Karyologische Studien an *Fragaria* mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen *

Von H. KIHARA

Eingegangen am 7. Februar 1930

Die Heterogametie des weiblichen Geschlechts ist bei *Fragaria elatior* durch die Vererbungsversuche von CORRENS (1926) einwandfrei festgestellt worden. Zu demselben Ergebnis ist, auch auf experimentellem Wege, bei *F. virginiana* VALLEAU (1923) gekommen. Somit ist in *Fragaria* das erste Beispiel weiblicher Heterogametie im Pflanzenreiche gefunden worden. Es war nun naheliegend, die Chromosomenverhältnisse bei zweihäusigen *Fragaria*-Arten in beiden Geschlechtern zu untersuchen. Diese Untersuchung habe ich auf Anregung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. C. CORRENS im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem in den J. 1925 und 1926 bei *Fragaria elatior* unternommen. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. C. CORRENS für die Überlassung seines Versuchsmaterials und für die freundliche Hilfe bei den Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Im J. 1925 habe ich in der 5. Jahresversammlung der Deutschen Gesellschaft für Vererbung im Anschluß an den Vortrag von Herrn Prof. C. CORRENS („Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen“) einen kurzen vorläufigen Bericht (das Referat ist im J. 1926 im „Bericht über die fünfte Jahresversammlung“ erschienen) über meine ersten mikroskopischen Befunde erstattet. Ich habe damals die Vermutung ausgesprochen, daß es sich bei *F. elatior* um einen Fall karyologischer Geschlechtsdifferenzierung mit einem

* Contributions from the Laboratory of Genetics, Biological Institute, Kyoto Imperial University. No. 13.

WZ-Chromosomenpaar handeln dürfte. Daß ich meiner Sache nicht ganz sicher war, habe ich ausdrücklich betont; die geringe Größe der *Fragaria*-Chromosomen und ihre runde Gestalt sind für derartige Untersuchungen außerordentlich ungünstig.

Da ich auch im Laufe des Winters 1925/6 auf Grund des im Sommer 1925 fixierten Materials zu keinem eindeutigen Schluß kommen konnte, habe ich im Sommer 1926 neues, viel umfangreicheres Material fixiert, das ich nachträglich hier, im Biologischen Institut der Kaiserlichen Universität in Kyoto, eingehend bearbeitet habe. Ich glaube nun, nach recht langwierigen und mühevollen Untersuchungen zu sicheren Resultaten gelangt zu sein, über die ich in vorliegender Abhandlung berichten möchte. Gleichzeitig habe ich auch die Chromosomenverhältnisse bei einem sterilen F_1 -Bastard, *F. grandiflora* ♀ × *F. elatior* ♂, untersucht; sie sollen im Anschluß an die Geschlechtschromosomenstudien kurz besprochen werden.

Material und Methoden

Es sind Pollen- und Embryosackmutterzellen und Wurzelspitzen untersucht worden. Die Wurzelspitzen waren mit FLEMMINGS Gemisch (nach der Bonner Vorschrift) fixiert; bei den Pollen- und Embryosackmutterzellen habe ich mit CARNOY's Flüssigkeit die besten Resultate erzielt.

Für die PMZ- und EMZ-Untersuchungen sind bei einer Reihe von Pflanzen junge Knospen, von jedem Individuum getrennt, entnommen und fixiert worden. Im J. 1925 konnte ich mit der Fixierung erst am 12. Mai anfangen; die Pflanzen waren bereits im Aufblühen begriffen. Sie blühten dann noch einmal Anfang September; es wurde auch von dieser zweiten Blüte Material fixiert. Im folgenden Jahre konnte ich die Fixierung rechtzeitig, vom 14. April ab, vornehmen. Es hat sich dabei gezeigt, daß die Reduktionsteilung bei den Weibchen später erfolgt als bei den Männchen. Während die den ♂-Exemplaren entnommenen Knospen schon durchgehends Reduktionsteilungen in den PMZ aufwiesen, waren meistens die gleichzeitig den ♀-Individuen entnommenen und ebensoweit entwickelten weiblichen Knospen für die Fixierung der entsprechenden Stadien der EMZ noch bedeutend zu jung, so daß die Fixierung der Weibchen erst um ca. 2 Wochen nach derjenigen der Männchen vorgenommen werden konnte.

**Somatische Chromosomenzahlen bei *F. elatior*,
F. grandiflora und ihrem Bastard**

Die Feststellung der somatischen Chromosomenzahlen bereitete keine Schwierigkeiten. Bemerkenswerte Größenunterschiede zwischen den einzelnen Elementen habe ich nicht beobachtet; eher könnte das Gegenteil, eine nur unbedeutende Variabilität der somatischen Chromosomen in bezug auf ihre Größe, verzeichnet werden.

Es wurden folgende Zahlen festgestellt:

<i>F. elatior</i> ♀	42 (Abb. 1 u. 3)
„ ♂	42 (Abb. 2 u. 4)
<i>F. grandiflora</i> ♀	56 (Abb. 5)
Bastard <i>F. grandifl.</i> ♀ × <i>F. elatior</i> ♂	49 (Abb. 6)

Abb. 1—6. Somatische Kernplatten von *F. elatior*, *F. grandiflora* und ihrem Bastard. Vergr. ca. 3600.

Abb. 1 und 3. *F. elatior* ♀. Abb. 2 und 4. *F. elatior* ♂. Abb. 5. *F. grandiflora*. Abb. 6. *F. grandiflora* × *F. elatior*.

Die Zahlen für *F. elatior* und *F. grandiflora* stimmen mit den kurz nach meinem Referat veröffentlichten Angaben ICHIJIMA's (1926) überein.

Chromosomenverhältnisse bei *F. elatior* während der Gametogenesis

Da die Frage nach den Geschlechtschromosomen der Ausgangspunkt meiner karyologischen Untersuchungen bei *Fragaria* war, wurde von einem eingehenden Studium der früheren meiotischen Stadien abgesehen. Es ist nur sicher festgestellt worden, daß die Erscheinung der im Tierreich im allgemeinen verbreiteten Heteropiknosis hier nicht vorkommt.

Reduktionsteilung der PMZ.

Die Reduktionsteilung verläuft in den PMZ ganz normal. Die Zahl der bivalenten Chromosomen beträgt 21; jedes besteht aus gleichen Partnern. Dieser Befund steht zu dem aus den Vererbungsversuchen abgeleiteten Postulat in keinem Widerspruch.¹⁾ Abb. 7 zeigt eine Anaphase mit je 21 Chromosomen in den beiden Tochterplatten. Ausnahmsweise konnte ich unbedeutende Unregelmäßigkeiten, wie sie auch sonst überall zu finden sind, beobachten, und zwar in einigen Anaphasen verzögerte, längsspaltende Univalente.

Abb. 7. Pollenmutterzelle von *F. elatior*. I. Anaphase mit je 21 Chromosomen in beiden Tochterplatten. Vergr. ca. 3600.

Reduktionsteilung der EMZ.

In jeder Samenanlage werden 14–22 EMZ angelegt (Abb. 8), es ist aber sehr wahrscheinlich, daß nur eine einen funktionsfähigen Embryosack liefert, während die übrigen zugrunde gehen.

Die Untersuchungen der Chromosomenverhältnisse in den EMZ waren ein langes, fast 4 Jahre dauerndes Herumsuchen im Ungewissen. Ich will sie in aller Kürze so schildern, wie sie sich entwickelt haben, da ihr ziemlich eigenartiger Verlauf ganz lehrreich sein dürfte und ihr so lange unsicheres Schicksal nur auf diese Weise verständlich werden kann.

1) Nach RUDLOFF's Meinung (Entwicklungsphysiologische Studien in der Gattung *Fragaria* I., Gartenbauwissenschaft 1930, Bd. 3) stehen die Befunde ICHIJIMA's (1926), der in den PMZ zweihäusiger *Fragaria*-Arten, ebenso wie ich bei *F. elatior*, keine Heterochromosomen gefunden hat, im Gegensatz zu meiner Annahme (1926) von Geschlechtschromosomen bei *Fragaria*. Wie RUDLOFF zu diesem Schluß kommt, ist mir unverständlich.

Im J. 1925 sind von 18 fixierten Pflanzen im ganzen 7 untersucht worden; sie lieferten ganz ähnliche Bilder.

Meine Aufmerksamkeit konzentrierte sich zuerst natürlicherweise auf das Studium der meiotischen Stadien von der I. Metaphase an. Nur einen Kern habe ich in Diakinese gesehen; bei diesem habe ich mich damals mit der Feststellung von 2 Univalenten und 20 Bivalenten begnügt, ohne die Zusammensetzung der letzteren näher zu beachten.

Die heterotypische Metaphase habe ich in demselben Jahre in 41 Kernen prüfen können. In der Mehrzahl der untersuchten Platten konnte ich isolierte Chromosomen sehen, meistens zwei, manchmal nur eins (Abb. 10 u. 13–15). Da, wo ihrer zwei auftraten, war der Größenunter-

schied zwischen beiden in der Regel deutlich, in den günstigsten Schnitten sogar sehr deutlich, z.B. in Abb. 10 u. 13, die Polansichten der I. Metaphase mit 2 außerhalb der Platte liegenden, deutlich ungleich großen Univalenten zeigen. Diese beiden Univalenten habe ich im J. 1925 vorsichtigerweise α und β genannt, wobei mit α das größere bezeichnet wurde (in der Folge will ich sie als das WZ-Heterochromosomenpaar bezeichnen; welches von den beiden das W- bzw. das Z- Chromosom darstellt, muß bis aufs weitere dahingestellt bleiben). In manchen Platten war der Größenunterschied zwischen den beiden Univalenten nicht deutlich, ein größeres und ein kleineres Element konnten nicht mit Sicherheit unterschieden werden (Abb. 15).

Abb. 8. Querschnitt durch eine Samenanlage von *F. elatior*. Zwei EMZ in I. Metaphase. Vergr. ca. 1500. Beide Platten werden noch einmal stärker vergrößert wiedergegeben, die linke Platte in Abb. 10, die rechte Platte, von der 7 Chromosomenpaare sich im nächsten Schnitt befinden, in Abb. 17 und 25.

Abb. 9. Diakinese in einer EMZ von *F. elatior*. Das hakenförmige WZ-Paar ist deutlich zu sehen. Vergr. ca. 3600. Dasselbe Bild in Mikrophotographie bringt Abb. 24. Abb. 10–15. EMZ von *F. elatior*, I. Metaphase. Vergr. ca. 3600.

Abb. 10. Seitenansicht. Die beiden Partner des WZ-Paares liegen voneinander getrennt außerhalb der Kernplatte. Abb. 11. Seitenansicht. Das WZ-Paar liegt am Rande der Kernplatte. Vgl. Mikrophoto, Abb. 26. Abb. 12. Polansicht mit 21 Bivalenten. Abb. 13. Polansicht mit 20 Bivalenten und dem getrennten WZ-Paar. Abb. 14. Seitenansicht mit einem Univalenten. Abb. 15. Seitenansicht mit zwei gleich großen Univalenten.

Im großen und ganzen legten die Bilder den Gedanken nahe, daß wir in den isolierten Chromosomen das gesuchte Geschlechtschromosomenpaar vor uns haben. Daß ich die Univalenten in ca. 10 Platten nicht feststellen bzw. in einzelnen Platten nur je ein isoliertes Chromosom finden konnte, habe ich mir damals durch die Lage der vermißten Elemente hinter der Platte mit dicht gehäuften Chromosomen, von denen sie verdeckt sich der Beobachtung entzogen haben, zu erklären versucht. Die manchmal fehlenden oder undeutlichen Größenunterschiede habe ich wiederum auf ungünstige Lagerung der isolierten Einheiten zurückgeführt.

In der Vermutung, daß wir in den beiden Univalenten mit den Geschlechtschromosomen zu tun haben, wurde ich außerdem durch die Entdeckung des in Abb. 18 dargestellten anaphasischen Bildes bestärkt, in dem im Äquator 2 verzögerte, längsgespaltene, ungleich große Univalente zu sehen sind. Dieses Bild war es auch, das mich zum Vergleich mit den Geschlechtschromosomen von *Oncopeltus* veranlaßt hat. Im ganzen habe ich im J. 1925 4 Anaphasen studiert. In drei von diesen konnte ich verzögerte Univalente beobachten; nur in einem Falle war kein solches Element zu finden.

Die Befunde des J. 1925 zusammenfassend, konnte ich wohl damals sagen, daß ich fraglos eine Reihe Bilder vor mir habe, die im Sinne eines Heterochromosomenpaares gedeutet werden könnten. Was die besprochenen negativen bzw. unsicheren und unvollkommenen Befunde anbetrifft, so konnten sie hier, bei der Kleinheit und der ungünstigen Gestalt der Chromosomen, wie ich oben angedeutet habe, auf sekundäre Umstände zurückgeführt werden. Ich habe aber vorgezogen, eine solche Möglichkeit im Auge behaltend, mich über die negativen Bilder nicht so leicht hinwegzusetzen und habe auch in meinem Vortrag in Hamburg meine Auffassung der isolierten Einheiten α und β als Heterochromosomen nur mit Vorsicht ausgedrückt und die Frage keineswegs für entschieden gehalten. Daher mein Entschluß, die Untersuchungen fortzusetzen und bedeutend umfangreicheres Material im J. 1926 zu fixieren.

Durch die aus diesem Material gewonnenen Bilder ist anfangs meine Annahme von Heterochromosomen bei *F. elatior* sehr stark erschüttert worden. Von 220 fixierten Individuen sind 21 eingehend untersucht worden. Nur in einigen Fällen konnte ich hier ein oder zwei isolierte Chromosomen, im letzteren Falle meistens von gleicher Größe, beobachten; im allgemeinen verlief aber die Reduktionsteilung regelmäßig (Abb. 12). Im Lichte dieser Befunde haben die negativen

bzw. unsicheren Bilder im Material des J. 1925 eine andere Tragweite bekommen. Nach ihrem wiederholten Studium bin ich ganz skeptisch geworden; ich war eine Zeitlang geneigt, anzunehmen, daß das Paar, welches ich als das Heterochromosomenpaar gedeutet hatte, einfach ein aberrantes Paar Autosomen sein müßte, das in dem zu spät fixierten Material des J. 1925 eine besonders große Tendenz zum Aberrieren zeigte (KIHARA 1929). Nun galt es diese, der ersten entgegengesetzte Auffassung auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. Zu diesem Zweck habe ich noch einmal das ganze Material gesichtet und diesmal auch das Diakinesestadium eingehend untersucht. Nur wenige Kerne konnte ich in diesem Stadium finden, die Bilder waren aber ganz eindeutig. Außer den zwei ungepaarten, gleich oder fast gleich großen Einheiten, die in einigen Diakinesen auftraten, in anderen fehlten, konnte ich in allen untersuchten Fällen unter den zu Bivalenten gepaarten Chromosomen ein ungleiches, hakenförmiges Paar (Abb. 9 u. 24) deutlich sehen. Das gleichzeitige Auftreten eines ungleichen Paares außer zwei gleich großen Univalenten in demselben Kerne hat in mir den ersten Verdacht erregt, daß ich bis jetzt irrtümlicherweise nur in den isolierten Chromosomen die Geschlechtschromosomen gesucht habe, und daß meine beiden Vermutungen zu Recht bestehen könnten, ohne einander zu widersprechen. Einerseits konnte das ungleiche, getrennt oder zusammenhängend auftretende Paar das gesuchte Geschlechtschromosomenpaar sein, andererseits konnte *F. elatior* außerdem ein aberrantes Paar Autosomen besitzen, die mich solange irreführten. Durch die Art ihres Auftretens täuschten sie die Geschlechtschromosomen vor, während ihre gleiche oder fast gleiche Größe im Widerspruch zu dem sonst beobachteten deutlichen Größenunterschied zwischen den Elementen des gelegentlich getrennten WZ-Paares im Widerspruch stand. Die beiden Chromosomenpaare hätten also nichts Gemeinsames und dürften nicht durcheinandergebracht werden. Nach dieser Annahme hätte man auch in der I. Metaphase, da, wo die isolierten Chromosomen gleich groß waren, außerdem ein ungleiches zusammenhängendes Paar unter den Bivalenten finden müssen. Diese Vermutung erwies sich als richtig. Das Ergebnis der nochmaligen, sehr mühsamen Nachprüfung des ganzen Materials¹⁾ in diesem Sinne war, daß ich in allen günstigen Seitenansichten der I. Metaphase im ganzen Untersuchungsmaterial der Jahre 1925 und 1926 ein Hetero-

1) Dabei habe ich die Anzahl der untersuchten Pflanzen bzw. Platten beträchtlich erhöhen können.

chromosomenpaar feststellen konnte (Abb. 11, 16, 17 u. 25-26). Am leichtesten war das ungleiche WZ-Paar in der späteren Metaphase zu erkennen; in der früheren Metaphase traten die Größenunterschiede zwischen den beiden Partnern nicht so deutlich hervor. Dasselbe hat HIRATA (1929) bei *Cannabis* beobachtet.

Abb. 16-17. *F. elatior*. I. Metaphase in EMZ. Vergr. ca. 3600.

Abb. 16. 21 metaphasische Chromosomenpaare; das erste Paar links ist das WZ-Paar. Abb. 17. Wie Abb. 16. Vgl. Mikrophoto, Abb. 25.

Somit konnte meine letzte Annahme, die in der Unterscheidung eines Heterochromosomenpaares und eines zum Aberrieren neigenden Autosomenpaares bestand, in vollem Masse bestätigt werden. Auf diese Weise ist endlich die so lange im Unsicheren schwebende Frage nach den Geschlechtschromosomen bei *Fragaria elatior* endgültig entschieden worden. Die auf genetischem Wege erschlossene Heterogametie des weiblichen Geschlechts hat ihre karyologische Bestätigung durch den Nachweis eines WZ-Paares gefunden.

Zum Schluß möchte ich noch einmal den Verlauf der Reduktionsteilung der EMZ auf Grund der Gesamtbefunde kurz zusammenfassen.

Prophase. Eingehend untersucht wurde nur das Stadium der Diakinese. Nähere Besprechung findet sich auf S. 352.

I. Metaphase. Normalerweise treten ein zusammenhängendes Heterochromosomenpaar und 20 Autosomenpaare auf. Von dem normalen Bilde konnten zwei Abweichungen beobachtet werden: 1. Ein Autosomenpaar trennt sich in 2 gleiche oder fast gleiche Elemente. 2. Das Heterochromosomenpaar trennt sich in zwei ungleiche Elemente (beide Abweichungen besonders häufig im spät fixierten Material des J. 1925). Aus diesen beiden Abweichungen wird es klar, daß eine Verwirrung entstehen mußte, solange die beiden Erscheinungen durcheinandergeworfen wurden, und wie leicht aus der Abweichung 2.

der Schluß gezogen werden konnte, daß das WZ-Paar in den isolierten Chromosomen zu suchen sei.

Anaphase der heterotypischen Teilung. Meistens verläuft die Anaphase normal (Abb. 20). Verzögerte Chromosomen, wie sie in der Regel bei Bastarden mit Univalenten vorkommen, findet man hier gewöhnlich nicht. Das in Abb. 18 gebrachte anaphasische Bild, das ich am Anfang meiner Untersuchungen als den besten Beweis für das Vorhandensein der WZ-Chromosomen angesehen habe, stellt also bei rechtzeitiger Fixierung einen Ausnahmefall dar. Dementsprechend ist auch die Ähnlichkeit der WZ-Chromosomen von *F. elatior* mit den XY-Chromosomen von *Oncopeltus* nur zufälliger Natur und darf keinesfalls als charakteristisch für die Geschlechtschromosomen dieser Pflanze betrachtet werden. Sie lassen sich am ehesten mit dem Geschlechtschromosomenpaar von *Melandrium* (WINGE 1923, BLACKBURN

Abb. 18-19. EMZ von *F. elatior*. Vergr. ca. 3600.

18 a. Längsspaltung der verzögerten Geschlechtschromosomen. Das grössere hat sich bereits in 2 Spalthälften getrennt, bei dem kleineren ist der Längsspalt sichtbar, das Auseinanderweichen ist aber noch nicht erfolgt. 18 b. Nächster Schnitt. Abb. 19. I. Telophase.

Abb. 20-23. EMZ von *F. elatior*. Vergr. ca. 3600.

Abb. 20. I. Anaphase mit je 21 Chromosomen in beiden Tochterplatten. Die schraffierten Chromosomen sind vermutlich die Geschlechtschromosomen. Abb. 21. Homöotypische Kernplatte mit 21 Chromosomen. Abb. 22. Homöotypische Anaphase. Abb. 23. Homöotypische Telophase.

Abb. 24-26. Mikrophotographien.

Abb. 24. Das in Abb. 9 dargestellte hakenförmige WZ-Chromosom. Abb. 25. Das in Abb. 17 dargestellte WZ-Chromosom (das zweite links). Abb. 26. Das in Abb. 11 dargestellte WZ-Chromosom (das letzte rechts).

1924, BĚLAŘ 1925, HEITZ 1925) vergleichen, nur daß bei *Fragaria* das weibliche Geschlecht das heterogametische ist.

Homöotypische Teilung. Verlauf regelmäßig. Unter den 21 Chromosomen können die Heterochromosomen von den Autosomen nicht unterschieden werden (Abb. 21-23).

Chromosomenverhältnisse bei dem Bastard

F. grandiflora ♀ × *F. elatior* ♂

Aus dieser Kreuzung stand mir nur eine Pflanze zur Verfügung. Sie war männlich und steril. Wie schon erwähnt, hat der Bastard in den somatischen Zellen 49 Chromosomen; diese Zahl ist der Summe der Haploidchromosomen beider Eltern gleich.

Abb. 27-30. Heterotypische Kernteilung in den PMZ des Bastards *F. grandiflora* × *F. elatior*. Vergr. ca. 2880.

Abb. 27. I. Metaphase mit 25 Chromosomen, darunter ein tetravalentes. Abb. 28. I. Metaphase, Seitenansicht mit 10 Univalenten. Abb. 29. I. Metaphase, Seitenansicht mit 5 Univalenten. Abb. 30. I. Anaphase mit 3 verzögerten und längsgeteilten Univalenten.

Die Reduktionsteilung, die in den PMZ untersucht wurde, verläuft unregelmäßig. Zu erwarten wäre, wenn beide Eltern 21_{II}+7_I in der I. Metaphase. Ich konnte auch in diesem Stadium annähernd 28 Elemente finden (Abb. 27). Ob aber der Teilungsmechanismus in der Regel genau die genannte Kombination zur Folge hat, scheint sehr zweifelhaft zu sein. Die Verhältnisse sind hier eher allem Anschein nach komplizierter. Manchmal konnte ich sogar Komplexe aus 4 Einheiten sehen (Abb. 27). Die Anzahl der Univalenten ist variabel (Abb. 28-29). Das Auseinandergehen der gepaarten Chromosomen vollzieht sich in normaler Weise. Von den Univalenten werden manche ungeteilt auf die beiden Pole nach dem Zufall verteilt, andere erfahren eine Längsteilung (Abb. 30). Auf Grund dieses Verhaltens gehört der Bastard zum *Pilosella*-Typus.

Die homöotypische Teilung bietet dementsprechend auch kein normales Bild. Die Anordnung der Chromosomen ist zwar in der II. Metaphase ziemlich regelmäßig, in der Anaphase sind sie aber in der Regel zerstreut. Trotzdem werden sie in den meisten Fällen in vier Einzelkerne eingeschlossen.

Literaturverzeichnis

- BÉLAŘ, K., 1925. Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 39.
- BLACKBURN, K. B., 1924. The cytological aspects of the determination of sex in the dioecious forms of *Lychnis*. Brit. Journ. Exp. Biol. Vol. 1.
- CORRENS, C., 1926. Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre Bd. 41.
- HEITZ, E., 1925. Beitrag zur Zytologie von *Melandrium*. Planta Bd. 1.
- HIRATA, K., 1929. Cytological basis of the sex determination in *Cannabis sativa* L. Jap. Journ. Gen. Vol. 4.
- ICHIJIMA, K., 1926. Cytological and Genetic Studies on *Fragaria*. Genetics Vol. 11.
- KIHARA, H., 1926. Über die Chromosomenverhältnisse bei *Fragaria*. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 41.
- 1929. The sex-chromosomes in plants. Jap. Journ. Gen. Vol. 4.
- VALLEAU, W. D., 1923. The inheritance of flower type and fertility in the strawberry. Am. Journ. Bot. Vol. 10.
- WILSON, E. B., 1912. Studies on Chromosomes. VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms with considerations on synapsis and reduction. Journ. Exp. Zool. Vol. 13.
- WINGE, Ø., 1923. On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. Comptes rendus des travaux du Laboratoire du Carlsberg. Vol. 15.