monoecisten eine Hanfsorte zu züchten, die ausschließlich aus monoecischen Formen besteht. Ebenso besteht die Möglichkeit Hanflinien mit maskulinisiertem Wuchstyp zu züchten.

Eine Einkreuzung mit dioecischem Hanf in einhäusigem oder gleichzeitig reifendem Hanf muß unbedingt vermieden werden, da sowohl durch Männchen als auch durch Weibchen Gene übertragen werden, die wieder normale zweihäusige Formen, vor

allem normale, frühabsterbende Männchen, hervorbringen. Will man z. B. den Fasergehalt des einhäusigen oder gleichzeitig reifenden Hanfes steigern, so muß versucht werden, diese Steigerung aus den Linien dieser Hanzfürchtungen selbst zu erreichen und nicht durch Einkreuzung von dioecischen faserreichen Hanfsorten, da sonst eine mühselige Arbeit von neuem beginnen muß.

Durch Auslese von Linien mit Hilfe der Restsaatgutmethode kann der Anteil der Linien ohne normale Männchen verhältnismäßig schnell gesteigert werden. In meinen Versuchen waren 1943 nur 18% der untersuchten Einzelpflanzennachkommenschaften ohne normale Männchen, 1944 waren es bereits 30% und 1945 etwa 60%. Ebenso lassen die Ergebnisse von NEUER und v. SENGBUSCH (Ausgeizmethode [26]) die Wirkung der Auslese auch in bezug auf bestimmte Monoecisten deutlich erkennen. In Verbindung mit cytologischen Untersuchungen wird sich ein Erfolg noch schneller und sicherer erzielen lassen.

E. Zusammenfassung.

1. Beim Hanf treten verschiedene Geschlechtsformen auf. Nach dem Wuchstyp kann man 2 Reihen unterscheiden: a) Eine Reihe mit weiblichem Habitus — normales Weibchen, feminisierte Monoecisten mit viel bis wenig männlichen Blüten und feminisiertes Männchen mit nur männlichen Blüten aber weiblichem Wuchstyp. b) Eine Reihe mit männlichem Habitus — normales Männchen, maskulinisierte Monoecisten mit viel bis wenig weiblichen Blüten und maskulinisiertes Weibchen mit nur weiblichen Blüten aber männlichem Wuchstyp. Die Vererbung der verschiedenen Geschlechtsformen wurde in umfangreichen Kreuzungen untersucht.

2. Der Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Individuen einer normal dioecischen Hanfsorte beruht auf einem unifaktoriellen Erbunterschied. Das männliche Geschlecht ist heterocygot (XY), das weibliche homocygot (XX).

3. An Hand der Kreuzungen wurde geprüft, ob die Ergebnisse mit den von v. SENGBUSCH und GRIŠKO für die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes aufgestellten Arbeitshypothesen erklärt werden können. Weder die Annahme polyalleler Geschlechtsrealisatoren (v. SENGBUSCH), noch die Trennung der Faktoren für Wuchstyp von den in Vielzahl angenommenen geschlechtsbestimmenden Faktoren (GRIŠKO) wird den Ergebnissen gerecht.

4. Es wird eine Arbeitshypothese für die Vererbung der Geschlechtsformen aufgestellt, die polymere Faktoren für die Geschlechtsbestimmung annimmt (siehe S. 262ff. u. S. 272ff.).

5. Für die in den Versuchen auftretenden Weibchen wurde ein unterschiedlicher Genotyp nachgewiesen. Es kommen durch das Zusammenwirken der autosomalen und geschlechtschromosomalen polymeren Faktoren nicht nur XX-Weibchen, sondern auch XY-Weibchen und wahrscheinlich auch YY-Weibchen vor.

6. Die feminisierten Formen (Monoecisten und Männchen) haben den XY- oder YY-Typus. Ihre ursprüngliche Bezeichnung als feminisierte Männchen oder feminisierte Monoecisten besteht somit zu Recht.

7. Die maskulinisierten Formen (Monoecisten und Weibchen) haben den XX-Typus. Ev. treten auch

von den normalen Männchen morphologisch etwas abweichende Männchen vom XX-Typus auf.

8. Für das Auftreten der verschiedenen XX-, XY- und YY-Typen bei den Aufspaltungen müssen polymere Faktoren verantwortlich gemacht werden. Bei Selbstungen von YY-Typen verläuft die Aufspaltung anscheinend nur polyfaktoriell.

9. Cytologische Untersuchungen haben ergeben, daß sowohl feminisierte Männchen als auch feminisierte Monoecisten vorkommen, die wie die normalen Männchen des dioecischen Hanfes ein ungleiches Chromosomenpaar enthalten. Die Untersuchungen müssen noch in größerem Umfange fortgesetzt werden.

10. Zur endgültigen Klärung aller Fragen der Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes sind noch weitere Versuche, vor allem in Verbindung zwischen Cytologie und Genetik notwendig. Das Auftreten der verschiedensten Geschlechtsformen und die Kenntnis ihrer Vererbungsweise — es können z. B. heterogametische Weibchen mit homogenetischen Männchen gekreuzt werden — ist nicht nur für die Züchtung eines einhäusigen oder gleichzeitig reifenden Hanfes von großer Bedeutung, sondern eröffnet auch für die allgemeinen Theorien der Geschlechtsbestimmung neuartige Perspektiven, die aber nur erst kurz gestreift werden.

Herrn Dipl.-Landw. GERHARD HECKER und der landw. techn. Assistentin Fräulein ELFRIEDE VOIGTLÄNDER vom K.-W.-I. für Bastfaserforschung, Mähr.-Schönberg, jetzt Bielefeld bin ich für ihre tatkräftige Hilfe bei der Durchführung der Versuche zu großem Dank verpflichtet. Herrn HECKER danke ich weiterhin für die Überlassung von Auszählungsergebnissen beim einhäusigen Hanf zur Verrechnung. Besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. H. KUCKUCK vom Institut für Pflanzenzüchtung, Halle a. d. S., der es ermöglichte, daß die Verrechnungen der Ergebnisse und die Niederschrift der Arbeit an seinem Institut erfolgen konnte.

Literatur.

1. BĚLAŘ, K.: Der Chromosomenbestand der *Melandrium* Zwitter. Z. Abstamm.lehre 39, 184—190 (1925). —
2. BELOWICKAJA, N. A.: nach Kierat: Z. Züchtg. A. Pflanzenzüchtg. 22, 330 (1938). — BREIDER, H.: Juveniles und adultes Geschlechtsverhältnis bei *Xiphophorus helleri* Heckel. Z. Abstamm.lehre 73, 471—476 (1937). —
4. BREIDER, H. u. H. SCHEU: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts innerhalb der Gattung *Vitis*. Gartenbauwiss. 11, 627—674 (1938). — 5. BRIDGES, C. B.: Sex in relation to chromosomes and genes. Amer. Naturalist 59 (1925). — 6. CORRENS, G.: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Z. Abstamm.lehre 41, 5—40 (1926). — 7. FISCHER, R. A.: Statistical methods for research workers. (6. edit.) Edinburgh (1936). — 8. GRIŠKO, N. N.: Gleichzeitig reifender Hanf. Novoje' v. seljskom chosjaistve 5 (1937). —
- *9. GOLDSCHMIDT, R.: Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Biol. Zbl. 49, 641—648 (1929). — 10. GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchungen über Intersexualität. VI. Z. Abstamm.lehre 67, 1—40 (1934). —
- *11. HARTMANN, M.: Die Sexualität. Gustav Fischer, Jena (1943). — 11a. HÄMMERLING, J.: Eine Hypothese zum Homozygotie-Heterocygotie-Schema der Geschlechtsbestimmung. Biol. Zbl. 57, 507—521 (1937). — 12. HERTWIG, G. u. P.: Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*. Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Z. Abstamm.lehre 28, 259 bis 294 (1922). — 13. HIRATA, K.: Sex determination in hemp. (*Cannabis sativa* L.). J. Genetics 19, 65 (1928). —
14. HIRATA, K.: Cytological basis of the sex determination in *Cannabis sativa*. Jap. J. Genet. 4, 198 (1929). —
15. HOFFMANN, W. und E. KNAPP: Röntgenbestrahlungen beim Hanf. Züchter 12, 1—9 (1940). — *16. HOFFMANN, W.: Das Geschlechtsproblem des Hanfes in der Züchtung. Z. Pflanzenzüchtg. 22, 453—461 (1938). — 17. HOFF-

MANN, W.: Gleichzeitig reifender Hanf. Züchter 13, 277—283 (1941). — *18. HOFFMANN, W.: Hanf, *Cannabis sativa* L. in Roemer-Rudolf, Handbuch der Pflanzenzüchtung. 4. Band (1944). Paul Parey Berlin. — 19. HOFFMANN, W.: Helle Stengel — eine wertvolle Mutation des Hanfes. Züchter 17/18, (1947). — 20. IMAI, J.: Sex linked mutant characters in the hemp, *Cannabis sativa*. J. Genet. 35, 431—432 (1938). — 21. KNAPP, E. und I. HOFFMANN: Geschlechtsumwandlung bei *Spaerocarpus* durch Verlust eines Stückes des X-Chromosoms. Chromosoma 1, 130—146 (1939). — 22. KNAPP, E.: Ist das heterochromatische X-Chromosom von *Spaerocarpus* in seiner ganzen Länge lebensnotwendig. Naturwiss. 31, 570—571 (1943). — 23. KNAPP, E.: Bemerkungen zu Geschlechtsbestimmungsfragen. Flora N. F. 57, 140 bis 151 (1943). — *24. KOSWIG, G.: Idiotypus und Geschlecht. Z. Abstamm.lehre 70, 377—401 (1936). — 25. KUHN, E.: Selbstbestäubungen subdioecischer Blütenpflanzen, ein neuer Beweis für die genetische Theorie der Geschlechtsbestimmung. Planta 30, 457—470 (1939). — 26. LUDWIG, W. u. R. FREISLEBEN: Über neuere statisti-

sche Methoden zur Auswertung von Koppelungsversuchen, vor allem in der Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzüchtg. 24, 523—538 (1942). — 27. MACKAY, E. L.: Sex chromosomes of *Cannabis sativa*. Amer. J. of Bot. 26, 707—708 (1939). — 28. Mc. PHEE, H.: The genetics of sex in hemp. J. agric. Res. 31, 935—943 (1925). — 29. NEUER, H. u. R. v. SENGBUSCH: Die Geschlechtsvererbung bei Hanf und die Züchtung eines monoecischen Hanfes. Züchter 15, 49—62 (1943). — *30. PANČENKO, P. F., CHRANIKOVA, A. S. u. N. N. GRIŠKO: Hanf. Moskau 1938. — 31. SENGBUSCH, R. v.: Beitrag zum Geschlechtsproblem bei *Cannabis sativa* L. Z. Abstamm.lehre 80, 616—618 (1942). — 32. SHULL, G. H.: Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. Z. Abstamm.lehre 12, 265—302 (1914). — 33. WETTSTEIN, F. von: Gesichertes und Problematisches zur Geschlechtsbestimmung. Berichte der deutsch. Bot. Ges. 54, Gen.Vers.Heft 23—38 (1936). — 34. WITSCH, E.: Ergebnisse der neueren Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei *Amphibien*. Z. Abstamm.lehre 31 (1923). (In den mit einem * versehenen Arbeiten ist weitere Literatur angegeben.)

(Aus dem Institut für Obst- und Gartenbau der Hochschule für Bodenkultur in Wien.)

Vermehrungs- und Züchtungsfragen bei der Aprikose.

Von FRITZ PASSECKER.

Mit 2 Textabbildungen.

Einleitung.

Die Kultur der Aprikose (Marille) ist im deutschen Sprachgebiet auf verhältnismäßig engbegrenzte Gebiete lokalisiert. Die größte wirtschaftliche Bedeutung kommt dem Aprikosenanbau in Österreich zu, wo sie vor allem im östlichen Teil von Niederdonau verbreitet ist. Andere Aprikosenanbauzentren finden sich in Deutschland im Gebiet von Mainz-Mombach, in der Vorderpfalz bei Bonn, Kestert und Kamp a. Rh., am Süßen See bei Halle a. d. Saale, in Werder bei Berlin. Diese enge Begrenzung hinsichtlich der Verbreitung hängt mit den besonderen Standortansprüchen der Aprikose zusammen. Sie gedeiht als freistehender Baum nur in Gebieten mit geringen Niederschlägen und hohen Sommertemperaturen. In Österreich gehört die Marille zu den charakteristischsten Kulturpflanzen der pannonischen Zone und ist für diese vielleicht noch kennzeichnender als der Weinstock.

Die Aprikosenkultur leidet bei uns vor allem unter zwei Übelständen, gegen die wir ankämpfen müssen, nämlich die häufig vorkommende Schädigung der Blüten und jungen Früchte durch Spätfröste und das Erkranken und vorzeitige Absterben der Bäume durch das „Schlagtreffen“ oder „Aprikosensterben“. Diesen Erscheinungen können wir z. T. durch Kulturmaßnahmen, vor allem aber durch züchterische Maßnahmen begegnen.

Die Veredlungsunterlagen für die Aprikose.

Als Veredlungsunterlagen für die Aprikose kommen in Betracht: die Gemeine Aprikose (*Armeniaca vulgaris* Lam.) und andere Arten der Gattung *Armeniaca*, ferner die Hauspflaume (*Prunus domestica* L.), die Kirschpflaume (*Prunus cerasifera* Ehrh.), die Schlehe (*Prunus spinosa* L.) und andere zur Gattung Pflaume (*Prunus* im engeren Sinn, *Eupruneus*) gehörige Arten und Bastarde derselben, die Davidspflaume (*Amygdalus Davidiana*), der Pfirsich (*Amygdalus persica* L.), die Mandel (*Amygdalus communis* L.), die Zwergmandel (*Amygdalus nana* L.). In der alten Literatur

werden vereinzelt auch die Kirsche und die Quitte als (offenbar nicht bewährte und daher wieder aufgegebene) Unterlagen für die Aprikose genannt.

Im Deutschen Reich spielen als Aprikosenunterlagen eine größere Rolle nur die Gemeine Aprikose, die Hauspflaume und die Kirschpflaume. In umfangreichen Untersuchungen konnte ich nachweisen, daß vor allem der Aprikosensämling und bestimmte Typen der Hauspflaume (besonders Deutsche Hauszwetsche, gewisse Spillings- und Kriechentypen) dauerhafte Bäume bilden. Die zur Kirschpflaume gehörende Myrobalane ergibt dagegen zumeist kurzlebige Bäume, die häufig auch hinsichtlich des Ertrages und der gutemäßigen Ausbildung der Früchte nicht voll befriedigen (PASSECKER [22]).

In außereuropäischen Aprikosenanbaugebieten stehen z. T. andere Veredlungsunterlagen im Vordergrund. So sind nach K. F. KOSTINA (9) in Palästina 70% der Aprikosenbäume auf Mandel veredelt, in Südafrika 90% auf Pfirsich, 10% auf Aprikose, Mandel und Mandelpfirsich, in Kalifornien 46% auf Aprikose, 38% auf Pfirsich und 16% auf Myrobalane.

Die Vermehrung der Veredlungsunterlagen.

Für die Aprikosenunterlagen kommt sowohl die geschlechtliche Vermehrung durch Aussaat als auch die ungeschlechtliche (vegetative) Vermehrung in Frage. Erstere steht derzeit noch weitaus im Vordergrund, doch wendet man der vegetativen Vermehrung in neuester Zeit mehr und mehr Bedeutung zu. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Verwendung vegetativ vermehrter, klonenreicher Unterlagen gerade in der Aprikosenkultur große Bedeutung beizumessen ist.

a) Vermehrung durch Aussaat.

Der Marillenwildling ist bisher praktisch nur durch Aussaat gewonnen worden. Auch die dem Formenkreis der Kirschenpflaume angehörende St. Julienpflaume, ferner die Myrobalane pflegen in der Baumschule durch Aussaat vermehrt zu werden.