Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*

von
H. Kihara

VIII. Rückkreuzung des Bastards *Ae. caudata* × *Ae. cylindrica* zu den Eltern und seine Nachkommen¹⁾

von
H. Kihara und S. Matsumura

Eingegangen am 21. Januar 1941

Einleitung

In der VII. Mitteilung dieser Serie wurde über den Bastard *Ae. caudata* L. ($n = 7$) × *Ae. cylindrica* HOST ($n = 14$) und seine Rückkreuzung zu *Ae. caudata* kurz berichtet (KIHARA, 1937ab, 1940). In der I. Reifungsteilung des F_1 -Bastards treten nämlich 7 Paare und 7 Univalente auf. Die Bivalenten sind sehr fest gebunden, wie bei der reinen Art *Ae. caudata*. 1–2 Trivalente sind oft zu beobachten. Die Univalenten werden zum Teil in der I. Anaphase längsteilt. Die so entstandenen Spalthälften werden in der II. Reifungsteilung ohne weitere Längsteilung auf die beiden Pole verteilt. Das Verhalten der Univalenten folgt somit dem Modus des *Pilosella*-Typs. Restitutionskerne und unreduzierte Gameten werden in diesem Bastard *Ae. caudata* × *Ae. cylindrica* nicht beobachtet.

Tabelle 1. Kreuzungserfolg bei den Rückkreuzungen des Bastards
Ae. caudata × *cylindrica* zu den Eltern

Kreuzung	Zahl d. bestäubten Blütchen	Zahl d. Körner	Gekeimt	Kreuzungs- erfolg (%)
$F_1 \varphi \times Ae. caudata \sigma$	220	8	2	0.90
$F_1 \varphi \times Ae. cylindrica \sigma$	232	5	1	0.43

Der Bastard hat 0.5% ige gute Pollenkörner und zeigt nur 0.07% ige Fruchtbarkeit bei freiem Blühen. Die Rückkreuzung zu den beiden Eltern weist einen ziemlich guten Körneransatz auf (Tab. 1). Bei der Verbindung mit *Ae. caudata* als Pollen wurden 2 Pflanzen mit 7_{II} erhalten (Kultur-Nr. 230 und 231 im Jahre 1936).

1) Contributions from the Laboratory of Genetics, Biological Institute, Department of Agriculture, Kyoto Imperial University, No. 120.

Eine Pflanze (Nr. 235) auf Grund der Verbindung $F_1 \times Ae. cylindrica$ hatte 27 somatische Chromosomen. Die Homologie des Genoms zwischen *Ae. caudata* und *Ae. cylindrica* sowie das Verhalten der Chromosomen in der Nachkommenschaft der Rückkreuzung sollen im folgenden beschrieben werden.

Nachkommen der Rückkreuzung

1. $F_1 \times Ae. caudata$ und Nachkommen

Chromosomen und Fruchtbarkeit. Unter 2 Individuen von $F_1 \times Ae. caudata$ wies eine Pflanze (Nr. 231) bei freiem Blühen hohe Fruchtbarkeit (44.3%)¹⁾ auf, ähnlich wie bei der reinen Art *Ae. caudata* (46.5%), die der anderen (Nr. 230) betrug nur 4.5%. Bei Isolierung zeigte aber Nr. 231 bzw. Nr. 230 eine 15.9-bzw. 6.3%ige Fruchtbarkeit. Auch der Prozentsatz der guten Pollen war bei der ersteren Pflanze 98%, bei der letzteren 80%.

Weil diese zwei Pflanzen 7 normale Paare aufwiesen, müßten eigentlich die 7-chromosomigen Gameten des F_1 -Bastards normal funktionsfähig sein. Wenn man annimmt, daß die Verteilungsweise der 7 Univalenten bei der Reifungsteilung dem Zufall folgt und wenn man von einer Elimination absieht, so kann theoretisch nur 1 von 128 ($1/2^7$) Gameten 7-chromosomig sein. Der Prozentsatz der 7-chromosomigen Gameten beträgt demnach 0.78%. Wenn man aber eine Elimination der Univalenten in Rechnung zieht, wie z. B. beim pentaploiden *Triticum*-Bastard (KIHARA und MATSUMURA, 1940), so möchte dieser Prozentsatz etwas steigen. Daher stimmt das Verhältnis der funktionsfähigen 7-chromosomigen Gameten (0.90%, Tab. 1) mit dem erwarteten gut überein.

Die 7-chromosomigen Gameten von $Ae. caudata \times Ae. cylindrica$ entstehen durch die Rekombination der gepaarten Chromosomen der beiden Eltern. Unter diesen Gameten hat theoretisch 1 von 128 alle 7 Chromosomen von *Ae. caudata*²⁾. Dieser Fall tritt demnach nur bei 0.006% ($1/2^7 \times 1/2^7 = 1/2^{14}$) von sämtlichen Gameten ein. Falls man annimmt, daß nur solche Gameten fertil sind, findet man einen merklich großen Unterschied zwischen dieser berechneten und der gefundenen Fruchtbarkeit (0.90%).

Unter der Nachkommenschaft von Nr. 230 und 231 hatten alle diejenigen Pflanzen, bei denen man die Reifungsteilung beobachten konnte, 7 Bivalente. In Tabelle 2 findet sich die Fruchtbarkeit dieser Nachkommen wiedergegeben, wobei man von den sterilen bis hoch

1) Die Bestimmung der Fruchtbarkeit fand bei freiem Blühen am 1. und 2. Blütchen statt, wenn nichts anderes bemerkt ist.

2) Von dem „Crossing-over“ haben wir hier abgesehen.

fertilen Pflanzen ein starkes Variieren beobachten kann. Die Mode der Variationskurve liegt aber bei 50–55%. Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß die meisten Pflanzen mittelmäßig fruchtbar sind, wie bei der reinen Art *Ae. caudata*.

Tabelle 2. Fruchtbarkeit der 14-chromosomigen Nachkommen von Nr. 230 und 231 ($F_1 \times Ae. caudata$) im Jahre 1937

Kultur-Nr.	Fruchtbarkeit (%)																	
	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
230	2	1		2	1	2		2	3	4	4	4	1	2				
231	11	5	6	7	2	4	10	11	18	11	18	16	16	15	6	2	1	
Summe	13	6	6	9	3	6	10	13	21	15	22	20	17	17	6	2	1	

Bei der Kreuzung von Nr. 231 $\times$ *Ae. caudata* wurden im Jahre 1937 5 Pflanzen mit durchschnittlich 48.7%iger Fruchtbarkeit erhalten, von denen bei 4 die Chromosomenzahlen der Reifungsteilung beobachtet wurden und alle 7 Bivalente hatten. Die Fruchtbarkeit des gleichen Jahres der reinen Art *Ae. caudata* zeigte 30.3% (isoliert).

Bei *Aegilops*, besonders *Ae. caudata*, üben im allgemeinen die äußeren Bedingungen einen großen Einfluß auf die Fruchtbarkeit aus. Die meisten Ähren mit weniger als 20%iger Fruchtbarkeit in Tabelle 2 waren zu jung oder vermodert. Zum Vergleich sei die Fruchtbarkeit der reinen Arten *Ae. caudata* und *Ae. cylindrica* in Tabelle 3 herangezogen. Weil der Juni und Juli des Jahres 1938 regnerisch waren, zeigte sich in diesem Jahre die niedrigste Fruchtbarkeit, während man im Jahre 1940 die höchste Fertilität erhielt.

Tabelle 3. Fruchtbarkeit von *Ae. caudata* und *Ae. cylindrica* in den Jahren 1936–1940

Jahr	Fruchtbarkeit (%)	
	<i>Ae. caudata</i>	<i>Ae. cylindrica</i>
1936	46.5	54.3
1937	(30.3) ¹⁾	(56.6) ¹⁾
1938	12.7 (4.2) ¹⁾	(45.8) ¹⁾
1939	(29.8) ¹⁾	93.3 (57.6) ¹⁾
1940	(32.9) ¹⁾	(64.6) ¹⁾

1) Isoliert

Auf Grund dieser Ergebnisse ist man wohl berechtigt zu schließen, daß Nr. 230 mit niedriger Fruchtbarkeit eine durch äußere Faktoren bedingte Variante darstellt. Bei der Pollenanalyse von Nr. 230 und 231 wurden, wie oben erwähnt, 80% oder mehr gute Pollen beobachtet. Tabelle 2 zeigt auch, daß die Nachkommen beider Pflanzen die gleiche Fruchtbarkeit aufweisen.

Vererbung der morphologischen Eigenschaften. Bei der Nachkommenschaft von Nr. 230 trat eine Aufspaltung der Keimlinge im Verhältnis von 3 normal zu 1 *xantha* zutage. Auch bei Nr. 231 wurde das einfaktorielle Zahlenverhältnis zwischen normal und

albino festgestellt. Diese Spaltungsverhältnisse bestätigen sich durch die der Folgegenerationen. Zwei Eigenschaften, d.h. die Begrannung der Seitenährchen und Dauer bis zur Reife, zeigten je einfaktorielle Vererbung. *Ae. caudata* ist in allen Seitenährchen

Abb. 1. Ähren von *Ae. caudata* (a) und einem unbegrannnten Nachkommen von $F_1 \times Ae. caudata$ (b). Vergr. 3/5.

lang begrannt (Abb. 1, a) und reift spät, während *Ae. cylindrica* (mit Ausnahme des obersten Ährchens) unbegrannt und früh reifend ist. Beide Eigenschaften gewannen beim F_1 -Bastard intermediären Ausdruck. Nr. 230 und 231 waren begrannt, ebenso wie bei *Ae. caudata*, und die Dauer bis zur Reife war bei beiden Pflanzen intermediär wie bei F_1 . Bei einem Viertel der Nachkommenschaft beider Pflanzen spaltete sich die unbegrannnte Pflanze auf (Abb. 1, b). Die Dauer bis zur Reife betreffend, war es oft etwas schwer, die intermediäre Dauer von der späten zu unterscheiden. Bei den Nachkommen stellten sich die erwarteten Kombinationen in folgendem Verhältnis dar: 111 begrannt spät (inkl. intermediär): 36 unbegrannt spät (inkl. intermediär): 27 begrannt früh: 5 unbegrannt früh. Hieraus geht klar hervor, daß diese beiden Eigenschaften unabhängig voneinander vererbt werden.

Homologie des Caudata-Genoms mit einem Genom von Ae. cylindrica. Den oben dargelegten Untersuchungen nach können die folgenden Befunde zum Beweise der Homologie des *Caudata*-Genoms mit einem der zwei Genome von *Ae. cylindrica* dienen.

1) Der Bastard $Ae. caudata \times Ae. cylindrica$ hat $7_{II} + 7_I$ Chromosomen bei der Reifungsteilung.

2) Die gefundene Häufigkeit der funktionsfähigen 7-chromosomigen Gameten des F_1 -Bastards steht im großen und ganzen im Einklang mit der theoretischen.

3) Bei der Rückkreuzung $F_1 \times Ae. caudata$ und ihrer Nachkommenschaft ergab sich eine normal fertile Pflanze mit 7 Bivalenten, die in jeder Hinsicht mit *Ae. caudata* vollkommen identisch war.

4) Ferner ist betreffs der morphologischen Eigenschaften dieser Pflanzen mit 7 Bivalenten die einfache MENDELSche Vererbung anzunehmen.

Das Resultat der Karyotypanalyse stimmt vollkommen mit demjenigen der Genomanalyse überein (SENJANINOVA-KORCZAGINA, 1932).

Die genomatische Formel für *Ae. cylindrica* wurde bereits in der II. Mitteilung durch CCDD ausgedrückt (KIYARA, 1931). Weil *Ae. caudata* kein mit der Dinkelreihe des Weizens (ABD) homologes Genom besitzt (vgl. VI. Mitt.), muß das gemeinsame Genom von *Ae. caudata* und *Ae. cylindrica* C sein. Das C-Genom von *Ae. caudata* sei mit dem Buchstaben C_{caud} und das von *Ae. cylindrica* mit C_{cyl} bezeichnet (KIYARA, 1940). Ersteres ist völlig austauschbar mit C_{cyl} , d.h. die Rekombination zwischen beiden Genomen hat keinen Einfluß auf die Fruchtbarkeit. Die bifaktorielle Spaltung der morphologischen Eigenschaften muß wirklich auf einer Rekombination von zwei bestimmten Chromosomen beruhen. Bei der für die Untersuchung gebrauchten Art (*Ae. caudata* L. var. *polyathera* BOISS.) sind die Seitenährchen lang begrannt, während eine andere Varietät (var. *dichasians* ZHUK.), welche in unserem Sortiment lange fehlte, unbegrannt ist. Aus der Rückkreuzung $F_1 \times Ae. caudata$ var. *polyathera* ist es uns tatsächlich gelungen, die Varietät *dichasians* neu zu erzeugen. Die neu hervorgebrachte unbegrannte Rasse unterscheidet sich dadurch, daß sie sich etwas zugespitzt bis kurz begrannt zeigt, von der alten völlig unbegrannten Rasse.

2. $F_1 \times Ae. cylindrica$ und Nachkommen

Schwankung der Chromosomenzahl und Fruchtbarkeit. Bei der Rückkreuzung mit dem 28-chromosomigen Elter *Ae. cylindrica* wurde eine Pflanze (Nr. 235) im Jahre 1936 erhalten, die 27 somatische

Tabelle 4. Häufigkeit der verschiedenen Kombinationsweisen der meiotischen Chromosomen in den PMZ aus 27-chromosomigen Pflanzen (Nr. 235 und ihre Nachkommen)

Nr. der Pflanze	Kombinationsweise						Summe
	$1_{III}+12_{II}$	$13_{II}+1_I$	$12_{II}+3_I$	$11_{II}+5_I$	$1_{III}+11_{II}+2_I$	$2_{III}+10_{II}+1_I$	
Nr. 235	22	11	7	—	—	—	40
Nachkommen	19	22	11	1	2	2	57
Summe	41	33	18	1	2	2	97

Chromosomen hatte (Tab. 1). In der I. Metaphase trat bei Nr. 235 meist $1_{III}+12_{II}$ auf. Außer dieser Konfiguration wurden $13_{II}+1_I$ und $12_{II}+3_I$ beobachtet. Tabelle 4 zeigt die Häufigkeit der Kon-

jugationsmodi bei den 27-chromosomigen Individuen (Nr. 235 und ihr gleichchromosomiger Nachkomme). Vereinzelt wurden die Konfigurationen $2_{III}+10_{II}+1_I$, $1_{III}+11_{II}+2_I$, $11_{II}+5_I$ bei den Nachkommen festgestellt.

Bei der Rückkreuzung Nr. 235 ♀ × *Ae. cylindrica* ♂ wurden ferner 8 27- und 2 28-chromosomige Individuen konstatiert (Tab. 5). Die Nachkommen von Nr. 235 waren meistens 27- oder 28-chromosomig; nur eine 29-chromosomige Pflanze war darunter (Tab. 6).

Tabelle 5. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Kreuzung Nr. 235 × *Ae. cylindrica* und ihre Fertilität

Kombinationsweise	$1_{III}+12_{II}$	$13_{II}+1_I$	14_{II}	$1_{IV}+12_{II}$	Summe
Anzahl der Pflanzen	6	2	1	1	10
Fertilität (%)	48.8	41.4	(62.5) ¹⁾	65.1	

1) Isoliert.

Tabelle 6. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Nachkommenschaft von Nr. 235 und ihre Fertilität

Kombinationsweise	$1_{III}+12_{II}$	$13_{II}+1_I$	14_{II}	$1_{IV}+12_{II}$	$13_{II}+1_I$ +fr.	$14_{II}+1_I$	Summe
Anzahl der Pflanzen	11	7	11	5 + 1 ²⁾	1	1	37
Fertilität (%)	41.2	36.2	60.0	49.5 8.3	32.6	(80.8) ¹⁾	

1) Isoliert.

2) Ein Chromosom des tetrapartiten Komplexes ist klein; manchmal werden ein Tripartites und ein Fragmentchromosom beobachtet.

Unter den 27-chromosomigen Nachkommen konnten wir der Chromosomenkombination nach 2 Kategorien unterscheiden. Die erste hat meist ein Tripartites, das oft $1_{II}+1_I$ oder 3_I bildet, wie bei Nr. 235 (vgl. Tab. 4). Diese Pflanze sei einfachheitshalber mit $1_{III}+12_{II}$ bezeichnet. Das Tripartite war meist V-förmig, doch trat hier, wenngleich selten, auch die Y-förmige Anordnung auf. Bei der zweiten wurde kein Tripartites gefunden; sie wies die Konfiguration $13_{II}+1_I$ (selten $12_{II}+3_I$) auf.

Tabelle 7. Häufigkeit der verschiedenen Kombinationsweisen der meiotischen Chromosomen in den PMZ aus einer Pflanze mit $1_{IV}+12_{II}$

$1_{IV}+12_{II}$	14_{II}	$1_{III}+12_{II}+1_I$	$13_{II}+2_I$	Summe
20	19	8	3	50

Die 28-chromosomigen Nachkommen lassen sich wieder in zwei Gruppen einteilen. Die eine ist dadurch charakterisiert, daß sie oft ein Tetrapartites hat, die andere dadurch, daß das Komplexchromosom fehlt. Bei der ersteren Gruppe wurde meist die Konfiguration $1_{IV}+12_{II}$ oder 14_{II} beobachtet, selten dagegen $1_{III}+12_{II}+1_I$ und nur vereinzelt $13_{II}+2_I$ (Tab. 7). Wir wollen

diese Pflanzen einfachheitshalber mit $1_{IV} + 12_{II}$ bezeichnen. Im allgemeinen wurde das N-förmige Tetrapartite beobachtet; oft trat auch der U-förmige Komplex auf. Bei den Pflanzen mit nur 14_{II} wurde selten eine geringe Anzahl abweichender Chromosomenkombinationen $13_{II} + 2_I$ gefunden, wie bei der reinen Art *Ae. cylindrica*. Ausnahmsweise hatte eine 28-chromosomige Pflanze fast immer $13_{II} + 2_I$, wo das eine univalente Chromosom wahrscheinlich ein Chromosomenfragment darstellte und deutlich kleiner war als das andere. Ein Chromosom des tetrapartiten Komplexes war bei einer Pflanze mit $1_{IV} + 12_{II}$ auch so klein, so daß wir diesen Komplex vom tripartiten nicht leicht zu unterscheiden vermochten. Doch löst sich dieser Komplex oft in ein Tripartites und ein kleines Univalentes auf. Beim 29-chromosomigen Nachkommen wurden die Konfigurationen $14_{II} + 1_I$ und $1_{III} + 13_{II}$ beobachtet.

Nr. 235 hatte nur 10.3% ige Fruchtbarkeit. Die Fertilität bei der Rückkreuzung bzw. bei der Nachkommenschaft aus Selbstbestäubung im Jahre 1937 ist aus Tabelle 5 bzw. 6 zu ersehen. Im allgemeinen wiesen die Pflanzen mit verschiedener Chromosomenkombination in der Rückkreuzung eine höhere Fruchtbarkeit auf als in der Nachkommenschaft aus Selbstbestäubung. Bei der Rückkreuzung besitzen alle Pflanzen mindestens zwei vollständige Genome von *Ae. cylindrica* (CD), was ihnen eine höhere Fertilität sichert.

Eine Pflanze mit $14_{II} + 1_I$ zeigte höchste Fruchtbarkeit. Die Fruchtbarkeit der Pflanzen mit 14_{II} war auch hoch, ebenso wie bei der reinen Art *Ae. cylindrica* (Tab. 3). Die Pflanzen mit $1_{IV} + 12_{II}$ wiesen hingegen eine niedrigere Fruchtbarkeit auf als die mit 14_{II} . Ferner war eine Pflanze mit $13_{II} + 1_I + 1_{fr}$. niedrig fertil (32.6%) und eine mit $12_{II} + 1_{IV}$ (einem kleinen Chromosom des Komplexes) zeigte eine ganz geringe Fertilität (8.3%). Die 27-chromosomigen Pflanzen waren im großen und ganzen weniger fertil als die 28-chromosomigen. Unter 27-chromosomigen Individuen zeigte $1_{III} + 12_{II}$ auch eine etwas höhere Fruchtbarkeit als $13_{II} + 1_I$.

Nachkommen der 27-chromosomigen Pflanzen. Tabelle 8 bringt die Chromosomenzahlschwankung in der weiteren Generation der 27-chromosomigen Pflanzen im Jahre 1938. Aus einer Pflanze mit

Tabelle 8. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Nachkommenschaft der 27-chromosomigen Pflanzen im Jahre 1938

Eltern	Kombinationsweise				Summe
	$1_{III} + 12_{II}$	$13_{II} + 1_I$	14_{II}	$1_{IV} + 12_{II}$	
$1_{III} + 12_{II}$	5	0	6	4	15
$13_{II} + 1_I$			8		8

$1_{III}+12_{II}$ ergaben sich Individuen mit $1_{III}+12_{II}$, $13_{II}+1_I$, 14_{II} und $1_{IV}+12_{II}$, ähnlich wie bei Nr. 235 (vgl. Tab. 6), während bei der Pflanze mit $13_{II}+1_I$ alle Individuen zu dem tetraploiden Zustande zurückkehrten.

Nachkommen der 28-chromosomigen Pflanzen. Die Pflanzen mit 14_{II} zeigten immer die konstante Chromosomenzahl 28. Bei der Nachkommenschaft der Pflanzen mit $1_{IV}+12_{II}$ ergaben sich in den Jahren 1938–1940 33 Pflanzen mit 14_{II} und 55 mit $1_{IV}+12_{II}$ (Tab. 9). Das

Tabelle 9. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Nachkommenschaft der 28-chromosomigen Pflanzen in den Jahren 1938–1940 und ihre Fertilität

Jahr	Eltern	Kombinationsweise				Summe
		14_{II} (Fertilität %)	$1_{IV}+12_{II}$ (Fertilität %)	$14_{II}+1_I$	$13_{II}+1_I$	
1938	14_{II}	3				3
	$13_{II}+1_I+fr.$	1				1
	$1_{IV}+12_{II}$	16	23	1		40
	$14_{II} (1_{IV}+12_{II})^{1)}$				3	3
1939	14_{II}	3 (74.6)				3
	$1_{IV}+12_{II}$	9 (81.3)	16 (67.1)			25
	$14_{II} (1_{IV}+12_{II})^{1)}$	11 ²⁾ (78.2)				11
1940	$1_{IV}+12_{II}$	8 (77.8)	16 (71.1)			24

1) Sehr selten wurde die Konfiguration $1_{IV}+12_{II}$ beobachtet und nur manchmal $13_{II}+2_I$.

2) Bei einigen Pflanzen trat manchmal die Konfiguration $13_{II}+2_I$ auf.

Verhältnis ist demnach ungefähr $1:2>$. Bei einigen Pflanzen mit $1_{IV}+12_{II}$ trat in den Jahren 1939–1940 das O-förmige Tetrapartite außer dem N- oder U-förmigen auf. Abbildung 2, *b–d* zeigt die verschiedenen Chromosomenkombinationen einer der oben beschriebenen Pflanzen. Bei der Nachkommenschaft einer Pflanze mit $12_{II}+④^{1)}$ wurden ferner bis 2 Komplexchromosomen beobachtet; die Konfigurationen waren z.B. $2_{IV}+10_{II}$, $1_{IV}+1_{III}+10_{II}+1_I$ usw.. 2 Tetrapartite zeigten einmal „interlocking“ (Abb. 2, *f*). Aus den Rückkreuzungen von $1_{IV}+12_{II} \times Ae. cylindrica$ ergaben sich im Jahre 1940 14 Pflanzen mit 14_{II} (Abb. 2, *a*) und 17 mit $1_{IV}+12_{II}$ (Abb. 2, *e*) (Tab. 10). Ihr Verhältnis ist demnach ungefähr $1:1$. Im allgemeinen waren die Pflanzen mit 14_{II} etwas fertiler als die mit $1_{IV}+12_{II}$ (Tab. 9 und 10).

Tabelle 10. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Kreuzung $1_{IV}+12_{II} \times Ae. cylindrica$ im Jahre 1940 und ihre Fertilität

Kombinationsweise	14_{II} (Fertilität %)	$1_{IV}+12_{II}$ (Fertilität %)
Anzahl der Pflanzen	14 (72.6)	17 (72.3)

1) ④ bedeutet ein O-förmiges Tetrapartites.

Abb. 2. I. Metaphase in PMZ der Pflanzen in der Nachkommenschaft von $F_1 \times Ae. cylindrica$. Vergr. 1375.

Die Tri- und Tetrapartiten und Univalenten sind in sämtlichen Abbildungen schwarz.
 a) 14_{II} , b) $13_{II}+2_I$, c) $4+11_{II}+2_I$, d) e) $1_{IV}+12_{II}$, f) $2_{IV}+10_{II}$, g) $1_{III}+12_{II}+2_I$, h) $14_{II}+2_I$.

Eine Pflanze mit $13_{II}+1_I+1_{fr}$ kehrte in der nächsten Generation zu dem tetraploiden Zustand 14_{II} zurück (Tab. 9). Bei der 28-chromosomigen wurden ausnahmsweise 2 Pflanzen gefunden, bei denen sehr selten die Konfiguration $1_{IV}+12_{II}$ außer 14_{II} beobachtet wurde, und zwar schied sich ein Bivalentes leicht in 2 Univalente.

Eine Pflanze mit solcher Kombination hatte ein U-förmiges Tetrapartites und stammte von einer Pflanze mit $1_{IV}+12_{II}$ (1937); ihre Nachkommen wiesen im Jahre 1938 alle $13_{II}+1_I$ auf. Eine andere Pflanze stammte von einer solchen mit $14_{II}+1_I$ (1938), in deren Nachkommenschaft 11 Pflanzen mit 14_{II} auftraten, von denen einige manchmal die Konfiguration $13_{II}+2_I$ hatten (Tab. 9).

Nachkommenschaft der 29- und 30-chromosomigen Pflanzen. Bei der Nachkommenschaft der Pflanze mit $14_{II}+1_I$ ($1_{III}+13_{II}$) wiesen die Pflanzen mit 14_{II} bedeutend viel mehr Vertreter auf, als die mit $14_{II}+1_I$ [manchmal $1_{III}+13_{II}$, selten $1_{III}+12_{II}+2_I$ (Abb. 2, g)] (Tab. 11). Die Fruchtbarkeit war aber im ersteren Falle im

Tabelle 11. Häufigkeit der Pflanzen mit verschiedenen Chromosomenkombinationen in der Nachkommenschaft der 29- und 30-chromosomigen Pflanzen in den Jahren 1938-1940 und ihre Fertilität

Jahr	Eltern	Kombinationsweise					Summe
		14_{II} (Fertilität%)	$1_{IV}+12_{II}$ (Fertilität%)	$14_{II}+1_I$ (Fertilität%)	15_{II} (Fertilität%)	$14_{II}+2_I$ (Fertilität%)	
1938	$14_{II}+1_I$	15 (31.5)	6 (31.2)	11 (36.7)	2 (4.9)	1 (15.3)	35
1939	$14_{II}+1_I$	3	1	1			5
	15_{II}			8			8
	$14_{II}+2_I$			1		1	2
1940	$14_{II}+1_I$	22 (80.4)	2 (86.6)	2 (83.9)			26

großen und ganzen niedriger als im letzteren. Ferner traten oft Pflanzen mit $1_{IV}+12_{II}$, selten solche mit 15_{II} oder $14_{II}+2_I$ auf. Die Pflanze mit 15_{II} wies die niedrigste Fruchtbarkeit (4.9%) auf; die Chromosomenzahl aller ihrer Nachkommen war unerwartet 29 und zeigte die Konfiguration $14_{II}+1_I$ ($1_{III}+13_{II}$). Aus einer Pflanze mit $14_{II}+2_I$, deren Fruchtbarkeit nur 15.3% war, erhielt man die Pflanzen mit $14_{II}+1_I$ und $14_{II}+2_I$ (Abb. 2, h).

Betrachtung über die Chromosomenzahlschwankung. Die 27-chromosomige Pflanze (Nr. 235) aus der Rückkreuzung $F_1 \times Ae. cylindrica$ ist höchstwahrscheinlich durch die Verschmelzung einer 13-chromosomigen Eizelle des F_1 -Bastards mit einem 14-chromosomigen Spermakern von *Ae. cylindrica* entstanden. Die Konjugationsweise der 27 Chromosomen weicht von der normalen ($2n-1$)-Pflanzen ab, wo man immer $(n-1)_{II}+1_I$ beobachtet hat. Es besteht darüber kein Zweifel, daß es sich hier um ein Chromosom von den 13 Chromosomen aus F_1 handelt, welches mit 2 *Cylindrica*-Chromosomen 1_{III} , $1_{II}+1_I$ oder 3_I bildet.

Die 14 Chromosomen von *Ae. cylindrica* werde ich einfach mit $12+ab+cd$ bezeichnen. Falls man annimmt, daß ein Chromosom

bc, welches aus einem Segmentaustausch zwischen ab und cd entstanden,¹⁾ in der 13-chromosomigen Eizelle enthalten ist, lassen sich die Konfigurationen $12_{II} + 1_{III} \begin{pmatrix} ab & cd \\ & bc \end{pmatrix}$, $12_{II} + 1_{II} \begin{pmatrix} ab \\ | \\ bc \end{pmatrix} + 1_I(cd)$ oder $12_{II} + 3_I(ab + bc + cd)$ leicht erklären. Weiter sei angenommen, daß die Konjugation zwischen dem Chromosom ab und bc stärker als die zwischen bc und cd sei.

Indem wir diese 2 Voraussetzungen machen, wollen wir versuchen, die Schwankung und die Konjugationsweise der Chromosomen bei den Nachkommen von Nr. 235 zu demonstrieren. Die Gameten der 27-chromosomigen Pflanze haben demnach außer 12 normalen Chromosomen die folgenden, je nachdem sich die 3 Chromosomen ab, bc und cd verteilen:

1) $\frac{ab \ cd}{bc}$ zahlreich,	2) $\frac{bc \ cd}{ab}$ oft,
3) $\frac{ab \ bc}{cd}$ selten,	4) $\frac{ab \ bc \ cd}{(steril)}$ sehr selten.

Die erste Verteilung dürfte am häufigsten sein, während die vierte, wo die Gameten mit nur 12 Chromosomen wohl kaum funktionsfähig sind, sehr selten auftritt. Bei Anerkennung der 2. Voraussetzung ergibt es sich zweifellos, daß der zweite Fall etwas häufiger beobachtet wird als der dritte. Bei der Selbstbestäubung der 27-chromosomigen Pflanzen dürften die Gameten mit $12 + ab + cd$ bei der Konkurrenz in der Befruchtung überhand nehmen, besonders bei den Pollenkörnern.

Alle von Nr. 235 überhaupt mögliche Nachkommenschaft ist im Schema I zusammengestellt. Dieses wurde in so viele Quadrate eingeteilt, wie es der Häufigkeit der Nachkommen entspricht. Von den Kombinationen dürften die mit einem Sternchen nicht lebensfähig sein, da bei ihnen nämlich ein Chromosomsegment (a oder d) gänzlich fehlt. Tatsächlich dürften auch die mit kleinen Buchstaben bezeichneten Kombinationen kaum vorkommen.

Zwei Kombinationen, hier in fettem Druck wiedergegeben, treten gleichzahlreich auf. Die obere (14_{II}) ist identisch mit der reinen

1) Bei dem F_1 -Bastard sind außer $7_{II} + 7_I$ oft 1-2 Trivalente zu bemerken, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde. Demnach müßten 1-2 semihomologe Chromosomen zwischen C- und D-Genom vorhanden sein. Durch Annahme eines „Crossing-over“ zwischen den semihomologen Chromosomen, das von KOSTOFF (1936) sowie von KIHARA und NISHIYAMA (1937) festgestellt wurde, ließe sich ebenfalls die Schwankung der Chromosomenzahl in der Nachkommenschaft von Nr. 235 gut verstehen, ganz ebenso wie bei der oben erwähnten Translokation. Falls man nämlich annimmt, daß ein kleines Mittelstück zwischen den 2 Chromosomen ab und cd miteinander übereinstimmt, könnten wir ein neues Chromosom bc erhalten.

Schema I. Mögliche Kombinationen in der Nachkommenschaft von

$$12_{II} + 1_{III} \begin{pmatrix} ab & cd \\ & bc \end{pmatrix}$$

♀ \ ♂	12+ab+cd zahlreich	12+bc+cd oft	12+ab+bc selten
12+ab+cd zahlreich	14_{II} $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ ab & cd \end{pmatrix}$	$1_{IV} + 12_{II}, 14_{II}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ bc & cd \end{pmatrix}$	$1_{IV} + 12_{II}, (14_{II})$ $13_{II} + 2_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & bc \\ ab & cd \end{pmatrix}$
12+bc+cd oft	$1_{IV} + 12_{II}, 14_{II}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ bc & cd \end{pmatrix}$	14_{II} $= 12_{II} + \begin{pmatrix} bc & cd \\ bc & cd \end{pmatrix}$	$1_{IV} + 12_{II}, 13_{II} + 2_I$ $= 12_{II} + ab \begin{pmatrix} bc \\ bc \end{pmatrix} cd$
12+ab+bc selten	$1_{IV} + 12_{II}, 13_{II} + 2_I, (14_{II})$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & bc \\ ab & cd \end{pmatrix}$	$1_{IV} + 12_{II}, 13_{II} + 2_I$ $= 12_{II} + ab \begin{pmatrix} bc \\ bc \end{pmatrix} cd$	* 14_{II} $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & bc \\ ab & bc \end{pmatrix}$
12+bc zahlreich	$1_{III} + 12_{II}, 13_{II} + 1_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ & bc \end{pmatrix}$	* $13_{II} + 1_I, (1_{III} + 12_{II})$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} bc & cd \\ bc & cd \end{pmatrix}$	* $13_{II} + 1_I, 1_{III} + 12_{II}$ $= 12_{II} + ab \begin{pmatrix} bc \\ bc \end{pmatrix}$
12+ab oft	$13_{II} + 1_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab \\ ab \end{pmatrix} + cd$	$1_{III} + 12_{II}, 13_{II} + 1_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ & bc \end{pmatrix}$	* $13_{II} + 1_I, 1_{III} + 12_{II}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab \\ ab \end{pmatrix} bc$
12+cd selten	$13_{II} + 1_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} cd \\ cd \end{pmatrix} + ab$	* $13_{II} + 1_I, (1_{III} + 12_{II})$ $= 12_{II} + bc \begin{pmatrix} cd \\ cd \end{pmatrix}$	$1_{III} + 12_{II}, 13_{II} + 1_I$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & cd \\ & bc \end{pmatrix}$
12+ab+bc+cd sehr selten	$14_{II} + 1_I, 1_{III} + 13_{II}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} cd & ab \\ cd & ab \end{pmatrix} bc$	$14_{II} + 1_I, 1_{III} + 13_{II}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} cd & bc \\ cd & bc \end{pmatrix} + ab$	$14_{II} + 1_I, (1_{III} + 13_{II})$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} ab & bc \\ ab & bc \end{pmatrix} + cd$

Art *Ae. cylindrica* und die untere ($1_{III} + 12_{II}$) gleich Nr. 235. In der Tat wurden 17 Pflanzen mit 14_{II} und 16 mit $1_{III} + 12_{II}$ erhalten (Tab. 6 und 8). Ihr Verhältnis ist demnach ungefähr 1:1. Zweitens müssen, wie sich aus dem Schema ergibt, die Pflanzen mit $1_{IV} + 12_{II}$ bzw. $13_{II} + 1_I$ oft auftreten. In Wirklichkeit wurden 10 bzw. 7 Pflanzen mit den entsprechenden Kombinationen beobachtet.

In Schema I wird meist ein Tetrapartites durch die Kombination $(bc + cd) + (ab + cd)$, selten durch $(ab + bc) + (ab + cd)$ gebildet. Dagegen kommt fast nie die Kombination $(ab + bc) + (bc + cd)$ vor. Das Tetrapartite $\begin{pmatrix} ab & cd \\ | & || \\ bc & cd \end{pmatrix}$ wird oft in 2 Bivalente $\begin{pmatrix} ab & cd \\ | & || \\ bc & cd \end{pmatrix}$ aufgelöst, während aus dem Komplex $\begin{pmatrix} ab & bc \\ || & | \\ ab & cd \end{pmatrix}$ manchmal $1_{II} + 2_I$ $\begin{pmatrix} ab \\ || + bc + cd \\ ab \end{pmatrix}$ oder selten 2_{II} $\begin{pmatrix} ab & bc \\ || & | \\ ab & cd \end{pmatrix}$ entsteht. Ebenfalls wird bei der Kombination $13_{II} + 1_I$ im oberen Falle das Univalente durch das Chromosom cd und im unteren durch ab gebildet.

Wir wollen weiter durch die gleiche Annahme die Chromosomenzahlschwankung in den Folgegenerationen erklären, wofür die Schemata II und

Schema II. Mögliche Kombinationen in der Nachkommenschaft von $12_{II} + 1_{IV}$ $\begin{pmatrix} ab & cd \\ | & || \\ bc & cd \end{pmatrix}$

$\sigma \backslash \varphi$	$12 + ab + cd$	$12 + bc + cd$
$12 + ab + cd$	14_{II} $\begin{pmatrix} ab & cd \\ & \\ ab & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + $	$1_{IV} + 12_{II}, 14_{II}$ $\begin{pmatrix} ab & cd \\ & \\ bc & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} \\ \end{pmatrix}$
$12 + bc + cd$	$1_{IV} + 12_{II}, 14_{II}$ $\begin{pmatrix} ab & cd \\ & \\ bc & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + \begin{pmatrix} \\ \end{pmatrix}$	14_{II} $\begin{pmatrix} bc & cd \\ & \\ bc & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + $

Schema III. Mögliche Kombinationen in der Nachkommenschaft von $14_{II} + 1_I$ $\begin{pmatrix} cd & ab \\ || & | \\ cd & ab \end{pmatrix} (= 12_{II} + || + || \begin{pmatrix} bc \\ || \end{pmatrix})$

$\sigma \backslash \varphi$	$12 + ab + cd$	$12 + ab + bc + cd$
$12 + ab + cd$	14_{II} $\begin{pmatrix} ab & cd \\ & \\ ab & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + $	$14_{II} + 1_I, 1_{III} + 13_{II}$ $\begin{pmatrix} cd & ab \\ & \\ cd & ab \end{pmatrix} \begin{pmatrix} bc \\ \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + \begin{pmatrix} bc \\ \end{pmatrix}$
$12 + ab + bc + cd$	$14_{II} + 1_I, 1_{III} + 13_{II}$ $\begin{pmatrix} cd & ab \\ & \\ cd & ab \end{pmatrix} \begin{pmatrix} bc \\ \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + \begin{pmatrix} bc \\ \end{pmatrix}$	15_{II} $\begin{pmatrix} ab & bc & cd \\ & & \\ ab & bc & cd \end{pmatrix}$ $= 12_{II} + + + $

III einzusehen sind. Schema II bringt die möglichen Kombinationen bei der Nachkommenschaft der Pflanzen mit $12_{II} + 1_{IV}$ $\begin{pmatrix} ab & cd \\ | & || \\ bc & cd \end{pmatrix}$, wo das Zahlenverhältnis von 14_{II} und $1_{IV} + 12_{II}$ ungefähr $1:2 >$ ist (Tab. 9). In diesem Falle müssten die Pollenkörner mit $12 + ab + cd$ bei der Befruchtung etwas tüchtiger sein, als die mit $12 + bc + cd$. Bei der Rückkreuzung $12_{II} + 1_{IV}$ $\begin{pmatrix} ab & cd \\ | & || \\ bc & cd \end{pmatrix} \times Ae. cylindrica$ ist auch das entsprechende Verhältnis $1:1$ (Tab. 10). Die Kombinationen der Nachkommen der 29-chromosomigen Pflanze $\begin{pmatrix} cd & ab \\ || & | \\ cd & ab \end{pmatrix}$ sind in Schema III zusammengestellt (Tab. 11).

Zusammenfassung der Ergebnisse

1) Der Bastard *Ae. caudata* L. ($n = 7$) $\times$ *Ae. cylindrica* Host ($n = 14$) hat $7_{II} + 7_I$ bei der Reifungsteilung der PMZ. Das gemeinsame Genom beider Arten ist C, weil mit der Dinkelreihe von *Triticum* (ABD) *Ae. caudata* kein homologes Genom hat, während *Ae. cylindrica* ein homologes (D) aufweist.

2) Die Beobachtungen bei der Rückkreuzung $F_1 \times Ae. caudata$ haben folgendes ergeben. Das *Caudata*-Genom (C_{caud}) ist völlig austauschbar mit dem C_{cyl} -Genom von *Ae. cylindrica*. Die Rekombination zwischen beiden Genomen hat keinen Einfluß auf die Fruchtbarkeit. Auch die morphologischen Eigenschaften lassen einfach die MENDELSche Vererbung erkennen, was auf der Rekombination der betreffenden Chromosomen beruht.

3) Auf Grund der Rückkreuzung $F_1 \times Ae. cylindrica$ war eine Pflanze 27-chromosomig. Die Erklärung für die Chromosomenzahl-schwankung bei den Folgegenerationen dieser Pflanze wurde gerade oben gegeben, wonach diese Schwankung eben auf der reziproken Translokation zwischen 2 Chromosomen des F_1 -Bastards beruht. Diese Translokation kann entweder zwischen 2 Chromosomen des gleichen Genoms (C oder D) oder zwischen dem C- und D-Chromosom stattfinden.

Zum Schluß möchten wir hinzufügen, daß wir der Japanischen Gesellschaft zur Förderung der Zytologie für die gewährte finanzielle Unterstützung zur Ausführung dieser Arbeit zu großem Dank verpflichtet sind.

Zitierte Literatur

- Kihara, H. 1931. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. II. *Aegilotriticum* und *Aegilops cylindrica*. Cytologia 2.
- 1937a. *Idem*. VII. Kurze Übersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934–36. Mem. Coll. Agric., Kyoto Imp. Univ. 41.
- 1937b. Morphology, fertility and chromosomes of back-cross hybrids, (*Aegilops caudata* $\times$ *cylindrica*) $\varphi \times$ *caudata* σ (A. prel. note) (Japanisch). Jap. Jour. Genet. 13.
- 1940. Verwandtschaft der *Aegilops*-Arten im Lichte der Genomanalyse. Ein Überblick. Züchter 12.
- Kihara, H. und Lilienfeld, F. 1935. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. VI. Weitere Untersuchungen an *Aegilops* $\times$ *Triticum*- und *Aegilops* $\times$ *Aegilops*-Bastarden. Cytologia 6.
- Kihara, H. und Matsumura, S. 1940. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. XII. Schlußmitteilung. Jap. Jour. Bot. 11.
- Kihara, H. und Nishiyama, I. 1937. Possibility of crossing-over between semi-homologous chromosomes from two different genoms. Cytologia FUJII-Jub. Vol.
- Kostoff, D. 1936. Studies on polyploid plants. XII. Polyploid forms in *Triticum* experimentally produced. Bull. Acad. Sci. URSS.
- Senjaninova-Korczagina, M. 1932. Karyo-systematical investigation of the genus *Aegilops* L. Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant-Breed. Ser. 2, 1.