

folgenden Außenstellen des Institutes für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz durchgeführt:

Christinenfeld, Kreis Schönberg/Mecklenburg,  
Wentow, Kreis Ruppin/Brandenburg,  
Bürs-Arneburg, Kreis Stendal/Sachsen-Anhalt,  
Bernburg-Zepzig, Kreis Bernburg/Sachsen-Anhalt,  
Kalkreuth, Kreis Großenhain/Sachsen,  
Klein-Aga, Kreis Gera/Thüringen,  
Knau, Kreis Schleiz/Thüringen.

Um möglichst abbauwiderstandsfähige Sorten zu entwickeln, werden vor der Zuchtstammprüfung alle Stämme einer Abbauprüfung unterzogen, die in Müncheberg, Bernburg-Zepzig und Kalkreuth durchgeführt wird. Für diese Prüfung senden die Züchter im 1. Jahr 3, im 2. Jahr 20 Knollen ihrer Stämme an die 3 Prüfungsorte. Im 3. abschließenden Prüfungsjahr wird der Nachbau dieses Materials, also 1. und 2. Nachbau der 3 Prüfungsorte im Vergleich mit neuem Material der Zuchtstationen in Groß-Lüsewitz nebeneinander beobachtet.

Gleichzeitig mit der Abbauprüfung läuft die schon immer übliche Krebsvorsortierung, Krebsvorprüfung und Krebshauptprüfung. Die Vorsortierung und Vorprüfung werden zur Zeit bei der Biologischen Zentralanstalt Berlin-Kleinmachnow und in den Instituten für Pflanzenzüchtung in Groß-Lüsewitz und Bernburg durchgeführt. Die Krebshauptprüfung findet auf den Versuchsfeldern der BZA in Berlin statt. Gleichzeitig findet auch eine Feldprüfung über das Verhalten gegen neue Biotypen des Krebserregers in Gießübel, Kreis

Hildburghausen, auf dem Versuchsfeld der Biologischen Zentralanstalt statt. Eine Prüfung der Schorfresistenz der Stämme erfolgt in einem Feldversuch auf der Außenstelle Wentow des Institutes für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz.

Die auf diese Weise ausgiebig geprüften Stämme kommen in die Vorprüfung, die an den 8 Orten der Zuchtstammprüfung und außerdem auf dem Versuchsfeld der BZA in Neu-Vehlefanz und in der Kartoffelforschungsanstalt Frankfurt/Oder-Nuhnen durchgeführt wird.

Die Stämme, die diese 2jährige Vorprüfung erfolgreich bestehen, kommen dann in die Hauptprüfung des Ministeriums für Land- und Forstwirtschaft, die an 34 Orten in den verschiedenen Anbauzonen durchgeführt wird. Nur die wenigen Stämme, die diese langjährigen und vielseitigen Prüfungen mit Erfolg durchlaufen, werden als neue Sorten zugelassen. Dabei wird zunächst die Zulassung für eine Vorvermehrung ausgesprochen, um durch einen Großanbau an verschiedenen Stellen weiteres Beobachtungsmaterial zu bekommen. Nach 2 Jahren der Vorvermehrung erfolgt dann die endgültige Zulassung oder Ablehnung.

Damit sind wohl alle organisatorischen Voraussetzungen für eine erfolgreiche Kartoffelzüchtung geschaffen, und wir hoffen, daß die Kartoffelzüchter der DDR in den kommenden Jahren durch die Schaffung neuer erfolgreicher Kartoffelsorten den Beweis für die Zweckmäßigkeit dieser im Rahmen einer fortschrittlichen Wirtschaftsordnung geschaffenen Organisation erbringen werden.

(Aus dem Institut für Geschichte der Kulturpflanzen, Deutsche Forschungshochschule, Berlin-Dahlem.)

## Über Fragen der phylogenetischen Entwicklung einiger Arten der Gattung *Fragaria*<sup>1</sup>.

Von GÜNTER STAUDT.

Mit 5 Textabbildungen und 2 Karten.

Waren es besonders die Fragen einer möglicherweise vorkommenden Merogonie oder Parthenogenese, die, durch die Untersuchungen von MILLARDET (1894) über die „faux hybrides“ bei *Fragaria* angeregt, zu einer intensiven wissenschaftlichen Bearbeitung anreizen, so wurden mit dem Aufblühen der Genetik und in besonderem Maße nachdem LONGLEY (1926) und ICHIJIMA (1926) die Chromosomenzahlen einiger Arten der Gattung *Fragaria* bestimmt und das Vorhandensein einer polyploiden Reihe festgestellt hatten, die Erdbeeren das Objekt vieler experimenteller genetischer Untersuchungen.

Die Entdeckung der Heterogametie im weiblichen Geschlecht bei *Fragaria moschata* (= *elator*) durch CORRENS (1928) lenkte weiterhin die Aufmerksamkeit der Genetik dieser Gattung zu. Es ist bisher der einzige Fall von Heterogametie im weiblichen Geschlecht, der im Pflanzenreich bekannt geworden ist. Die Tatsache des Vorhandenseins einerseits von Arten mit zwittriger Geschlechtsausbildung und andererseits von Arten mit diözischer Geschlechtsausbildung

forderte zu Untersuchungen über Fragen der Geschlechtsbestimmung und -vererbung nach Kreuzungen zwischen verschiedenen Geschlechtstypen auf. Beiträge zur Untersuchung dieser Fragen lieferten besonders CORRENS, KUHN, SCHIEMANN, LILIENFELD und PETROV und TUKAN. Leider krankten alle diese Fragen betreffenden Untersuchungen daran, daß es sich bei den für diese Untersuchungen notwendigen Kreuzungen meist um solche zwischen Angehörigen verschiedener Polyploidiestufen handelt. Die dabei auftretende herabgesetzte Fertilität, die über mehrere Stufen bis zu völliger Sterilität führen kann (SCHIEMANN 1931), wirkt sich hindernd auf eine exakte Weiterführung der Experimente aus. Es ist daher bis jetzt noch nicht gelungen, genaues über die geschlechtsbestimmenden Faktoren und ihre Vererbung zu ermitteln. Soweit sie nicht von wichtiger Bedeutung für die phylogenetische Entwicklung der Gattung sind, sollen die Sexualitätsfragen hier unberücksichtigt bleiben.

Die experimentellen genetischen Untersuchungen, die in vielen Fällen mit einer Behandlung von Abstammungs- und Artbildungsfragen abschließen, oder

<sup>1</sup> ELISABETH SCHIEMANN zum 70. Geburtstag.

speziell zur Aufdeckung derartiger Fragen unter-  
nommen worden sind, haben leider noch nicht den  
gewünschten Umfang erreicht. Dieses ist zu einem  
nicht geringen Teil auf die schwierigen zytologischen  
Verhältnisse und, man darf wohl sagen, auf die sich  
für genetische Untersuchungen sehr ungünstig aus-  
wirkende lange Zeitspanne, die die Erdbeerpflanzen  
bis zum Eintritt in die reproduktive Phase benötigen,  
zurückzuführen. Weiter wirkt sich die starke Hetero-  
zygotie der polyploiden Arten störend aus, welche  
sich in der großen Variabilität der  $F_1$ -Generationen  
von Artbastarden offenbart.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse der gene-  
tischen Untersuchungen lassen sich in Verbindung mit  
den geographischen Verbreitungsverhältnissen der  
Arten einige Richtungen der phylogenetischen Ent-  
wicklung erkennen, die eine weitere Bearbeitung  
wertvoll erscheinen lassen.

### Systematik und Chromosomenzahlen.

Die Schwierigkeit einer systematischen Gliederung  
der Arten nach morphologischen Merkmalen und die  
noch unzureichenden Funde sind wahrscheinlich die  
Gründe für das Fehlen einer guten systematischen  
Bearbeitung der Gattung. Die morphologischen  
Unterscheidungsmerkmale sind schon vom Kenner  
nicht immer eindeutig festzulegen. Hinzukommt, daß  
die Pflanzen auf veränderte Stand-  
ortsbedingungen mit modifikativen  
Veränderungen reagieren, die alle  
wesentlichen Merkmale, insbeson-  
dere die Habitusmerkmale, betref-  
fen können. So wird die schon  
große genetische noch durch die  
modifikative Variabilität vergrößert.  
Mit diesen Tatsachen lassen sich  
sehr wahrscheinlich die vielen  
unrichtigen Angaben in Floren er-  
klären. So gibt z. B. KOMAROV in  
seiner „Flora Manshuriae“ für dieses  
Gebiet und NAIKAI für Korea *Fr.*  
*elatior* an. Heute wissen wir, daß  
diese Angaben *Fr. orientalis* betref-  
fen, eine Art, die sich von *Fr. moschata*  
(= *elatior*) durch eine verschiedene  
Chromosomenzahl und durch völlig  
voneinander isoliert liegende Areale  
unterscheiden läßt (s. Karte 2).

Für eine systematische Gliederung dürfte der Verzweigungstyp  
der Ausläufer ein wichtiges Merkmal sein. Sie  
sind entweder sympodial — wie bei *Fr. vesca*,  
*orientalis*, *moschata* und den oktoploiden Arten —  
oder monopodial — wie bei *Fr. viridis*, *moupinensis*  
und *Fr. spec.* 1346 (wahrscheinlich *Fr. corymbosa*) —  
verzweigt. Als weiteres Merkmal spielt die Blatt-  
form, breit — etwas rundlich oder schmal — länglich,  
eine Rolle. Hierin unterscheiden sich auch wieder die  
beiden Grundtypen der Gattung, *Fr. vesca* (breit) und  
*Fr. viridis* (schmal) und in charakteristischer Weise  
die ostamerikanische *Fr. virginiana* (schmal) mit  
ihrem Formenkreis von der westamerikanischen *Fr.*  
*chiloensis* (breit-rund) und ihren nahen Verwandten.  
Die Merkmale, wie postflorale Kelchhaltung und Lage  
der Nüßchen auf dem Rezeptakulum, werden eine  
weitere Ordnung ermöglichen. Dagegen sind Be-

haarung der Blatt- und Blütenstiele, auf denen LOSINA-  
LOSINSKAJA in weitgehendem Maße ihre systematische  
Einteilung aufbaut, zu sehr umweltabhängig, um sie  
für systematische Haupteinteilungsmerkmale ver-  
wenden zu können.

Was die Existenz von Arten und deren Verbreitung  
betrifft, so sind die Kenntnisse gerade der Gebiete,  
die nach den vorliegenden Berichten eine Fülle von  
Arten beherbergen, wie Ost- und Südostasien und  
Nordamerika, noch sehr ungenügend durchforscht.  
Finden die geringen Kenntnisse der asiatischen Ge-  
birgsgegenden ihre Klärung in der schwierigen Er-  
reichbarkeit dieser Gebiete, so ist das Fehlen einer  
ausführlichen Bearbeitung der amerikanischen Arten  
unverständlich, um so mehr als hier auch die okto-  
ploiden Erdbeeren, die Stammformen unserer Kultur-  
erdbeeren, ihr Mannigfaltigkeitszentrum besitzen.  
Welche Fülle von Typen hier einer Bearbeitung harren  
und uns wertvolles Ausgangsmaterial für Züchtungs-  
zwecke in die Hand geben könnte, läßt sich am  
treffendsten mit den Worten DARROWS (1931) über  
*Fr. chiloensis* am Strand der Westküste Nordame-  
rikas schildern: „... Berries — white, yellow, pink,  
rose red, and dark red — of the most delicious  
flowers and aromas, soft and firm, borne on spread-  
ing or in dense clusters. The plant may be spring  
fruiting or everbearing, and they may have foliage

Art	Chromo- somenzahl 2n	Autor
Diploidea <i>Fr. vesca</i>	14	ICHIJIMA 1926
<i>viridis</i>	„	ICHIJIMA 1930
<i>campestris</i>	„	PETROV & FILOSOFOVA 1938
<i>nipponica</i>	„	LILIENFELD 1936
<i>nilgerrensis</i>	„	YARNELL 1929
<i>americana</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>californica</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>Helleri</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>bracteata</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>mexicana</i>	„	ICHIJIMA 1926
Tetraploidea <i>orientalis</i>	28	PETROV & SHASHKIN 1934
<i>moupinensis</i>	„	STAUDT (unveröffentlicht)
<i>spec.</i> 1346 ( <i>corymbosa</i> )	„	SCHIEHMANN (unveröffentlicht)
Hexaploidea <i>moschata</i>	42	ICHIJIMA 1926
Oktoploidea <i>virginiana</i>	56	ICHIJIMA 1926
<i>chiloensis</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>cuneifolia</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>glauca</i>	„	ICHIJIMA 1926
<i>platypetala</i>	„	YARNELL 1931
<i>ovalis</i>	„	POWERS 1944

knee high under the shade of a tree or flat on the sand“.

Zurückgreifend auf die systematischen Bearbei-  
tungen von LOSINA-LOSINSKAJA (1926) und RYDBERG  
(1908) müssen wir mit der Existenz von 43 Arten  
rechnen. Von diesen sind bisher 20 Arten auf ihre  
Chromosomenzahlen untersucht, die in der folgenden  
Tabelle zusammengestellt sind.

### Geographische Verbreitung.

Die geographische Verbreitung der Arten der Gat-  
tung *Fragaria* läßt sich in einigen charakteristischen  
Punkten zusammenfassen.

1. Das Areal der Gattung erstreckt sich über die  
gesamte Holarktis.
2. Es sind Mannigfaltigkeitszentren vorhanden.

3. Es sind einige Disjunktionen vorhanden.
4. Die Arten der einzelnen Polyploidiestufen sind in charakteristischer Weise auf bestimmte Erdteile beschränkt.

Eine genaue Erforschung der phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Fragaria*, als einem Bestandteil des holarktischen Florenelements, dessen zirkumpolare Verbreitung seit langem Gegenstand von Diskussionen der genetischen Pflanzengeographie ist, kann vielleicht einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der Entwicklung dieses Florenreiches leisten. Die heute allgemein gültige Annahme der Genetik, daß Polyploide Deszendenten ihrer diploiden Vorfahren sind, gibt uns die Möglichkeit in die Hand, das relative Alter der Arten zu bestimmen. Keinen Widerspruch wird die Annahme finden, daß die diploiden älter als die tetra-, hexa- und oktoploiden Arten sind, und somit die polyploiden Arten in irgendeiner Weise von den diploiden abstammen müssen. Diese Methode der relativen Altersbestimmung ist einfach und dürfte zugleich zu erheblich genaueren Ergebnissen führen als jegliche Schlüsse, die auf morphologischen Merkmalen, denen subjektiv ein gewisser phylogenetischer Wert zuerkannt wird, beruhen. In Verbindung mit den Ergebnissen der palaeogeographischen Forschung ist es möglich, sogar zu absoluten Zeitangaben der phylogenetischen Entwicklung zu gelangen.

Als Mannigfaltigkeitszentren lassen sich zwei Gebiete hervorheben: Das Gebiet Ost- und Südasiens für die diploiden und tetraploiden und Nordamerika für die diploiden und oktoploiden Arten. Besonders soll betont werden, daß diese Mannigfaltigkeitszentren oder Genzentren nach VAVILOV keinesfalls ohne weiteres als die Ursprungsgebiete angesehen werden dürfen. Vielmehr dürfte es sich um Sammelgebiete oder Stauungszentren handeln, die durch Pflanzenwanderungen während oder nach den quartären Klimaschwankungen entstanden sind.

Die Disjunktionen der diploiden *Fr. nilgerrensis* (verbreitet in Yünnan-Szetschwan-Osttibet, Khasia-Gebirge in NO-Indien, Nilgiri-Gebirge in SW-Indien) und der oktoploiden *Fr. chiloensis* (Westküste Nordamerikas von den Aleuten bis ungefähr zum 35. Grad nördlicher Breite und in Südamerika von Chile bis südlich zum Feuerland) stehen in der Pflanzenwelt nicht isoliert da. Es gibt mehrere Arten und Gattungen, die sehr ähnliche disjunkte Areale innehaben. Meist handelt es sich jedoch um verschiedene Arten einer Gattung, während es sich bei den beiden *Fragaria*-Arten um gleiche Arten, deren Pflanzen von den verschiedenen disjunkten Arealen in allen wesentlichen Merkmalen übereinstimmen, handelt. Erklärt werden können die disjunkten Areale mit DIELS (1942) mit einem südlichen Ausweichen der holarktischen Pflanzenwelt während der Eiszeiten. Mit dem Einsetzen der postglazialen Erwärmung zogen sich die Arten auf die ihnen zusagenden Gebiete zurück. Dieses sind in Indien und SO-Asien die Gebirge gewesen, wo sie heute in der gemäßigten Montanregion vorkommen.

Die Verbreitung der Arten der verschiedenen Polyploidiestufen auf bestimmte Erdteile ist die interessanteste Tatsache der heutigen geographischen Verbreitung. Die diploiden Arten sind in dem gesamten Gebiet der Holarktis verbreitet. *Fr. vesca* zeigt mit ihrer sehr nahe verwandten *Fr. americana* in Nordamerika eine beidhemisphärische Verbreitung.

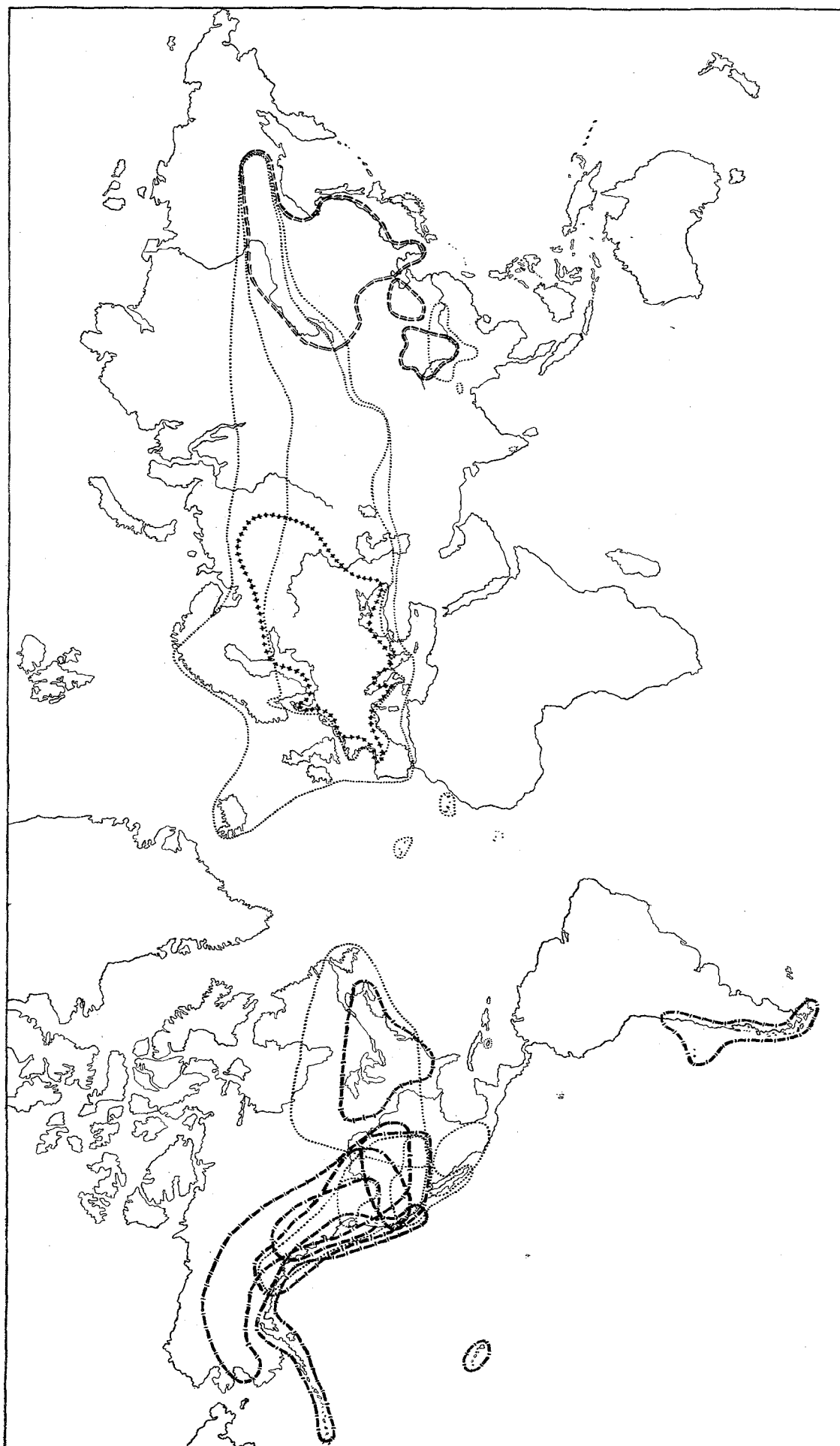
Das Areal von *Fr. viridis* ist, mit Ausnahme von Nordamerika, dem von *Fr. vesca* sehr ähnlich. *viridis*-ähnliche Formen sind bisher aus Amerika nicht bekannt geworden. Die weiter bekannten diploiden Arten von Nordamerika sind allen Angaben nach sehr nahe mit *Fr. vesca* verwandt. *Fr. nilgerrensis* nimmt in SO-Asien ein isoliertes Areal ein. Tetraploide Arten sind nur aus Ostasien bekannt. Von diesen lassen sich rein morphologisch *Fr. moupinensis* und *Fr. 1346* (*corymbosa*) in nahe Verwandtschaft stellen, während die dritte tetraploide Art *Fr. orientalis* sich von diesen durch ihre Breitblättrigkeit unterscheidet. Die einzige hexaploide Art ist auf Europa beschränkt. Sie besitzt demnach heutzutage keine Verbindung mehr(?) zu anderen polyploiden Arten, so daß ihre phylogenetische Ableitung besondere Schwierigkeiten bereitet. Die oktoploiden Arten sind nur in Amerika verbreitet. Es lassen sich hier zwei Formentypen unterscheiden, breit-rundblättrige Arten (*Fr. chiloensis*), die auf das westliche Amerika einschließlich der Rocky Mountains beschränkt sind, und schmalblättrige Arten (*Fr. virginiana*), die im östlichen Amerika verbreitet sind. Einen zusammenfassenden Überblick über die Verbreitung der Arten der verschiedenen Polyploidiestufen vermittelt die Karte 1.

### Experimentelle Untersuchungen.

#### a) Kreuzungen mit *Fr. moschata*.

LILIENFELD berichtet 1933 und 1936 erstmalig von einer gelungenen Kreuzung in der *Fr. moschata* mit einer diploiden Art gekreuzt wurde. Aus der Kreuzung *moschata* × *nipponica* erhielt sie 44 F<sub>1</sub>-Pflanzen. Die Pflanzen waren morphologisch intermediär bis metroklin und zeigten nur wenig herabgesetzte ♂ und ♀ Fertilität. Dieses, für Bastarde zwischen Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen auffallende Phänomen, wurde verständlich, als die zytologischen Untersuchungen zeigten, daß es sich um tetraploide Pflanzen handelt, deren Reduktionsteilung, bis auf die gelegentliche Bildung von Tetravalenten, weitgehend normal verläuft. Es werden in den Diakinesen meist 14 Bivalente gebildet. Es kann somit auf eine Homologie des *nipponica*-Genoms<sup>1</sup> mit einem *moschata*-Genom und auf Homologie zweier *moschata*-Genome geschlossen werden. Ein zufällig in F<sub>2</sub> aufgetretenes hexaploides Weibchen (entstanden aus einem reduzierten und einem unreduzierten Gameten), in dessen Diakinesen meist 20–21 II gefunden wurden und welches normale Geschlechtszellen mit 21 Chromosomen bildet, kann als Beweis für die autohexaploide Natur der *Fr. moschata* herangezogen werden. Analoge Versuche von SCHIEMANN (1937) zeigen, daß *Fr. moschata* auch als autohexaploid von *Fr. viridis* anzusehen ist. Mit *Fr. vesca* konnte *Fr. moschata* ebenfalls gekreuzt werden (SCHIEMANN 1943). Ein dabei entstandenes tetraploides ♂ weist nach den zytologischen Untersuchungen normale Metaphasen I mit 14 II und Anaphasen I mit je 14 Chromosomen auf. *Fr. moschata* kann somit auch als autohexaploid von *vesca* angesehen werden (SCHIEMANN 1943). Dies steht im Gegensatz zu der Meinung FEDOROVAS (1934),

<sup>1</sup> Mit Genom werden im folgenden, analog der allgemein eingebürgerten Bezeichnungsweise in der Weizen-Zytologie, die 7 Chromosomen eines Chromosomensatzes bezeichnet.

Karte 1. Die geographische Verbreitung der *Fragaria*-Arten mit bekannter Chromosomenzahl.

..... Diploideal  
 + + + Hexaploideal  
 = = = Tetraploidea  
 | - | - Oktaploidea

die, auf Grund ihrer Experimente, keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Genomen von *vesca* und *moschata* annimmt.

Um zu sehen, ob sich die autohexaploide Natur der *Fr. moschata* auch im Verlauf der Meiosis offenbart, wie dies bei autopolyploiden Pflanzen oft gefunden wurde (DARLINGTON 1932, v. BERG 1936 u. a.), wurden diesbezügliche Untersuchungen durchgeführt<sup>1</sup>, in die auch die beiden diploiden Arten mit einbezogen wurden.

Von *Fr. vesca* wurde eine Sippe aus Albanien untersucht. In den Diakinesen werden stets 7 II gebildet. Als einzige Unregelmäßigkeit konnte in über 100 Zellen gleicher Phase dreimal in Anaphasen I ein verspätetes Trennen eines Bivalentes beobachtet werden. Alle weiteren Phasen verlaufen ohne jegliche Störungen.

Multivalenten wurde in einer Zelle mit 7 IV und 7 II gesehen.

Das Vorkommen von normalen Diakinesen mit 21 II in einer Häufigkeit von 46% (bei 228 durchgesehenen Zellen) neben Zellen mit Komplexbildungen läßt den Schluß zu, daß die Polyvalentenbildung zufallsmäßig bedingt ist. Es ist denkbar, daß es zu einer normalen Bivalenten-Bildung immer dann kommen wird, wenn die zur Polyvalentenbildung nötigen Bivalente eine räumlich sehr getrennte Lage im Kernraum inne haben, und dadurch an einer Verbindung gehindert werden. Zur Metaphase I hin (Abb. 1a) lösen sich sehr wahrscheinlich die Komplexe in ihre Bestandteile auf, denn in frühen Metaphasen I und 121 durchgesehenen Seitenansichten von Metaphasen I

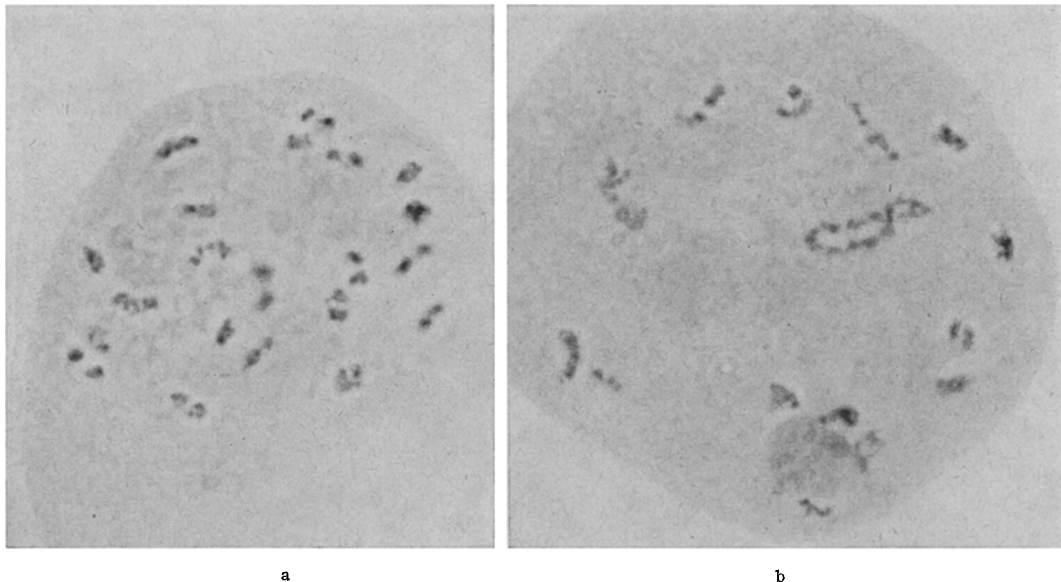


Abb. 1. *Fragaria moschata* (Mikrophotographien, Vergr. 2000×).  
a) Frühe Metaphase I mit 21 Bivalenten. b) Diakinese mit einer Schleifenbildung, bestehend aus 4 Bivalenten.

Von *Fr. viridis* wurden zwei Sippen aus Hiddensee untersucht. Auch hier werden stets in den Diakinesen 14 II gebildet, und alle weiteren Stadien bis zur Bildung normaler Pollenkörner werden ohne Störungen durchlaufen.

Von *Fr. moschata* stand eine Sippe aus dem Saaletal (Bad Kösen) zur Verfügung. In den Diakinesen wurden neben einem großen Prozentsatz von Zellen mit völlig normal gebildeten 21 II Zellen mit Ketten-, Ring- und Schleifenbildungen beobachtet. Diese Komplexbildungen können maximal aus 4 II aufgebaut sein, wie die Schleifenbildung in Abb. 1b zeigt. Im Durchschnitt werden mehr Komplexe aus 2 II, also Tetravalente, als Hexavalente gebildet. Es werden meist nur wenige Bivalente zu Komplexen vereinigt, so daß in den Zellen neben Komplexbildungen oft 17–19 II gezählt werden konnten. Im allgemeinen werden 1–3 Tetra- oder Hexavalente pro Zelle gebildet. Den genetischen Untersuchungen zufolge könnte mit einer viel stärker ausgebildeten Polyvalenten-Bildung gerechnet werden. Die theoretisch mögliche Ausbildung von maximal 7 Hexavalenten konnte nie beobachtet werden; die höchste Zahl von

konnten keine Komplexbildungen mehr beobachtet werden. Die folgenden Stadien werden ohne weitere Störungen durchlaufen, was mit den Angaben von ICHIJIMA (1926) und KIHARA (1930) übereinstimmt.

#### b) Kreuzungen mit *Fr. orientalis*.

Die Analysen der Kreuzungen *Fr. orientalis* × *vesca* und deren reziproke *vesca* × *orientalis* machen die autotetraploide Natur der *Fr. orientalis* wahrscheinlich. Während aus der Kreuzung mit *orientalis* als Mutter nur drei Pflanzen mit  $2n = 28$  Chromosomen erhalten wurden, waren die Chromosomenzahlen der Pflanzen aus der reziproken Kreuzung den beiden Eltern entsprechend  $2n = 21$ . Die drei tetraploiden Pflanzen sind sehr wahrscheinlich durch Verbindungen von unreduzierten ♂ *vesca*-Gameten mit reduzierten mütterlichen *orientalis*-Gameten entstanden. Es handelt sich um 2 ♂ und 1 ♀. Eine deutliche Wirkung der beiden *vesca*-Genome offenbart sich in der Form der Scheinfrüchte des ♀ Bastards und in der postfloralen Kelchhaltung (Abb. 2). Die Farbe (weinrot, blasser als *vesca*) und die Konsistenz der Scheinfrüchte (größerer Wassergehalt) läßt sich auf die Wirkung der *orientalis*-Gene zurückführen.

Die Untersuchung der PMZ der beiden ♂ Pflanzen zeigt ein vollkommen ungestörtes Verhalten der

<sup>1</sup> Bei allen Ergebnissen ohne Autorenanangaben handelt es sich um eigene Untersuchungen, deren ausführliche Veröffentlichung in nächster Zeit erfolgt.

Chromosomen in allen Phasen. In den Diakinesen konnten stets 14 II beobachtet werden. Dieses Ergebnis ermöglicht die Annahme, daß *Fr. orientalis* autopolyploid ist. Entweder paaren sich in der Diakinese die Chromosomen beider *vesca*-Genome miteinander, was in den entsprechenden Rückkreuzungen und  $F_2$ en sichtbar werden müßte, oder die Chromosomen der *vesca*- und *orientalis*-Genome paaren sich miteinander. Im letzteren Fall könnte *orientalis* als autotetraploid von *vesca* angesehen werden. Dieses kann vielleicht auf Grund der Untersuchungen der reziproken Kreuzungen behauptet werden. In den 21-chromosomigen Bastarden lassen sich nämlich in den Diakinesen und Metaphasen I eine wechselnde Anzahl von Trivalenten beobachten. Und zwar konnten maximal vier Trivalente gesehen werden. Im Durchschnitt weisen die Zellen 1–3 Trivalente auf (Abb. 3a), so daß wenigstens eine teilweise Homologie des *vesca*-Genoms mit dem *orientalis*-Genom als erwiesen angesehen werden kann. Beim Fehlen von Trivalenten-Bildungen werden 7 Univalente und 7 Bivalente gebildet. Bedingt durch die ungerade Chromosomenzahl verläuft die Anaphase I gestört (Abb. 3b). 3–7 Univalente konnten meist beobachtet werden, welche zufallsgemäß verteilt zu den beiden Polen hinwandern oder z. T. auch eliminiert werden können. Ähnliche Störungen treten in den Meta- und Anaphasen II auf, woraus Tetraden bis Heptaden resultieren. Der gebildete Pollen ist fast 100%ig schlecht; die Antheren dehizieren schlecht oder öffnen sich überhaupt nicht von selbst. Zum größten Teil ist der Pollen verklumpt und läßt sich nur schwer aus den Antheren herauslösen.

Im Hinblick auf die Pollenfertilität sind die Bastarde der Kreuzung *Fr. viridis*  $\times$  *orientalis* (ebenfalls triploid  $2n = 21$ ) erheblich besser ausgebildet. Obwohl in den Anaphasen II noch erhebliche Störungen beobachtet wurden — ein Teil der Chromosomen bleibt in der Metaphasen II-Ebene liegen, so daß es den Eindruck erwecken kann, als würden 6 Kerne gebildet — lassen sich durchschnittlich 16% morphologisch gut aussehende Pollenkörner feststellen (39 609 Pollenkörner von 71 verschiedenen Pflanzen wurden ausgezählt). In den Diakinesen dieser Bastarde werden meist 7 II und 7 I gebildet. Die Anaphasen I sind gestört, die Verteilung der Univalenten zufallsgemäß. Es wurden z. B. oft nach beiden Polen hinwandernd 11 und 10 oder 12 und 9 Chromosomen beobachtet.

Die zytologische Untersuchung der *Fr. orientalis* ergab folgendes: Über die Hälfte der untersuchten Diakinesen ließen eine vollständig normale Bildung von 14 II erkennen (Abb. 4a). Aneinanderhängen

von 2 II (Tetravalente) konnte vielfach beobachtet werden. In einer Zelle waren es jedoch nie mehr als drei Tetravalente. Kettenbildungen wie die beschriebenen bei *Fr. moschata* waren sehr selten, andere Komplexbildungen wurden überhaupt nicht beobachtet. Eine Kette, bestehend aus 4 aneinanderhängenden Bivalenten, und die übrigen 10 Bivalente (im Kernraum liegend) zeigt die Abb. 4b. Die folgenden Phasen, Ana- und Telophasen I, verlaufen bis auf einige Ausnahmen, die genauer beschrieben werden sollen, normal. Von 305 genau durchmusterten

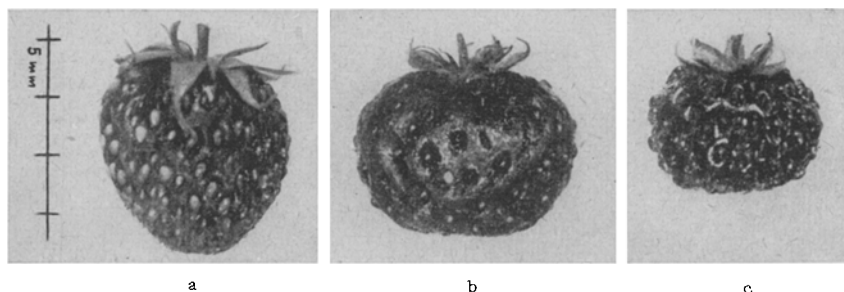


Abb. 2. Scheinfrüchte von *Fr. orientalis* (a), und dem tetraploiden Bastard *orientalis*  $\times$  *vesca* (b). *Fr. vesca* (c).

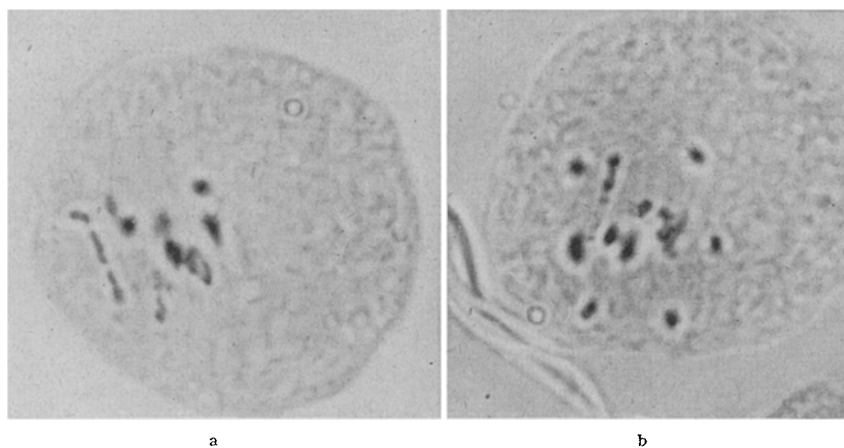


Abb. 3. Triploider Bastard *Fr. vesca*  $\times$  *Fr. orientalis* (Mikrophotographien, Vergr. 2000  $\times$ ). a) Frühe Anaphase I mit einem Trivalent. b) Anaphase I mit Störungen durch ungleiche Verteilung der Univalenten.

Anaphasen I bis Telophasen I konnte in 47 Zellen, also 15%, ein verspätetes Trennen eines Bivalentes festgestellt werden. Die Abb. 5a–c geben einige charakteristische Stadien des Verhaltens wieder. In frühen Anaphasen liegt das betreffende Bivalent ungeteilt zwischen den nach beiden Seiten hinstrebenden Chromosomen (5a). Entweder in der Äquatorialebene oder auch seitlich verschoben bleibt es meist bis zu einem späten Anaphasenstadium ungeteilt liegen (5b). Nach der dann folgenden Trennung strebt jedes Chromosom einem Kern zu. Störungen in der Verteilung, daß z. B. beide Chromosomen zu einem Kern hinwandern, wurden nicht beobachtet. Es darf angenommen werden, daß diese einzelnen verspätet an den beiden Kernen ankommenden Chromosomen noch mit in den telophasischen Kern aufgenommen werden; denn Abweichungen von der normalen Chromosomenzahl ( $n = 14$ ) konnten in keiner der untersuchten Meta- und Anaphasen II beobachtet werden.

Über Kreuzungen zwischen *Fr. orientalis* und *Fr. moschata* berichten FEDOROVA (1934) und DOGADKINA (1941). In den Meiosen der PMZ der penta-



ploiden Bastarde wurden Tri- und Quadri-valente beobachtet. In den Metaphasen II traten 14–21 Chromosomen auf. Daraus wird auf eine Homologie zwischen den beiden Genomen von *orientalis* und zwei Genomen von *moschata* geschlossen. Dieser Schluß ist jedoch etwas voreilig getroffen, denn es

#### c) Kreuzungen mit oktoploiden Arten.

Oktoploide Arten lassen sich untereinander ohne weiteres kreuzen und geben fertile und in keiner Weise gestörte Nachkommenschaften. Eine exakte Untersuchung führte POWERS (1944) an der Kreuzung *Fr. ananassa*<sup>1</sup> × *Fr. ovalis* durch. Die Meiosis der Bastarde verläuft störungslos, Multivalente wurden nur in sehr geringer Anzahl beobachtet. Die Frage nach Auto- oder Allo-syndese wird dahingehend beantwortet, daß aus der Größe der Aufspaltung in F<sub>2</sub> auf Allosyndese geschlossen wird. Ein Beweis für die Homologie der Genome von *Fr. ananassa* und *Fr. ovalis*. Zu gleichen Ergebnissen führten die Kreuzungen zwischen den zwei Grundtypen der oktoploiden Erdbeeren *Fr. virginiana* und *Fr. chiloensis*.

Die Kreuzungen diploid × oktoploid führten zu verschiedenen Ergebnissen. Während DOGADKINA (1941) und FEDOROVA (1946) bei den Bastarden *vesca* × *ananassa* 14 Biva-

lente und 7 Univalente feststellen konnte, hat ICHIJIMA bei den Bastardpflanzen *Fr. californica*<sup>2</sup> × *Fr. chiloensis* und *Fr. bracteata*<sup>2</sup> × *Fr. virginiana* nur 7 Bivalente und 21 Univalente beobachten können. Alle Bastarde waren weitgehend steril. Das Vorkommen von 21 Univalenten läßt sich durch ein Ausbleiben der Paarung zwischen an sich homologen Chromosomen erklären,

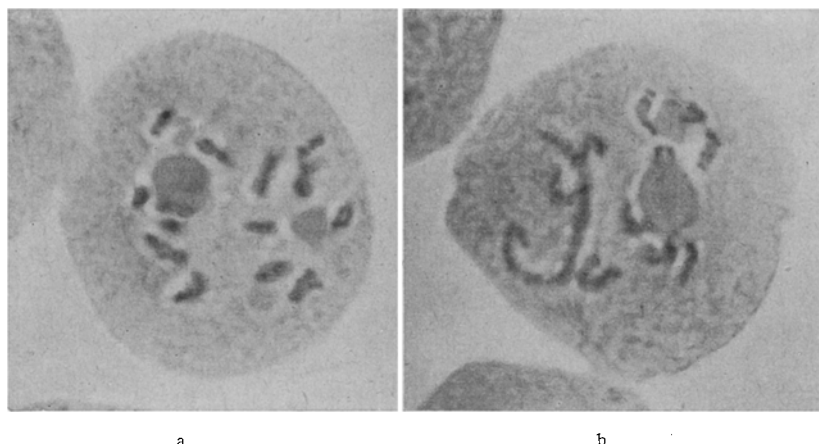


Abb. 4. *Fragaria orientalis* (Mikrophotographien, Vergr. 2000×). a) Diakinese mit 14 Bivalenten. b) Diakinese mit einer Kettenbildung bestehend aus 4 Bivalenten.

sind bei Annahme von drei homologen *moschata*-Genomen theoretisch drei verschiedene Bindungsmöglichkeiten in den Bastarden vorhanden:

1. Beide *orientalis*-Genome binden sich mit je einem *moschata*-Genom, ein *moschata*-Genom bleibt ungepaart (die von FEDOROVA und DOGADKINA angenommene Bindungsweise).

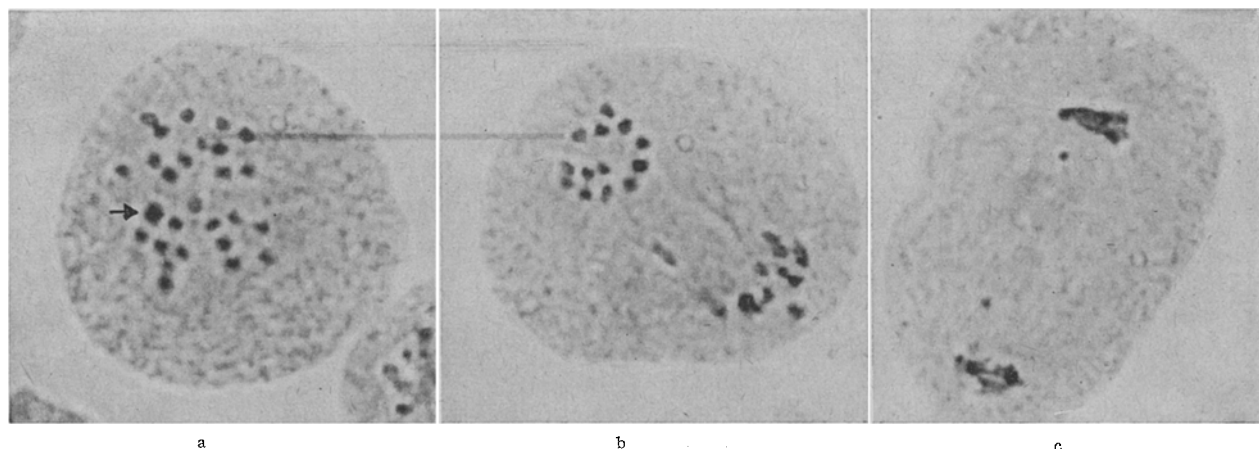


Abb. 5. Das Verhalten des sich spät trennenden Bivalents bei *Fragaria orientalis* (Mikrophotographien, Vergr. 2000×). a) Frühe Anaphase mit einem noch ungetrennten Bivalent (→). Je 13 Chromosomen zu beiden Polen hinstrebend. b) Späte Anaphase mit einem noch immer ungeteilten Bivalent. c) Frühe Telophase nach durchgeführter Trennung des Bivalents.

2. Zwei *moschata*-Genome paaren autosyndetisch, ebenfalls die beiden *orientalis*-Genome, ein *moschata*-Genom bleibt ungepaart.

3. Zwei *moschata*-Genome paaren autosyndetisch, ein *orientalis*-Genom paart sich mit einem *moschata*-Genom, ein *orientalis*-Genom bleibt ungepaart.

Es lassen sich also auf Grund dieser Kreuzung keine endgültigen Schlüsse über Homologie-Beziehungen zwischen beiden Arten aufstellen, wenn auch solche, auf Grund der vorher besprochenen Kreuzungen, angenommen werden können.

denn Homologie der Genome darf für die oktoploiden Arten angenommen werden. Bindungen in den Diakinesen können Homologien beweisen, fehlende Bindungen dürfen dagegen nicht auf nicht-homologe Chromosomen zurückgeführt werden. Die Homologie der

<sup>1</sup> Will man die vielen zur Zeit angebauten Kulturformen unserer oktoploiden Erdbeeren mit einem einheitlichen Speciesnamen belegen, so müssen sie mit *Fr. ananassa* DUCHESNE bezeichnet werden (Syn.: *Fr. grandiflora* EHRHART).

<sup>2</sup> *Fr. californica* und *Fr. bracteata* sind in die *vesca*-Gruppe der Erdbeeren zu stellen.

*ananassa*-Genome kann durch die Untersuchungen von FEDOROVA (1946) und TYSKEVIC (unveröffentlicht nach ROSANOVA 1946) angenommen werden. Es werden neben einigen Störungen in den Diakinesen der Bastarde *ananassa*  $\times$  *orientalis* meist 18–21 Bivalente beobachtet. Da mit stärkeren Bindungsaffinitäten zwischen den beiden Genomen der tetraploiden *Fr. orientalis* gerechnet werden darf, kann man aus den Untersuchungen den Schluß ziehen, daß sich zwei Genome von *Fr. ananassa* vollständig und das dritte und vierte Genom wenigstens zum Teil autosyndetisch paaren.

### Besprechung der zytogenetischen Ergebnisse und der geographischen Verbreitungsverhältnisse.

Wie schon oben ausgeführt, ist die Gattung *Fragaria* ein günstiges Objekt für phylogenetische Untersuchungen, da schon durch die Chromosomenzahlen eine gewisse Chronologie in der Gattungsentwicklung gegeben ist. Die bisherigen genetischen Untersuchungen lassen erkennen, daß alle Genome der Arten, die bisher analysiert worden sind, als homolog angesehen werden können. Als homolog werden Genome angesehen, wenn ihre Chromosomen paarweise linear identisch sind (d. h. gleicher Gehalt und gleiche Lage der Loci) und in der 1. Reifeteilung ohne Störung miteinander konjugieren (KIHARA 1937).

Die Unterteilung der Polyploiden in Auto- und Allopolyploide hat seit der Aufstellung dieser Begriffe durch KIHARA und ONO (1926) stets zu Diskussionen Anlaß gegeben (LILIENFELD 1936; MÜNTZING 1936; CLAUSEN, KECK und HIESEY 1945 [aus STEBBINS 1947] und STEBBINS 1947), da eine klare Trennung beider Gruppen, zwischen denen Übergänge vorkommen können, schwierig ist. Wir wollen uns an die ursprüngliche Definition von KIHARA und ONO halten, die als autopolyploid Pflanzen mit homologen Genomen bezeichnen, Genomen, deren Chromosomen normal miteinander paaren, jedoch in ihrem Gengehalt nicht völlig übereinstimmen müssen. Danach sind *Fr. orientalis*, *Fr. moschata* und sehr wahrscheinlich auch die oktoploiden Arten als autopolyploid zu bezeichnen. Die Homologie der Genome der diploiden Arten *Fr. vesca*, *Fr. viridis* und *Fr. nipponica* ergibt sich weiterhin aus den geschilderten Versuchen.

Für die Artbildung in der Gattung *Fragaria* dürften also zwei verschiedene Arten von erblichen Abänderungen von Bedeutung gewesen sein.

1. Genommutationen.
2. Gen- und Chromosommutationen.

Durch die Genommutationen entstanden neue Typen, die auf Grund ihrer unterschiedlichen Chromosomenzahlen von ihren Ausgangssippen isoliert waren; dadurch war eine Verbastardierung der neu entstandenen Pflanzen mit ihren Ausgangsformen weitgehend verhindert. Die weitere Differenzierung zu den einzelnen polyploiden Arten wird auf Gen- und Chromosomenmutationen zurückgeführt werden müssen, die jedoch nicht zu einem die Paarung verhindernden strukturellen Umbau der Chromosomen geführt haben, was in der normalen Bindung der Genome untereinander zum Ausdruck kommt. Auf Gen- und Chromosomenmutationen sind wahrscheinlich auch die Unterschiede zwischen den diploiden Arten zurückzuführen.

Die zytologischen Untersuchungen der beiden autopolyploiden Arten *Fr. moschata* und *Fr. orientalis* lassen eine Beweisführung der Autopolyploidie auf zytologischer Grundlage nicht in dem Maße zu, wie es z. B. v. BERG (1936) bei 4x-*Hordeum bulbosum* tun konnte. Es war ihm möglich, in der 28-chromosomigen Pflanze die maximale Ausbildung von 7 Tetravalenten, wenn auch in geringer Häufigkeit, einige Male deutlich zu identifizieren. Die relativ geringen Tetra- und Multivalentenbildungen bei *Fr. moschata* und *Fr. orientalis* lassen auf gewisse Homologiebeziehungen schließen, wenn diese Komplexbildungen nicht als Zeichen von eventuellen Chromosomenmutationen (segmental interchange, wodurch Kettenbildungen hervorgerufen werden können) zu werten sind. Dies müßte in weiteren Untersuchungen genauer nachgeprüft werden. Für das Vorkommen von nahezu 50% normaler Diakinesen mit 21 Bivalenten bei *Fr. moschata* und einem noch häufigeren Vorkommen von normalen Diakinesen bei *Fr. orientalis*, trotz der nachgewiesenen Autopolyploidie beider Arten, können zwei Erklärungsweisen herangezogen werden. DARLINGTON (1932) und KOSTOFF (1935) haben darauf hingewiesen, daß bei Polyploiden mit kleinen Chromosomen das Fehlen von Multivalentenbildungen auf die, für kleine Chromosomen charakteristischen, geringen Anzahlen von Chiasmen zurückgeführt werden könnte. Eine zweite Erklärungsweise beruht auf einer möglichen genetischen Kontrolle der normalen Bivalentenbildung. Bei einer autopolyploiden *Phleum pratense*-Form werden nach MÜNTZING und PRAKKEN (1940) fast regelmäßig nur Bivalente gebildet. Dies wird von den Autoren auf eine genotypisch bedingte normale Bivalentenbildung zurückgeführt. Die Wichtigkeit derartiger Mutationen, wenn sie nach Polyploidisierung in der Natur auftreten würden, liegt darin, daß die meiotischen Störungen durch Multivalentenbildungen, die nach Polyploidisierung gegenüber den Ausgangsrassen zu einer verminderten Fertilität führen können, durch einen einzigen Mutationschritt aufgehoben würden und zu keiner Beeinträchtigung der Polyploiden gegenüber ihren diploiden Ausgangssippen führen würden.

Ein phylogenetisch wichtiger Unterschied konnte in der Geschlechtsausbildung der diploiden und polyploiden Arten festgestellt werden. Sämtliche bisher bekannten diploiden Arten sind reine Zwitter. Die hexaploide und die tetraploiden Arten sind diözisch, desgleichen die oktoploiden Arten, bei denen jedoch auch sekundäre Zwitter (phylogenetisch gesehen) vorkommen können. Das Vorkommen primärer Zwitterigkeit bei den phylogenetisch ältesten Arten der Gattung steht im Einklang mit der allgemeinen Annahme, daß Diözie eine sekundäre Geschlechtsausbildung darstellt. Ein Ausnahmefall dürfte *Empetrum hermaphroditum* sein, das tetraploid und zwittrig ist, gegenüber dem diploiden diözischen *Empetrum nigrum* (HAGERUP 1927).

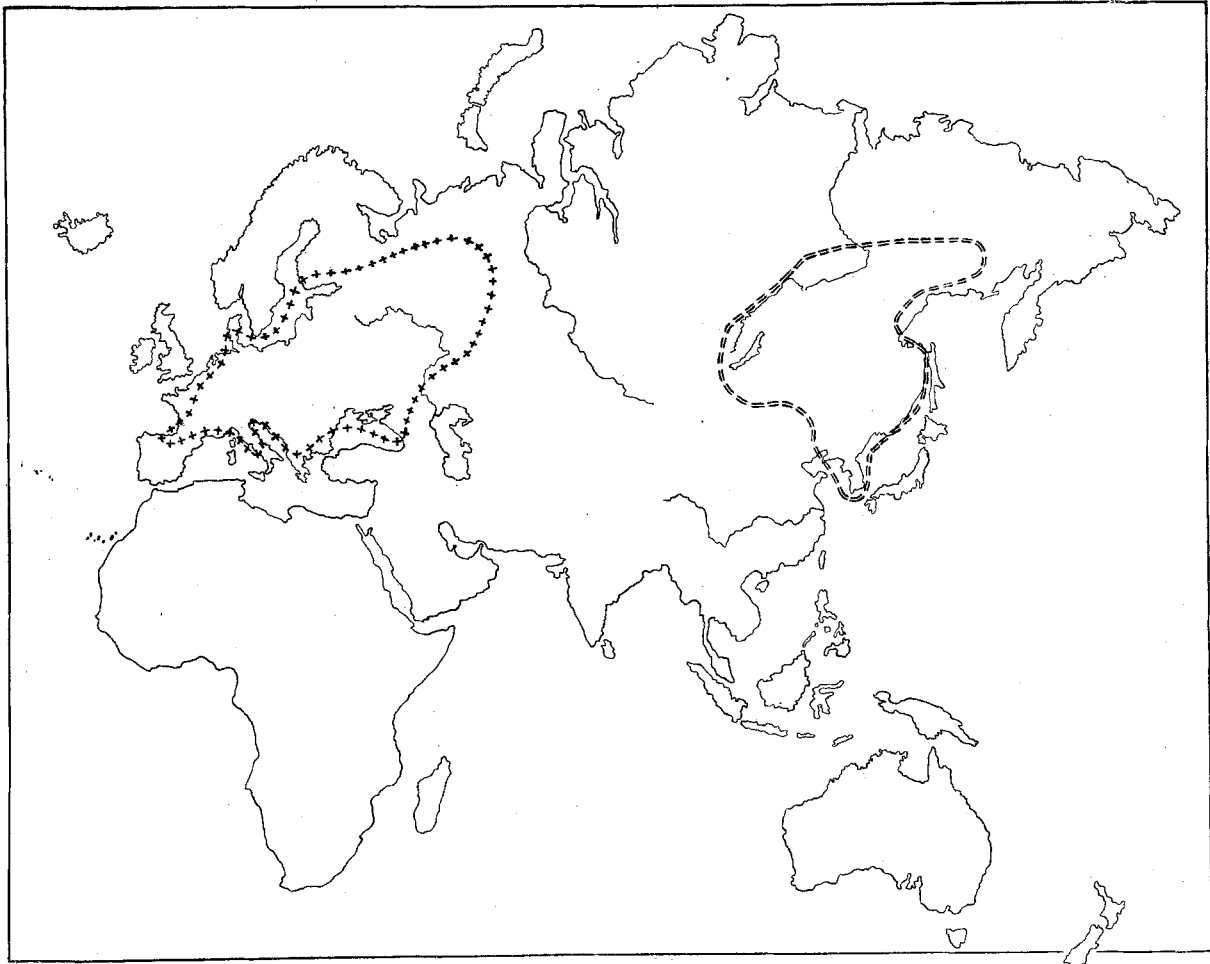
Den folgenden Betrachtungen über die geographischen Verbreitungsverhältnisse und dem Versuch einer phylogenetischen Erklärung sei vorausgeschickt, daß die Ausführungen z. T. spekulativen Charakters sind. Trotzdem schien es angebracht einmal derartige Fragen zu behandeln, um zu weiteren Untersuchungen und Diskussionen anzuregen.

Die beidhemisphärische Verbreitung der *Fr. vesca* in Eurasien einschließlich ihrer nahen Verwandten



*Fr. americana*, *bracteata*, *californica* und *Helleri* in Nordamerika lassen sich nur mit einer ehemaligen Verbindung zwischen diesen Kontinenten erklären. Die Besiedelung muß zu einer Zeit stattgefunden haben, als noch keine der polyploiden Arten existierte; auch der zweite diploide Typ, *Fr. viridis*, kann zu dieser Zeit noch nicht entwickelt gewesen sein, da er heute nur auf Eurasien beschränkt ist. Für diese Besiedelung darf die Zeit um die Wende des Mesozoikums

ähnliche Angaben betrachtet werden müssen, auf eine Ähnlichkeit mit der heutigen gemäßigten holarktischen Flora hinweist. Sehr wahrscheinlich wurde in der Zeit vom Ausgang des Mesozoikums bis zum Alttertiär der Grundstock der heutigen holarktischen Flora gelegt. Man kann annehmen, daß schon damals eine Besiedelung Nordamerikas und Nordasiens mit einer *Fr. vesca*-ähnlichen Urform stattgefunden hat. Die heutige weitgehende Übereinstimmung der „*vesca*-



Karte 2. Die geographische Verbreitung von *Fr. orientalis* und *Fr. moschata*.

= = = *Fr. orientalis*.  
+ + + + + *Fr. moschata*.

bis zum Alttertiär hin angenommen werden. In der Kreideflora Grönlands treten erstmalig Angiospermen auf und CONWAY und SEWARD (aus HIRMER 1942) sehen im arktischen Gebiet überhaupt die Wiege der Angiospermen. Man kann annehmen, daß von diesem Gebiet aus eine Besiedelung Nordamerikas und Nordasiens stattgefunden hat. Beide Kontinente waren bis zum Alttertiär hin zu einer einheitlichen Landmasse verbunden, dadurch war ein ungehinderter Florenaustausch möglich. Aus den Kreideflora Alaskas sind z.B. schon viele Angiospermenfamilien (besonders *Polycarpicaceae* und *Rosales*) bekannt. Die Alttertiärflora Spitzbergens und Grönlands weist mehrere Gemeinsamkeiten mit der jungtertiären und postglazialen mitteleuropäischen Flora auf. KIRCHHEIMER (1940) gibt z.B. aus dem Alttertiär u. a. *Crataegus*, *Sorbus*, und eine *Fr. antiqua* (von Kap Lyell, Spitzbergen) an, was bei aller Kritik, mit der

Arten“ in Eurasien und Nordamerika deutet darauf hin, daß sich die Arten seit ihrer Einwanderung in diese Gebiete vor etwa 50 Millionen Jahren, nur in sehr geringem Maße verändert haben.

Wenn wir im Gebiet Ost- und Südasiens ein Entwicklungszentrum der Gattungsdifferenzierung annehmen, so stützt sich diese Annahme auf das Vorhandensein einer Mannigfaltigkeit von diploiden und der nächst höheren Entwicklungsstufe, von tetraploiden Arten in Mittel- und Ostasien. Die höchst entwickelten Arten der Gattung, hexaploide und oktaploide Arten, besitzen Areale, die am weitesten vom angenommenen Entwicklungsgebiet entfernt sind. SAX (1936) kommt bei der Untersuchung der Abhängigkeit der Polyploidie bei *Spiraea* von der geographischen Verbreitung zu einem gleichlautenden Ergebnis: Die polyploiden Arten sind am häufigsten an der Peripherie (Nordamerika) des Gattungsareals

verbreitet. Als Verbreitungszentrum wird Asien angenommen. Wir stehen damit im Gegensatz zu BABCOCK (1947), der mit MATTHEW (1915) annimmt, daß „the most conservative will be found farthest from the center of origin and the most advanced nearest to the center of origin“.

Betrachten wir die Areale von *Fr. orientalis* und *Fr. moschata* (Karte 2) so glauben wir einem Musterbeispiel der europäisch-ostasiatischen Disjunktionen gegenüber zu stehen. Nach REINIG (1936) könnten sie in der Weise erklärt werden, daß ein ehemals zusammenhängendes Areal durch die Wirkungen der Eiszeiten gespalten wurde und die Spalthälften einerseits nach Ostasien und andererseits nach Europa abgetrieben wurden, wo sie heute als getrennte Arten vorhanden sind. Diese Erklärungsweise dürfte für die beiden genannten *Fragaria*-Arten nicht zutreffen. Wie wir oben sahen, lassen sich beide Arten morphologisch und zytologisch klar voneinander unterscheiden. Für die Entstehung beider Arten lassen sich zwei Möglichkeiten der Erklärung anführen: Entweder entstanden beide Arten getrennt voneinander jede in ihrem heutigen Verbreitungsgebiet und ihre, durch die genetischen Untersuchungen aufgedeckten, verwandtschaftlichen Beziehungen, sind nur der Ausdruck ihrer gemeinsamen Vorfahren, oder die tetraploide Art ist direkt an der Entstehung der hexaploiden Art beteiligt gewesen.

1. Erklärungsmöglichkeit. Da *Fr. moschata* sowohl Merkmale von *Fr. vesca* als auch von *Fr. viridis* besitzt, könnte man für eine Entstehung der *Fr. moschata* eine Kreuzung *vesca* × *viridis* annehmen. Durch das Auftreten eines unreduzierten Gameten entstand eine triploide Pflanze, die sich trotz ihrer weitgehenden Sterilität vegetativ vermehren konnte. Aus diesen Pflanzen muß durch Chromosomenverdoppelung die hexaploide Art *Fr. moschata* entstanden sein. Für die tetraploide *Fr. orientalis* kann eine autopolyploide Entstehung aus einer *vesca*-ähnlichen Form angenommen werden.

2. Erklärungsmöglichkeit. Die Entstehung der hexaploiden Art kann auch auf eine Kreuzung zwischen *Fr. orientalis* und einer *viridis*-ähnlichen Form mit nachfolgender Chromosomenverdoppelung bei dem triploiden Bastard zurückgeführt werden. Dies kann entweder in Asien vor sich gegangen sein und man müßte mit einem Abwandern der neu entstandenen hexaploiden Art nach Westen rechnen, oder es müßte eine ehemalige Verbreitung der tetraploiden Form bis nach Europa angenommen werden.

Die phylogenetische Ableitung der oktaploiden Arten bereitet besondere Schwierigkeiten. Es ist nicht anzunehmen, daß die oktaploiden Arten aus den diploiden, heute in Amerika vorkommenden Arten direkt entstanden sind. Wenn wir nicht mit einer ehemaligen Existenz von polyploiden Zwischenstufen in Amerika rechnen wollen, könnte das Vorhandensein von oktaploiden Arten in Amerika auf eine Einwanderung aus Asien zurückgeführt werden. Derartige Pflanzenwanderungen werden von mehreren Autoren z. B. von BABCOCK, REINIG und SLEUMER für die weitere Besiedelung des amerikanischen Kontinents angenommen. Einige Beobachtungen über gemeinsame Merkmale der ostasiatischen tetraploiden Arten *Fr. 1346* (*corymbosa*) und *Fr. moupinensis* mit der amerikanischen *Fr. virginiana* und über Ähnlich-

keiten der südostasiatischen *Fr. nilgerrensis* mit der amerikanischen *Fr. chiloensis* deuten auf Gemeinsamkeiten hin die vielleicht für eine Aufklärung der phylogenetischen Entwicklung der oktaploiden Arten wichtig sein können.

### Zusammenfassung.

Die zytogenetischen Untersuchungen der Artkreuzungen bei *Fragaria* haben zu dem Ergebnis geführt, daß die polyploiden Arten der Gattung durch Autopolyploidie entstanden sind. Die bisher untersuchten diploiden Arten lassen ebenfalls eine genetische Übereinstimmung ihrer Genome untereinander und mit denen der Polyploiden erkennen. In weiteren Untersuchungen gilt es die Frage zu lösen, welche Arten an der Genesis von bestimmten polyploiden Arten beteiligt gewesen sind. Hinweise in dieser Richtung können morphologische und physiologische Merkmale sein, die übereinstimmend bei diploiden Arten und Arten verschiedener Polyploidiestufen vorkommen.

Für die weitere Differenzierung der Arten müssen Gen- und Chromosomenmutationen angenommen werden, die jedoch nicht zu einer Beeinträchtigung der normalen Paarung zwischen den homologen Chromosomen geführt haben.

Die zytologischen Untersuchungen an Meiosen von *Fr. orientalis* und *Fr. moschata* haben das Vorkommen einer gewissen Häufigkeit von Multivalentenbildungen nachgewiesen. Sie werden wahrscheinlich auf die autopolyploide Natur beider Arten zurückgeführt werden können. Die Frage, ob diese Komplexbildungen durch Chromosomenmutationen bedingt sein können, bedarf einer weiteren genauen Untersuchung. Das Fehlen von Multivalentenbildungen und der normale Verlauf der Diakinesen in rund 50% der untersuchten Zellen, kann einmal mit DARLINGTON und KOSTOFF auf die geringe Chiasmenhäufigkeit bei kleinen Chromosomen zurückgeführt werden, oder ähnlich MÜNTZING & PRAKKEN mit einer genotypischen Kontrolle der Bivalentenbildung erklärt werden.

Die charakteristische Verbreitung der Polyploidiestufen auf bestimmte Erdteile ließ einige Schlüsse über die phylogenetische Entwicklung der Gattung zu. Es wird die Besiedelung des damals zusammenhängenden Gebietes von Nordamerika, Arktis und Nordasien um die Wende des Mesozoikums bis ins Alttertiär durch eine *Fr. vesca*-ähnliche Urform angenommen. So findet die heute beidhemisphärische Verbreitung der Erdbeeren der *vesca*-Gruppe ihre Erklärung. An der Entstehung der *Fr. moschata* sind sehr wahrscheinlich *Fr. vesca* und *Fr. viridis* oder ihnen nahe verwandte Arten beteiligt. Ob dies in Europa oder Asien stattgefunden hat ist schwer zu entscheiden. Die Ableitung der oktaploiden Arten von bestehenden polyploiden Arten bereitet noch große Schwierigkeiten. Vielleicht können einige Merkmale, die die ostasiatischen tetraploiden Arten mit amerikanischen oktaploiden Arten gemeinsam haben, Anhaltspunkte für weitere Untersuchungen geben.

### Literatur.

1. BABCOCK, E. B.: The genus *Crepis*. Part. I. Univ. Calif. Publ. in Bot. Vol. 21, (1947). — 2. BERG, K. H., v.: Autotetraploidie bei *Hordeum bulbosum*. Züchter 8, 151—158 (1936). — 3. CLAUSEN, J., KECK, D. D. u. HIESEY, W. M.: Aus STEBBINS, G. L. Adv. of Genet. 1, (1947). — 4. CORRENS, C.: Über Fragen der Geschlechts-

- bestimmung bei höheren Pflanzen. Z. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **41** (1926). — 5. DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytologie. London (1932). — 6. DARROW, G.: The strawberry. A gift of the Pacific. The Mid-Pacific **27—32** (1931). — 7. DIELS, L.: Über die Ausstrahlung des holarktischen Florenreiches an seinem Südrande. Abh. Preuß. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl. **I**, 14 (1942). — 8. DOGADKINA, N. A.: A contribution to the question of genome relations in some species of *Fragaria*. C. r. (Doklady) Acad. Sc. URSS **30**, 166—168 (1941). — 9. FEDOROVA, N. J.: Polyploid interspecific hybrids in the genus *Fragaria*. Genetica **16**, 524—541 (1934). — 10. FEDOROVA, N. J.: Cossibility and phylogenetic relations in the main european species of *Fragaria*. C. r. (Doklady) Acad. Sci. URSS **52**, 545—547 (1946). — 11. FEDOROVA, N. J.: Cytology of polyploid hybrids *Fragaria grandiflora* × *Fr. elatior* and their fertility. C. r. (Doklady) Acad. Sc. URSS **52**, Nr. 8, 711 (1946). — 12. HAGERUP, O.: *Empetrum hermaphroditum* (LGE) HAGERUP. A new tetraploid, bisexual species. Dansk Botanisk Arkiv **5**, Nr. 2, 1—17 (1927). — 13. HIRMER, M.: Die Forschungsergebnisse der Paläobotanik auf dem Gebiet der känophytischen Floren. Bot. Jahrb. **72**, 347—563 (1942). — 14. ICHIJIMA, K.: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics **11**, 590—604 (1926). — 15. ICHIJIMA, K.: Studies on the genetics of *Fragaria*. Z. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **55**, 300—346 (1930). — 16. KIHARA, H.: Karyologische Studien an *Fragaria* mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. Cytologia **1**, 345—357 (1930). — 17. KIHARA, H.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. Nr. **41**, 1—61 (1937). — 18. KIHARA, H. u. ONO, T.: Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. **4**, 475—481 (1926). — 19. KIRCHHEIMER, FR.: Die geologische Geschichte der Rosengewächse. Gartenbauwiss. **14**, 433 (1940). — 20. KOMAROV, D. L.: Flora Manshuriae. Petrop. (Acta Horti), (1901—1907). — 21. KOSTOFF, D.: Biodynamica (Normandy, Mo.) **51**, (1939). Aus STEBBINS, G. L. Advances of Genetics **1**, (1947). — 22. LILIENFELD, F. A.: Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*. Jap. Journ. Bot. **6**, Nr. 3, 425—458 (1933). — 23. LILIENFELD, F. A.: Karyologische und genetische Studien an *Fragaria* II. Ist *Fr. elatior* eine autopolyploide Pflanze. Jap. Journ. Bot. Vol. **3**, Nr. 2, 119—149 (1936). — 24. LILIENFELD, F. A.: Karyologische und genetische Studien an *Fragaria* III. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. Nr. **38** 1—58 (1936). — 25. LONGLEY, A. E.: Chromosomes and their significance in strawberry classification. J. Agr. Res. **32**, 559—568 (1926). — 26. LOSINA-LOSINSKAYA, A.: Révision critique du genre *Fragaria*. Bull. Jard. Bot. USSR (Komarov), **25**, 47—88 (1926). — 27. MILLARDET, H. A.: Note sur l'hybridation sans croisement on fausse hybridation. Mem. Soc. Sci. Phys. et Nat. de Bordeaux ser. A. **4**, 347—372 (1894). — 28. MÜNTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas **21**, 263—378 (1936). — 29. MÜNTZING, A. u. PRAKKEN, R.: The mode of chromosome pairing in Phleum twins with 63 chromosomes and its cytogenetic consequences. Hereditas **26**, 463—501 (1940). — 30. NAIKAI, T.: Flora Koreana. Tokion, Coll. Sc. (1909—1911). — 31. POWERS, L.: Meiotic studies of crosses between *Fragaria ovalis* and × *Fr. ananassa*. J. Agr. Res. **69**, 11, 435—448 (1944). — 32. REINIG, W. F.: Die Holarktis. Verl. Fischer, Jena (1937). — 33. ROSANOVA, W. A.: Experimentelle Grundlagen der Pflanzensystematik (Kap. 5: *Fragaria*). russ. Moskau, Verl. Akad. Wiss. SSSR 254 S. (1946). — 34. RYDBERG.: North American Flora. *Fragaria*: Vol. **22** Part. 4, 356—365 (1908). — 35. SAX, K.: Polyploidy and geographic distribution in *Spiraea*. J. of the Arnold Arboretum, Vol. **17**, (1936). — 36. SCHIEMANN, E.: Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Bot. Abhandl. H. 18 Verl. Fischer (1931). — 37. SCHIEMANN, E.: Artkreuzungen bei *Fragaria* II. Z. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **73**, 375—390 (1937). — 38. SCHIEMANN, E.: Artkreuzungen bei *Fragaria* III. Die *vesca*-Bastarde (1. Teil). Flora **37**, N. F. 166—192 (1943). — 39. SLEUMER, H.: *Vaccinoideen*-Studien. Bot. Jahrb. **71**, 375—546 (1940/41). — 40. STEBBINS, G. L.: Types of Polyploids: Their classification and significance. Advances of Genetics **1**, 403—429 (1947).

(Aus dem Institut für Geschichte der Kulturpflanzen, Berlin.)

## Über die Auswirkung des Plasmas auf Leistungsmerkmale beim Roggen<sup>1</sup>.

Von URSULA NÜRNBERG-KRÜGER.

Mit 4 Textabbildungen.

### Einleitung.

Bei Versuchen über die Inzuchtreaktionen des Roggens, die durch die Plasma-Inzuchttheorie HERIBERT NILSSONS angeregt waren und in den Jahren 1943—1945 im Institut für Vererbungsforschung in Berlin-Dahlem durchgeführt wurden, waren eine größere Anzahl von Paarkreuzungen zwischen Einzelpflanzen von Petkuser Roggen reziprok hergestellt worden. Damals fiel es auf, daß ein gewisser Prozentsatz dieser Kreuzungen, die nebeneinander im Leistungsversuch standen, reziprok verschiedene Werte für einzelne Leistungsfaktoren ergab. Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen steht jedoch eine Angabe von v. SENGBUSCH, daß er bei seinen zahlreichen Paarkreuzungen mit Roggen, die er für die Ausarbeitung einer neuen Zuchtmethod durchgeföhrt hatte, niemals reziproke Differenzen gefunden habe. Aus den Gesamtergebnissen der eigenen Versuche erwies sich zunächst, daß eine Beteiligung des plasmatischen Erbfaktors an dem Zustandekommen der Inzuchtschädigungen zu deren Erklärung nicht unbedingt ge-

fordert werden muß. In den folgenden Jahren wurden dann aber doch Untersuchungen darüber weitergeföhrt, in welcher Weise und bis zu welchem Grade sich überhaupt bei Leistungsmerkmalen eine plasmatische Beeinflussung des Typus bemerkbar macht. Es interessierte vor allen Dingen die Frage, ob und wie weit muß bei züchterischen Maßnahmen die plasmatische Erbkomponente berücksichtigt werden, und in welcher Weise muß die Prüfung ihrer Wirksamkeit erfolgen.

Für eine ganze Reihe von Objekten sind reziprok verschiedene Bastarde lange bekannt. In der Züchtung ist ihr Vorkommen wenig oder gar nicht berücksichtigt worden, wenn, dann doch ohne genauere Kenntnis der tatsächlichen Auswirkungen. Es wurde allgemein wenigstens bei der Tierzucht nur von der Vorstellung ausgegangen, daß die Wirkung immer zu einer größeren Mutterähnlichkeit führen müsse. Um diese Lücke einmal anzugreifen, wurden die im Nachstehenden geschilderten Versuche weitergeföhrt, wenn auch zum Teil unter größeren Schwierigkeiten, die durch das Ende des Krieges bedingt waren.

<sup>1</sup> ELISABETH SCHIEMANN zum 70. Geburtstag.