

Zytotaxonomische Untersuchungen an *Crepis capillaris* und *Crepis nicaeensis* und ihren F1-Bastarden

Autor(en): **Grob, Regula**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **76 (1966)**

PDF erstellt am: **22.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-53577>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Zytotaxonomische Untersuchungen an *Crepis capillaris* und *Crepis nicaeensis* und ihren F₁-Bastarden

Von *Regula Grob*

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 9. August 1966

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	307
II. Material und Methoden	308
III. Chromosomenmasse	309
IV. Herstellung und Untersuchung polyploider Pflanzen	
a) Methoden	311
b) Untersuchung der Chromosomen	311
Generation I	311
Generation II	314
c) Äussere Merkmale	315
Generation I	315
Generation II	318
V. Kreuzungsergebnisse	320
a) F ₁ -Generation	320
b) F ₂ -Generation	327
VI. Untersuchung der Meiosen	330
a) Allgemeines	330
b) Meiose der Elternpflanzen	331
<i>Crepis nicaeensis</i>	331
<i>Crepis capillaris</i>	332
c) Meiose der Bastardpflanzen	337
Diploider Bastard	337
Triploider Bastard	338
Additionsbastard	338
Aneuploid-tetraploide Bastarde	339
d) Diskussion	341
VII. Zusammenfassung	347
Literaturverzeichnis	350

I. Einleitung

Die Gattung *Crepis* (Vaill.) L. ist schon seit den zwanziger Jahren ein bekanntes und beliebtes Objekt zytologischer und genetischer Untersuchungen, denn die meisten ihrer Arten enthalten nur 3–6 Chromosomenpaare, die ausserdem relativ einfach und sicher voneinander unterschieden werden können.

Eingehende morphologische, zytotaxonomische sowie verbreitungsgeographische Untersuchungen von Babcock und vielen anderen Autoren (zusammengefasst von Babcock [1947] in der Monographie der Gattung *Crepis*) führten diese zur Überzeugung, dass die Chromosomenzahl $n = 6$ oder 5 ursprünglicher ist als $n = 4$ oder 3. Dies bedeutet, dass im Laufe der Evolution dieser Gattung eine mehrmalige Reduktion der Chromosomenzahl in verschiedenen, voneinander unabhängigen Schritten stattgefunden haben muss. Arten mit nur 3 Chromosomenzahlen stellen demnach den Endpunkt in dieser Entwicklung dar.

Demgegenüber meint Darlington (1956), dass es «einfacher sei für eine Pflanze», Chromosomen und damit Genmaterial zu gewinnen als zu verlieren; ausserdem würden die höchsten Basiszahlen am weitesten vom Ursprungszentrum der Gattung, das in Zentralasien liegt, entfernt gefunden, nämlich in Amerika, was auf ein Ansteigen der Basiszahl bei kolonisierenden Arten hinweise.

Wie sich die Chromosomenzahl, in welcher Richtung auch immer, ändert, konnte man sich lange Zeit nicht vorstellen. So verwundert sich Navashin (1925), dass bei *Crepis capillaris* ($n = 3$) im Vergleich zu *C. tectorum* ($n = 4$), die bis in die späten dreissiger Jahre als nächste Verwandte von *C. capillaris* galt, «trotz homozygotischem Verlust des Chromosoms B» kein Deficiency-Effekt nachgewiesen werden kann, was im Widerspruch zur modernen Chromosomentheorie stehe.

Erst seit den Arbeiten von Tobgy (1943) und Sherman (1946) kann man sich ein ungefähres Bild von den Evolutionsvorgängen in der Gattung *Crepis* machen. Beiden Autoren gelang es, mit Hilfe von Artkreuzungen eine Reduktion der Chromosomenzahl sowie deren Mechanismus aufzuzeigen. Sherman verwendete dafür das Beispiel einer Reduktion von 5 auf 4 Chromosomenpaare, während Tobgy Hinweise für die Entstehung einer 3paarigen Art (*C. fuliginosa*) aus einer 4paarigen (*C. neglecta*) gibt. Beide Autoren fanden mit geringen Unterschieden die Dislokationshypothese von Navashin (1932) bestätigt. Danach wird durch ungleich reziproke Translokationen das Genmaterial eines Chromosoms auf die anderen übertragen, so dass ein neuer Karyotyp entsteht, der genetisch mit dem ursprünglichen vergleichbar ist und das Ausgangsmaterial für eine neue Art bildet.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, für eine weitere 3paarige Art, nämlich *C. capillaris* (L.) Wallr., die phylogenetische Beziehung zu einer 4paarigen Art in ähnlicher Weise nachzuweisen. Dazu wurde *C. nicaeensis* Balb. gewählt, die als ursprünglichste Art der Gruppe (Sektion 24) gilt, der auch *C. capillaris* angehört.

Aus früheren Versuchen der Bastardierung dieser beiden Arten, die an unserem Institut durchgeführt wurden, geht hervor, dass die Hybriden total steril sind. Es sollte daher auf dem Weg über die künstlich erzeugten tetraploiden Pflanzen versucht werden, mehr oder minder fertile Additionsbastarde und wenn möglich weitere Generationen zu gewinnen.

II. Material und Methoden

Das Samenmaterial von *C. nicaeensis* stammt aus dem Botanischen Garten in Zürich und wurde mir von Herrn Prof. F. Markgraf in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt, während dasjenige von *C. capillaris* von wildwachsenden Exemplaren in Schaffhausen gesammelt wurde.

Die Samen wurden auf Filtrierpapier in Petrischalen zur Keimung gebracht und nach verschiedenen Methoden, wie sie in Kapitel IV beschrieben sind, mit Colchicin behandelt. Die älteren Sämlinge wurden in Töpfe pikiert und im Gewächshaus aufgezogen. 4 bis 5 Monate nach der Aussaat (April–Mai) begannen die meisten *Nicaeensis*-Pflanzen ihre Achse zu strecken, um nach 2–3 Wochen mit der Blüte zu beginnen. Dagegen kamen nur einzelne Pflanzen von *C. capillaris* schon im ersten Jahr zum Blühen. Die Pflanzen der weiteren Generationen wurden, abgesehen von der Colchicinbehandlung, auf gleiche Art kultiviert.

Für die zytologischen Untersuchungen wurden Wurzelspitzen, Vegetationspunkte junger Sämlinge sowie für die Meiosen junge Blütenknospen verwendet. Wurzelspitzen und junge Sämlinge wurden, nach 2–4stündiger Colchicinbehandlung (0,02%) zur besseren Ausbreitung der Mitoseplatten, in Carnoy oder Alkohol-Essig (3:1) fixiert und über Nacht in 95% Alkohol eingelegt. Anderntags wurden sie während 12–15 Minuten in 1n Salzsäure bei 60 °C hydrolysiert, anschliessend mit Feulgen-Reagens gefärbt und zu Quetschpräparaten verarbeitet.

Zur Untersuchung der Meiose wurden junge Blüten verwendet. Die Knospen wurden von der Pflanze entfernt und in Wasser über Nacht in den Eisschrank gestellt, hernach fixiert und in gleicher Weise weiter verarbeitet wie die Wurzelspitzen.

III. Chromosomenmasse

Damit die Genomkombinationen der zu erwartenden Bastarde überhaupt bestimmt werden konnten, war es notwendig, zunächst die einzelnen Chromosomen der beiden Arten aufgrund ihrer Grösse und Armverhältnisse zu kennen. Als Bezeichnung der Chromosomen wurde die von Navashin (1925) eingeführte Nomenklatur übernommen. Danach wird das grösste Chromosom mit längstem kleinem Arm (b) als A, das fast ebenso lange mit kleinerem b als B und das kleine mit gut sichtbarem b als C bezeichnet, während D ein nahezu terminales Zentromer aufweist und Satelliten trägt (vgl. Abb. 1, Tafel I). Die Typen A, C und D sind in beiden Arten vertreten, jedoch fehlt der Typ B in *C. capillaris*.

Um die sich entsprechenden Chromosomen der beiden Arten unterscheiden zu lernen, wurden von beiden Arten schöne Chromosomenplatten aller Ploidiestufen fotografiert. Mit Hilfe eines Projektionsapparates wurden die Negative auf ein Blatt Papier projiziert und ihre Umrisse nachgezeichnet. Hierauf wurde die Länge des langen Armes (a) und des kurzen Armes (b) der einzelnen Chromosomen auf halbe Millimeter genau gemessen und in Prozent der Gesamtlänge eines Satzes von *C. capillaris* (je ein Chromosom der Typen A, C und D) ausgedrückt. Ein Satz von *C. nicaeensis* misst demnach $100 + B$. Auf diese Weise sind die Längen der Chromosomen der beiden Arten direkt miteinander vergleichbar.

Die Messungen wurden in zwei voneinander unabhängigen Serien an insgesamt 56 Sätzen von *C. capillaris* und 50 Sätzen von *C. nicaeensis* durchgeführt. Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der beiden Serien liegen innerhalb der Fehlergrenze.

Tabelle 1

Durchschnittliche relative Chromosomenlängen von *C. capillaris* und *C. nicaeensis*
 b/a: Armverhältnis; a: langer Arm; b: kurzer Arm

<i>C. capillaris</i>					<i>C. nicaeensis</i>			
	b/a	a	b	a+b	b/a	a	b	a+b
A	0,32 ± 0,01	35,5 ± 0,3	11,4 ± 0,3	46,9 ± 0,3	0,38 ± 0,01	32,4 ± 0,5	12,3 ± 0,3	44,7 ± 0,4
B					0,25 ± 0,008	32,0 ± 0,6	8,1 ± 0,3	40,1 ± 0,4
C	0,29 ± 0,006	17,9 ± 0,3	5,1 ± 0,1	23,0 ± 0,2	0,29 ± 0,004	24,0 ± 0,4	6,9 ± 0,2	30,9 ± 0,5
D				30,2 ± 0,3				25,3 ± 0,5

Die Mittelwerte der relativen Längen mit ihren mittleren Fehlern sind in Tab. 1 zusammengestellt. Daraus und ebenso aus Abb. 1, Tafel I, sowie Abb. 2 und 3 ist ersichtlich, dass sich die 7 Chromosomen mindestens theoretisch recht gut trennen lassen. Bei einiger Übung ist es denn auch ohne weiteres möglich, sie im Mikroskop in den gemischten Platten der Bastarde voneinander zu unterscheiden und der richtigen Art zuzuordnen.

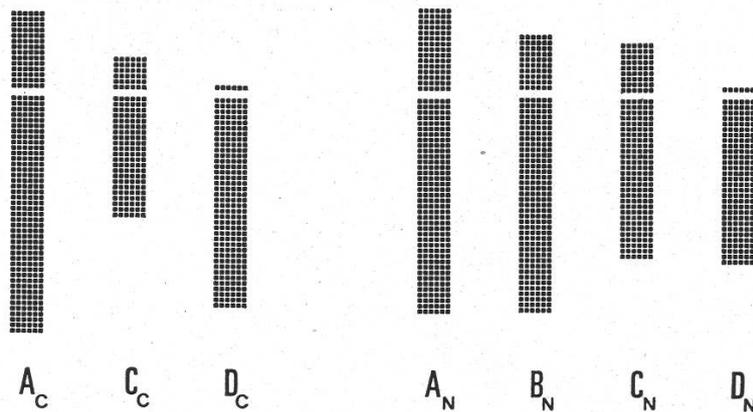


Abbildung 2

Chromosomen von *C. capillaris* und *C. nicaeensis*. Schematische Darstellung

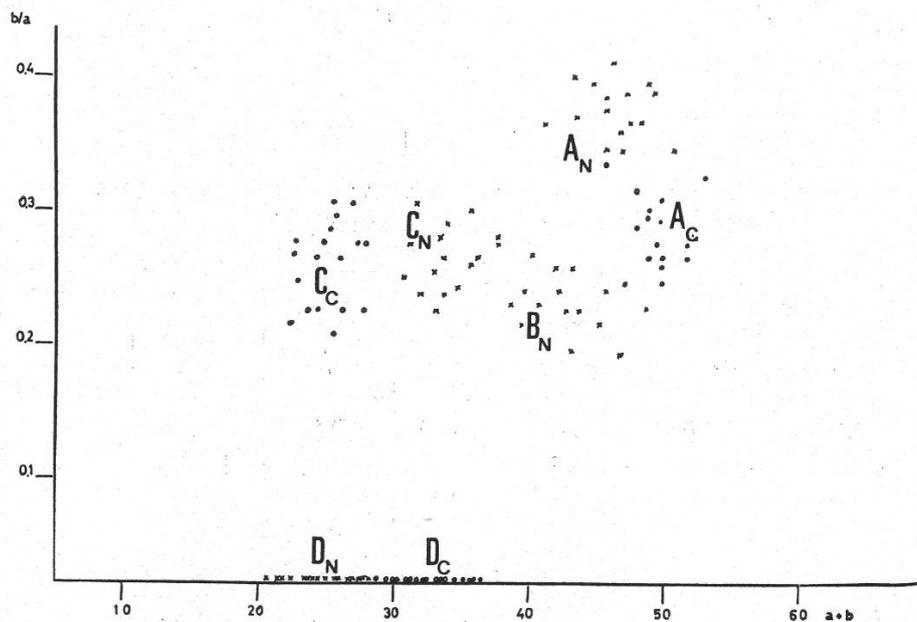


Abbildung 3

Graphische Darstellung der Chromosomen von *C. capillaris* (o) und *C. nicaeensis* (x)
 Abszisse: Gesamtlänge der Chromosomen ($a+b$)
 Ordinate: Armverhältnis (b/a)

IV. Herstellung und Untersuchung polyploider Pflanzen

a) Methoden

Zur Erlangung polyploider Pflanzen kamen folgende Methoden zur Anwendung:

1. Quellen der Samen während 24 Stunden in 0,5% Colchicinlösung;
2. Einlegen gekeimter Samen in 0,2% Colchicinlösung während einiger Stunden (1, 4, 7, 24 Stunden);
3. Behandlung des Vegetationspunktes älterer Sämlinge.

Hiezu wurde 2% Colchicinlösung mit Agar etwas verdickt und mit einer Pipette ein Tropfen zwischen die Kotyledonen gelegt. Bei einem Teil der Pflanzen wurde dies nach je 24 Stunden ein- bis dreimal wiederholt.

Die drei Methoden zeigten keine wesentlichen Unterschiede in bezug auf den Erfolg. Es gab überall sehr hohe Verluste, und nur ein geringer Prozentsatz der Keimlinge überlebte. Jedoch gelang es, von beiden Arten insgesamt etwa 70 Sämlinge aufzuziehen, die sich in der Folge zu gesunden, kräftigen Pflanzen entwickelten (Generation I). Alle Exemplare der Art *C. nicaeensis* kamen im Laufe des ersten Sommers (Behandlung im Januar-Februar) zur Anthese, während von den *Capillaris*-Pflanzen nur ein kleiner Teil blühte.

C. nicaeensis ist in hohem Masse selbstfertil, und zur Bestäubung wurden die Pflanzen sich selbst überlassen. *C. capillaris* dagegen ist sehr viel weniger selbstfertil bis fast selbststeril. Es schien deshalb angezeigt, Kreuzbestäubungen vorzunehmen, um eine genügende Anzahl Samen zu erlangen.

Ein Teil der ausgereiften Samen von *C. nicaeensis* wurde noch im gleichen Frühsommer wieder ausgesät. Die Entwicklung dieser Pflanzen ging sehr viel rascher. Es wurden kaum Rosetten gebildet, und die meisten von ihnen blühten schon im August und September des gleichen Jahres. Sie werden als Generation II bezeichnet.

b) Untersuchung der Chromosomen

Generation I: Zur Kontrolle des Ploidiegrades der behandelten Pflanzen (Generation I) wurden aus jungen Blüten Feulgen-Quetschpräparate hergestellt. Es zeigte sich, dass bei ca. 50% der Pflanzen in den Blüten keine tetraploiden Zellen mehr vorhanden waren. Bei den übrigen lag ein mehr oder weniger deutliches Mosaik von diploiden und tetraploiden Zellen vor.

In eingehenden Untersuchungen an behandelten Keimlingen von *C. nicaeensis* wurde die Wirkung des Colchicins über mehrere Tage hin

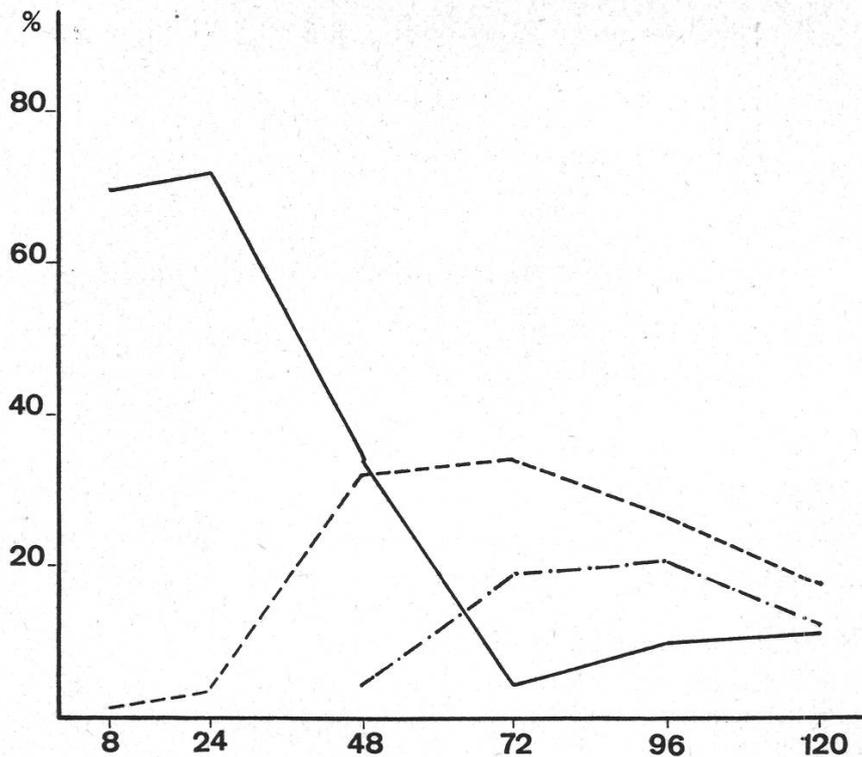


Abbildung 4

Wirkung des Colchicins in den Vegetationspunkten junger Sämlinge von *C. nicaensis* während 120 Stunden nach der Behandlung

Abszisse: Stunden nach der Behandlungszeit

Ordinate: % Metaphasen: ————— 2n, - - - - - 4n, - · - · - · - 8n

Behandlung: 0,2% Colchicin während 8 Stunden

verfolgt. Die Behandlung erfolgte während 4, 7, 24 Stunden in 0,2% und 0,5% Colchicininlösungen. Es zeigte sich, dass der Einfluss des Colchicins mindestens 3–4 Tage über die Behandlungszeit hinaus anhält. In dieser Zeit nehmen die diploiden Kerne mit jedem Teilungszyklus rapid ab, während die polyploiden Zellen etwa im gleichen Masse zunehmen. Dies ist in Abb. 4 dargestellt. Einen Hinweis darauf, dass die bekannte Spindelwirkung des Colchicins auch nach Abschluss der Behandlungszeit und trotz Auswaschen der Sämlinge weiter anhält, gibt das Auftreten höherploider Kerne (8n, 16n) nach einer gewissen Zeit. Andererseits ist aber auch nach mehreren Zellteilungen immer noch eine beträchtliche Anzahl diploider Zellen vorhanden, ja diese beginnt sich nach etwa 96 Stunden wieder zu vergrößern. Es ist möglich, dass sich die Befunde von Sachs und Green (1945) an *Mais*, auch an *Crepis* bestätigen. Sie fanden, dass einzelne Gewebe leichter auf Colchicin ansprechen als andere, dass dieses also in einem gewissen Sinn selektiv wirkt. Eine weitere Erklärung für den Verlauf der Kurve wäre die, dass das Colchicin Zellen zur Teilung anregt, die sich in unbehandelten Vegetationspunkten nicht teilen würden. Einen Hinweis auf diese Möglichkeit geben die Kurven in Abb. 5,

die die Erhöhung des Mitoseindex durch Colchicinbehandlung zeigen. Es ist kaum anzunehmen, dass eine so starke Häufung der sich teilenden Zellen einzig auf die bekannte Verlängerung der einzelnen Phasen, besonders der Metaphase, zurückgeführt werden kann.

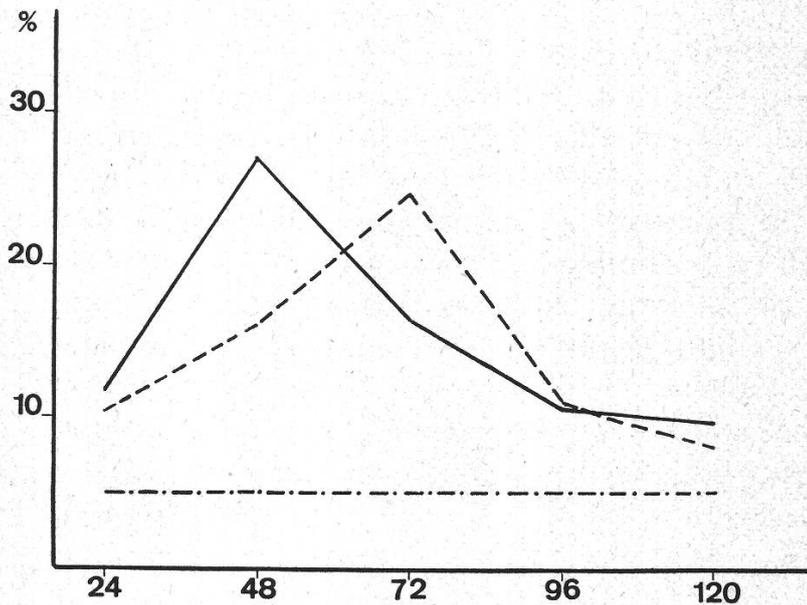


Abbildung 5

Wirkung des Colchicins auf den Teilungsindex

Abszisse: Stunden nach der Behandlungszeit

Ordinate: % sich teilender Zellen

Behandlung: 24 Stunden:

———— 0,2 % Colchicin

----- 0,5 % Colchicin

- · - · - · - Kontrolle

Das Vorhandensein einer relativ grossen Anzahl diploider Zellen und die relative Zunahme derselben nach einigen Zellteilungen legen die Vermutung nahe, dass sich in der Folge die tetraploiden Zellen nicht in gleichem Masse zu teilen vermögen wie die diploiden. In etwa der Hälfte unserer Pflanzen vermochten die diploiden Zellen die tetraploiden zu verdrängen. Sie müssen wohl als physiologisch ausgewogener und deshalb vitaler gelten als die tetraploiden Zellen, die ausserdem nach Ansicht von Rajhathy (1963) auch durch ihre grössere Chromosomenzahl benachteiligt sind.

Ein Blick auf die ganze Gattung *Crepis* zeigt sehr wenige polyploide Arten. Abgesehen von einer Gruppe amerikanischer Apomikten wurden unter den über 100 zytologisch untersuchten Spezies nur 4 tetra- und 3 oktoploide gefunden (Babcock, 1947): *C. polytricha*, *C. crocea*, *C. incana*, *C. vesicaria* mit $n = 8$, $x = 4$; *C. biennis*, *C. ciliata*, *C. taygetica* mit $n = 20$, $x = 5$.

Der Grund für ein so seltenes Auftreten von Polyploiden könnte der sein, dass der polyploide Zustand der Zellen physiologisch ungünstig und die polyploide Pflanze wenig widerstandsfähig ist. Immerhin ist anzunehmen, dass auch andere Gattungen, bei denen polyploide Arten vorkommen, anfangs denselben zellphysiologischen Schwierigkeiten gegenüberstanden und diese zu überwinden wussten. Für *Crepis* scheint aber auch eine Begründung, wie sie Stebbins (1950) erläutert, in Frage zu kommen: Damit Serien allopolider Gruppen innerhalb einer Gattung entstehen können, ist es notwendig, dass die Chromosomen der einzelnen Arten so weit differenziert sind, dass sie in der Meiose von Bastarden nicht mehr miteinander paaren können. In diesem Moment bietet die Polyploidie in ihrer allopoliden Form weite Möglichkeiten zur Weiterentwicklung einer Gattung und Bildung neuer Arten. Offenbar hat die Gattung *Crepis* diesen Grad an chromosomaler Differenzierung noch nicht erreicht. Dies scheinen auch die mit *Crepis* gemachten Artkreuzungen zu bestätigen, wo die Chromosomen von weit entfernten Arten in der Meiose der Bastarde oft erstaunlich gut paarten (Collins und Mann, 1923; Hollingshead, 1930; Müntzing, 1934; Babcock und Emsweller, 1936, u. a.)

Generation II: Das weitere Interesse galt den Nachkommen der behandelten Pflanzen. Zur Chromosomenkontrolle wurden einerseits aus den Vegetationspunkten junger Sämlinge Feulgen-Quetschpräparate hergestellt, andererseits wurden auch G_{II} -Pflanzen aufgezogen und deren Wurzeln und Blüten auf ihre Anzahl Genome hin untersucht. Meistens bestätigte sich folgende Erwartung: Nachkommen von G_I -Pflanzen mit vorwiegend tetraploiden Kernen in den jungen Blüten und mit tetraploiden äusseren Merkmalen waren wiederum tetraploid, während solche von Elternpflanzen mit vorwiegend diploidem Mosaik meist diploid waren.

Unter den Nachkommen von neun G_I -Pflanzen befanden sich jedoch einzelne mit abweichenden Chromosomenzahlen. Eine erste Gruppe umfasst Pflanzen mit mehr oder weniger konstanten, jedoch aneuploiden Chromosomenzahlen. Sie sind wahrscheinlich durch eine ungleiche Verteilung der Chromosomen während der elterlichen Reduktionsteilung entstanden. Bei tetraploiden *Crepis* scheinen solche Verteilungsfehler recht häufig zu unterlaufen. Dies bestätigen auch, wie im nachfolgenden Kapitel gezeigt werden soll, die relativ zahlreichen aneuploiden Pflanzen, die aus den Kreuzungen hervorgingen.

Eine weitere Gruppe von G_{II} -Pflanzen war triploid. Da es sich um Selbstungen handelt, muss angenommen werden, dass, als Folge des Mosaiks, im gleichen Körbchen der Elternpflanze diploide und tetra-

ploide Blüten vorhanden waren, die einander gegenseitig befruchteten und zu triploiden Nachkommen führten.

Die dritte und interessanteste Gruppe umfasst G_{II} -Pflanzen, die wiederum ein Mosaik in ihren Vegetationspunkten aufwiesen. Es kamen nebeneinander Zellen vor mit Chromosomenzahlen von 17–8, oft mit Schwerpunkten auf einer aneuploiden Zahl wie 17 oder 15. Ein ebenso vielfältiges Mosaik wurde auch in den Blüten von zwei erwachsenen G_{II} -Pflanzen festgestellt. Obwohl Zähl- und Präparationsfehler nicht immer ganz ausgeschlossen werden können, sind doch die Zellen mit deutlich verschiedenen Chromosomenzahlen innerhalb des gleichen Vegetationspunktes oder des gleichen Blütenkörbchens zu zahlreich, als dass es sich nur um Fehlbeobachtungen handeln könnte. Es wurden auch Chromosomengruppierungen innerhalb einer Platte beobachtet. Diese Befunde scheinen auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass hier ein weiterer Fall von «somatischer Reduktion» vorliegt, wie sie von Menzel und Brown (1952) an *Gossypium*, Wilson und Cheng (1949) an *Trillium*, Love (1938) an *Triticum* festgestellt wurde.

Es ist allerdings fraglich, ob es sich bei *Crepis* um echte Genomsonderung handelt, das heisst um Gruppierung der Chromosomen in Sätze, wie sie Gläss (1957) in Rattenleber, Huskins und Cheng (1950) in Wurzelspitzen von *Allium cepa* oder auch Gottschalk (1960) während der Meiose einer Pflanze von *Lycopersicon esculentum* fanden. Es müsste erst noch durch eingehende Untersuchungen abgeklärt werden, ob die Gruppen wirklich ganze Sätze enthalten oder nur mehr oder weniger gleich viele Chromosomen, wie bei *Bellevalia romana* (Gläss, 1961).

c) Äussere Merkmale

Generation I: Zur näheren Untersuchung der äusseren Merkmale künstlich erzeugter tetraploider *Crepis*-Pflanzen wurden nur Exemplare von *C. nicaeensis* verwendet. Ein Vergleich von diploiden mit tetraploiden Pflanzen ergab äusserlich wenig greifbare Unterschiede. Die bekannten Merkmale, wie Gigas-Form, dickere, dunkelgrüne, verkürzte Blätter und später erscheinende Blüten, langsames Wachstum (Eigsti und Dustin, 1957), waren kaum und auf jeden Fall nicht durchgehend festzustellen. Bei einigen der Pflanzen waren die Blätter etwas kraus oder sogar spiralig gedreht (Abb. 6, Tafel I), jedoch längst nicht bei allen. Die tetraploiden Blütenkörbchen schienen im allgemeinen einen etwas grösseren Durchmesser zu besitzen, aber auch dieses Merkmal ist zu sehr von äusseren Bedingungen abhängig (Licht- und Wetterverhältnisse, Alter der Blüte), als dass der Unterschied als gesichert gelten dürfte.

Als zuverlässige Hinweise auf Tetraploidie bewährten sich hingegen *Pollengrösse* und *Samenansatz*.

Zur Bestimmung der *Pollengrösse* wurde etwas Pollen einer Blüte auf einem Objektträger in einem Wassertropfen suspendiert, mit einem Deckglas zugedeckt und im Mikroskop (Objektiv 40) mit Hilfe eines Messokulars die Durchmesser der Pollenkörner ausgemessen. Die Pollenkörner der diploiden Pflanzen wiesen einen Durchmesser von 6–8 Teilstrichen auf, mit einem ausgesprochenen Schwerpunkt bei 7 Teilstrichen. Da bei vielen der behandelten Pflanzen, wie oben erwähnt, in den untersuchten frühen Stadien der Blütenentwicklung ein Mosaik von tetraploiden und diploiden Zellen vorlag, war anzunehmen, dass dieses Mosaik zur Bildung von diploidem und haploidem Pollen im selben Körbchen führen würde, was eine Verfälschung der durchschnittlichen Pollenmasse zur Folge hätte. Es wurde deshalb aufgrund der Chromosomenpräparate unterschieden zwischen Pflanzen, die in ihren Blüten gegen 100%, und solchen, die nur etwa 50% tetraploide Zellen aufwiesen. Es zeigte sich, dass ausgesprochene Mosaikpflanzen eine andere Pollengrösse haben als vorwiegend tetraploide Pflanzen (Abb. 7). Es erwies sich ferner, dass haploide und diploide Pollenkörner nicht einfach an ihrer Grösse erkannt werden können, weil sonst bei den Mosaikpflanzen in der Kurve zwei Gipfel entstehen müssten, einer bei der Masszahl von haploiden und einer bei der Masszahl von diploiden Pollenkörnern. Dies aber trifft eindeutig nicht zu. Vielmehr liegt die häufigste Masszahl der Mosaikpollenkörner

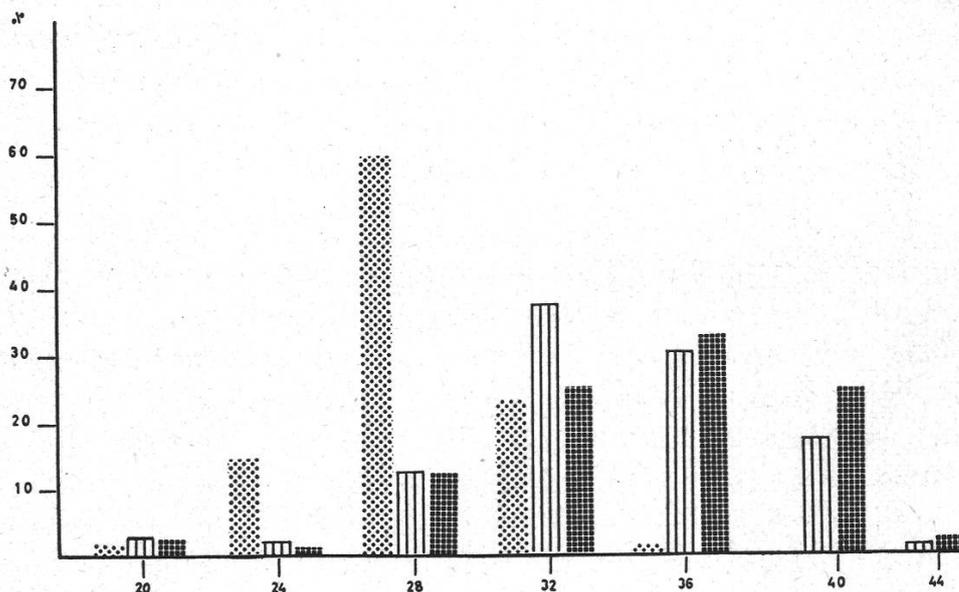


Abbildung 7

Durchmesser der Pollenkörner diploider, tetraploider und von Mosaikpflanzen (Generation I)

Abszisse: Durchmesser der Pollenkörner in μ

Ordinate: % Pollenkörner

▣▣▣▣ : $2n = 16$ zu ca. 100 %

◻◻◻◻ : $2n = 16$ zu ca. 50 %

||||| : $2n = 8$ zu ca. 100 %

Tabelle 2

Durchschnittliche Pollengrösse von diploiden ($2n = 8$), tetraploiden ($2n = 16$) und Mosaikpflanzen ($2n = 8$, $2n = 16$) von *C. nicaeensis*

	$2n = 8$	Mosaik	$2n = 16$
Anzahl untersuchter Pflanzen	7	5	5
Pollengrösse (Durchmesser) μ	28,00	34,00	34,80
Mittlerer Fehler	0,12	0,16	0,16
Streuung	2,80	4,00	4,30
Volumen absolut	11 480	20 510	22 000
relativ %	100	179	192

zwischen den Gipfeln von haploiden und diploiden Körnern. Dies geht auch aus Tab. 2 hervor, wo die durchschnittlichen Durchmesser mit mittlerem Fehler und Streuung sowie das Volumen für die Pollenkörner von 7 diploiden und je 5 tetraploiden und Mosaikpflanzen zusammengestellt sind. Es wurden solche Pflanzen ausgewählt, die aufgrund der Chromosomenzählungen mit Sicherheit in eine der drei Kategorien eingeteilt werden konnten. Während die Unterschiede zwischen den Durchmessern von 7,0, 8,5 und 8,7 Teilstrichen bzw. 28,0, 32,0 und 32,8 μ nicht sehr gross sind, treten sie nach der Berechnung der Volumina sehr ausgeprägt hervor. Das Kugelvolumen der diploiden Pollenkörner ist ziemlich genau doppelt so gross wie dasjenige der haploiden, während dasjenige der Mosaikkörner dazwischen liegt.

Daraus muss geschlossen werden, dass die Grösse der Pollenkörner bei *Crepis* in quantitativer Hinsicht nicht direkt genetisch gesteuert, sondern irgendwie indirekt beeinflusst wird. Es wäre denkbar, dass zum Beispiel die Tapetumzellen oder anderes mütterliches Gewebe einen auxinartigen Stoff ausscheiden, und zwar je nach Ploidiegrad verschieden viel. Je nach Konzentration dieses Stoffes in der Umgebung einer Pollenmutterzelle würden grössere oder kleinere Pollenkörner gebildet.

Ein weiteres gutes Erkennungsmerkmal der Tetraploiden ist schlechter Samenansatz. Bei *C. nicaeensis* variierte dieser bei einem Durchschnitt von $18,0\% \pm 1,3\%$ zwischen etwa 3% und 30%, während die meisten diploiden Blüten eine Fertilität zwischen 60% und 90% zeigten (Durchschnitt $63,0\% \pm 1,6\%$). Ausserdem erwiesen sich bei der nachfolgenden Aussaat 18% der tetraploiden Samen als nicht keimfähig, während 94% der diploiden Samen keimten.

Auch für diese Grössen wurde zunächst unterschieden zwischen Mosaik- und echten tetraploiden Pflanzen. Es zeigten sich jedoch keine

Tabelle 3

Diploide und tetraploide Merkmale der Generationen I und II von *C. nicaensis*

	Generation I Sommer		Generation II Herbst	
	2n = 8	2n = 16	2n = 8	2n = 16
Pollen Durchmesser μ	28,0 \pm 0,12	34,8 \pm 0,16	26,8 \pm 0,08	31,2 \pm 0,08
Volumen	11 480	22 000	10 080	15 850
Blüten je Körbchen	54,0 \pm 1,2	50,0 \pm 1,6	65,0 \pm 1,3	45,0 \pm 1,8
Fertilität der Samen in %	63,0 \pm 1,6	18,0 \pm 1,3	57,0 \pm 1,5	—
Keimfähigkeit der Samen in %	94,1	82,2	—	—

gesicherten Unterschiede, so dass die Zahlen aller Pflanzen mit grossen Pollen verwendet werden konnten. Sie sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Auf der anderen Seite deuten die Befunde (Tab. 3) darauf hin, dass die Füllung der Blüten, das heisst die Anzahl Blüten pro Körbchen, unabhängig von der Ploidiestufe ist. Dies fand auch Schwanzitz (1948) für Cichorie bestätigt. Vielmehr scheint dieses Merkmal durch äussere Einflüsse, wie Licht, Wärme und eventuell andere klimatische Faktoren, bedingt zu sein, wie im folgenden belegt werden soll.

Generation II: Es wurde bereits erwähnt, dass der grösste Teil der Generation II im Spätsommer blühte. Die gleichen Fertilitäts- und Pollenmessungen wie an der Elterngeneration wurden auch an diesen Pflanzen durchgeführt. Dabei zeigte sich folgendes (Tab. 3):

Bei den diploiden Nachkommen ist der durchschnittliche Pollendurchmesser etwas kleiner (um 4%), der Samenansatz ist gleich, während die Anzahl Blüten pro Körbchen leicht erhöht erscheint gegenüber den diploiden Pflanzen der Elterngeneration.

Bei den tetraploiden G_{II} -Pflanzen hingegen sind alle drei Grössen eindeutig herabgesetzt: Es werden sozusagen keine Samen mehr ausgebildet, es sind weniger grosse, dafür mehr mittlere und kleine Pollenkörner vorhanden (Abb. 8), was bewirkt, dass ihr Durchschnitt um 10% sinkt; die Körbchen sind deutlich lockerer gefüllt. Die Pflanzen schienen auch weniger widerstandsfähig: viele von ihnen starben im darauffolgenden Winter, ohne geblüht zu haben.

Diese Befunde scheinen die Schlüsse zu bestätigen, die Schwanzitz (1950) aus seinen umfassenden Untersuchungen an polyploiden Pflanzen

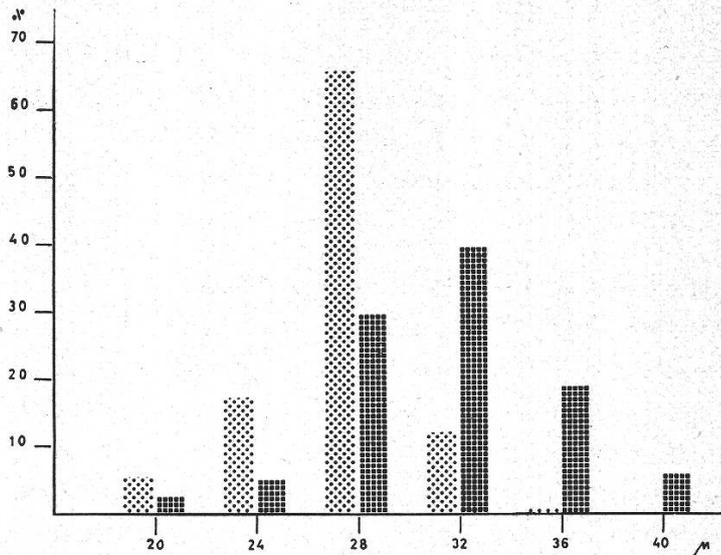


Abbildung 8

Durchmesser der Pollenkörner diploider und tetraploider Pflanzen von *C. nicaeensis*



: diploide



(Generation II)

: tetraploide

zog. Er führte alle von ihm beobachteten Erscheinungen an künstlich erzeugten tetraploiden Pflanzen, wie verminderte Samenbildung, verminderte Qualität von Pollen und Samen, Verkümmern von Blütenorganen, langsames Wachstum und späte Blütenzeit, letztlich auf die Vergrößerung der Zellvolumina zurück: grosse Zellen besitzen im Verhältnis zu ihrem Volumen eine relativ kleinere Oberfläche. Da aber der Energieumsatz eines Organs zu seiner Oberfläche proportional ist (Rubnersches Gesetz), ergibt sich für die infolge Polyploidie vergrösserte Zelle im Vergleich zur diploiden Zelle eine herabgesetzte Atmungsintensität und damit ein trägerer Stoffwechsel.

Ebenso ist auch die Transpiration geringer (Schwanitz, 1948/49), weil die grösseren, aber pro Flächeneinheit weniger zahlreichen Spaltöffnungen relativ weniger Wasser verdunsten. Dies hat einen niedrigeren osmotischen Druck der Pflanzen und damit einen langsameren Transport der Mineralien und Assimilate zur Folge.

Die oben angeführten Eigenschaften polyploider Pflanzen können alle als direkte oder indirekte Folgen herabgesetzten Stoffwechsels und verzögerter Stoffversorgung betrachtet werden, die ihrerseits Folge der grösseren Zellen in tetraploiden Pflanzen sind.

Auf dieser Grundlage ist auch der Rückgang der Werte für Samenanatz, Pollengrösse und Blütenfüllung bei den tetraploiden Pflanzen unserer

Generation II zu verstehen. Die Pflanzen blühten im Spätsommer und Herbst, das heisst unter schlechteren Licht- und Klimabedingungen. Die diploiden Pflanzen sind in ihren inneren physiologischen Verhältnissen genug gepuffert, dass sie auch den ungünstigen Herbstbedingungen gewachsen sind. Sie zeigen nur wenig geringeren Samenansatz, ja suchen diesen durch Ausbildung von mehr Blüten je Körbchen zu kompensieren.

Anders verhalten sich jedoch die Tetraploiden. Sie sind durch ihre ohnehin herabgesetzte Stoffwechselintensität bei den ungünstigen Herbstbedingungen stärker benachteiligt. Ihre Stoffproduktion reicht kaum mehr zur Ausbildung von Samen. Aus demselben Grund werden auch deutlich weniger Blüten angelegt. Auf der Basis der oben vorgeschlagenen Hypothese, dass die Produkte der Tapetumzellen die Pollengrösse bestimmen, lässt sich auch der starke Rückgang derselben erklären: da auch weniger von diesem Stoff produziert und ausgeschieden wird, müssen sich relativ kleine diploide Pollenkörner ergeben.

V. Kreuzungsergebnisse

a) F_1 -Generation

Für die Bastardierung der beiden Arten *C. nicaeensis* und *C. capillaris* wurden mit zwei Ausnahmen Pflanzen aus der ersten, mit Colchicin behandelten Generation verwendet. Bei den beiden Ausnahmen handelt es sich um 2 Pflanzen aus Generation II (XX 3/1; XX 3/2). Es wurden Pflanzen miteinander gekreuzt, die sich aufgrund der Untersuchungen der Pollenkörner und jungen Blüten als vorwiegend tetraploid erwiesen hatten. In Tab. 4 sind die Kreuzungskombinationen zusammengestellt: mit insgesamt 5 Pflanzen von *C. capillaris* und 8 Pflanzen von *C. nicaeensis* wurden 12 Kreuzungen mit *C. capillaris* (CN A–M) und 7 mit *C. nicaeensis* als Mutterpflanze (NC A–G) ausgeführt. Aus den entstandenen Samen konnten total 66 gesunde und kräftige F_1 -Pflanzen aufgezogen werden. Ihre Chromosomen wurden anhand von Feulgen-Quetschpräparaten aus Wurzelspitzen untersucht.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen gehen aus Tab. 5a und 5b hervor. Zunächst erstaunte die Mannigfaltigkeit der festgestellten Chromosomenzahlen. Es wurden zwischen 6 und 17 alle Zahlen ausser 10 gefunden. Ausser den erwarteten Additionsbastarden (ccnn; Abb. 9, Tafel II) waren auch triploide (ccn; Abb. 10, Tafel II) und diploide (cn; Abb. 11, Tafel II) sowie zwei aneuploid-tetraploide (ccnn-1; Abb. 12, Tafel II, und ccnn+1; Abb. 13, Tafel II) Hybriden vertreten. Von den Pflanzen mit 14 und 15 Chromosomen gab es je 3 verschiedene Genomkombinationen:

Tabelle 4
Kreuzungskombinationen

Samenpflanze Nr.	Pollenpflanze Nr.	Kreuzungsprodukte		Kreuzung Nr.
		Selbstun- gen Anzahl	Bastarde Anzahl	
C I A/1	N III A/18	1	—	CN A
C I A/1	N III B/1	—	3	CN B
C I A/1	N III B/3	—	6	CN C
C I A/1	N III D/1	1	—	CN D
C II A/1	N I B/1	4	—	CN E
C II A/1	N III B/3	2	1	CN F
C II A/1	N III D/1	2	1	CN G
C II B/1	N III A/1	2	—	CN H
C II B/1	N III A/20	—	3	CN J
C II B/1	N III D/1	3	—	CN K
C II B/2	N XX 3/1	—	4	CN L
C III A/1	N III D/1	2	2	CN M
N I B/1	C II A/1	8	—	NC A
N III A/18	C I A/1	4	—	NC B
N III B/3	C I A/1	5	1	NC C
N III B/3	C II A/1	2	—	NC D
N III B/3	C III A/1	5	—	NC E
N III B/3	C II B/1	3	—	NC F
N XX 3/2	C II B/2	—	1	NC G

Tabelle 5a
Nachkommen aus den Kreuzungen *C. capillaris* × *C. nicaeensis* CN

F ₁ -Pflanze Nr.	Chromo- somenzahl	Genome	aus Kreuzung Nr.	Selbstungen Anzahl	Bastarde Anzahl
CN 1-4	6	cc	CN DHM	4	—
CN 5-7	7	cn	CN C	—	3
CN 8	9	ccc	CN K	1	—
CN 9-16	11	cnn	CN BCJM	—	8
CN 17-26	12	cccc	CN AEFCHK	10	—
CN 27	13	ccnn -C _c	CN L	—	1
CN 28-34	14	ccnn	CN BEFGJL	—	7
CN 35	14	cccc -A _c	CN E	1	—
CN 36	15	cccc	CN E	1	—
CN 37	15	ccnn +C _n	CN L	—	1

Tabelle 5b

Nachkommen aus den Kreuzungen *C. nicaeensis* × *C. capillaris* NC

F ₁ -Pflanze Nr.	Chromo- somenzahl	Genome	aus Kreuzungen Nr.	Selbstungen Anzahl	Bastarde Anzahl
NC 1	7	nc	NC C	—	1
NC 2–14	8	nn	NC ACD	13	—
NC 15	14	nncc	NC G	—	1
NC 16	14	nnnn –B–C	NC F	1	—
NC 17	15	nnnn –B	NC A	1	—
NC 18–28	16	nnnn	NC BCEF	11	—
NC 29	17	nnnn + A	NC E	1	—

- 2n = 14: 1. Echte Additionsbastarde mit den Genomen ccnn
(Pflanzen CN 28–34 sowie NC 15; vgl. Abb. 9, Tafel II)
2. Eine reine *Capillaris*-Pflanze mit den Genomen ccccc –A_n
(Pflanze CN 35; vgl. Abb. 21, Tafel III)
3. Eine reine *Nicaeensis*-Pflanze mit den Genomen
nnnn –B_n –C_n
(Pflanze NC 16; vgl. Abb. 16, Tafel III)

- 2n = 15: 1. Ein aneuploid-tetraploider Bastard mit den Genomen
ccnn + C_n
(Pflanzen CN 37; vgl. Abb. 13, Tafel II)
2. Eine pentaploide Pflanze von *C. capillaris* mit den Genomen
ccccc (Pflanze CN 36; Abb. 22, Tafel III)
3. Eine aneuploide Pflanze von *C. nicaeensis* mit den Genomen
nnnn –B_n (Pflanze NC 17; Abb. 17, Tafel III)

Die aus den Messungen in Kapitel III gewonnene Kenntnis der Chromosomenverhältnisse ermöglichte eine genaue Analyse der Genome und damit die Unterscheidung zwischen echten Bastarden und euploiden und aneuploiden Selbstungen.

Aus Tab. 6 geht hervor, dass die Kreuzungskombination *C. capillaris* × *C. nicaeensis* (CN) zu einem sehr viel besseren Ergebnis geführt hatte als die reziproke (NC). Während mit Mutterpflanzen von *C. capillaris* über 50% Bastarde erzielt wurden, fanden sich unter den Nachkommen der Kombination NC nur 2 (ca. 7%) Bastarde. Alle übrigen Pflanzen erwiesen sich als diploide, tetraploide oder triploide Selbstungen (vgl. Abb. 14–22, Tafel III). Da die Blüten nicht kastriert werden konnten, lässt sich dieser grosse Unterschied im Ergebnis am ehesten mit der hohen Selbstfertilität von *C. nicaeensis* erklären, die einer Fremdbestäubung zuvorkam.

Tabelle 6

Anzahl und Prozentsatz der verschiedenen Typen von Nachkommen aus den Kreuzungen
C. capillaris × *C. nicaeensis* und *C. nicaeensis* × *C. capillaris*

	Kreuzung <i>C. capillaris</i> × <i>C. nicaeensis</i>		Kreuzung <i>C. nicaeensis</i> × <i>C. capillaris</i>	
	Pflanzen Anzahl	%	Pflanzen Anzahl	%
Total Nachkommen	37	100	29	100
Selbstungen:				
euploide	16	43,2	24	82,8
aneuploide	1	2,7	3	10,3
Bastarde:				
diploide	3	8,1	1	3,4
triploide	8	21,6	—	—
tetraploide	7	18,9	1	3,4
aneuploid-tetraploide	2	5,4	—	—
Total Selbstungen	17	45,9	27	93,1
Total Bastarde	20	54,0	2	6,8

Aus den niedrigen Chromosomenzahlen einzelner Bastarde ist ersichtlich, dass zum Teil auch haploide Gameten beteiligt waren. Dadurch wird das Vorhandensein eines Mosaiks in den Blüten einiger Elternpflanzen und die Bildung von diploidem und haploidem Pollen im selben Körbchen bestätigt. Nur bei dieser Annahme ist es zu verstehen, dass unter den Nachkommen der selben 2 Pflanzen diploide, triploide und tetraploide Bastarde zu finden waren, wie z. B. in den Kreuzungen CN B, C, K oder NC A, C (Tab. 5 a).

Eine merkwürdige Erscheinung ist das Auftreten von zwei pentaploiden Pflanzen (CN 35 und CN 36) mit $2n = 15$ (ccccc) bzw. $2n = 14$ (ccccc -1); vgl. Abb. 21, 22, Tafel III. Beide sind das Produkt einer Selbstung derselben Mutterpflanze. Die eine Möglichkeit ihrer Entstehung ist die Verschmelzung eines triploiden mit einem diploiden Gameten. Die Entstehung triploider Gameten könnte man sich durch Non-Disjunction einiger univalenter Chromosomen in der Anaphase I denken, die zufällig zum gleichen Pol gewandert sind und die zusammen ein Genom bilden. Obwohl die Chromosomenzahl bei *C. capillaris* klein ist, wäre bei zufälliger Verteilung die Wahrscheinlichkeit sehr gering, dass beide Bedingungen erfüllt sind, und es ist kaum anzunehmen, dass das Ereignis gleich zweimal (wenn auch in der Pflanze CN 35 unvollständig) in einer Nachkommenpflanze manifest wird. Besser verständlich wäre dies bei Annahme einer gerichteten Fehlverteilung der Chromosomen (Genomsonderung),

wie sie Gottschalk (1958) in einer zytologisch unstablen und zu Abregulierung neigenden tetraploiden Tomatenpflanze fand. In der Anaphase I der Pollenmutterzellen dieser Pflanze wurde neben vielen anderen Unregelmässigkeiten die Verteilung $n+3n$ (anstatt $2n+2n$) in grosser, nicht zufallsmässiger Häufigkeit festgestellt. Gottschalk kam nach sehr eingehenden Untersuchungen zum Schluss, dass es sich dabei um eine gesetzmässig geregelte meiotische Fehlverteilung der Chromosomen handeln müsse, die in unstablen polyploiden Pflanzen auftreten kann. Wie später gezeigt werden soll, bestätigte sich die Neigung zur Genomsonderung bei *C. capillaris* in auffallender Weise auch in der Reduktionsteilung der Pflanze CN 14 bzw. in deren Nachkommenschaft.

Die andere Möglichkeit der Entstehung pentaploider Pflanzen ist die Verschmelzung eines tetraploiden, das heisst unreduzierten, und eines haploiden Gameten. Da es sich bei beiden Pflanzen um Selbstungen handelt und also fünf gleiche Chromosomensätze vorliegen, ist es nicht möglich, zu entscheiden, welche der beiden Möglichkeiten verwirklicht wurde. Ebenso ist leider das Geschlecht der abnormen Gameten nicht bestimmbar.

Es sei noch kurz darauf hingewiesen, dass in der Literatur bereits über eine pentaploide Pflanze von *Crepis capillaris* berichtet wurde. Navashin (1925) fand unter 150 sonst diploiden Sämlingen einen pentaploiden und einen triploiden. Für die Entstehung der beiden Pflanzen, die bereits in einem frühen Stadium fixiert wurden, schreibt er dem Klima (Tiflis) einen gewissen Einfluss zu, kann sich die Genese aber im übrigen nicht erklären.

Von Interesse war ferner die relativ grosse Zahl aneuploider Gameten, die am Chromosomenkomplement mehrerer Pflanzen beteiligt waren. Es scheint, dass während der Meiose tetraploider Pflanzen der beiden *Crepis*-Arten recht häufig Verteilungsfehler unterlaufen, denn von den insgesamt 73 beteiligten diploiden Gameten waren 7 oder fast 10% aneuploid. Bei der Pflanze CN 27 war es die Eizelle von *C. capillaris*, der ein Chromosom C fehlte, und in der Pflanze CN 37 wiesen die beiden väterlichen Komplemente ein zusätzliches Chromosom C_n auf. In den anderen Fällen ist das Geschlecht der aneuploiden Gameten nicht bestimmbar.

Bei den fehlenden Chromosomen handelt es sich, wie aus Tab. 5a und 5b ersichtlich ist, um je ein A_c , C_c und C_n sowie zweimal um B_n . Als überzähliges Chromosom figuriert je ein A_n und ein C_n .

Es war offensichtlich, dass die aneuploiden Gameten durchaus funktionsfähig waren. Die daraus entstandenen Pflanzen waren ebenso kräftig wie die euploiden und zeigten keinerlei Anzeichen, dass ihnen ein Teil

ihres Genmaterials fehlte. Besonders bemerkenswert erscheint das für die Pflanze CN 27 (ccnn -C_c), die nur ein einziges C_c-Chromosom enthält. Das verlorengegangene Genmaterial von *C. capillaris* kann anscheinend durch solches von *C. nicaeensis* ohne ersichtlichen Nachteil ersetzt und ergänzt werden.

Leider lassen sich die beiden Elternarten bezüglich äusserer, gut sichtbarer Merkmale kaum voneinander unterscheiden. Für genetische Untersuchungen wären sie wohl ein wenig geeignetes Objekt. Blattschnitt und Stengelverzweigung zeigen nur geringfügige Unterschiede. Am deutlichsten unterscheiden sie sich in Form und Farbe der Samen, die bei *C. capillaris* 3–4 mm lang, walzlich und goldbraun, bei *C. nicaeensis* 5–6 mm lang, schlank und dunkelbraun sind.

Bei allen Bastarden überwogen die Merkmale der *Nicaeensis*-Elternpflanzen so stark, dass sie nicht von diesen unterschieden werden konnten. Ebenso wenig konnten auch die verschiedenen Bastardtypen (cn, cnn, ccnn) auseinandergehalten werden.

In einigen der Wurzelpräparate wurden chromosomale Unregelmässigkeiten und Umlagerungen entdeckt, jedoch ist eine Interpretation derselben nur in einem Fall möglich. In den meisten untersuchten Wurzelspitzen der Pflanze NC 29 mit $2n = 17$ (nnnn + A_n) sind vier vollständige Sätze von *C. nicaeensis* vorhanden, dazu ein normales A_n-Chromosom (Abb. 23, Tafel IV). In den Chromosomenplatten von mindestens 3 Wurzelspitzen derselben Pflanze traten 2 ganz neue Chromosomentypen auf, die mit V und I bezeichnet wurden. Daneben kamen nur 3 D-Chromosomen vor. Das V-Chromosom war meta- oder submetazentrisch und ungefähr doppelt so gross wie ein C- oder D-Chromosom, während das I winzig klein – ca. ein Drittel bis halb so gross wie die C-Chromosomen – und telozentrisch war (Abb. 24, Tafel IV).

Es ist denkbar, dass in einer Wurzelanlage eine somatische Translokation stattgefunden hat. Eines der D-Chromosomen brach wenig unterhalb des Zentromers entzwei: das zentrische Fragment wird zum Chromosom I, während das azentrische Fragment mit einem der A-Chromosomen reuniert, dessen kurzer Arm ebenfalls einen Bruch erlitten hatte. Das kleine azentrische Stück von A scheint dabei verlorengegangen zu sein (Abb. 25).

Eine weitere strukturelle Verschiebung des Chromosomenmaterials muss in der Pflanze CN 37 in einer Wurzelanlage stattgefunden haben, jedoch lässt sich der Vorgang in dieser Pflanze nicht so einfach analysieren. In einem knappen Drittel der untersuchten Chromosomenplatten trat ein dem V-Typ von Pflanze CN 29 sehr ähnliches Chromosom in der gleichen Grössenordnung auf, jedoch fehlte ein entsprechendes I. Ausser-

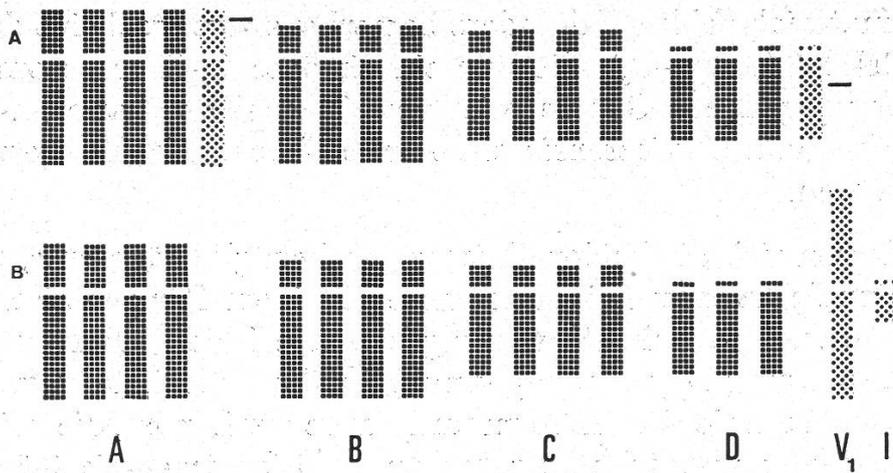


Abbildung 25

Chromosomale Umlagerungen in Pflanze NC 29 ($2n = 17$). Schematische Darstellung

- A Normale Chromosomenplatte
- B Aberrante Chromosomenplatte
- Chromosomenbrüche

dem fehlte, verglichen mit den übrigen Platten, das zweite C-Chromosom von *C. capillaris* (Abb. 26, 27, Tafel IV, und 28A, 28B). Da das fehlende C-Chromosom aber sehr viel kleiner ist als das neuentstandene V-Chromosom, muss zusätzliches Chromosomenmaterial von irgendwoher hinzugekommen sein. Die genauen Vorgänge, die in diesen Chromosomenplatten stattgefunden hatten, sowie die Herkunft des neuen Chromosoms konnten nicht geklärt werden.

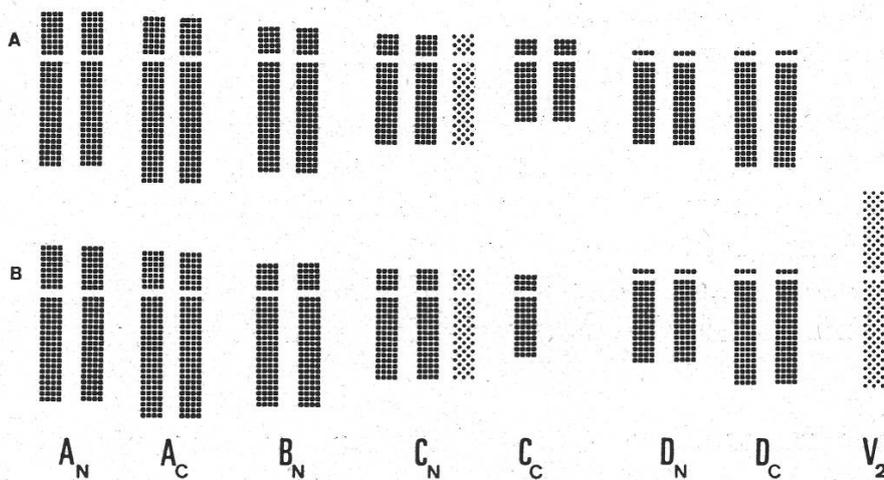


Abbildung 28

Chromosomale Umlagerungen in Pflanze CN 37 ($2n = 15$)

- A Normale Chromosomenplatte
- B Aberrante Chromosomenplatte

b) F_2 -Generation

Von den Pflanzen mit unregelmässigen Chromosomenzahlen kamen leider nur die wenigen zum Blühen, die in Tab. 7 zusammengestellt sind.

Tabelle 7

Pflanzen der F_1 -Generation mit Blüten und Samen

F_1 -Pflanze Nr.	Genome	Blüten	Samen Anzahl	F_2 -Pflanzen Anzahl
CN 5	cn	+	-	-
CN 8	ccc	+	42	-
CN 9	enn	+	-	-
CN 14	enn	+	21	19
CN 35	ccccc -1	+	-	-
CN 36	ccccc	+	13	10
CN 37	ccnn +1	+	31	24
NC 17	nenn -1	+	3	-
NC 29	nenn +1	+	-	-

Bei freier Bestäubung konnten einige Samen gewonnen werden. Die Samen keimten mit Ausnahme derjenigen von NC 17 gut, und ohne allzu hohe Verluste wurden insgesamt 43 F_2 -Pflanzen aufgezogen, und zwar 19 Nachkommen von CN 14 und 24 Nachkommen von CN 37. Die Chromosomenzahlen ihrer Wurzelspitzen sind in den Tab. 8 und 9 zusammengestellt.

Tabelle 8

Nachkommen von Pflanze CN 14 $2n = 11$ (enn)

F_2 -Pflanze Nr.	Anzahl	Chromosomenzahl	Genome
CN 14/1	1	10	ncc
CN 14/2	1	11	ncc + C_n
CN 14/3	1	13	ccnn - C_n
CN 14/4-5	2	13	ccnn - C_c
CN 14/6-16	11	14	ccnn
CN 14/17	1	14	ccnn + $B_n - C_c$
CN 14/18-19	2	15	ccnn + C_n

Das Ergebnis der Chromosomenuntersuchung der Nachkommen von Pflanze CN 14 (enn) ist erstaunlich. Aufgrund der Untersuchungen der Meiose der Pflanze (vgl. Kapitel VI) darf gesagt werden, dass in weitaus den meisten Fällen nur zwischen den entsprechenden Chromosomen der

Tabelle 9

Nachkommen von Pflanze CN 37 $2n = 15$ ($cenn + C_n$)

F ₂ -Pflanze Nr.	Anzahl	Chromosomenzahl	Genome
CN 37/1	1	10	ncc
CN 37/2-3	2	13	nncc -C _n
CN 37/4-17	14	14	nncc
CN 37/18-24	7	15	nncc +C _n

beiden *Nicaeensis*-Genome homologe Paarung stattfindet. Die 3 univalenten *Capillaris*-Chromosomen sollten dann in der Anaphase nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit frei auf beide Seiten verteilt werden. Es müssten somit Gameten mit einem ganzen *Nicaeensis*-Satz und 1-3 *Capillaris*-Chromosomen entstehen. Die Nachkommenpflanzen müssten in diesem Fall bei Selbstbestäubung mehrheitlich 2 *Nicaeensis*-Genome und dazu eine zufällige Anzahl von 1-6 *Capillaris*-Chromosomen enthalten. Diese Erwartung erfüllt sich nicht. Das Ergebnis der Untersuchungen zeigte, dass keine zufällige Verteilung der *Capillaris*-Chromosomen stattgefunden hatte. 11 der 19 Nachkommen der Pflanze CN 14 erwiesen sich als reine Additionsbastarde mit zwei vollständigen *Capillaris*-Genomen. Bei allen übrigen Pflanzen dürfte der eine der beiden beteiligten Gameten ebenfalls einen vollständigen Satz von *Capillaris*-Chromosomen enthalten haben. Tab. 10 zeigt die mutmasslichen Chromosomenkombinationen, die zu den untersuchten Pflanzen führten. Daraus geht hervor, dass von insgesamt 38 beteiligten Gameten 33 oder 86% ein vollständiges *Capillaris*-Genom enthalten hatten gegenüber nur 4-5 oder 12% = ein Achtel bei einer zufälligen Verteilung. Dies scheint ein deutlicher Hinweis dafür zu sein, dass es sich hier um eine *gerichtete* Verteilung der *Capillaris*-Chromosomen handelt, wie sie auch Gottschalk (1960) in seiner abregulierenden Tomatenpflanze vermutete.

Dagegen kann freilich eingewendet werden, dass nur solche Gameten voll funktionsfähig sein könnten, die durch Zufall den ganzen *Capillaris*-Satz zugeteilt bekommen hatten. Wie aber aus dem Vorkommen der Pflanze CN 27 aus Generation F₁ (Tab. 5a) sowie der Pflanzen CN 14/4, 5, 17 aus Generation F₂ (Tab. 8) ersichtlich ist, sind mindestens Gameten, bei denen nur ein C_e fehlt, funktionstüchtig und daraus hervorgehende Pflanzen lebensfähig. Dann aber müssten nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit ebenso viele Gameten mit den Sätzen nc -C_e an den erhaltenen Pflanzen beteiligt sein wie solche mit den beiden vollständigen Genomen. Da dies nicht der Fall ist, kann von einer freien Verteilung der *Capillaris*-Chromosomen nicht die Rede sein. Vielmehr scheint echte

Tabelle 10

Mutmassliche Genomkombinationen der Gameten, die die Pflanzen CN 14/1–19 bildeten

F ₂ -Pflanze Nr.	Genome F ₂	Gameten F ₁	
CN 14/1	ncc	nc _{A+C+D}	c _{A+C+D}
CN 14/2	ncc + C _n	nc _{A+C+D}	c _{A+C+D} + C _n ¹
CN 14/3	ccnn - C _n	nc _{A+C+D}	nc _{A+C+D} - C _n ¹
CN 14/4–5	ccnn - C _c	nc _{A+C+D}	nc _{A+D}
CN 14/6–16	ccnn	nc _{A+C+D}	nc _{A+C+D}
CN 14/17	ccnn + B _n - C _c	nc _{A+C+D}	nc _{A+D} + B _n ¹
CN 14/18–19	ccnn + C _n	nc _{A+C+D}	nc _{A+C+D} + C _n ¹
¹ = Non-Disjunction			

Genomsonderung (mit gelegentlichen Fehlern) die Regel zu sein. Die überzähligen *Nicaeensis*-Chromosomen in den Pflanzen CN 14/3, 17, 18, 19 (Tab. 8) lassen sich dagegen am ehesten mit Non-Disjunction nichtgepaarter Chromosomen erklären.

Von den 24 Nachkommenpflanzen von CN 37 (ccnn + 1) waren 14 oder ca. 60% euploide und 7 oder ca. 30% aneuploide Additionsbastarde. Dieses Verhältnis steht im Gegensatz zu den Befunden von Einset (1947) an *Lactuca sativa*. Seine recht zahlreichen aneuploiden Pflanzen ergaben nach Selbstung eine Nachkommenschaft von ca. 25% Euploiden und 75% Aneuploiden. Allerdings handelt es sich dort um künstlich erzeugte autotetraploide Pflanzen. Unsere *Crepis*-Bastarde können aufgrund der Ergebnisse in Kapitel VI mindestens als segmentell autotetraploid betrachtet werden, so dass die beiden Befunde wohl verglichen werden dürfen. Wiederum scheint das Ergebnis bei *Crepis* auf die offenbar recht kräftig wirkende *Genomsonderung* hinzuweisen.

Am meisten Interpretationsschwierigkeiten bereiten die drei Pflanzen mit 10 bzw. 11 Chromosomen und den Genomen ncc bzw. ncc + 1 (Pflanzen CN 14/1, 2, Tab. 8, und CN 37/1, Tab. 9), Abb. 29, 30, Tafel IV. Ihre Genomkombination kann nur unter der Annahme verstanden werden, dass artfremde Chromosomen miteinander paarten (homöologe Paarung) und zugleich mehr oder weniger saubere Genomsonderung erfolgte. Die Untersuchungsergebnisse in Kapitel VI geben Hinweise, dass homöologe Paarung möglich und vielleicht nicht allzu selten ist.

Eine andere Möglichkeit der Entstehung dieser Pflanzen ist allerdings diejenige der Fremdbestäubung. Während ihrer Blüte standen die vermutlichen Bastarde beieinander, etwas abseits die reinen *Capillaris*-Pflanzen CN 8 und CN 36. Dass es sich bei der Pflanze CN 35 mit 14 Chromosomen nicht um einen Additionsbastard, sondern ebenfalls um

eine reine *Capillaris*-Pflanze (cccc-1) handelte, stellte sich erst bei einer genauen Untersuchung der Wurzelpräparate im darauffolgenden Winter heraus. Es ist deshalb möglich, dass der Pollen von dieser Pflanze den aneuploiden Additionsbastard CN 37 sowie die Pflanze CN 14 bestäubte und das zusätzliche *Capillaris*-Genom lieferte.

VI. Untersuchung der Meiosen

a) Allgemeines

Eine Analyse der Chromosomenpaarungen in der Meiose von F_1 -Bastarden sagt über die verwandtschaftliche Stellung der Elternarten nur dann etwas aus, wenn die Voraussetzung gilt, dass nur genetisch homologe Chromosomen oder Chromosomenstücke miteinander paaren. Ebenso ist Voraussetzung, dass zwei Arten desto mehr homologes Chromosomenmaterial enthalten, je näher sie miteinander verwandt sind und morphologisch übereinstimmen. Die Chromosomen in einem Bastard paaren also um so häufiger und enger, je näher sich die Elternarten stehen.

Allerdings bedeutet Nichtpaarung nicht unbedingt, dass es sich um nichthomologes Genmaterial und somit um weit entfernte Elternarten handelt. Darlington (1937) weist bereits darauf hin, dass das Ausmass an Paarung in einem Bastard nicht als Grad der Verwandtschaft der Elternarten angesehen werden darf, ohne Kenntnis der Meiose und Chiasmafrequenz derselben. Voraussetzung für das Auftreten von Bivalenten und besonders Multivalenten in der Metaphase ist die Bildung einer genügend grossen Anzahl von Chiasmata im Zygotän. Deshalb weist Paarungsausfall (Univalenten) unter Umständen nur indirekt auf genetisch heterologes Chromosomenmaterial hin.

Einen Hinweis, dass Nichtpaarung nicht in jedem Fall genetisch verschiedenes Chromosomenmaterial bedeutet, geben auch neuere Untersuchungen von Riley und Chapman (1958, 1960) an *Triticum*. Dort wird gezeigt, dass Nichtpaarung an sich weitgehend homologer Chromosomen in der Meiose des allohexaploiden Weizens, *Triticum aestivum*, durch ein Gen oder eine Gengruppe gesteuert wird. Das Fehlen eines genau bestimmten Chromosomenarmes konnte für das plötzliche Auftreten von Multivalenten in der Meiose des sonst streng diploid reagierenden *Triticum aestivum* verantwortlich gemacht werden. Dabei ist zu beachten, dass trotz Multivalentbildung beim Fehlen des Chromosoms V die Anzahl der Chiasmata nicht wesentlich erhöht war.

Ein ähnlicher Effekt zeigte sich bei einem Bastard von *Crepis capillaris* \times *C. tectorum* (Hollingshead, 1930), wo als *Capillaris*-Elter eine Pflanze aus dem sogenannten X-Strain verwendet wurde. Diese X-Linie ist durch häufig auftretende Univalenten in der Meiose charakterisiert,

die aufgrund von wahrscheinlich genetisch bedingtem Chiasma-Ausfall entstehen (Richardson, 1935). In der Meiose des Bastards einer solchen Pflanze mit *C. tectorum* war erwartungsgemäss die Paarung sehr viel geringer als in einem Bastard, für den eine normale Pflanze von *C. capillaris* verwendet worden war.

Eine weitere Erscheinung, welche eine regelmässige Paarung beeinträchtigen kann, ist das Auftreten von Chiasma-Interferenzen über das Zentromer, wie sie bei *Odonaten* festgestellt wurden (Oksala, 1952). Dort wurde beobachtet, dass in einem Chromosomenarm nur dann ein Chiasma gebildet werden kann, wenn im anderen Arm noch keines vorhanden ist.

Bei der Beurteilung des Verwandtschaftsgrades zweier Arten aufgrund der Paarung ihrer Chromosomen im Bastard müssen alle diese Möglichkeiten zur Herabsetzung der Bivalentbildung in Erwägung gezogen werden. Bei häufiger und enger Paarung in der Meiose eines Bastards darf jedoch mit ziemlicher Sicherheit auf die Existenz relativ grosser homologer Chromosomenstücke und damit auf ein gewisses Mass von Verwandtschaft geschlossen werden. Freilich sind auch mehrere Ausnahmen von dieser Regel bekannt. McClintock (1933), Ernst (1940) und Levan (1942) beobachteten in haploiden Pflanzen von *Mais*, *Antirrhinum* und *Secale* unspezifische Paarung zwischen nichthomologen Chromosomen. Es ist aber wenig wahrscheinlich und nichts deutet daraufhin, dass diese Erscheinung bei *Crepis* mitspielen könnte.

b) Meiose der Elternpflanzen

Crepis nicaeensis: Leider war es unmöglich, die einzelnen Bivalenten mit Sicherheit zu erkennen, da ihre Grössenunterschiede zu wenig ausgeprägt sind (Abb. 31, Tafel V). Deshalb wurde nur zwischen den beiden grösseren (A, B) und den beiden kleineren Konfigurationen (C, D) unterschieden.

Die Meiose der diploiden *C. nicaeensis* ($2n = 8$) erwies sich als sehr regelmässig (vgl. Tab. 11). 89% aller Chromosomen lagen als Bivalenten (II) vor, das heisst über 90% der 151 analysierten Pollenmutterzellen (PMZ) enthielten 4 Bivalenten, und nur äusserst selten traten die Chromosomen C oder D als Univalenten (I) auf. Das ergibt einen Durchschnitt von $3,93 \text{ II} + 0,14 \text{ I/PMZ}$. Die Bivalenten werden durch 1–2 Chiasmata zusammengehalten, die Paare A+B im Durchschnitt durch 1,68, C+D durch 1,3, was rund 6 Chiasmata in jeder PMZ ergibt. Aus Gründen, die später erläutert werden sollen, wurde auch der Anteil von Bivalenten ermittelt, die mehr als 1 Chiasma enthalten. Diese Bivalenten werden in der Folge als γ -Bivalenten bezeichnet. Ihr Anteil beträgt für die Paare A+B 61%, für C+D 32% und im Durchschnitt 47,5%.

Tabelle 11

Paarungsverhältnisse in den diploiden und tetraploiden Elternpflanzen *C. nicaeensis*

		<i>C. nicaeensis</i> (2n = 8)			<i>C. nicaeensis</i> (2n = 16)		
		AB	CD	Total	AB	CD	Total
Untersuchte Zellen				151			31
Mögliche Bivalenten		302	302	604	124	124	248
Univalenten	Anzahl	2	20	22	6	18	24
	%	0,3	3,0	1,8	2,4	7,2	4,8
Bivalenten	Anzahl	301	292	593	71	95	166
	%	99,7	97,0	98,2	56,8	76,0	66,4
Trivalenten	Anzahl	—	—	—	4	5	9
	%	—	—	—	6,4	8,0	7,2
Quadrivalenten	Anzahl	—	—	—	21	5	26
	%	—	—	—	33,6	8,0	20,8
Chiasmata	Anzahl	507	394	901	144	128	272
	%	56,2	43,8	100	53,0	47,0	100
	Xta/II	1,68	1,3	1,5	1,16	1,04	1,1
y-Bivalenten	Anzahl	185	100	285	34	16	50
	%	60,0	32,0	47,5	27,4	13,0	20,2

Die Meiose der autotetraploiden *C. nicaeensis* (2n = 16) zeigt ein weniger regelmässiges Bild. Zunächst fällt der fast dreimal grössere Anteil an Univalenten auf, die nun auch bei A+B erscheinen. Die Zahl der Bivalenten ist erwartungsgemäss herabgesetzt zugunsten der Trivalenten und Quadrivalenten (Abb. 32, Tafel V). Es sind jedoch von allen möglichen Multivalenten (III, IV) nur 28% verwirklicht. Die Anzahl Chiasmata ist gegenüber den diploiden Pflanzen etwas niedriger. Sie beträgt für die Paare A+B 1,16 und für C+D 1,04 je Bivalent, oder 8,8 Chiasmata/PMZ. Der Anteil an y-Konfigurationen (Bivalenten und halbe Quadrivalenten) beträgt nur noch 23%.

Crepis capillaris (vgl. Tab. 12): Bei dieser Art war es verhältnismässig einfach, die 3 Bivalenten aufgrund ihrer relativen Grösse zu unterscheiden und zu erkennen (Abb. 33, Tafel V). Die Meiose der diploiden *C. capillaris* (2n = 6) ist weniger regelmässig als diejenige von *C. nicaeensis*. Während die Chromosomen A praktisch immer als Bivalent vorliegen, bleiben C+D relativ häufig ungepaart. Diese Tatsache, allerdings in grösserem Ausmass, wurde schon früher in der oben bereits erwähnten X-Linie beobachtet und beschrieben (Richardson, 1935). Der häufige Paarungsausfall scheint für *C. capillaris* charakteristisch zu sein. Es wurde ein Durchschnitt von 2,44 II+0,56 I ermittelt.

Die Bivalenten sind ebenfalls mit 1–2 Chiasmata zusammengehalten. A mit durchschnittlich 1,35, C mit 0,89 und D mit 0,95. Das ergibt 3,18

Tabelle 12

Meioseverhältnisse von diploiden und tetraploiden Elternpflanzen von *C. capillaris*

	<i>C. capillaris</i> (2n = 6)				<i>C. capillaris</i> (2n = 12)			
	A	C	D	Total	A	C	D	Total
Untersuchte Zellen				215				74
Mögliche Bivalenten	215	215	215	645	148	148	148	444
Univalenten								
Anzahl	2	50	70	122	4	76	54	134
%	0,5	11,6	16,3	9,5	1,3	26,0	18,3	15,1
Bivalenten								
Anzahl	214	190	180	584	114	93	102	309
%	99,5	88,4	83,7	90,5	77,0	63,0	68,5	69,5
Trivalenten								
Anzahl	—	—	—	—	2	1	10	13
%	—	—	—	—	2,7	1,5	13,5	5,8
Quadrivalenten								
Anzahl	—	—	—	—	14	6	—	20
%	—	—	—	—	19,7	8,2	—	9,0
Chiasmata								
Anzahl	291	192	205	688	180	122	129	431
%	41,7	27,6	29,5	100	41,4	28,0	29,7	100
Xta/II	1,35	0,89	0,95	1,06	1,22	0,82	0,87	0,97
y-Bivalenten								
Anzahl	86	6	29	121	35	12	14	61
%	40,1	2,8	13,5	18,8	23,5	8,2	9,5	13,7

Chiasmata pro Pollenmutterzelle. Von den Bivalenten enthalten im Durchschnitt 18,8% 2 Chiasmata (y-Bivalenten).

In der Meiose der autotetraploiden *C. capillaris* (2n = 12) (Abb. 34–36, Tafel V) ist die Anzahl der Univalenten um 5,6% auf 15,1% erhöht, was im Durchschnitt 1,8 I/PMZ ergibt. Die Zahl der Bivalenten ist auf rund 70% herabgesetzt, dafür treten noch 15% Multivalenten auf (Abb. 35, 36, Tafel V). Die Anzahl Chiasmata beträgt für A 1,22, für C 0,82 und für

Tabelle 13

Vergleich der Meiosepaarung in diploiden und tetraploiden Pflanzen von *C. nicaeensis* und *C. capillaris*, Prozentsatz von Uni-, Bi-, Tri- und Quadrivalenten, Anzahl Chiasmata/Satz und je Bivalent sowie Anteil an y-Bivalenten

	<i>C. nicaeensis</i>		<i>C. capillaris</i>	
	2n = 8	2n = 16	2n = 6	2n = 12
Anzahl untersuchte PMZ	151	31	215	74
% Univalenten	1,65	4,8	9,5	15,1
% Bivalenten	98,4	66,4	90,5	69,5
% Trivalenten	—	7,2	—	5,8
% Quadrivalenten	—	20,8	—	9,0
Chiasmata pro Chromosomensatz	3,0	2,2	1,6	1,46
Chiasmata pro Bivalent	1,5	1,1	1,06	0,97
% y-Bivalenten	47,5	20,2	18,8	13,7

D 0,87 gegenüber 1,35, 0,89 und 0,95 pro Bivalent in der diploiden Pflanze. Gesamthaft enthalten 13,7% der Konfigurationen (II, halbe IV) mehr als 1 Chiasma.

In Tab. 13 sind die Daten der beiden Arten und der beiden Ploidiestufen zusammengestellt. Dazu wurden die Durchschnittswerte der 3 bzw. 4 Chromosomen verwendet. Zunächst fällt die höhere Anzahl der Univalenten in der tetraploiden Stufe auf. Parallel dazu geht eine Verminderung der Chiasma-Anzahl um 10% bei den *Capillaris*- und um knapp 30% bei den *Nicaeensis*-Chromosomen.

Es ist eine oft beschriebene Erfahrung, dass autotetraploide Pflanzen eine geringere Anzahl Chiasmata aufweisen als die entsprechenden diploiden Arten (Upcott, 1939; Richardson, 1935; Kostoff, 1940, u.a.). Richardson versucht das Phänomen bei *Tulipa* als Selektionseffekt zu erklären: Die Fertilität einer polyploiden Art ist gesicherter, wenn wenige oder keine Multivalenten gebildet werden, welche Schwierigkeiten bei der Verteilung der Chromosomen verursachen. Das Auftreten einer ähnlichen Chiasmareduktion auch bei künstlich erzeugten tetraploiden Pflanzen weist jedoch darauf hin, dass dies nicht die einzige Erklärung sein kann. Daneben gibt es mehrere Fälle, die diese Regel nicht zu bestätigen scheinen und eine gleichbleibende oder sogar erhöhte Anzahl Chiasmata der tetraploiden Arten zeigten (Levan, 1937). Myers (1945) glaubt, dass diese unterschiedlichen Befunde auf Ungenauigkeiten, zu kleiner Anzahl untersuchter Zellen und auf genetisch nicht vergleichbarem diploidem und tetraploidem Material (verschiedene Individuen) beruhen.

Die Zahlen für die y-Bivalenten verhalten sich nicht einheitlich. Bei *C. nicaeensis* sinkt diese, wie aufgrund der Zunahme der Univalenten und der geringeren Chiasmafrequenz in den tetraploiden Pflanzen zu erwarten ist, um fast 60% des Wertes der diploiden Pflanzen ab, während die Abnahme bei *C. capillaris* nicht einmal 30% beträgt. Untersucht man bei dieser Art die Verhältnisse für die einzelnen Chromosomen, so zeigt es sich, dass das Chromosom C aus dem Rahmen fällt, indem sein Anteil an y-Bivalenten auf beinahe das Dreifache ansteigt, während der Wert für A um 40%, derjenige für D um 30% sinkt.

Der Grund, warum den y-Bivalenten überhaupt besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde, liegt in folgenden Überlegungen: Damit sich ein im Zygotän gebildeter Quadrivalent bis in die Metaphase erhalten kann, sind mindestens 3 Chiasmata notwendig, andernfalls zerfällt er wieder in Bivalenten und Univalenten. Daraus folgt, dass mindestens einer der beiden halben Quadrivalenten 2 Chiasmata enthalten muss. Bei einer durchschnittlichen Chiasmafrequenz von rund 1,0 Chiasma/Bivalent, wie er bei *C. capillaris* gefunden wurde, reicht es deshalb nur für wenige

zufällige Quadrivalenten. Die Streuung der Chiasmata (γ -Bivalenten) ist deshalb ein Mass für die höchstens zu erwartende Anzahl Quadrivalenten pro Pollenmutterzelle, unter der Voraussetzung, dass im Zygotän lauter Quadrivalenten gebildet werden (Rousi, 1956). Aufgrund von Rousis Überlegungen wurde für unsere beiden *Crepis*-Arten für jedes einzelne Chromosom die Wahrscheinlichkeit der Bildung eines Quadrivalents berechnet und in Tab. 14 zusammengestellt. Durch einen Korrekturfaktor wurde die Abweichung der Chiasmatafrequenz von 1,0/Bivalent bei *Crepis* berücksichtigt.

Tabelle 14

Errechnete und gefundene Anzahl Quadrivalenten pro Pollenmutterzelle in tetraploiden *C. nicaeensis* und *C. capillaris* (Näheres siehe im Text)

	<i>C. capillaris</i>			<i>C. nicaeensis</i>	
	A	C	D	A+B	C+D
Anzahl Quadrivalenten/PMZ	0,38				
Berechnet (1,0 X/II)	0,38	0,15	0,18	0,85	0,46
Korrekturfaktor	1,22	0,82	0,87	1,16	1,04
Erwartet	0,46	0,12	0,16	0,99	0,48
Gefunden	0,19	0,08	—	0,68	0,16
% Erwartung	42,00	67,50	—	60,00	33,30

Die Erhaltung eines im Zygotän gebildeten Quadrivalents bis in Pachytän und Metaphase hängt jedoch nicht allein von der Bildung einer genügend grossen Anzahl von Chiasmata ab, sondern ebenso davon, dass mindestens ein Partnerwechsel stattfindet. Ein solcher wiederum ist nur möglich, wenn mindestens 2 sogenannte «pairing-blocks» vorhanden sind. Klingstedt (1937) definiert «pairing-blocks» als «Region auf einem bivalenten Chromosomenfaden, deren Paarung von einem einzigen Anfangspunkt ausging». Daraus ist leicht zu verstehen, dass, wenn nur ein «pairing-block» vorhanden ist, kein Partnerwechsel stattfinden kann und deshalb nur Bivalenten gebildet werden. Bei den meisten Chromosomen scheinen von den vielen theoretisch möglichen Paarungsanfangspunkten nur sehr wenige, besonders günstig gelegene, meist 2 bis 3, verwirklicht zu sein. Dies bedeutet jedoch, dass aus Gründen der Wahrscheinlichkeit ein bestimmter Teil der theoretisch zu erwartenden Quadrivalenten nicht gebildet werden kann (Klingstedt, 1937). Tab. 15 zeigt bei verschiedener Anzahl von «pairing-blocks» die Grösse des Ausfalls von Quadrivalenten.

Die Kleinheit der *Crepis*-Chromosomen und die Erfahrung anderer Autoren berechtigen zu der Annahme, dass hier mit 2 bis höchstens 3

Tabelle 15

Ausfall von Quadrivalenten infolge kleiner Anzahl von «pairing-blocks» (verändert nach Klingstedt, 1937)

Anzahl «pairing-blocks»	1	2	3	4
Ausfall von Quadrivalenten	1	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{9}$	$\frac{1}{27}$
% Ausfall von Quadrivalenten	100	33,3	11,1	3,7
% verwirklichte Quadrivalenten	0	66,7	88,9	96,3

«pairing-blocks» gepaart wird. Unter Berücksichtigung der oben erwähnten Einschränkung stimmt die tatsächlich gefundene Anzahl Quadrivalenten mit der theoretisch errechneten zum Teil gut überein (Tab. 14). Das Chromosom A von *C. capillaris* hat allerdings nur 42% der erwarteten Quadrivalenten verwirklicht. Dagegen zeigt das Chromosom C die maximalen zwei Drittel der Erwartung. Merkwürdig ist das Verhalten des Satellitenchromosoms D, das überhaupt keine Quadrivalenten bildet, dafür aber eine beträchtliche Anzahl Trivalenten. Bei *C. nicaeensis* liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Werte von A und B liegen ebenfalls um zwei Drittel der theoretisch möglichen Anzahl Quadrivalenten, während für C und D, die ja in der Analyse nicht unterschieden werden konnten, nur 33% ermittelt wurden. Da bei *C. capillaris* das Chromosom D überhaupt keine Quadrivalenten bildet, liegt der Schluss nahe, dass das entsprechende und äusserlich ähnliche Chromosom D von *C. nicaeensis* ebenfalls keine Quadrivalenten bildet, das Chromosom C dagegen in befriedigender Masse die Erwartung erfüllt, ebenfalls etwa zu zwei Drittel.

Es bleibt die Frage zu klären, warum die beiden D-Chromosomen keine oder auf jeden Fall äusserst selten Quadrivalenten, mindestens bei *C. capillaris* aber auffallend häufig Trivalenten bilden. Von einer Chiasma-Interferenz, wie sie z. B. Oksalä (1952) bei *Aeschna* feststellte, kann in diesem Fall nicht die Rede sein, denn die Chiasmafrequenz des D-Chromosoms ist sogar höher als diejenige von C, das die erwartete Anzahl Quadrivalenten bildet. Das häufige Auftreten von Trivalenten spricht gegen die Paarung mit nur einem «pairing-block», so dass nur der Partnerwechsel als variable Grösse bleibt, der beim D-Chromosom aus einem nicht ohne weiteres erklärlichen Grund eingeschränkt sein muss. Es sei jedoch daran erinnert, dass es sich um ein telozentrisches Chromosom handelt, das einen Satelliten trägt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass das eigenartige Verhalten dieses Chromosoms mit seiner Gestalt zusammenhängt. Bekanntlich sind die Nucleolen einer Zelle mit den satellitenträgenden Chromosomen fest verbunden. Diese sind dadurch in ihrer Bewegung behindert. Die Wahrscheinlichkeit, dass in einer tetraploiden Zelle

die Satellitenchromosomen einen Quadrivalent bilden können, ist aus diesem Grund sehr viel kleiner als bei den frei beweglichen Chromosomen.

Tabelle 16

Zusammenstellung der Bastarde, deren Meiose untersucht werden konnte

Pflanzen Anzahl	Pflanze Nr.	Genera- tion	Bastard	Genome	Chromo- somenzahl
1	CN 5	F ₁	diploid	cn	7
1	CN 28	F ₁	triploid	cnn	11
1	CN 37	F ₁	aneuploid-tetraploid	ccnn + 1	15
4	CN 37/8				
	CN 14/1, 2, 4,	F ₂	tetraploid	ccnn	14
1	CN 37/2	F ₂	aneuploid-tetraploid	ccnn-1	13

c) Meiose der Bastardpflanzen (Tab. 16)

Diploider Bastard: Für die Untersuchung des diploiden Bastards stand recht viel und gutes Material zur Verfügung. Ausserdem konnten die Bivalenten, auch gemischte, relativ leicht identifiziert werden. Deshalb wurden die Paarungsverhältnisse in diesem Bastard eingehender untersucht, als dies bei den anderen möglich war. Tab. 17 gibt eine Zusammenstellung der Ergebnisse. – Dazu ist zu bemerken, dass unter homöologer Paarung die Verbindung zwischen den entsprechenden Chromosomen der beiden verschiedenen Arten verstanden wird, z. B. A_n–A_c. Im Gegensatz dazu steht die homologe Paarung in den anderen Bastarden zwischen den homologen Chromosomen der gleichen Art (A_n–A_n), während Fremdpaarung die Verbindung zwischen zwei verschiedenen Chromosomentypen (z. B. A_c–B_n) bezeichnen soll. In der Kolonne «homöologe Paarung» von Tab. 17 sind alle Chromosomen gezählt, die mit ihrem homöologen Partner gepaart sind, also auch solche, die gleichzeitig noch mit einem fremden Chromosom (z. B. mit B) verbunden sind. Die Rubrik «Doppel- paarung» gleicht die dadurch entstandenen zweifachen Zählungen wieder aus.

Aus Tab. 17 ist ersichtlich, dass die drei homöologen Chromosomen A_n, C_n, D_n und A_c, C_c, D_c ohne Schwierigkeiten untereinander Bivalenten bilden können. Univalenten treten relativ selten auf, A und D in rund 10%, C in 18% der Chromosomen. Mit andern Worten, 90% der A- und D-Chromosomen bzw. 68% der C-Chromosomen liegen als Bivalent (oder Trivalent) vor.

Grösste Aufmerksamkeit wurde dem Verhalten des Chromosoms B geschenkt, das ja im Satz von *C. capillaris* keinen Partner hat. Nur in rund 62% der untersuchten PMZ liegt es als Univalent vor. In den

Tabelle 17

Paarungsverhältnisse in der Meiose des diploiden Bastards (Pflanze CN 5 $2n = 7$)

	A	B	C	D	Total
Univalenten					
Anzahl Chromosomen	38	104	83	32	257
%	11,4	62,4	24,9	9,6	22,1
Homöologe Paarung					
Anzahl Chromosomen	294	—	227	300	821
%	88,2	—	68,1	90,0	82,1
Fremdpaarung mit B					
Anzahl Chromosomen	26	—	26	10	62
%	7,8	—	7,8	3,0	6,2
Andere Fremdpaarungen					
Anzahl Chromosomen	4	62	4	—	70
%	1,2	37,2	1,2	—	6,0
Doppelpaarungen					
Anzahl Chromosomen	30	—	4	10	44
%	9,0	—	1,2	3,0	3,8

übrigen Fällen (62 PMZ) geht es eine Verbindung mit einem der drei Chromosomen von *C. capillaris* ein. Dies geschieht vorzugsweise mit A und C (je 26 Fälle = 41 % der gepaarten B-Chromosomen), aber auch mit D (10 Fälle = 17 %), vgl. Abb. 37–40, Tafel VI.

Triploider Bastard $2n = 11$ (Pflanze CN 28, cnn): In 78 % aller analysierten Zellen liegt ausschliesslich homologe Paarung vor, das heisst, die beiden *Nicaeensis*-Sätze paaren untereinander, während die Chromosomen von *C. capillaris* univalent bleiben (Abb. 41, Tafel VII). Trotz der guten Paarungsverhältnisse im diploiden Bastard sind im triploiden Bastard nur 5 % aller möglichen Trivalenten verwirklicht. Davon entfallen zwei Drittel auf D ($D_n D_n D_c$), der Rest auf A, ($A_n A_n A_c$) (Abb. 42, Tafel VII). Trivalenten von C wurden keine beobachtet. Die B-Chromosomen lagen in den meisten Fällen als Univalenten oder homologe Bivalenten vor. Nur 5 % aller B-Chromosomen (15 Fälle) sind eine Verbindung mit einem fremden Chromosom eingegangen, und zwar achtmal mit C_c , fünfmal mit D_c und zweimal mit A_c (Abb. 43, 44, Tafel VII).

Additionsbastard $2n = 14$ (Pflanzen CN 37/8, CN 14/1, 2, 4): Wie aus der Tabelle hervorgeht, stammen alle untersuchten Additionsbastarde aus der F_2 -Generation. Leider war das Material schlecht und schwierig

zu analysieren. Immerhin konnten etwas über 100 Zellen untersucht werden. Von diesen wiesen 86 oder 82% nur homologe Paarung auf, das heisst, sie enthielten 7 Bivalenten. Von allen möglichen Multivalenten waren auch hier nur 5,7% verwirklicht. Der Anteil an B-Chromosomen, die mit einem fremden Chromosom paarten, war mit 3 Fällen oder 1,4% sehr niedrig.

Aneuploid-tetraploide Bastarde. Pflanze CN 37/2 $2n = 13 ccnn - C_n$: 70% der untersuchten Pollenmutterzellen dieser Pflanze wiesen nur homologe Paarung auf. Von den theoretisch möglichen Multivalenten waren 5,7% verwirklicht worden. Davon war der grösste Teil Multivalenten von A (72%) sowie D (28%), während solche von C nicht gefunden wurden. Der Anteil von B-Chromosomen, die mit einem fremden Chromosom gepaart waren, liegt bei 8,8%.

Pflanze CN 37 $2n = 15 ccnn + C_n$: Auch in dieser Pflanze enthielten 70% der untersuchten Zellen nur homologe Paarung, während 4,6% der möglichen Multivalenten verwirklicht waren. Von den 22 B-Chromosomen, die mit einem fremden Chromosom gepaart waren (9%), entfiel der grösste Teil auf die Verbindung $C_c B_n$ (68%) und nur je wenige Fälle auf $A_c B_n$ und $D_c B_n$.

In Tab. 18 sind die Zahlen der verschiedenen Kombinationen zusammengestellt. Der Anteil an Zellen mit nur homologer Paarung stimmt bei allen 4 polyploiden Bastarden mit 70–82% recht schön überein, wobei die beiden euploiden Kombinationen leicht über den aneuploiden liegen. Ebenso variiert der Anteil an verwirklichten Multivalenten (Trivalenten und Quadrivalenten) nur wenig. Jedoch fällt die ungleiche Verteilung derselben auf die 3 in Frage kommenden Chromosomen auf. Mit Ausnahme des Bastards CN 37 ($2n = 15$) bildete das Chromosom C bei allen Bastarden nur äusserst selten Multivalenten aus. Wie früher erwähnt, enthält diese Hybride CN 37 3 C-Chromosomen aus dem Satz von *C. nicaeensis*. Tatsächlich aber handelt es sich bei den Multivalenten, die gefunden wurden, um Trivalenten, so dass doch nur wieder homologe Paarung vorliegt. Wie aus Tab. 17 ersichtlich ist, zeigt das Chromosom C auch im diploiden Bastard, wo keine homologe Paarung in Frage kommt, mit 68% relativ wenig homöologe Paarung im Vergleich zu A und D mit je 90%. Freilich mag dabei zum Teil die geringe Länge des C-Chromosoms, besonders im Satz von *C. capillaris*, eine gewisse Rolle spielen, die die Bildung eines Chiasmas erschwert. Dagegen spricht aber eindeutig die häufige Verbindung des C_c -Chromosoms mit dem B, die bei den meisten Bastarden mehr als die Hälfte aller Fremdpaarungen ausmacht. Diese Befunde weisen darauf hin, dass die C-Chromosomen der beiden Arten nur zu einem relativ kleinen Teil wirklich homolog sind und dass das C

Tabelle 18

Paarungsverhältnisse in der Meiose des diploiden ($2n = 7$), triploiden ($2n = 11$), tetraploiden ($2n = 14$) und zweier aneuploid-tetraploider Bastarde ($2n = 13$, $2n = 15$)

	cn		cnn		ccnn		ccnn -1		ccnn +1	
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
Analysierte Zellen	166		150		105		142		122	
Zellen mit nur homologer Paarung	—		117	78,0	86	82,0	100	70,0	85	69,6
Verwirklichte Multivalenten	—		21	5,0	18	5,7	25	5,7	17	4,6
Anteil A	—		7	35,0	10	55,0	18	72,0	9	53,0
D	—		—	—	1	6,0	—	—	7	41,0
C	—		14	65,0	7	39,0	7	28,0	1	6,0
B-Fremdpaarung total	62	37,2	15	5,0	3	1,4	25	8,8	22	9,0
Anteil A	26	41,0	2	13,0	1	—	5	20,0	3	14,0
C	26	41,0	8	54,0	2	—	14	56,0	15	68,0
D	10	18,0	5	33,0	—	—	6	24,0	4	18,0

von *C. capillaris* ein beträchtliches Stück Genmaterial trägt, das homolog zu B ist.

Im Vergleich zum diploiden Bastard, wo 37% der B-Chromosomen gepaart sind, sinkt diese Zahl in den übrigen Bastarden bis auf wenige Prozente ab. Dies war zu erwarten, da in diesen Pflanzen ja je 2 B-Chromosomen vorhanden sind. Die beiden aneuploiden Bastarde liegen mit je 9% B-Fremdpaarung ziemlich hoch. Da es sich bei den jeweils überzähligen C-Chromosomen aber um solche aus dem Satz von *C. nicaeensis* handelt und also sowohl B wie C_c doppelt vorhanden sind, kann der Grund nicht direkt in der Aneuploidie liegen. Immerhin ist es denkbar, dass das verschobene Paarungsgleichgewicht indirekt einen Einfluss ausüben könnte.

Der Anteil von B-Chromosomen, die mit C_c paaren, ist durchwegs sehr hoch. Unterschiedlicher sind die Anteile von A und D, wo beim diploiden mehr mit A, beim triploiden mehr mit D und bei den aneuploiden Bastarden ungefähr gleich viel Paarungen mit A und D vorliegen. Bei allen polyploiden Bastardpflanzen sind die Zahlen der B-Fremdpaarungen aber relativ klein und ausserdem A und D nicht immer leicht zu unterscheiden. Bei der Beurteilung der vorliegenden Differenzen müssen solche Fehlerquellen berücksichtigt werden.

In Tab. 18 nicht eingetragen sind die selten, aber doch hie und da und in verschiedenen Bastarden gefundenen Fremdpaarungen ausserhalb des B-Chromosoms. Es handelt sich um Verbindungen zwischen A_n-D_c , A_c-C_n und D_n-C_c . Sie sind freilich schwierig zu erkennen, jedoch scheinen die Abb. 45, 46, Tafel VIII, sowie die Multivalentbildungen in Abb. 47, 48, Tafel VIII, die leider nicht mit Sicherheit analysiert werden können, die Vermutung zu bestätigen.

d) Diskussion

Wie früher bereits erwähnt, verwendete Tobgy (1943) für seine Untersuchungen *Crepis neglecta* ($n = 4$) und *C. fuliginosa* ($n = 3$). Diese beiden Arten stehen sich morphologisch sehr nahe, weshalb sie früher nur als Unterarten bewertet wurden. Erst Babcock billigte auch *C. fuliginosa* den Rang einer guten Art zu.

Demgegenüber stehen sich *C. nicaeensis* und *C. capillaris* mindestens morphologisch bedeutend weniger nahe, wenn auch ihre Chromosomen, abgesehen von der Zahl, auf den ersten Blick sehr ähnlich sind. Babcock (1947) bewertet *C. nicaeensis* als primitivste Art der Sektion 24, mit Verbindungen zu *C. biennis* aus Sektion 10. Als nächste Verwandte stellt er *C. parviflora* neben *C. capillaris*, sieht aber auch Verbindungen zu

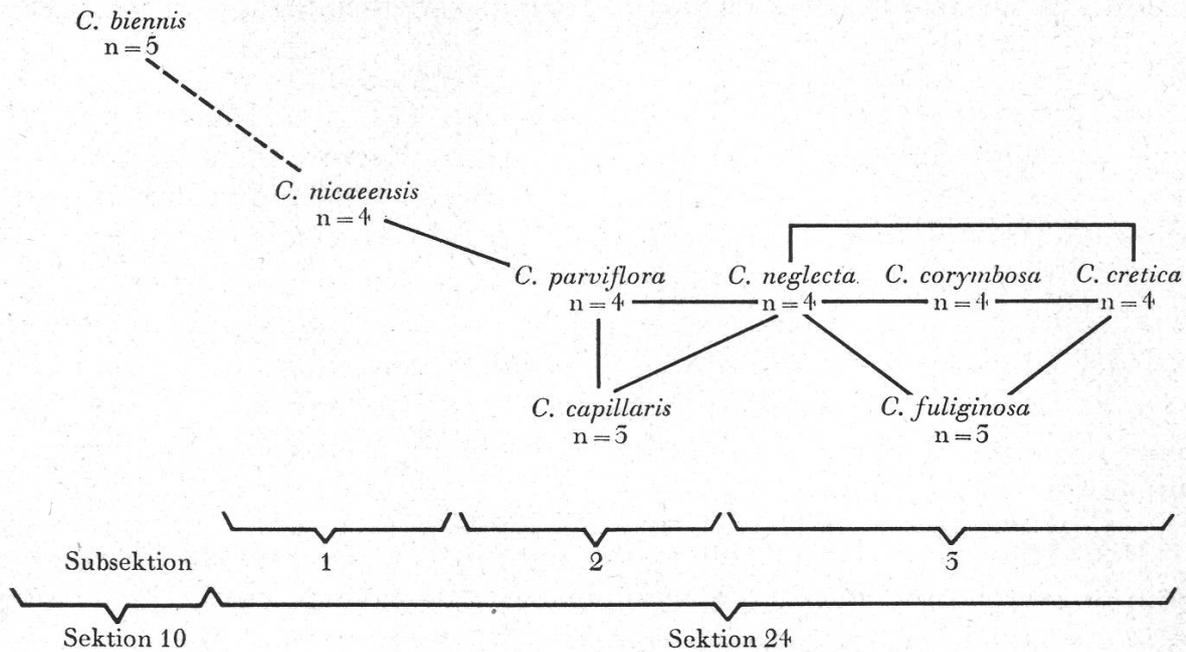


Abbildung 49

Verwandtschaftliche Beziehungen der Arten aus Sektion 24 (nach Babcock)

C. neglecta, die mit *C. corymbosa*, *C. cretica* und *C. fuliginosa* eine weitere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der stark abgeleiteten Sektion 24 bildet. Aus den Angaben von Babcock wurde das Schema der verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten der Sektion 24 aufgestellt (Abb. 49).

Während in *C. capillaris* kein Chromosom B vorhanden ist, verzichtet *C. fuliginosa* auf das Chromosom C, wie es im Satz von *C. neglecta* vorkommt. Tobgy stellte fest, dass nur das Genmaterial des einen Armes des relativ kleinen, metazentrischen Chromosoms durch Translokation ins Genom von *C. fuliginosa* übertragen wurde. Der andere Arm ging als wahrscheinlich vorwiegend heterochromatisch und deshalb genetisch inaktiv zusammen mit dem Zentromer verloren. Ausserdem beobachtete Tobgy auch noch eine grosse Translokation zwischen den Chromosomen A und D.

Etwas anders verhält es sich bei unseren beiden Arten. Hier ist aus Zahl und Häufigkeit der Fremdpaarungen zu schliessen, dass wohl der grösste Teil des B-Chromosoms von *C. nicaeensis* im Genom von *C. capillaris* enthalten ist. Das Genmaterial wurde in mindestens drei Translokationsschritten auf die drei anderen Chromosomen übertragen. Ausserdem wurden wahrscheinlich noch weitere, allerdings sehr kleine Translokationen ausserhalb des Chromosoms B entdeckt. Es handelt sich dabei um eine Übertragung von A_n nach D_c und eine weitere von C_n nach A_n sowie eventuell von D_n nach C_c .

Leider war es, im Gegensatz zu Tobgy, nicht möglich, die Zentromere innerhalb einer Konfiguration zu erkennen und die beiden Arme eines Chromosoms zu unterscheiden. Deshalb konnte auch nicht entschieden werden, ob eines der *Capillaris*-Chromosomen mehr als ein Stück Chromosomenmaterial von B_n enthält. Ebenso war die Lage der Translokationen innerhalb eines Chromosoms nicht feststellbar, es sei denn, die in Kapitel III ermittelten Längenunterschiede zwischen den entsprechenden Chromosomen der beiden Arten gäben Hinweise. Über die Länge der translozierten Stücke gibt die relative Häufigkeit der verschiedenen Fremdpaarungen Auskunft. Dabei scheint das Chromosom C_c den grössten Teil von B_n bekommen zu haben. An zweiter Stelle steht wahrscheinlich D_c , während der Anteil von A_c im diploiden Bastard sehr viel grösser erscheint als in den übrigen Bastarden (vgl. Tab. 18). Trotz dieser Anhaltspunkte sei betont, dass Grösse und Lage der translozierten Stücke innerhalb der Chromosomen im Schema (Abb. 50) mehr oder weniger willkürlich und ohne Anspruch auf letzte Richtigkeit dargestellt sind.

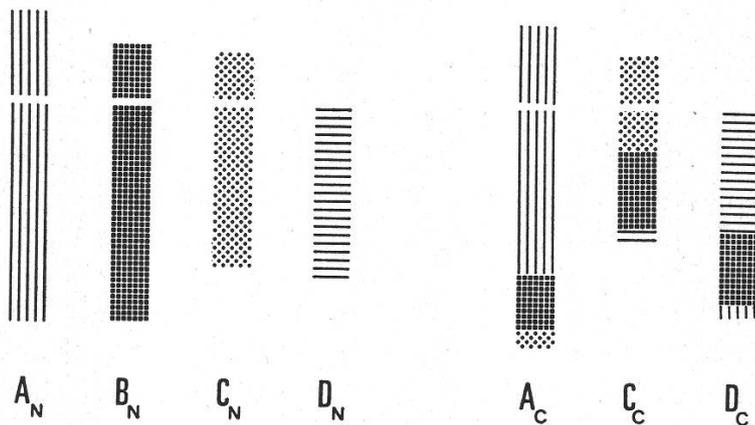


Abbildung 50

Schema der Translokationen zwischen den Chromosomen von *C. nicaeensis* und *C. capillaris*

Babcock und Mitarbeiter (1947) schlossen aus vielen morphologischen und karyotypischen Merkmalen sowie der geographischen Verbreitung, dass *C. capillaris* ein Endglied in der Evolution der Gattung *Crepis* darstellt. Dies bedeutet jedoch nicht notwendigerweise, dass *C. capillaris* direkt aus einer anderen rezenten Art entstanden ist. Wahrscheinlicher ist es, dass eine oder mehrere primitive, heute nicht mehr vorhandene Arten die gemeinsamen Vorfahren der ganzen Untergruppe oder gar der Sektion sind. Babcock und Emsweller (1936) gehen noch weiter und nehmen aufgrund ihrer umfassenden Studien an, dass die ganze Gattung *Crepis* monophyletisch entstanden ist, so dass es nicht verwundert, dass Arten der gleichen Sektion recht viel gemeinsames Genmaterial aufweisen.

Dennoch bestätigt die grosse Zahl von Translokationen zwischen *C. nicaeensis* und *C. capillaris*, die in einer Reihe voneinander unabhängiger Schritte erfolgten, die eingangs erwähnte, von Babcock festgestellte Tatsache, dass sich die beiden Arten phylogenetisch nicht allzu nahe stehen können. Der Moment, als sich das Genom einer 4paarigen gemeinsamen Vorläuferart durch Translokationen umzuformen begann, liegt wohl eine sehr lange Zeit zurück, in der sich die neuentstandenen Genomtypen, jeder in seine Richtung, differenzierten und genetisch und morphologisch voneinander entfernten. Es ist auch durchaus möglich, dass im Laufe dieser Entwicklung noch andere, vielleicht zum Teil heute nicht mehr vorhandene Spezies von derselben Linie abzweigten und sich selbständig weiterentwickelten. Ein solcher Fall ist vielleicht *C. parviflora*, die als nächstverwandte Art von *C. capillaris* gilt, doch wäre dies durch ähnliche Kreuzungsexperimente erst noch abzuklären.

In 18% seiner Anaphasezellen stellte Tobgy eine bis mehrere Chromatinbrücken mit Fragmenten fest. Er schloss daraus auf mindestens vier Inversionen in den verschiedenen Chromosomen. Solche Brücken wurden bei unseren Bastarden nicht oder doch nur äusserst selten festgestellt. Es ist allerdings zu sagen, dass in den Präparaten nur relativ wenige Zellen im Stadium der Anaphase I oder II vorhanden sind. Trotzdem scheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Inversionen, sofern es solche gibt zwischen *C. nicaeensis* und *C. capillaris*, so klein sind, dass fast nie ein Chiasma innerhalb eines solchen Chromosomenstückes gebildet wird, so dass auch keine Brücken und Fragmente auftreten.

Trotz der oben gezeigten regelmässigen Bivalentpaarung im diploiden Bastard erwies sich dieser als total steril. Ebenso waren auch alle anderen in unserem Institut erzeugten Hybriden zwischen den beiden Arten zu 100% steril (Röthlisberger, mündliche Mitteilung). Babcock (1947) hat alle bis zu diesem Zeitpunkt veröffentlichten Daten über Artkreuzungen in der Gattung *Crepis* mit ihren Ergebnissen zusammengestellt. Daraus ergibt sich, dass nur rund ein Drittel der ausgeführten intrasektionellen Kreuzungen Nachkommen mit mässiger bis guter Fertilität ergaben, während die übrigen sowie alle Pflanzen aus intersektionellen Kreuzungen – sofern solche überhaupt gewonnen werden konnten – hochgradig bis total steril waren. Mit *C. nicaeensis* und *C. capillaris* wurden bis 1947 insgesamt 15 verschiedene Bastardierungen ausgeführt, die allerdings mit einer Ausnahme (*C. capillaris* × *C. neglecta*) alle intersektionell waren. Alle Nachkommen waren hochgradig bis total steril. Fast ebenso negativ verliefen die drei bisherigen Kreuzungen innerhalb der Sektion 24.

Dennoch gelang es Tobgy, eine beträchtliche Anzahl von fertilen Samen von seinen Bastardpflanzen zu gewinnen, wenn er auch ihre Fertilität, verglichen mit derjenigen der Elternpflanzen, als unter 1% beurteilte.

TAFEL I

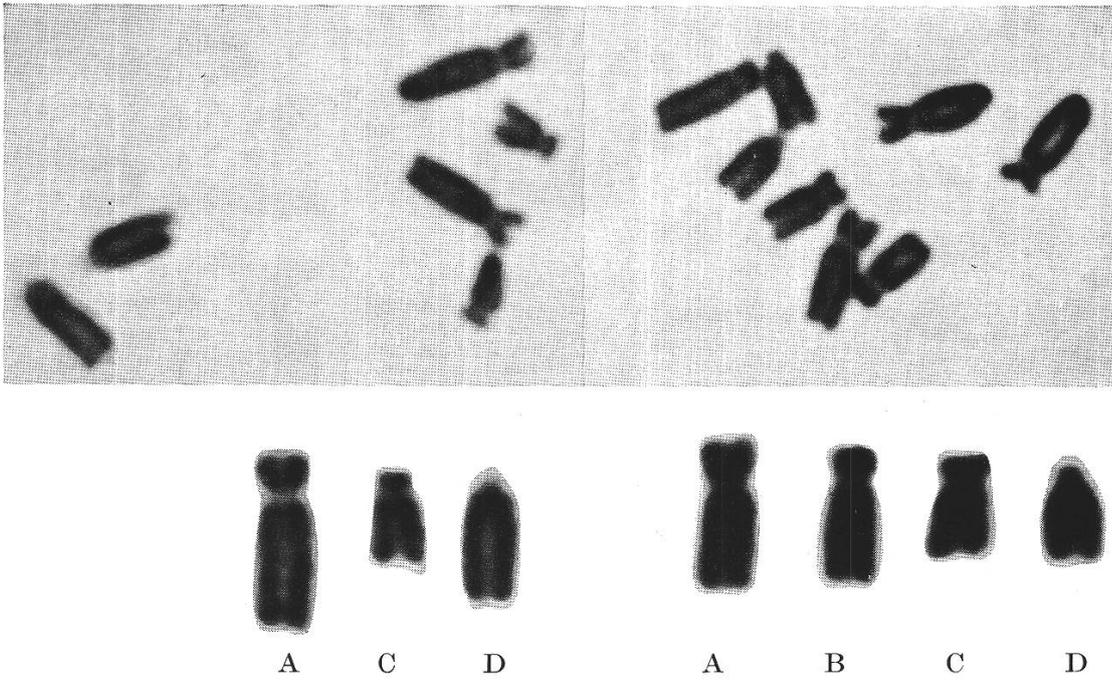


Abbildung 1

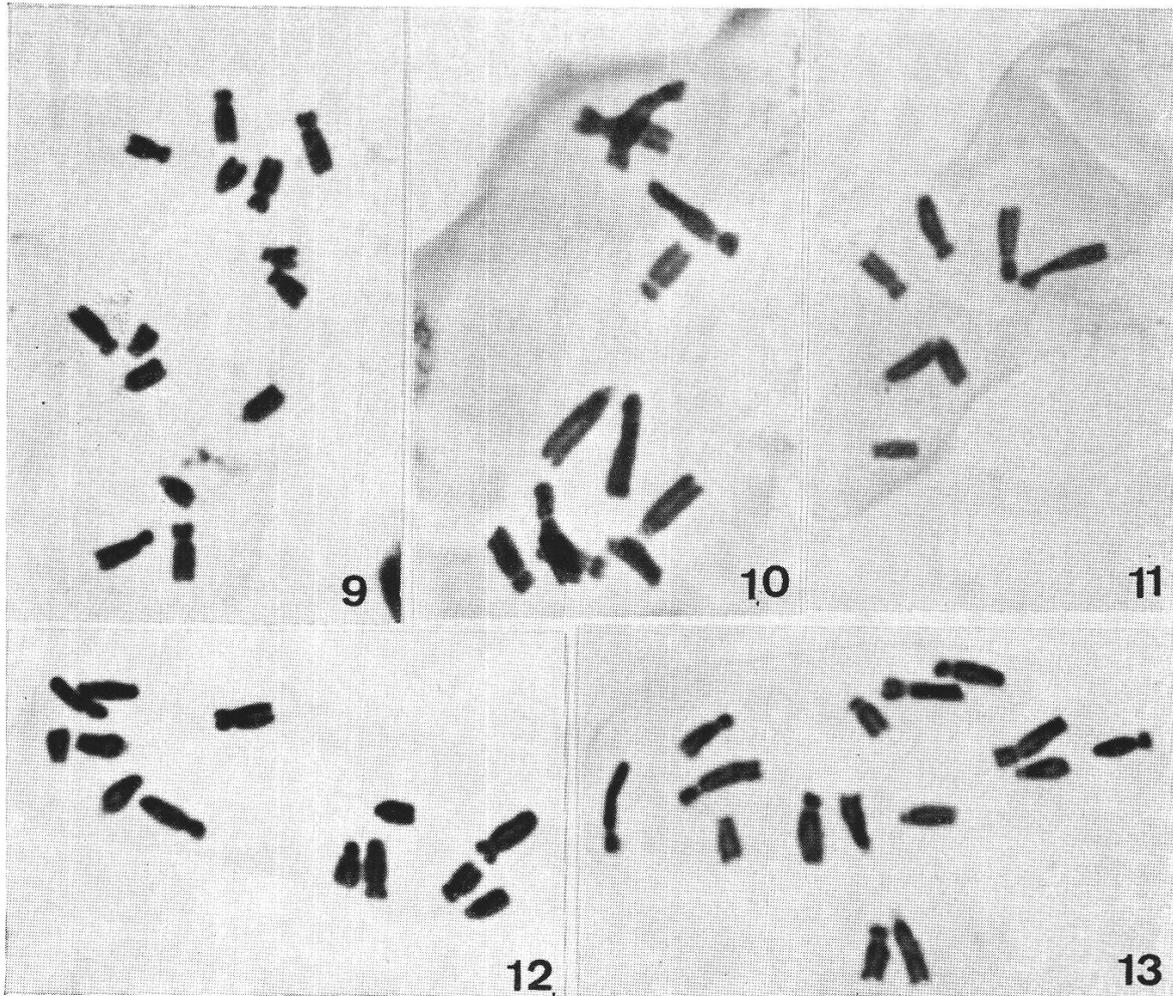
Chromosomenplatten von *C. capillaris* ($2n = 6$) (links) und *C. nicaensis* ($2n = 8$) (rechts) mit Karyogrammen



Abbildung 6

Diploide (rechts) und tetraploide (links) Rosetten von *C. nicaensis*

TAFEL II



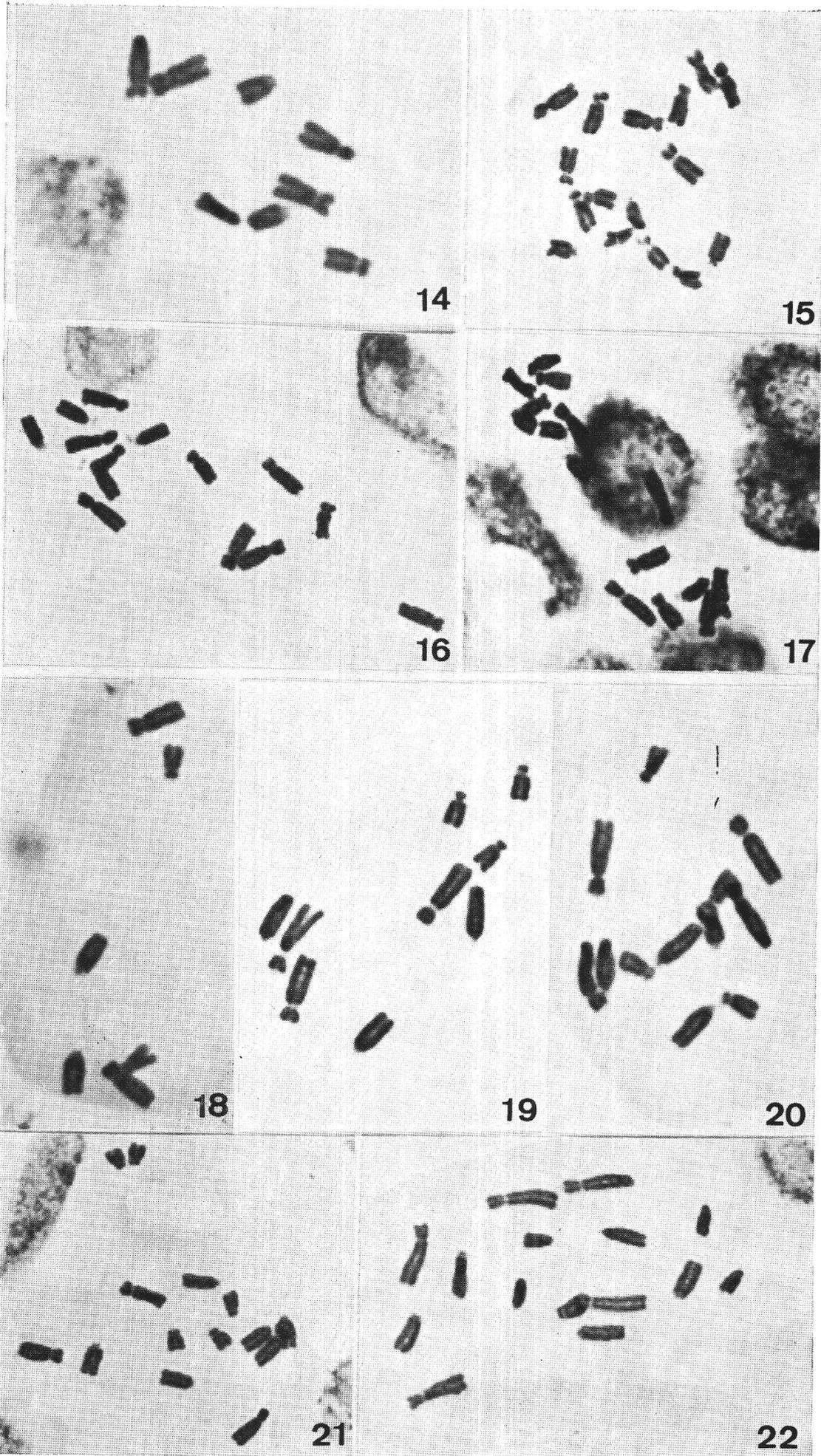
Abbildungen 9 bis 13. Chromosomenplatten von Pflanzen der F_1 -Generation

- 9 Additionsbastard $2n = 14$ (ccnn)
- 10 Triploider Bastard $2n = 11$ (cnn)
- 11 Diploider Bastard $2n = 7$ (cn)
- 12 Aneuploid-tetraploider Bastard $2n = 13$ (ccnn - C_c) CN 27
- 13 Aneuploid-tetraploider Bastard $2n = 15$ (ccnn + C_n) CN 37

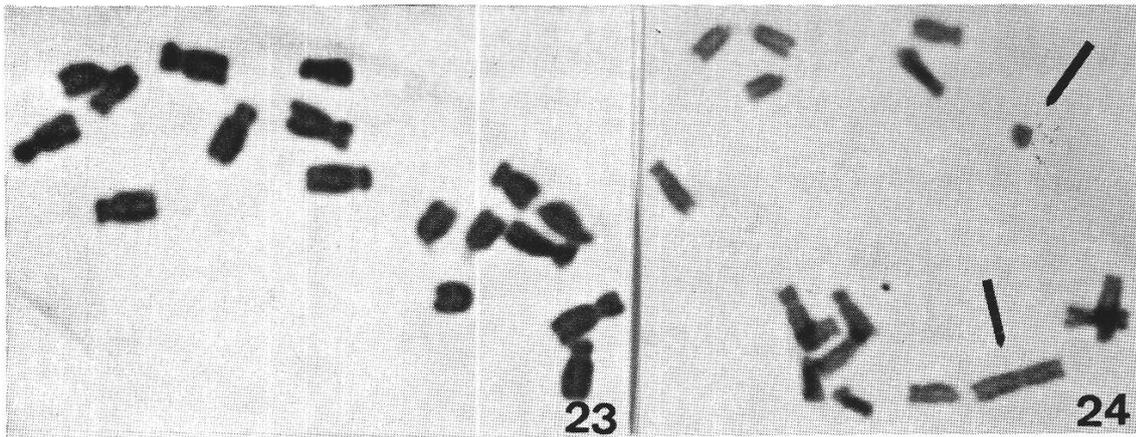
Abbildungen 14 bis 22. Chromosomenplatten von Pflanzen der F_1 -Generation

- 14 Diploide *C. nicaeensis* $2n = 8$ (nn) NC 2-14
- 15 Tetraploide *C. nicaeensis* $2n = 16$ (nnnn) NC 18-28
- 16 Aneuploid-tetraploide *C. nicaeensis* $2n = 14$ (nnnn - B-C) NC 16
- 17 Aneuploid-tetraploide *C. nicaeensis* $2n = 15$ (nnnn - B) NC 17
- 18 Diploide *C. capillaris* $2n = 6$ (cc) CN 1-4
- 19 Triploide *C. capillaris* $2n = 9$ (ccc) CN 8
- 20 Tetraploide *C. capillaris* $2n = 12$ (cccc) CN 17-26
- 21 Aneuploid-pentaploide *C. capillaris* $2n = 14$ (ccccc - A) CN 35
- 22 Pentaploide *C. capillaris* $2n = 15$ (ccccc) CN 35

TAFEL III

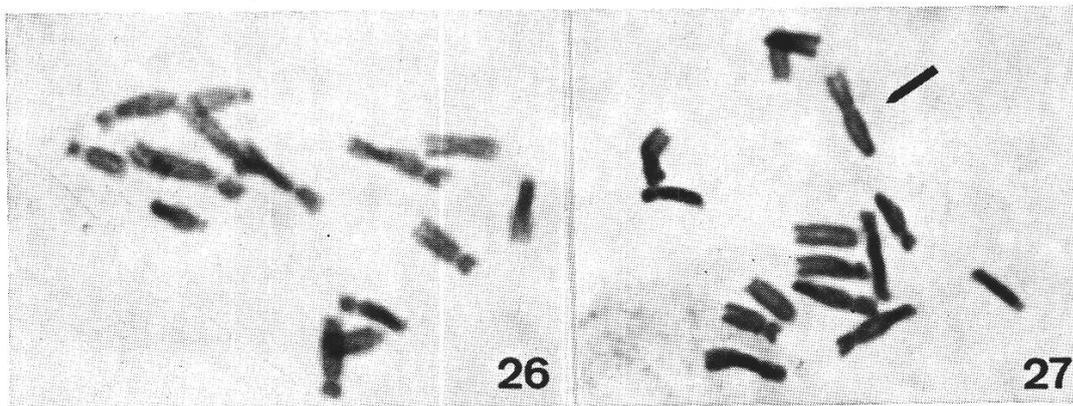


TAFEL IV



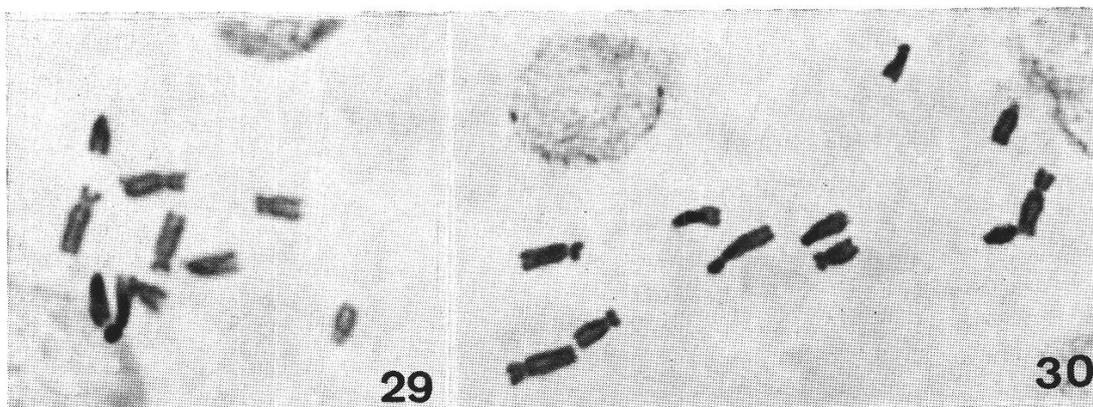
Abbildungen 23 und 24. Chromosomale Umlagerungen in Pflanze NC 29 ($2n = 17$)

- 23 Normale Chromosomenplatte ($n + A_n$) 5A, 4B, 4C, 4D
 24 Aberrante Chromosomenplatte 4A, 4B, 4C, 3D, V_1 , I



Abbildungen 26 und 27. Chromosomale Umlagerungen in Pflanze CN 37 ($2n = 15$)

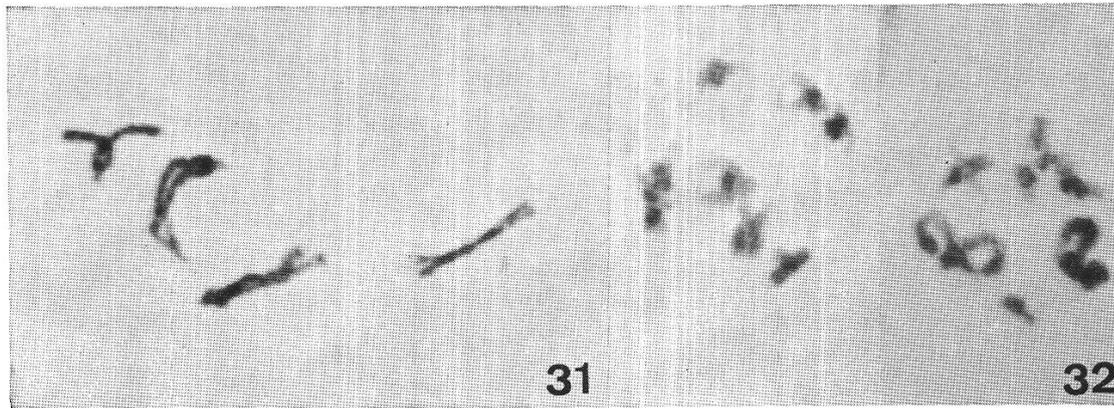
- 26 Normale Chromosomenplatte ($cn + C_n$)
 27 Aberrante Chromosomenplatte ($cn - C_c + V_2$)



Abbildungen 29 und 30. Chromosomenplatten von Pflanzen der F_2 -Generation

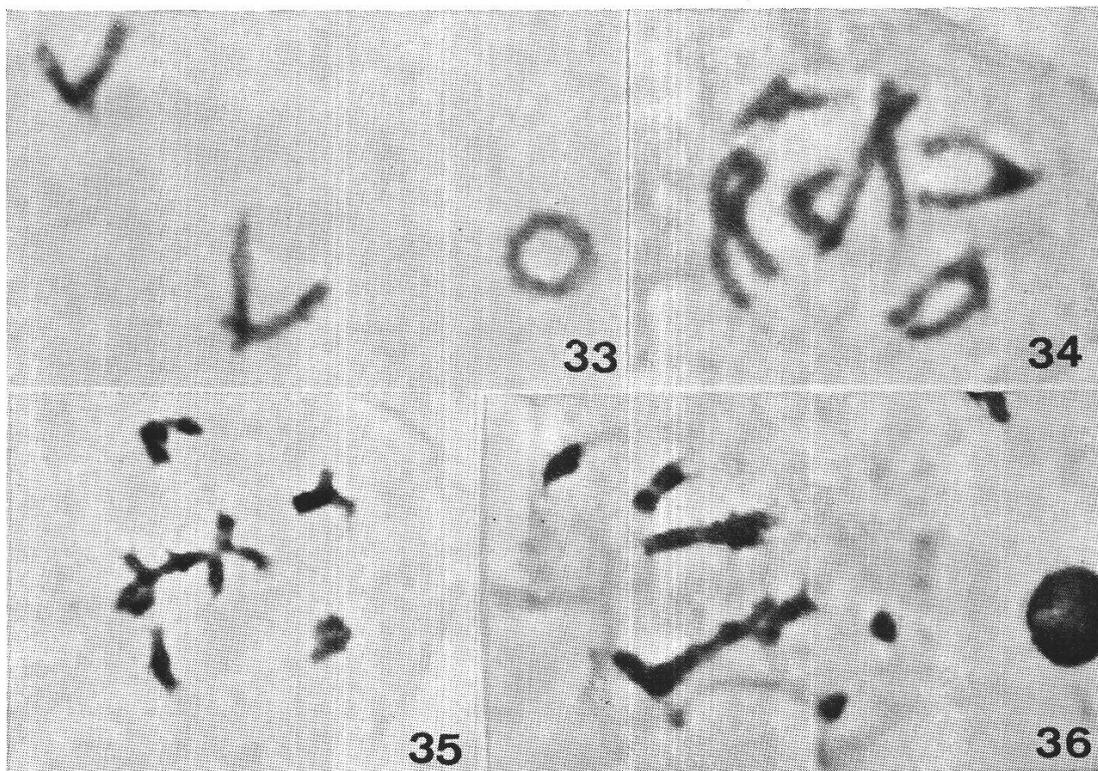
- 29 Chromosomenplatte der Pflanze CN 14/1 $2n = 10$ (cn)
 30 Chromosomenplatte der Pflanze CN 14/2 $2n = 11$ ($cn + C_n$)

TAFEL V



Abbildungen 31 und 32. Meiose in *C. nicaeensis*

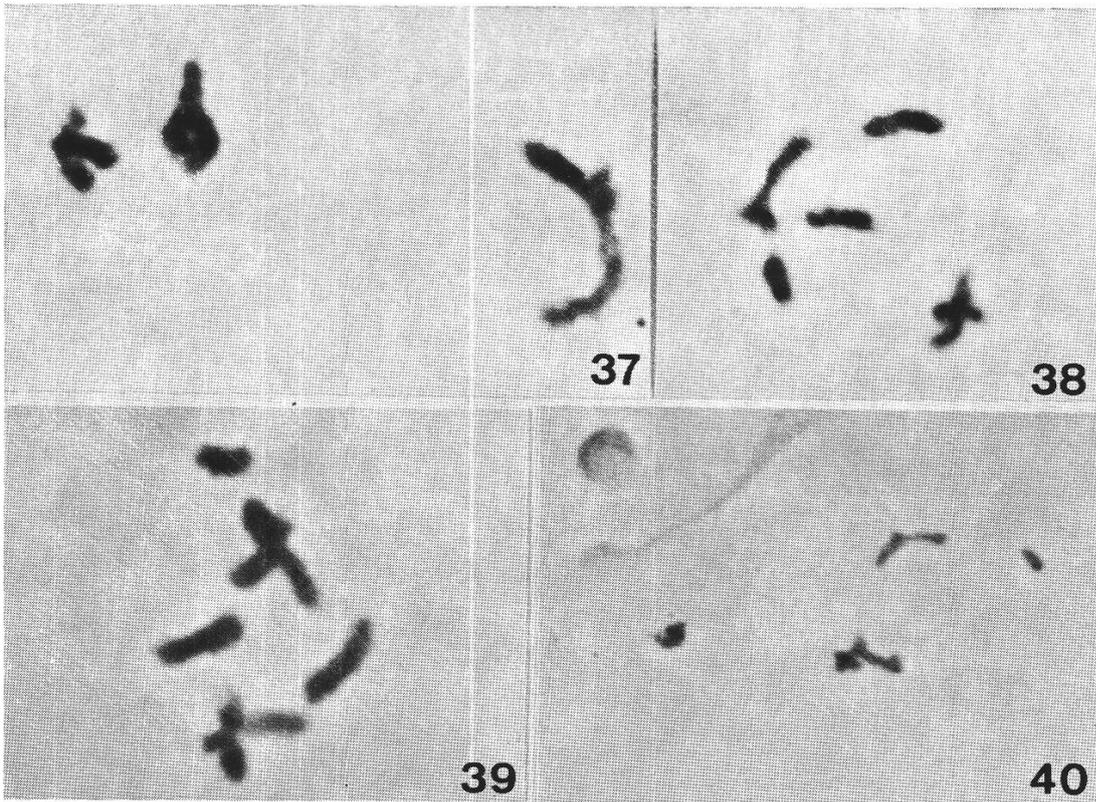
- 31 Diakinese einer diploiden PMZ: 4 II
 32 Diakinese einer tetraploiden PMZ: links 8 II; rechts 3 IV 1 II 2 I



Abbildungen 33 bis 36. Meiose in *C. capillaris*

- 33 Diakinese einer diploiden PMZ: 3 II
 34 Diakinese einer tetraploiden PMZ: 6 II
 35 Diakinese einer tetraploiden PMZ: 1 IV (A) 4 II (C, D)
 36 Diakinese einer tetraploiden PMZ: 1 IV (A) 1 III (D)

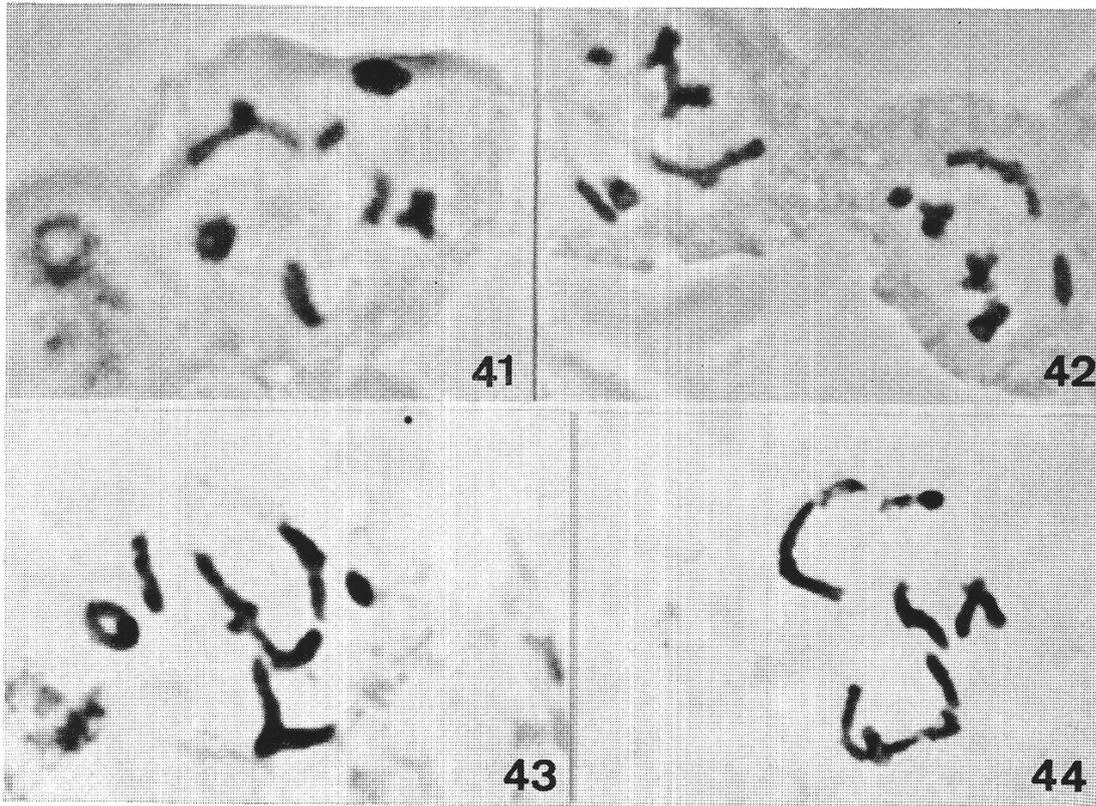
TAFEL VI



Abbildungen 37 bis 40. Meiose im diploiden Bastard ($2n = 7$) CN 5

- | | | |
|----|--------------------------|-------------------------|
| 37 | C_n-C_c, D_n-D_c (II) | $A_n-A_c-B_n$ (III) |
| 38 | A_n, A_c, C_n (I) | B_n-C_c, D_n-D_c (II) |
| 39 | A_n, A_c, D_n (I) | B_n-D_c, C_n-C_c (II) |
| 40 | C_n (I) A_n-A_c (II) | $D_n-D_c-B_n-C_c$ (IV) |

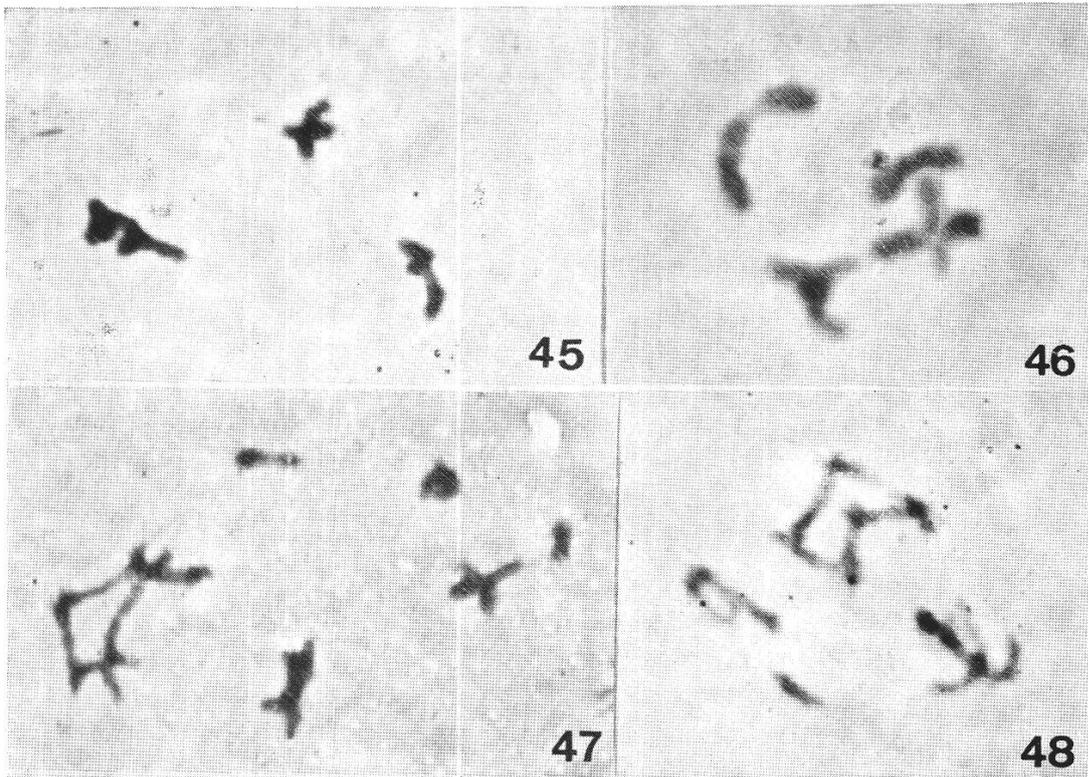
TAFEL VII



Abbildungen 41 bis 44. Meiose im triploiden Bastard ($2n = 11$) CN 14

- | | | | |
|----|---------------------|---|----------------------------------|
| 41 | A_c, C_c, D_c (I) | $A_n-A_n, B_n-B_n, C_n-C_n, D_n-D_n$ (II) | |
| 42 | A_c, C_c (I) | $A_n-A_n, B_n-B_n, C_n-C_n$ (II) | $D_n-D_n-D_c$ (III) |
| 43 | D_c (I) | C_n-C_n, D_n-D_n (II) | $A_n-A_n-A_c, B_n-B_n-C_c$ (III) |
| 44 | A_c, C_c (I) | $A_n-A_n, C_n-C_n, D_n-D_n$ (II) | $B_n-B_n-D_c$ (III) |

TAFEL VIII



Abbildungen 45 bis 48. Fremdpaarungen ausserhalb von B_n

- 45 Bastard CN 5 ($2n = 7$): $A_n-A_c-C_n$ (III) B_n-C_c, D_n-D_c (II)
 46 Bastard CN 5 ($2n = 7$): $A_c-C_n, B_n-C_c, D_n-D_c$ (II) A_n (I)
 47 Bastard CN 14/3 ($2n = 13$)
 48 Bastard CN 37/19 ($2n = 15$)

In Tab. 19 werden nochmals die Ergebnisse der Kreuzung *C. nicaeensis* × *C. capillaris* mit derjenigen von *C. neglecta* × *C. fuliginosa* verglichen. Aus den Punkten 1, 3, 4, 6 geht hervor, dass Tobgy ein gewisses Recht zugestanden werden kann, anzunehmen, dass *C. fuliginosa* direkt aus *C. neglecta* oder höchstens aus einer sehr ähnlichen, ausgestorbenen Form entstanden sei, dass ihre Entstehung also relativ spät erfolgte und sich die beiden Arten sowohl morphologisch als auch chromosomenstrukturell noch nicht allzuweit voneinander entfernt haben. Auch ihre Fertilitätsbarriere ist noch nicht vollkommen ausgebildet, wurden doch sogar wildwachsende Bastarde in Thessalien gefunden, wo sich die beiden Verbreitungsgebiete berühren (Tobgy, 1943).

Tabelle 19

Vergleich der Untersuchungsergebnisse der Kreuzung *C. capillaris* × *C. nicaeensis* mit denjenigen der Kreuzung *C. fuliginosa* × *C. neglecta* (Tobgy, 1943)

	<i>C. capillaris</i> × <i>C. nicaeensis</i>	<i>C. fuliginosa</i> × <i>C. neglecta</i>
1. Morphologische Verwandtschaft (nach Babcock)	nicht unmittelbar	sehr nahe
2. Chromosomen	A C D A B C D	A B D A B C D
Fehlendes Chromosom	B	C
Typ des fehlenden Chromosoms	gross, subtelozentrisch	klein, metazentrisch
3. Translokationen	3 grosse, 2-3 kleine	2 grosse
Fehlendes Chromosom beteiligt	3 grosse	1 grosse
Fehlendes Chromosom nicht beteiligt	2-3 kleine	1 grosse
4. Inversionen	eventuell kleine	4, relativ grosse
5. Meiose		
Paarung im Bastard	gut	gut
% Univalenten	22,1	27,4
6. Fertilität der F ₁ -Bastarde		
Selbstung	—	—
inter se	—	2,8 Samen/Pflanze
Rückkreuzung	—	18,3 Samen/Pflanze

Bei *C. nicaeensis* und *C. capillaris* jedoch ist die Differenzierung schon viel weiter fortgeschritten, sowohl morphologisch als auch in bezug auf ihre Chromosomenstruktur. Ebenso sind sie genetisch voneinander isoliert.

Trotzdem wurde von den tetraploiden Bastarden, wo die diploiden Chromosomenverhältnisse wiederhergestellt sind, mindestens eine mässige Fertilität erwartet. Jedoch waren auch sie hochgradig steril, wenn auch

von einem triploiden (CN 14) und von aneuploid-tetraploiden Bastarden (CN 37) einige Samen gewonnen und total 33 F₂-Pflanzen aufgezogen werden konnten. Drei F₂-Additionsbastarde reiften jedoch zusammen nur 15 Samen aus.

Bei der guten Paarung der diploiden und den diploiden Chromosomenverhältnissen der tetraploiden Bastarde bereitete es einige Schwierigkeiten, diese nahezu totale Sterilität zu erklären. Dobszhansky (1941) unterscheidet zwischen chromosomaler und genetischer Sterilität bei Artbastarden: chromosomale Sterilität wird durch fehlende Homologie der elterlichen Chromosomen hervorgerufen, die zu unbalancierten Chromosomenverhältnissen in den Gameten führt. Sie zeigt sich in ungepaarten Chromosomen und in unregelmässigem Verhalten in den späteren Meiosestadien. Diese Art von Sterilität kann durch Verdoppelung der Chromosomen aufgehoben werden. Das klassische Beispiel dafür ist *Primula kewensis* (Newton und Pellew, 1929; Upcott, 1939), die im Gegensatz zum diploiden Bastard *P. verticillata* × *P. floribunda* voll fertil ist.

Schwieriger zu erfassen ist genetisch bedingte Sterilität. Sie entsteht durch genetisch gesteuerte Störungen im Ablauf der Meiose oder Fehlentwicklung der Embryonen. Einset (1944) beobachtete an autotetraploiden Pflanzen von *Lactuca sativa*, dass zwar reichlich normale Pollenkörner gebildet wurden, die Pollenschläuche aber den Embryosack nicht erreichten. Dies ist der Erscheinung der Inkompatibilität ähnlich, die in Diploiden durch die sogenannten S-Gene geregelt wird. Einset schloss daraus, dass die Inkompatibilität durch die Autoploidisierung bei *Lactuca* spontan auftritt, nicht notwendigerweise durch Neumutation, sondern eventuell als quantitativer Effekt bereits vorhandener Gene.

Die beiden Arten von Sterilität können auch kombiniert sein. Einen solchen Fall beschreibt Greenleaf (1941) bei Artbastarden von *Nicotiana*. Die diploiden Bastarde zeigten sehr wenig Paarung, während die allotetraploiden Pflanzen gute Paarung und fertilen Pollen, jedoch keine Samen bildeten. Es zeigte sich, dass die Embryosäcke ihre Entwicklung auf einem frühen Stadium einstellten.

Im Falle des Bastardes *C. capillaris* × *C. nicaeensis* kann die «chromosomale» Sterilität mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden, denn die Paarung zwischen den verschiedenen Chromosomen in der Meiose ist viel zu regelmässig. Ausserdem kann man nicht von einer Aufhebung der Sterilität im Additionsbastard sprechen. Es bleibt also nur die «genetische» Sterilität, die wahrscheinlich sehr verschiedene Ursachen haben kann, wie die Arbeiten von Einset und Greenleaf zeigen. Es müsste deshalb durch pollenphysiologische und embryologische Untersuchungen versucht werden, abzuklären, welches in diesem Falle die Störungen sind, die die Bildung fertiler Samen verhindern.

VII. Zusammenfassung

a) Deutsche Zusammenfassung

1. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, abzuklären, ob und in welchem Masse *Crepis nicaeensis* mit vier Chromosomenpaaren an der Entstehung der 3paarigen Art *C. capillaris* beteiligt war.
2. Der diploide Bastard der beiden Arten ($2n = 7$) ist total steril. Es sollte daher versucht werden, auf dem Weg über einen allotetraploiden Additionsbastard mehr oder weniger fertile Nachkommen zu erlangen.
3. Zu diesem Zweck wurden Pflanzen der beiden Arten mit Colchicin polyploidisiert. Ihre chromosomalen Besonderheiten (Mosaik, Abregulierung) sowie ihre äusseren Merkmale (verminderte Samenfertilität, Pollengrösse) werden beschrieben und diskutiert. Mit einigen der behandelten Pflanzen wurden die Kreuzungen ausgeführt.
4. Die F_1 -Generation erwies sich als bunte Vielfalt von diploiden, triploiden, tetraploiden und aneuploiden Bastarden sowie von Selbstungen verschiedener Ploidiestufen. Aufgrund vorausgegangener Untersuchungen über Längen- und Armverhältnisse der einzelnen Chromosomen der beiden Arten konnten die Genomkombinationen der F_1 -Pflanzen geklärt werden. Es wurden zwei Fälle von somatischen Translokationen in Wurzelspitzen beobachtet.
5. Von zwei F_1 -Pflanzen (CN 14 $2n = 11$ und CN 37 $2n = 15$) konnte eine F_2 -Generation aufgezogen werden. In beiden Nachkommenschaften überwogen die echten Additionsbastarde (ccnn, $2n = 14$), was mit Genomsonderung während der Meiose erklärt wird.
6. Die Meioseverhältnisse in diploiden und tetraploiden Pflanzen der Elternarten sowie in den verschiedenen Bastardtypen wurden beschrieben und diskutiert. Aufgrund der Paarungsverhältnisse in den Hybriden insbesondere des diploiden Bastards (cn, $2n = 7$) konnten mehrere Translokationen zwischen den Chromosomen der beiden Arten festgestellt werden. Es wird ein Translokationsschema aufgestellt.
7. Die Hypothese, dass ungleich reziproke Translokationen innerhalb des Genoms einer 4paarigen Vorläuferart zum Verlust eines Chromosoms führten und sich daraus eine neue, 3paarige Art entwickelte, wird bestätigt. *C. nicaeensis* kann jedoch nicht als direkte Vorläuferart von *C. capillaris* betrachtet werden. Die Abzweigung muss zu einem relativ frühen Zeitpunkt in der Phylogenese der Gattung erfolgt sein.
8. Trotz regelmässiger Paarung der Chromosomen in der Meiose erwiesen sich auch die Additionsbastarde als hochgradig steril. Die Gründe dafür werden in einer schon frühzeitig erfolgten Differenzierung der

beiden Arten und der Bildung einer Isolationsbarriere gesehen, die auch im Additionsbastard fortbesteht und deshalb wahrscheinlich genetisch bedingt ist.

9. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen werden mit denjenigen einer früheren ähnlichen Arbeit (Tobgy, 1943) verglichen.

b) English Summary

1. The present investigation was to reveal whether and to what degree *Crepis nicaeensis* with four pairs of chromosomes may be assumed to be the ancestor of the 3-paired *C. capillaris*.
2. The diploid hybrid ($2n = 7$) of the two species were completely sterile; therefore attempts were made to get fertile progenies by means of crossing polyploid parents.
3. For this purpose individuals of both species were made tetraploid by the colchicine method. Their external features (reduced seed fertility, increased pollen diameters and volumes) as well as their chromosomal characteristics (mosaics, reductional groupings) are described and discussed. Crosses were achieved with several treated individuals.
4. The F_1 generation proved to consist of various chromosomal types such as diploid (cn), triploid (cnn), tetraploid (ccnn) and aneuploid ($ccnn \pm 1$) hybrids as well as products of self-pollination. This fact is due to the mosaic situation in the parent flower heads. Owing to thorough studies of length- and arm rates of the different chromosomes, it was possible to recognize the genome combinations in the F_1 plants. Two cases of somatic translocations were observed in root tips.
5. Progenies of two F_1 individuals (cnn, $2n = 11$, and ccnn, $2n = 15$) could be raised. In both strains pure ccnn-plants predominated. This fact is explained with preferential segregation having arrived in meiosis of parent plants.
6. The meiotic divisions were studied in diploid and tetraploid plants of the parent species, as well as in the several hybrid types. On the basis of pairing relations in the hybrids, especially in the diploid one (cn, $2n = 7$) three translocations between fairly large segments of the B-chromosome of *C. nicaeensis* and very small segments of the A-, C-, D-chromosomes of *C. capillaris* could be detected.
7. Phylogenetically it may be assumed that such unequal translocations within the genome of a 4-paired ancestor species led to the loss of one chromosome and gave rise to a 3-paired new species. Nevertheless *C. nicaeensis* is by no means this ancestor species, which gave rise directly to *C. capillaris*. The two species certainly derived from

common ancestors, but these are likely to have separated in a relatively early stage of the evolution of the genus *Crepis*.

8. In spite of the regular chromosome pairing in meiosis, the tetraploid hybrid (ccnn) too proved to be highly sterile. The reasons are seen in early differentiation of the two species and in having built up an isolation barrier lasting also in the tetraploid hybrids and therefore probably being genetically controlled.
9. The results of the present investigation are compared with those of a former similar work (Tobgy, 1943).

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser im zytologischen Labor des Instituts für Allgemeine Botanik der Universität Zürich. Ich spreche Herrn Prof. Rutishauser für die Überlassung des Themas, für seine wertvollen und wegweisenden Ratschläge sowie für sein stetes Interesse an der Arbeit meinen verbindlichsten Dank aus.

Literaturverzeichnis

- Babcock E.B. 1947. The Genus *Crepis* I and II. Univ. of Calif. Publ. Bot. 21 und 22.
— und Emsweller. 1936. Meiosis in certain interspecific hybrids in *Crepis* and its bearing on taxonomic relationship. Univ. Calif. Publ. Agr. Sci. 6, 325–368.
- Collins I.L. und M.C.Mann. 1923. Interspecific hybrids in *Crepis* II. A preliminary report on the results of hybridizing *Crepis setosa* with *C. capillaris* and *C. biennis*. Genetics 8, 212–232.
- Darlington C.D. 1937. Recent Advances in Cytology. 2nd Ed. Blakiston, Philadelphia.
— 1956. Chromosome Botany. University Press, Aberdeen.
- Dobzhansky Th. 1941. Genetics and the Origin of Species. Revised Ed. Columbia Univ. Press, New York.
- Eigsti J. und P.Dustin. 1957. Colchicine in Agriculture, Medicine, Biology and Chemistry. The Iowa State College Press.
- Einset J. 1944. Cytological basis for sterility in induced autotetraploid lettuce (*Lactuca sativa*). Am. J. Bot. 31, 336–342.
— 1947. Aneuploidy in reaction to partial sterility in autotetraploid lettuce (*Lactuca sativa*). Am. J. Bot. 34, 99–105.
- Ernst H. 1940. Zytogenetische Untersuchungen an haploiden Pflanzen von *Antirrhinum maius*. Zschr. f. Botanik 35, 161–190.
- Gläss E. 1961. Weitere Untersuchungen zur Genomsonderung II. Chromosoma 12, 422–432.
— 1957. Das Problem der Genomsonderung in den Mitosen unbehandelter Rattenleber. Chromosoma 8, 468–492.
- Gottschalk W. 1958. Herabregulierung der Chromosomenzahl in polyploiden Pflanzen I. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre 89, 52–79.
— 1960. Meiotische und prämeiotische Abregulierung V. Zschr. f. Botanik 48, 104–125.
- Greenleaf W.H. 1941. Sterile and fertile amphidiploids in *Nicotiana*. Genetics 26, 301 bis 324.
- Hollingshead L. 1930. Cytological investigation of hybrids and hybrid derivatives of *Crepis capillaris* and *C. biennis*. Univ. Calif. Publ. Agr. Sci. 6, 55–94.
- Huskins C.L. und K.C.Cheng. 1950. Segregation and reduction in somatic tissues. IV. Reductional groupings induced in *Allium cepa* by low temperature. J. Hered. 41, 13–18.
- Klingstedt H. 1937. On some tetraploid spermatocytes in *Chrysochraon dispar*. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 12, 194–209.
- Kostoff D. 1940. Chiasma frequency in diploid and tetraploid branches in *Petunia hybrida*. Current Sci. 9, 278–279.
- Levan A. 1937. Cytological studies in the *Allium paniculatum* group. Hereditas 23, 317 bis 370.
— 1942. Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. Hereditas 28, 177–211.
- Love R.M. 1938. Somatic variation of chromosome number in hybrid wheats. Genetics 23, 517–522.
- Menzel M.J. 1952. Polygenomic hybrids in *Gossypium*. III. Somatic reductions in a phenotypically altered branch of a three-species hexaploid. Amer. J. Bot. 39, 625 bis 633.
— und M.S. Brown. 1952. Polygenic hybrids in *Gossypium*. II. Mosaic formation and somatic reduction. Amer. J. Bot. 39, 59–68.

- Müntzing A. 1934. Chromosome fragmentation in *Crepis* hybrids. *Hereditas* **19**, 284–302.
- Myers W.M. 1945. Meiosis in autotetraploid *Lolium perenne* in relation to chromosomal behaviour in autotetraploids. *Bot. Gaz.* **106**, 304–314.
- Navashin M. 1925a. Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. *Zschr. f. Zellforsch. Mikr. Anat.* **2**, 98–110.
- 1925b. Polyploid mutants in *Crepis*. Triploid and pentaploid mutants of *Crepis capillaris*. *Genetics* **10**, 583–592.
- 1932. The dislocations hypothesis of evolution of chromosome numbers. *Zschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre* **63**, 224–231.
- Newton W.C.F. und C. Pellew. 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. *J. Genet.* **20**, 405–467.
- Oksala T. 1952. Chiasma formation and chiasma interference in *Odonata*. *Hereditas* **38**, 449–480.
- Rajhathy T. 1963. Chromosome mosaics and the recovery of the original strain from octoploid *Hordeum murinum*. *Z. Vererbungslehre* **94**, 269–279.
- Richardson M. 1935a. Meiosis in *Crepis*. II. Failure of pairing in *Crepis capillaris*. *J. Genet.* **31**, 119–143.
- 1935b. *Setcreaseia brevifolia*, a further example of polyploidy and structural hybridity in the Tradescantinae. *Bot. Gaz.* **97**, 399–407.
- Riley R. 1960. The diploidisation of polyploid wheat. *Heredity* **15**, 407–429.
- und V. Chapman. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* **182**, I, 713–715.
- Rousi A. 1956. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. *Ann. Bot. Soc. Vanamo* **29**, 2–64.
- Sachs J.E. und J.M. Green. 1945. Cytohistology of the reaction of maize seedlings to colchicine. *Bot. Gaz.* **106**, 483–488.
- Schwanitz F. 1948/49. Wasserhaushalt diploider und tetraploider Pflanzen. *Der Züchter* **19**, 221–232.
- 1948/49b. Sexualität polyploider Pflanzen. *Der Züchter* **19**, 344–359.
- 1950. Zur Atmung diploider und polyploider Pflanzen. *Der Züchter* **20**, 76–81.
- 1953. Die Zellgrösse als Grundelement in Onto- und Phylogenese. *Der Züchter* **23**, 17–44.
- Sherman M. 1946. Karyotype evolution: A cytogenetic study of seven species in six interspecific hybrids of *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **18** (17), 369–408.
- Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.
- Tobgy H.A. 1943. A cytological study of *Crepis fuliginosa*, *C. neglecta* and their F₁ hybrids, and its bearing on the mechanism of phylogenetic reduction in chromosome number. *J. Genet.* **45**, 67–111.
- Upcott M. 1939. The genetic structure of *Tulipa*. *J. Genet.* **37**, 303–339.
- 1940. The nature of tetraploidy in *Primula kewensis*. *J. Genet.* **39**, 79–100.
- Wilson G.B. und K.C. Cheng. 1949. Segregation and reduction in somatic tissues. II. The separation of homologous chromosomes in *Trillium* species. *J. Hered.* **40**, 1–6.