

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung (Erwin Baur-Institut)  
Köln-Vogelsang

DAS PACHYTÄN UND DER WEITERE ABLAUF DER MEIOSE  
IN DIPLOIDEN SOLANUM-ARTEN UND -BASTARDEN

Von

KARL-HARTMUT FRHR. V. WANGENHEIM

Mit 27 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Februar 1957)

Inhalt	Seite
Einleitung . . . . .	671
Material und Methode . . . . .	672
Untersuchungen über den Ablauf der Meiose . . . . .	673
A. Der normale Ablauf bei <i>S. vernei</i> , <i>S. simplicifolium</i> und <i>S. polyadenium</i> . . . . .	673
B. Veränderungen der Chromosomenstruktur durch Fixierung und Präparation . . . . .	675
C. Diploide Bastarde . . . . .	678
I. Pachytän S. 678. — II. Die späteren meiotischen Stadien S. 681.	
Besprechung der Ergebnisse . . . . .	685
A. Die Struktur der Pachytänchromosomen . . . . .	685
B. Differenzierung der Genome . . . . .	686
C. Basiszahl bei <i>Solanum</i> -Arten . . . . .	687
D. Reziproke Differenzen . . . . .	687
Zusammenfassung . . . . .	688
Literatur . . . . .	689

**Einleitung**

Bei einer Reihe von diploiden *Solanum*-Bastarden fand PROPACH (1940) in Metaphase-I der Meiose keinerlei Anzeichen für eine strukturell-genomatische Differenzierung der vereinigten Arten, sondern eine auffallend regelmäßige Bivalentpaarung. Er glaubte deshalb annehmen zu müssen, daß sich die Artentwicklung in dieser Gattung auf faktorieller Basis vollzogen hat.

Eine Reihe weiterer Bastardierungsversuche bestätigte die Ansicht PROPACHS insofern, als alle Bastarde aus diploiden *Solanum*-Arten eine sehr regelmäßige Bivalentpaarung aufwiesen (vgl. SWAMINATHAN und HOWARD 1953). Erst HOWARD und SWAMINATHAN (1952) konnten nachweisen, daß die Paarungsaffinität zwischen den Genomen einiger diploider Arten herabgesetzt ist. Diesen Nachweis konnten die Autoren nur führen, indem sie die Häufigkeit der Multivalente von Amphidiploiden und von Autotetraploiden miteinander verglichen. Die Autoren kamen zu dem Schluß, daß zwischen den Genomen der bisher gekreuzten diploiden Arten nicht mehr als höchstens kryptische Strukturdifferenzen (STEBBINS 1947) bestehen.

GOTTSCHALK (1954a, b) und PETERS (1954, GOTTSCHALK und PETERS 1954, 1955, 1956) untersuchten die Verteilung von Hetero- und Euchromatin bei Pachytänchromosomen und stellten an Hand dieses Merkmals Diagramme der Genome (Pachytänanalysen) einer größeren Zahl von *Solanum*-Arten auf. Der Vergleich dieser Diagramme ergab erhebliche Differenzen, die die Autoren zu weitgehenden Schlüssen über systematische Verwandtschaft, Entstehung von Polyploidie, Basiszahlen und Phylogenie einzelner Chromosomen veranlaßten.

Die genomatischen Verhältnisse bei *Solanum* haben eine große Bedeutung für die Kartoffelzüchtung, da die Wildarten eine große Reserve günstiger Gene darstellen (RUDORF und Mitarbeiter 1951, 1952, 1954, 1957). Bei dem Vorliegen größerer Strukturdifferenzen würden sich bei der Einkreuzung von Wildarten in die Kulturkartoffel Schwierigkeiten durch das Ausbleiben von Faktorenaustausch ergeben, indem das Ziel, nur wünschenswerte Erbträger zu übertragen, nicht immer erreicht werden könnte. Es erschien deshalb angebracht, zunächst das Pachytän von diploiden Artbastarden zu untersuchen. Bei diesen war zu erwarten, daß die elterlichen Chromosomen zur Paarung kommen und Differenzen relativ übersichtlich zutage treten müssen. Besonderer Wert wurde hierbei auf die Ausarbeitung einer geeigneten Präparationsmethode gelegt.

### Material und Methode

Samen aus der Kreuzung *S. vernei* BITT. et WITTM. × *S. jamatinae* BITT. et WITTM.<sup>1</sup> war freundlicherweise von Herrn Dr. ROSS, Köln-Vogelsang, aus den Kreuzungen *S. vernei* × *S. toralapanum* CARD. et HAWKES, *S. verrucosum* SCHLECHTD. × *S. vernei* und *S. vernei* × *S. simplicifolium* BITT. von Herrn Dr. HAWKES, Birmingham, zur Verfügung gestellt worden. Weitere Kreuzungen *S. vernei* × *S. simplicifolium* und reziprok, *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx* JUZ. et BUK. und *S. goniocalyx* × *S. chacoense* BITT. wurden aus dem Material des Institutes hergestellt. Jeweils eine Hälfte der Bastarde<sup>2</sup> wurde im Gewächshaus und die andere im Freiland kultiviert, wobei allerdings die im Gewächshaus gehaltenen Bastarde nur sehr vereinzelt zur Blüte kamen. Die diploiden Arten *S. vernei*, *S. simplicifolium* und *S. polyadenium* GREENM. entstammen ebenfalls dem Sortiment des Institutes.

Die cytologische Bearbeitung der Meiose von *Solanum*-Arten wird im wesentlichen durch schlechte Fixierbarkeit erschwert, die vermutlich durch die Dicke der Antherenwände hervorgerufen wird. Die Antheren wurden aus diesem Grunde

<sup>1</sup> Es handelt sich um die Sortimentsnummer EBS 250, die von Dr. BRÜCHER, damals Tucuman, zugesandt wurde. HAWKES (1957) vermutete, daß *S. jamatinae* ein Bastard zwischen *S. kurtzianum* und *S. chacoense* sein könnte. ROSS (mündliche Mitteilung) studierte das lebende Material und stellte dabei fest, daß mehrere aufeinanderfolgende Selbstzungsnachkommenschaften völlig einheitlich waren. Hiernach und nach den taxonomischen Kriterien scheint die Nummer EBS 250 das echte *S. jamatinae* BITT. et WITTM. zu sein.

<sup>2</sup> Ich danke Herrn Dr. ROSS und Herrn Mag. FRANSEN für ihre freundliche Hilfe bei der Kontrolle, daß es sich bei den aufgezogenen Sämlingen um die fraglichen Bastarde handelte.

angestochen und das Fixierungsgemisch (CARNOY, abs. Alkohol: Eisessig 3:1) im Vakuum einer Wasserstrahlpumpe infiltriert. Trotz der Aufbewahrung im Kühlraum bei Temperaturen um 0° C fand eine Alterung des fixierten Materials statt, und es kam aus diesem Grunde fast ausschließlich frisch fixiertes Material zur Untersuchung. Jedoch auch hierbei waren wirklich gute Fixierungen nur unter einer größeren Zahl von Präparaten zu finden. Eine Ursache hierfür mag in dem unterschiedlichen physiologischen Zustand der Pflanzen zu suchen sein, der auch bei ähnlichen Untersuchungen (LIMA-DE-FARIA 1952) eine Bedeutung für die Qualität der Fixierungen hatte. Bei schlechter gelungenen bzw. gealterten Fixierungen kam es im Pachytän zur Verschmelzung der Chromomeren, und es entstanden Verklebungen.

Die bereits früher verwendete Orceinfärbung (v. WANGENHEIM 1954) erwies sich für das Pachytän von *Solanum* nicht immer als ausreichend. Einige Versuchserien ergaben eine ausgezeichnete Färbung der Präparate, indem zuerst mit dem Feulgenschen Reagens und dann mit Orcein gefärbt wurde. Die für die Feulgensfärbung notwendige Hydrolyse (6 min in N-HCl bei 60° C) mazeriert gleichzeitig. Die Pollenmutterzellen lassen sich dadurch leichter von den Antherenwänden lösen, vereinzeln, in Orcein anfärben und quetschen.

Der Pollen wurde zur Beurteilung seiner Qualität in Lakto-Phenol-Fuchsin gequollen und angefärbt. Der Anteil an morphologisch normal gebauten Pollenkörnern wurde geschätzt.

### Untersuchungen über den Ablauf der Meiose

#### *A. Der normale Ablauf bei S. vernei, S. simplicifolium und S. polyadenium*

Die Kerne der Pollenmutterzellen werden im Leptotän als dünne Fadengerüste sichtbar, und es scheint noch kein besonderer Größenunterschied zwischen den Chromomeren zu bestehen. Im frühen Zygotän entstehen dickere Stellen teils durch den Beginn der Paarungen, teils durch Kontraktion. Im späteren Zygotän werden die Chromomeren deutlicher, und es wird erkennbar, daß Paarung und Kontraktion in der Mitte, vermutlich beiderseits des Centromers, beginnen und mit einer Größenzunahme der Chromomeren einhergehen (Abb. 1 früheres, Abb. 2 späteres Stadium).

Nach Beendigung der Paarung im Pachytän (Abb. 3) ist zu erkennen, daß die Chromomeren meist paarweise angeordnet sind. Manchmal scheinen die Chromomeren jedoch ungleich groß zu sein, oder es scheint ein Chromomer dem Partnerchromosom ganz zu fehlen. Chromomerenlose Fibrillen wurden an diesen Stellen nicht beobachtet. Allerdings erschwert die geringe Größe der Strukturen, die dicht an der Grenze der lichtmikroskopischen Auflösbarkeit liegt, die Entscheidung, ob es sich um tatsächliche Strukturunterschiede handelt.

Chromomeren sind in den distalen Chromosomenarmen, d. h. im euchromatischen Teil der Chromosomen, bereits erkennbar, ehe sich die Chromosomen völlig gepaart haben (Abb. 1, 2, 16, 19). Auch nach vollzogener Paarung laufen diese Chromomeren nach Veränderung der

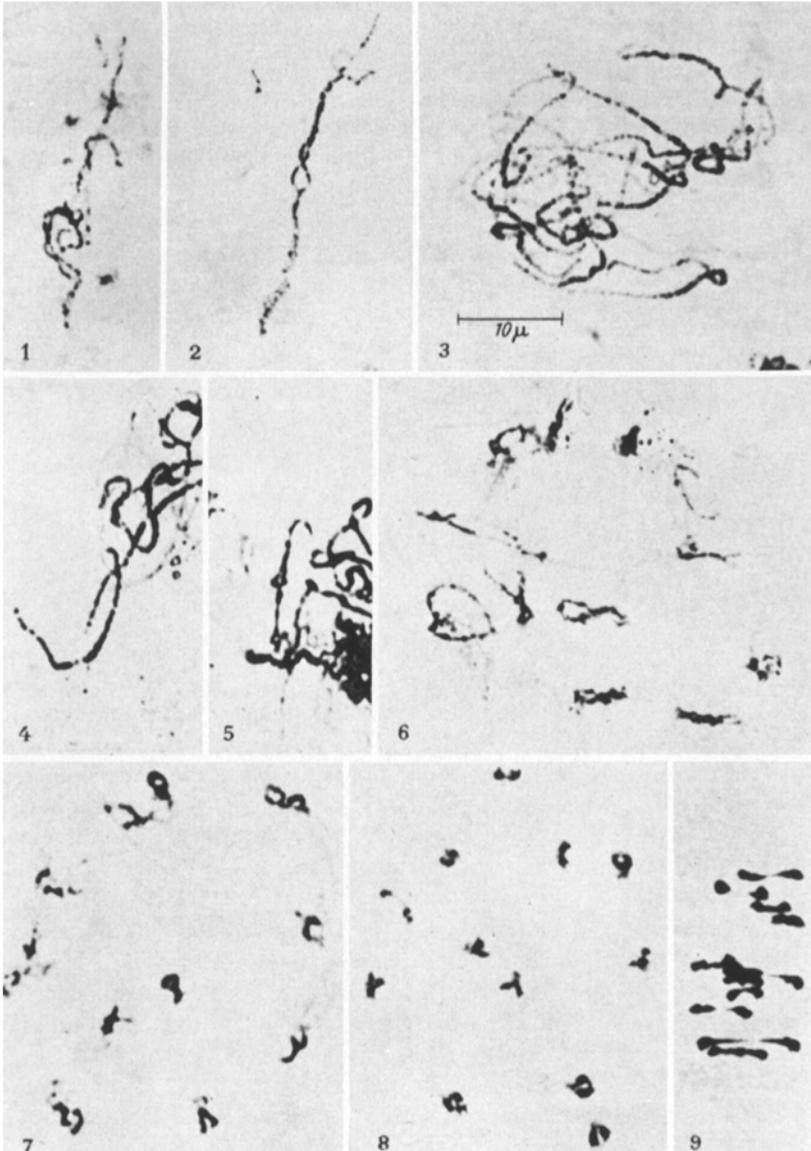


Abb. 1—9. Abb. 1—3. *S. vernei*. Abb. 1. Beginnende Zygotänpaarung. Abb. 2. Späteres Zygotän. Abb. 3. Pachytän — Abb. 4—8. *S. polyadenium*. Abb. 4. Spätes Pachytän. Abb. 5. Übergang zum Diplotän. Abb. 6. Das noch relativ unübersichtliche und schwer zu präparierende frühe Diplotän. Es ist erkennbar, daß Ort und Anzahl der Chiasmen unterschiedlich sind. Abb. 7 Spätes Diplotän. Abb. 8. Diakinese. — Abb. 9. *S. simplicifolium*, Metaphase-I. Abb. 1—9 1400 × vergr.

mikroskopischen Einstellung nicht zusammen. Die Chromomeren im euchromatischen Teil können deshalb nicht erst durch Torsion beider Chromosomen umeinander entstehen, wie es LINNERT (1955a, b) teilweise bei *Salvia* und *Aquilegia* vermutet.

Im Verlauf des Pachytäns erscheinen die Chromosomen kompakter und stärker angefärbt (Abb. 4). Besonders die Chromomeren beiderseits des Centromers lassen sich nicht mehr einzeln unterscheiden, und es scheint zu einem Zusammenschluß mehrerer zu kommen, durch den die Chromosomenstruktur der späteren Stadien vorbereitet wird. Bei diesem Vorgang gehen die Chromomeren des heterochromatischen Teils beiderseits des Centromers offensichtlich voraus und erscheinen dadurch schon frühzeitig größer als die Chromomeren des euchromatischen Teils.

Diese Beobachtungen zeigen, daß Hetero- und Euchromatin bei *Solanum* ebenso wie u. a. bei *Secale* und *Agapanthus* (LIMA-DE-FARIA 1952, 1954) eine Feinstruktur besitzen und bei ihnen eine Kontraktion stattfindet, die ihren Anfang beiderseits des Centromers nimmt und zu den Enden hin fortschreitet.

Abb. 5 zeigt, wie die Kontraktion gegen Ende des Pachytäns weiter zunimmt und die Gemini sich schließlich in der Mitte voneinander lösen. Dieses führt zu den charakteristischen Erscheinungen des frühen (Abb. 6) und späten (Abb. 7) Diplotäns, wobei die Chromosomen auseinanderweichen, soweit sie nicht durch Chiasmen zusammengehalten werden, die sich meist an den Chromosomenenden befinden. Erst in diesen Stadien beginnt eine annähernde Übersichtlichkeit der Kerne, so daß sich die Paarungsverhältnisse ganzer Pollenmutterzellen (PMZ) überblicken lassen. Bei Auszählungen in der Diakinese (Abb. 8, Tabelle 1) wurden keinerlei Anzeichen für Multivalentbildungen gefunden. Bei *S. polyadenium* waren in 50 Diakinesekernen und in 10 übersichtlichen Diplotänkernen auch kein einziges Mal Univalente, und die Zahl an Ringbivalenten gegenüber Stabbivalenten war auffallend hoch im Vergleich zu den anderen Arten *S. vernei* und *S. simplicifolium*. Aber auch diese Arten hatten eine sehr regelmäßige Bivalentbildung. Die späteren Stadien (Abb. 9, Tabelle 1) waren bei den ungekreuzten Wildarten ebenfalls sehr regelmäßig. Bei *S. simplicifolium* wurde in Anaphase-I nur in einem Fall eine Chromatinbrücke gefunden.

#### *B. Veränderungen der Chromosomenstruktur durch Fixierung und Präparation*

Pachytänuntersuchungen sind von vornherein dadurch erschwert, daß sie ohne eine Ausbreitung der Chromosomen, d. h. ohne die Veränderung der natürlichen Lage, nur schwer möglich sind. Es gibt durchaus Fixierungsmittel, mit denen sich die Struktur der Chromosomen besser erhalten läßt als mit Alkohol-Eisessig, sie härten die Gewebe

Tabelle 1. *Ablauf der Meiose in den*

Art bzw. Kreuzung	Pachytän	Diakinese			
		Anzahl PMZ	Paarungen je PMZ		
			Bivalente ins- gesamt	Ring- bi- valente	Uni- valente
<i>S. vernei</i> . . . . . (TUB.)	regelmäß. Bivalent- Paarung	50	11,92	1,20	0,16
<i>S. simplicifolium</i> . . . . . (TUB.)	desgl.	50	11,96	1,00	0,08
<i>S. polyadenium</i> . . . . . (POLYAD.)	„	50	12,00	7,04	0,00
<i>S. vernei</i> × <i>S. simplicifolium</i> . . . . . (TUB. × TUB.)	„	50	11,90	1,10	0,20
<i>S. simplicifolium</i> × <i>S. vernei</i> . . . . . (TUB. × TUB.)	„	50	11,92	3,56	0,16
<i>S. simplicifolium</i> × <i>S. goniocalyx</i> . . . . . (TUB. × TUB.)	„	50	11,84	1,78	0,32
<i>S. vernei</i> × <i>S. famatinae</i> . . . . . (TUB. × TUB.)	„	—	—	—	—
<i>S. verrucosum</i> × <i>S. vernei</i> . . . . . (DEM. × TUB.)	„	50	11,90	1,66	0,20
<i>S. goniocalyx</i> × <i>S. chacoense</i> . . . . . (TUB. × COM.)	„	50	11,94	0,72	0,12
<i>S. vernei</i> × <i>S. toralapanum</i> . . . . . (TUB. × MEG.)	„	—	—	—	—

TUB. = Reihe der *Tuberosa* RYDB. POLYAD. = Reihe der *Polyadenia* BUK.  
 DEM. = Reihe der *Demissa* BUK. COM. = Reihe der *Commersoniana* BUK.  
 MEG. = Reihe der *Megistacroloba* CARD. et HAWKES.

## untersuchten Arten bzw. Arthybriden

Verteilung der Chromosomen in Anaphase-I. Anzahl PMZ mit		Pflanze Nr.	Tetradenstadium	Morphologisch normaler Pollen in %
12:12	11:13			
— <sup>1</sup>	—	16	regelmäßige Tetradenbildung	70
—	—	17	desgl.	85
—	—	20	„	95
35	0	34/81 <sup>3</sup>	„	60
		7/8	„	65
		7/9	„	85
		7/10	„	80
		7/11	„	50
		7/8 G <sup>2</sup>	„	80
		7/9 G	„	60
		7/10 G	„	80
		7/11 G	„	90
		43/68 G	„	60
25	0	8/13	} häufiger Ausfall der meiotischen Teilung, Kerne degenerieren teilw. } häufiger Ausfall der meiotischen Teilung, Kerne degenerieren	} 10—30, Riesen- pollen 0 0
		8/12		
		10/15		
		9/13 G		
24	1	12/16	desgl.	0
		13/17	„	0
		13/18	„	0
		14/19	„	vereinzelt
		14/20	„	0
—	—	32/73	regelmäßige Tetradenbildung	85
		32/74	desgl.	85
		32/76	„	85
24	1	36/85	„	85
		36/86	„	80
		36/87	„	90
		36/88	„	80
		36/66 G	„	95
		36/70 G	„	90
24	1	27/89	„	85
		28/64	„	80
		28/52 G	„	70
—	—	35/84	„	65
		35/82	„	80

<sup>1</sup> Nicht ausgezählt.<sup>2</sup> G = im Gewächshaus kultivierter Sämling.<sup>3</sup> Die Nummern derjenigen Pflanzen, bei denen der ganze Ablauf der Meiose untersucht wurde, sind kursiv gedruckt.

aber so sehr, daß diese sich nicht mehr ausreichend quetschen lassen. Aus diesem Grunde muß das Gemisch von CARNOY trotz seiner Nachteile bis jetzt als das für Quetschpräparate geeignetste angesehen werden. Als erschwerender Faktor kommt weiter hinzu, daß *Solanum* sich fixierungstechnisch besonders schwer bearbeiten läßt.

Verklebungen und artifizielle Chromatinbrücken wurden bei früheren und den vorliegenden Untersuchungen an *Solanum* nicht nur im Pachytän, sondern auch im schwer zu präparierenden Diplotän wie in allen anderen Stadien der Meiose und der Mitose beobachtet. Abb. 10 zeigt, wie Schlingen im Pachytän „zusammenlaufen“ und in ähnlicher, vielleicht weniger auffälliger Weise, sehr leicht natürliche Strukturen vertauschen können. Besonders empfindlich gegenüber weniger guten Fixierungen und Präparationen sind im Pachytän die kleineren Chromomeren auf den distalen Chromosomenarmen. Auf dem freiliegenden Chromosom in Abb. 11 und dem oberen Arm des Chromosoms in Abb. 12 sind diese Chromosomenpartien auf diese Weise fast zu glatten Strängen verschmolzen. Die größeren Chromomeren beiderseits des Centromers waren etwas resistenter, und es entstand so das typische Bild der „partiell heterochromatischen“ Chromosomen.

Sehr unzuverlässig sind die Angaben über Chromosomenlängen. Abb. 13 und 14 entstammen demselben Präparat und weisen ungefähr dasselbe Stadium auf. Die Zelle in Abb. 13 erhielt jedoch mehr Druck als diejenige in Abb. 14, und die Chromosomen sind deshalb in ersterer deutlich länger ausgezogen. Die am stärksten gequetschten Zellen sind am übersichtlichsten, und daraus folgt, daß übersichtliche Chromosomen meist in mehr oder weniger gestreckter Form vorliegen. In Abb. 12 ist der obere Chromosomenarm erheblich gestreckt worden, ebenso die Chromosomen in Abb. 11 und 15. Es wurde beobachtet, daß Pachytänchromosomen sich wie Gummibänder bis auf mehr als die Länge von drei hintereinander liegenden normal gequetschten Kernen ausziehen ließen. Auch bei geringerer Streckung scheinen an einzelnen Stellen der Pachytänchromosomen Strukturveränderungen aufzutreten, wobei die besondere Lage der Chromosomen oder eine besondere Empfindlichkeit gerade dieser Stellen eine Rolle spielen kann (Abb. 18, s. Pfeile).

### C. Diploide Bastarde

#### I. Pachytän

Die Paarungsverhältnisse im Pachytän schienen bei allen untersuchten Bastarden praktisch gleich zu sein. Aus diesem Grunde soll das Pachytän gemeinsam für alle besprochen werden.

In übersichtlicheren Kernen (Abb. 13, 14) war bereits zu erkennen, daß die Paarung störungsfrei vor sich ging. Es ließen sich jedoch keine

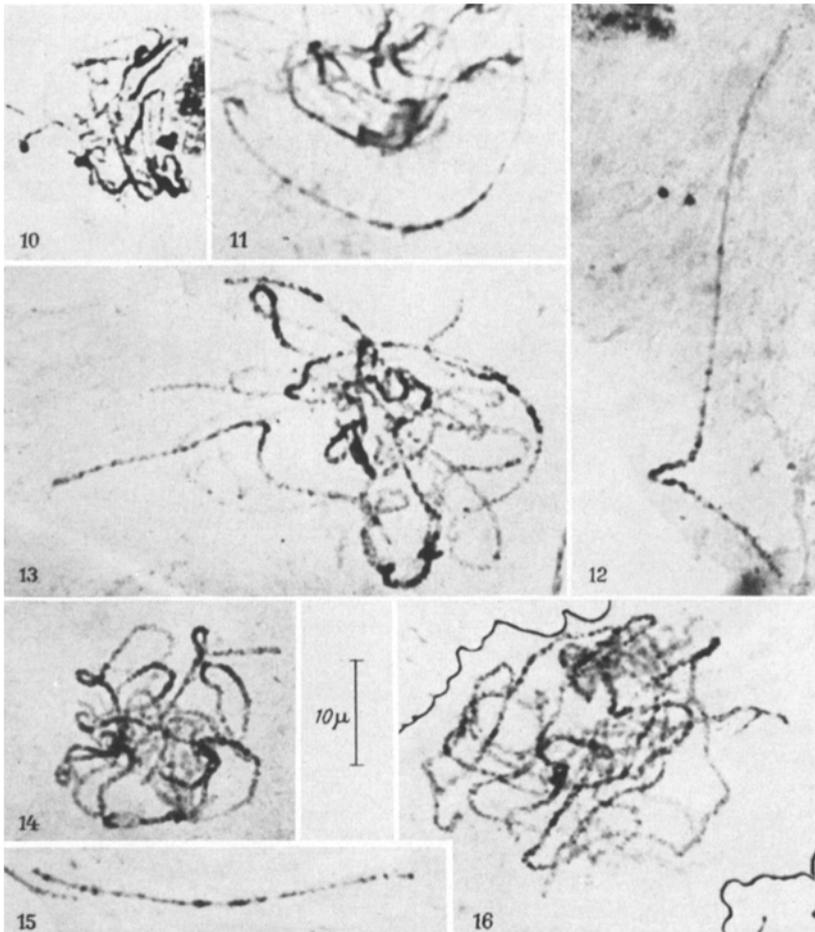


Abb. 10—15. Beispiele für artifizielle Veränderungen der Chromosomenstruktur im Pachytän. Abb. 10: *S. polyadenium*. Schlingenbildungen können zusammenfließen. Abb. 11: *S. vernei* × *S. simplicifolium*. Die kleineren Chromomeren auf den stark gestreckten distalen Chromosomenarmen sind zerstört. Abb. 12: *S. verrucosum* × *S. vernei*. Der obere Arm des Bivalents ist gestreckt und die kleineren Chromomeren sind zerstört. Abb. 13 und 14: *S. vernei* × *S. simplicifolium*. Die Pollenmutterzelle in Abb. 13 ist stärker gepreßt worden, und die Chromosomen sind daher deutlich mehr gestreckt als in Abb. 14. Abb. 15: *S. vernei* × *S. simplicifolium*. Gestrecktes Bivalent. Abb. 16: *S. verrucosum* × *S. vernei*, frühes Pachytän. Auch die distalen Arme der noch locker gepaarten Chromosomen lassen Chromomeren erkennen. Rechts blieb ein terminaler Abschnitt ungepaart. Abb. 10—16 1400 × vergr.

Kerne finden, in denen alle Bivalente gleichzeitig in ihrer vollen Länge einwandfrei zu verfolgen waren. Dieses ist in der großen Länge und der Zahl der Chromosomen begründet, durch welche zwangsläufig immer einige Chromosomen aufeinandergequetscht sein mußten und daher

unübersichtlich wurden. Um trotzdem eine genaue Aussage über die Paarungsverhältnisse machen zu können, wurden von je einem Bastard aus jeder Kreuzung 400—500 Bivalente, die sich ganz oder mindestens bis auf einen terminalen euchromatischen Teil eines Armes ganz übersehen ließen, auf ihre Paarung hin untersucht. Auf diese Weise konnte erwartet werden, daß jedes Bivalent mehrere Male erfaßt wurde, und

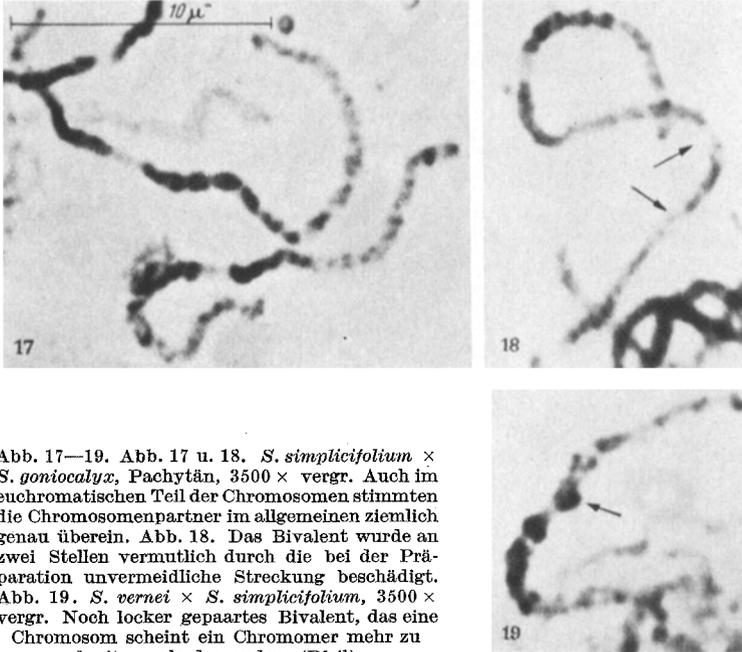


Abb. 17—19. Abb. 17 u. 18. *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx*, Pachytän, 3500 × vergr. Auch im euchromatischen Teil der Chromosomen stimmten die Chromosomenpartner im allgemeinen ziemlich genau überein. Abb. 18. Das Bivalent wurde an zwei Stellen vermutlich durch die bei der Präparation unvermeidliche Streckung beschädigt. Abb. 19. *S. vernei* × *S. simplicifolium*, 3500 × vergr. Noch locker gepaartes Bivalent, das eine Chromosom scheint ein Chromomer mehr zu besitzen als das andere (Pfeil)

es hätten sich chromosomale Differenzen durch Paarungsausfall, Schlingenbildung usw. bemerkbar machen müssen. Derartige Paarungsstörungen sind jedoch in keinem Fall gefunden worden. Nur einmal trat eine Erscheinung auf, die als Paarungsausfall angesehen werden könnte (Abb. 16 rechts). Es kann sich hier jedoch nicht um einen Paarungsausfall auf Grund von ausgeprägten artspezifischen Inhomologien handeln, da das Stadium sehr früh ist (die Paarung der Gemini im übrigen Kern ist noch relativ locker, und die Ausprägung der heterochromatischen Zonen ist noch nicht sehr fortgeschritten) und eine derartige Erscheinung unter 450 Bivalenten in fortgeschrittenen Pachytänstadien aus derselben Kreuzung (*S. verrucosum* × *S. vernei*) nicht wieder gefunden wurde. Die Paarungen waren im Gegenteil auffallend regelmäßig, und größere Strukturelemente wurden von den Partnern

stets gemeinsam getragen (s. auch Abb. 11—15). Auch die kleineren Chromomeren in den distalen Chromosomenarmen schienen im allgemeinen paarweise nebeneinander zu liegen (Abb. 16—18). In einigen Fällen schienen jedoch einzelne Chromomeren unterschiedlich groß zu sein, oder ein Chromomer schien ganz auf dem Partnerchromosom zu fehlen. Die Aussage darüber, ob es sich hierbei um tatsächliche, sehr geringe Strukturunterschiede handelt, stieß auf die gleichen Schwierigkeiten wie bei den ungekreuzten Arten. Nur einmal konnte dieses bei einem Bivalent genauer verfolgt werden, das noch nicht sehr eng gepaart war, und bei dem der eine Partner anscheinend ein Chromomer mehr besaß als der andere (Abb. 19). Diese Differenzen sind allerdings sehr geringfügig, da es sich jeweils nur um nicht mehr als ein Chromomer gleichzeitig zu handeln scheint (mehrere wären aufgefallen). Es ist zudem noch nicht erwiesen, daß es sich bei ihnen um artspezifische Strukturunterschiede handelt, da hierzu erst der Nachweis erbracht werden müßte, daß die Strukturunterschiede bei Bastarden mit verschiedenen Eltern aus derselben Kreuzung konstant an derselben Stelle auftreten.

## II. Die späteren meiotischen Stadien

In den Bastarden aus der Kreuzung *S. vernei* × *S. simplicifolium* war die Meiose sehr regelmäßig (Abb. 20), und es ließ sich in der Diakinese gegenüber den ungekreuzten Arten nur eine geringe, statistisch nicht signifikante Erhöhung der Häufigkeit von Univalenten beobachten. Die Verteilung der Chromosomen in der Anaphase-I war sehr regelmäßig 12:12. Das Tetradenstadium war fast störungsfrei, nur bei den Bastarden 7/9 und 7/11 fand sich unter je 200 Tetraden eine Pollenmutterzelle, bei der die 2. Teilung ausgefallen war und sich „Dyaden“ gebildet hatten. Der Pollen war bei den meisten Bastarden dieser Kreuzung sehr gut (s. Tabelle 1; Abb. 21).

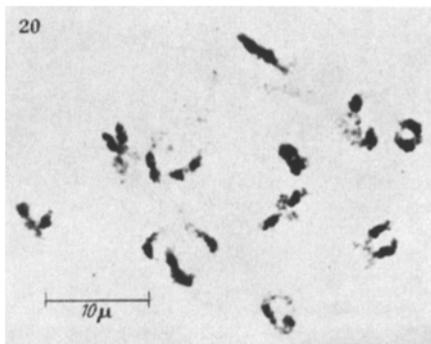


Abb. 20. *S. vernei* × *S. simplicifolium*. Regelmäßige Bivalentpaarung in der Diakinese

In der reziproken Kreuzung *S. simplicifolium* × *S. vernei* fiel von vornherein auf, daß zwei Bastarde gar keinen und zwei Bastarde nur wenig Pollen bildeten. Bei der mikroskopischen Untersuchung dieses Pollens wurde eine große Zahl erheblich vergrößerter Pollenkörner gefunden, während von vielen Pollenkörnern nur degenerierte Reste

sichtbar waren (Abb. 22). In der Diakinese wiesen diese Bastarde jedoch weniger Paarungsstörungen auf als diejenigen der reziproken Kreuzung, der Anteil an Ringbivalenten war ebenfalls höher, und die Verteilung der Chromosomen in der Anaphase-I verlief genauso glatt (Tabelle 1).

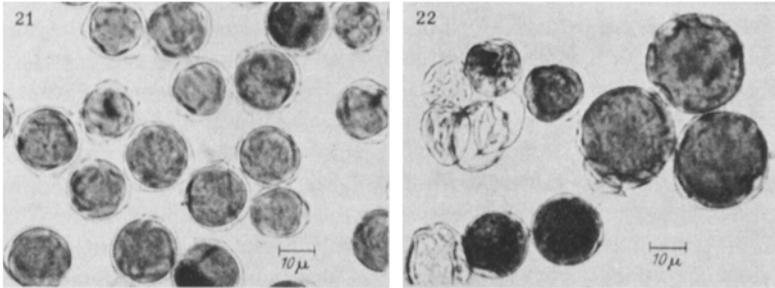


Abb. 21 u. 22. Abb. 21 zeigt den regelmäßig gebauten Pollen des Bastards *S. vernei* × *S. simplicifolium*. Abb. 22 einige typisch degenerierte und übergroße Pollenkörner des reziproken Bastards

Dieses zeigt, daß die mangelhafte Pollenfertilität keinesfalls durch mangelnde Paarungsfähigkeit hervorgerufen wird. Besonders in der Anaphase-II fiel dann aber auf, daß der Spindelmechanismus oft nicht

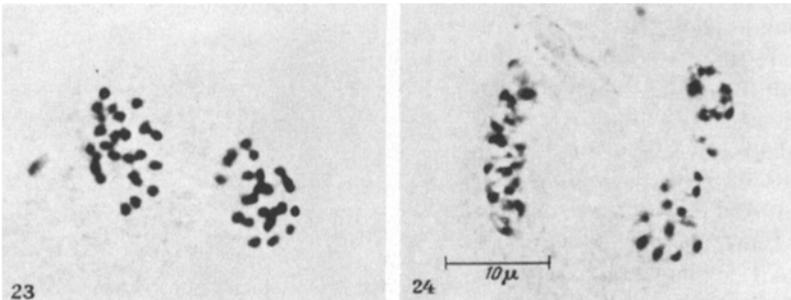


Abb. 23 u. 24. Anaphase-II und Telophase-II aus *S. simplicifolium* × *S. vernei*. Der Spindelmechanismus hat nach der zweiten meiotischen Teilung ausgesetzt, und je 24 Chromosomen werden in einem Kern vereinigt

wirksam war und die Chromosomenhälften in einer Platte zusammenblieben (Abb. 23 und 24). Im Tetradenstadium bildeten sich aus den Pollenmutterzellen nur zwei Pollenkörner („Dyaden“), die folglich die doppelte (unreduzierte) Chromosomenzahl enthielten (Abb. 25). Der Spindelmechanismus setzte manchmal schon bei der ersten meiotischen Teilung aus, so daß sich aus einer Pollenmutterzelle nur ein Pollenkorn („Monade“) bildete. Daneben fanden sich auch normale Tetraden. Bei den Bastarden 10/15 und 9/13 G, die gar keinen reifen Pollen hervorbrachten, starben die Kerne nach den früher oder später unterbundenen

meiotischen Teilungen regelmäßig ab, wie bei den Bastarden aus der Kreuzung *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx* ganz allgemein gefunden wurde (Abb. 27). Auch bei den Bastarden 8/12 und 8/13, die teilweise normale reife Pollenkörner und „Riesepollen“ bildeten, starben die Kerne häufig ab. Hieraus erklärt sich, daß beim Ausstäuben der Antheren nur wenig Pollen erschien.

Offenbar hatten bei diesen Bastarden jedoch Außeneinflüsse eine große Bedeutung für den Ablauf der Meiose und die Ausbildung des Pollens. Der Anteil an gut ausgebildeten Pollenkörnern in Proben, die an unterschiedlichen Tagen genommen wurden, schwankte bei ihnen

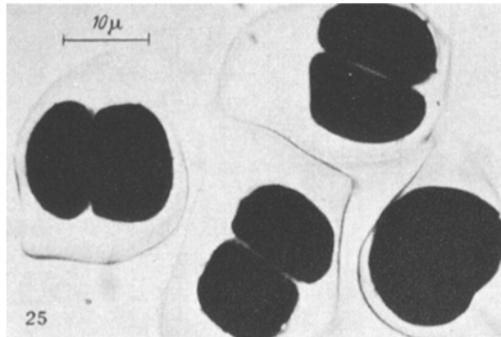


Abb. 25. *S. simplicifolium* × *S. vernei*. Im Tetradenstadium entstehen an Stelle von Tetraden Dyaden und folglich unreduzierte Pollenkörner

zwischen 10 und 30%. Ebenso schwankten die Auszählungen im Tetradenstadium. Ein Extrem stellte eine Fixierung dar, bei der im Tetradenstadium 5% der Pollenmutterzellen Monaden, 95% Dyaden (Abb. 25) und 0% Tetraden bildeten, während bei einer anderen Fixierung von demselben Bastard (8/13), die an einem anderen Tag genommen wurde, nur 0,5% der Pollenmutterzellen Monaden, 15% Dyaden, aber 84% Tetraden gebildet hatten. Messungen an den reifen Pollenkörnern ergaben, daß gegenüber dem normalen Pollen aus der Kreuzung *S. vernei* × *S. simplicifolium* (14–19  $\mu$ ) bei dem Pollen aus der reziproken Kreuzung (13–31  $\mu$ ) erhebliche Schwankungen auftraten (s. Abb. 26).

In der Kreuzung *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx* waren alle Bastarde, bis auf den Bastard 14/19, der einmal vereinzelt, halbwegs normal erscheinende Pollenkörner hervorbrachte, steril. Auch hier sind die Diakinese Paarungen noch als relativ regelmäßig zu bezeichnen. Die höhere Häufigkeit an Univalenten war im Vergleich mit *S. simplicifolium* nicht signifikant ( $P > 10\%$ ,  $\chi^2 = 2,52$ ,  $FG = 1$ ), obwohl es sich

bei dieser Kreuzung um die höchste gefundene Häufigkeit an Uni-valenten handelt (s. Tabelle 1). Meist lief auch die Anaphase-I regelmäÙig ab, sofern dieses Stadium noch erreicht wurde, und es wurde unter 25 derartigen Pollenmutterzellen nur eine gefunden, bei der ein Chromosom falsch verteilt war. Später degenerierten die Kerne (Abb. 27), die Pollenmutterzellen wurden nicht durchgeschnürt, und die Kerne lieÙen sich noch lange als dunkel gefärbte Zusammenballungen erkennen.

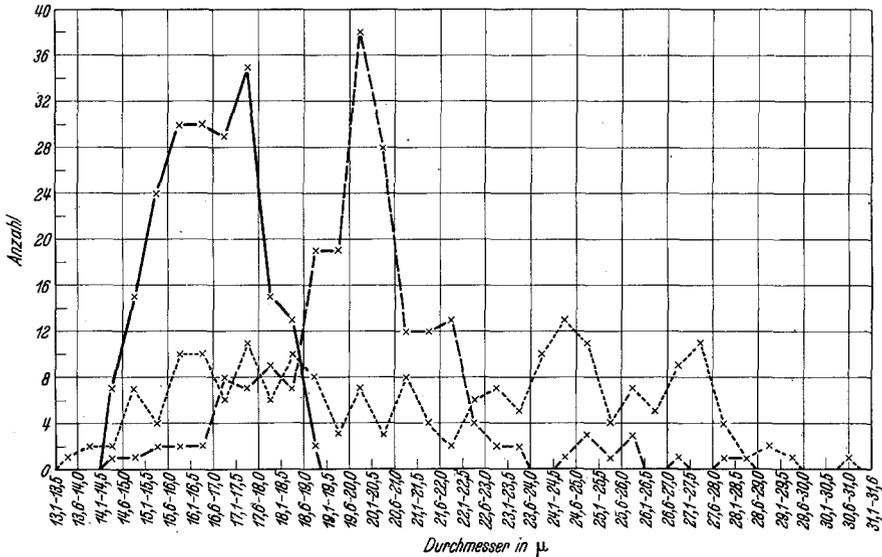


Abb. 26. Verteilung der Pollenkorn-Größen bei den reziproken Bastarden aus *S. vernei* und *S. simplicifolium*. (Es wurden 200 normal angefarbte Pollenkörner gemessen). *S. vernei* × *S. simplicifolium* (normal) × ——— ×; *S. simplicifolium* × *S. vernei* 8/13 × - - - - ×; *S. simplicifolium* × *S. vernei* 8/12 × - · - · - · ×

Es entstanden auch nichtdurchschnürte Pollenmutterzellen, die nur einen degenerierten Kern enthielten. Die Degeneration konnte demnach auch schon vor oder während der ersten meiotischen Teilung einsetzen. Die Antheren hatten zur Zeit der Reife die normale Länge, sie waren jedoch sehr dünn.

Aus der Kreuzung *S. vernei* × *S. famatinae* war nicht genug Material vorhanden, um auch hier die Diakinese und die Anaphase-I zu beobachten. Aus der ungestörten Pachytänpaarung, der regelmäßigen Tetradenbildung und dem ausgezeichneten Pollenbild ließ sich jedoch erkennen, daß hier keinerlei wesentliche Störungen vorliegen.

Obwohl die Kreuzungen *S. verrucosum* × *S. vernei*, *S. goniocalyx* × *S. chacoense* und *S. vernei* × *S. toralapanum* Inter-Series-Kreuzungen darstellen und man auf Grund der entfernteren systematischen Ver-

wandtschaft gerade hier Störungen erwarten würde, traten diese nicht auf. Das Pollenbild war im Gegenteil bei den Bastarden erstaunlich gut, und in den ersten beiden Kreuzungen konnte festgestellt werden, daß die Bivalentpaarungen in der Diakinese nur unwesentlich gestört waren. In Anaphase-I wurde unter 25 Pollenmutterzellen jeweils nur eine gefunden, bei der ein Chromosom falsch verteilt war. Bei der letzten



Abb. 27. Nach der Interkinese abgestorbene Kerne aus der Kreuzung *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx*

Kreuzung ließen sich diese Stadien aus Mangel an Material nicht beobachten. Aus den regelmäßigen Vorgängen im Pachytän und im Tetradenstadium sowie aus dem Pollenbild ließ sich jedoch entnehmen, daß hier keine nennenswerten Störungen vorliegen können.

### Besprechung der Ergebnisse

#### A. Die Struktur der Pachytänchromosomen

Mit der Feststellung der vorliegenden Arbeit, daß es sich bei den auch im euchromatischen Teil vorhandenen Strukturen nicht um Artefakte handeln kann, die durch Torsion der beiden Chromosomen ineinander entstanden sind, ergibt sich die Frage nach ihrer Entstehung. Auch LINNERT (1955a) fand bei *Salvia* im euchromatischen Teil der Chromosomen Strukturen, die die Autorin als fein verteiltes Heterochromatin auffaßt. Hiermit kommt bereits zum Ausdruck, daß die feineren Strukturen im euchromatischen Teil qualitativ dieselben sind wie die kompakteren im heterochromatischen. Diese Anschauung deckt sich mit den Befunden anderer Autoren (LIMA-DE-FARIA) und der vorliegenden Arbeit, in der die Bezeichnung Chromomeren gebraucht wird. Über die Art ihrer Entstehung läßt sich auf Grund ihrer meist geringen Größe im Lichtmikroskop nur schwer eine Aussage machen. Wie sich jedoch auch aus den vorliegenden Untersuchungen entnehmen läßt, dürfte es sich bei ihnen um Bildungszentren handeln, an denen die Struktur des Metaphasechromosoms vorbereitet wird.

Der Vergleich von unterschiedlichen Fixierungen zeigte, daß vor allem die kleineren Chromomeren im euchromatischen Teil nur bei guten Fixierungen sichtbar sind. Bereits HEILBORN (1939) bemerkte, daß die kleineren Chromomeren durch die „klassischen“ Methoden der Fixierung und Präparation zerstört würden, während die Gestalt der größeren

teilweise erhalten bliebe. Die Notwendigkeit des Quetschens bei Pachytänuntersuchungen zwingt jedoch leider dazu, das „klassische“, aber weniger härtende Carnoy-Gemisch noch heute zu benutzen, und Korrekturen sind bisher nur bei der Art und Weise des Fixierens, der Lagerungstemperatur, der Erhitzung bei den weiteren Manipulationen usw. anzubringen.

Artifizielle Veränderungen der natürlichen Pachytänstruktur durch Verschmelzung, Verklebung und die nur schwer zu vermeidende Streckung (s. S. 678) erschweren die Möglichkeit einer Pachytänanalyse bei *Solanum* sehr. LINNERT (1955a) bemerkte bei *Salvia* ebenfalls eine gewisse Variation der Chromosomenstrukturen. Ein nicht zu unterschätzendes Hindernis für die Pachytänanalyse bei *Solanum* ist darin zu sehen, daß sich die Chromosomen durch die regelmäßige Anordnung größerer Chromomeren in der Mitte und kleinerer an den Chromosomenenden bei besseren Fixierungen bzw. Präparationen nur wenig voneinander unterscheiden. Im Verlauf des Pachytäns findet noch dazu eine natürliche Kontraktion statt, die mit einer Vergrößerung der Chromomeren und damit mit einer Zunahme des Heterochromatins einhergeht. Der Grad des Heterochromatingehaltes läßt sich deshalb zwischen verschiedenen Arten im Pachytän nur sehr schwer vergleichen.

### B. Differenzierung der Genome

Die Herstellung von Bastarden erleichterte den Vergleich der Arten. Bei den Kreuzungen innerhalb der *Tuberosa* RYDBG. (*S. vernei* × *S. simplicifolium* und reziprok, *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx*, *S. vernei* × *S. jamatinae*) sind eindeutig distinkte Arten beteiligt. Die Inter-Series-Kreuzungen setzen sich jeweils aus einem Vertreter der *Tuberosa* und einem Vertreter der *Commersoniana* BUK. (*S. goniocalyx* × *S. chacoense*), der *Demissa* BUK. (*S. verrucosum* × *S. vernei*) und der *Megistacroloba* CARD. et HAWKES (*S. vernei* × *S. toralapanum*) zusammen. Es ist erstaunlich, daß sich im Pachytän zwischen diesen so sehr verschiedenen Arten keinerlei Paarungsstörungen auffinden ließen und es nur wenige Hinweise für sehr geringe eventuell mögliche Strukturverschiedenheiten gab. LIMA-DE-FARIA (1952) fand im Pachytän von Roggen, d. h. innerhalb einer allerdings fremdbefruchtenden Art, neben einzelnen größeren Strukturdifferenzen stets bei allen Chromosomenpaaren Stellen, an denen die Chromomeren ungleich groß erschienen oder ein Chromomer ganz fehlte. Man darf deshalb sagen, daß zwischen den Genomen der diploiden Arten, die den Reihen der *Tuberosa*, *Demissa*, *Commersoniana* und *Megistacroloba* angehören, keine wesentliche strukturell-genomatische Differenzierung stattgefunden hat und die Chromosomen praktisch gleich gebaut sind.

Dieses Ergebnis ist in Übereinstimmung mit den Ansichten von PROPACH (1940) und von HOWARD und SWAMINATHAN (1952, SWAMINATHAN und HOWARD 1953), die vermuteten, daß bei diesen Arten nur eine Artentwicklung auf faktorieller Basis vor sich gegangen wäre bzw. zwischen den Genomen nur kryptische Strukturdifferenzen (STEBBINS 1947) bestehen (s. S. 671). Ähnliche Verhältnisse, wenn auch nicht ganz so ausgeprägt, scheinen im Pachytän von *Gossypium*-Arten vorzuliegen (BROWN unveröffentlicht nach MENZEL 1955). Auch physiologisch haben sich die *Solanum*-Arten nicht weit voneinander entwickelt, denn sie lassen sich oft auffallend leicht miteinander kreuzen, und es handelt sich bei Kreuzungsbarrieren meist nur um quantitative Ursachen (v. WANGENHEIM 1957).

Die große Übereinstimmung der Genome steht jedoch im diametralen Gegensatz zu den Ergebnissen von GOTTSCHALK (1954a und b) und GOTTSCHALK und PETERS (1955, 1956) an diploiden Arten (ausgenommen *S. polyadenium*<sup>1</sup>). Diese Feststellung soll an dieser Stelle nicht weiter diskutiert und zusammen mit früheren theoretischen Untersuchungen (v. WANGENHEIM, FRANSEN und ROSS 1957) vorgelegt werden.

#### C. Basiszahl bei *Solanum*-Arten

Bei *S. vernei*, *S. simplicifolium* und *S. polyadenium* wurden in der Diakinese in keinem Fall höhere Konfigurationen als Bivalente gefunden. Bei *S. polyadenium* konnte dieses bis in das Diplotän hinein verfolgt werden. Weder im Pachytän noch in anderen Stadien konnte Sekundärpaarung wahrscheinlich gemacht werden. Der Autor zweifelt im Gegenteil daran, daß bei dem vorliegenden Material eine rein räumliche Annäherung auf Grund noch schwach vorhandener Homologien (= Sekundärpaarung) an Hand von Quetschpräparaten mit Sicherheit nachgewiesen werden kann, da die natürliche Lage in starkem Maße verändert wird.

Diese Ergebnisse stehen ebenfalls im Gegensatz zu den Ergebnissen der Autoren GOTTSCHALK und PETERS (1955, 1956, GOTTSCHALK 1954b) und auch GILLES (1956), die bei diesen Arten Multivalente und Sekundärpaarung gefunden zu haben glaubten und darin einen deutlichen Hinweis für die ursprüngliche Basiszahl  $x = 6$  bzw. niedriger als 12 sahen.

#### D. Reziproke Differenzen

Im Gegensatz zu den anderen Kreuzungen waren die Bastarde aus den Kreuzungen *S. simplicifolium* × *S. goniocalyx* und *S. simplicifolium*

<sup>1</sup> *Polyadenia* wurden in der vorliegenden Arbeit nicht in Form von Bastarden mit den anderen Arten untersucht.

× *S. vernei* steril bzw. in ihrer Fertilität herabgesetzt. Die Ursache kann nicht auf einer mangelnden Homologie der Chromosomen beruhen, da die Paarungen normal abliefen. Die Bastarde aus der Kreuzung *S. vernei* × *S. simplicifolium* waren sehr fertil, deshalb dürfte die Ursache in einem mütterlichen Einfluß zu suchen sein, der von *S. simplicifolium* ausgeht und vermutlich plasmatisch bedingt ist. Ein ähnlicher Fall von Sterilität, die durch mütterlichen Einfluß hervorgerufen wurde, ist von LAMM (1941) beschrieben worden. Die Sterilität dieser Bastarde (*S. tuberosum* × *S. curtilobum*) ging allerdings mit einem erheblichen Paarungsausfall einher. Plasmatische Differenzen konnte LAMM (1953) zwischen *S. tuberosum* und *S. acaule* nachweisen. KOOPMANS (1954) machte dasselbe für *S. phureja* (= *S. rybinii*) und *S. chacoense* wahrscheinlich.

Bemerkenswert ist der häufige Ausfall der zweiten meiotischen Teilung in den Pollenmutterzellen der Bastarde aus der Kreuzung *S. simplicifolium* × *S. vernei*, durch den die Reduktionsteilung rückgängig gemacht wird und es zur Bildung von vergrößerten Pollenkörnern kommt. Auf diese Weise dürften die „unreduzierten Gameten“ und damit die Bastarde mit einer erhöhten Chromosomenzahl entstehen, die bereits von OPPENHEIMER (1933), PROPACH (1938) u. a. beobachtet wurden und in Kreuzungen zwischen diploiden und polyploiden Formen oder zwischen Formen mit unterschiedlicher Wirksamkeit der Genome gesetzmäßig auftreten (v. WANGENHEIM 1957).

### Zusammenfassung

Bei der cytologischen Untersuchung von *Solanum*-Arten werden sehr leicht artifizielle Veränderungen der Chromosomenstruktur hervorgerufen.

Mit Hilfe einer verbesserten Fixierungs- und Färbetechnik wurde der Ablauf der Meiose bei diploiden *Solanum*-Arten und -Bastarden aus Kreuzungen innerhalb der *Tuberosa* und zwischen den Series *Tuberosa*, *Demissa*, *Commersoniana* und *Megistacroloba* untersucht.

Im Pachytän der Bastarde ließen sich trotz relativ weit entfernter systematischer Stellung keine Paarungsstörungen und nur wenige Hinweise für die Möglichkeit sehr geringer struktureller Differenzen auffinden, für die allerdings nicht nachgewiesen wurde, daß sie artspezifisch bedingt sind. Die Evolution der diploiden Arten dieser Series ist demnach im wesentlichen nicht den Weg einer strukturell-genomatischen Differenzierung gegangen.

Die Paarungen in der Diakinese und die Verteilung der Chromosomen in Anaphase-I waren ebenfalls sehr regelmäßig. Auftretende Sterilität bei Kreuzungen mit *S. simplicifolium* als Mutter beruhte nicht auf

mangelnder Homologie der Chromosomen. Reziproke Unterschiede zeigten dagegen, daß ein mütterlicher Einfluß besteht, der vermutlich plasmatisch bedingt ist. Der hierbei stattfindende Ausfall der Spindelwirkung in Anaphase-I und -II und die Entstehung von übergroßen Pollenkörnern zeigte die Entstehungsweise von unreduzierten Gameten. Diese Erscheinung war sehr variabel infolge von Außeneinflüssen.

### Literatur

- GILLES, A.: Recherches cytogénétiques sur les *Solanum* (Section *Tuberarium*). I. Nombres chromosomiques et association méiotiques. *Cellule* **57**, 7—31 (1955). — GOTTSCHALK, W.: Die Chromosomenstruktur der Solanaceen unter Berücksichtigung phylogenetischer Fragestellungen. *Chromosoma* **6**, 539—626 (1954a). — Die Grundzahl der Gattung *Solanum* und einiger *Nicotiana*-Arten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **67**, 369—376 (1954b). — GOTTSCHALK, W., u. N. PETERS: Die Chromosomenstruktur als Kriterium für Abstammungsfragen bei Tomate und Kartoffel. *Z. Pflanzenzüchtg* **34**, 71—84 (1954). — Die Chromosomenstruktur diploider Wildkartoffel-Arten und ihr Vergleich mit der Kulturkartoffel. *Z. Pflanzenzüchtg* **34**, 351—374 (1955). — Weitere Untersuchungen über die Morphologie der Pachytänchromosomen tuberarer *Solanum*-Arten. *Z. Pflanzenzüchtg* **36**, 421—433 (1956). — HAWKES, J. G.: Die Kartoffel. *Taxonomy, cytology and crossability*. In Handbuch der Pflanzenzüchtung, II. Aufl., Bd. 3, S. 1 ff. 1957. — HEILBORN, O.: On the structure of pachytene chromosomes in *Lilium*. *Hereditas* **25**, 102—108 (1939). — HOWARD, H. W., and M. S. SWAMINATHAN: Species differentiation in the Section *Tuberarium* of *Solanum* with particular reference to the use of interspecific hybridisation in breeding. *Euphytica* **1**, 20—28 (1952). — KOOPMANS, A.: Changes in sex in the flowers of the hybrid *Solanum rybinii* × *S. chacoense*. II. Plasmatic influences upon gene action. *Genetica* **27**, 273—285 (1954). — LAMM, R.: Varying cytological behaviour in reciprocal *Solanum* crosses. *Hereditas* **27**, 202—208 (1941). — Investigations on some tuberbearing *Solanum* hybrids. *Hereditas* **39**, 97—112 (1953). — LIMA-DE-FARIA, A.: Chromomere analysis of the chromosome complement of rye. *Chromosoma* **5**, 1—68 (1952). — Chromosome gradient and chromosome field in *Agapanthus*. *Chromosoma* **6**, 330—370 (1954). — LINNERT, G.: Die Struktur der Pachytänchromosomen in Euchromatin und Heterochromatin und ihre Auswirkung auf die Chiasmabildung bei *Salvia*-Arten. *Chromosoma* **7**, 90—128 (1955a). — LINNERT, G.: Über Chromosomenstrukturen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **68**, 15—16 (1955b). — MENZEL, M. Y.: A cytological method for genome analysis in *Gossypium*. *Genetics* **40**, 214—223 (1955). — OFFENHEIMER, H. C.: Cytogenetische Untersuchungen an Bastarden knollentragender *Solanum*-Arten. I. *S. chacoense* BITT. × *S. tuberosum* L. *Z. Vererbungslehre* **65**, 72—98 (1933). — PETERS, N.: Zytologische Untersuchungen an *Solanum tuberosum* und polyploiden Wildkartoffel-Arten. *Z. Vererbungslehre* **86**, 373—398 (1954). — PROPACH, H.: Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum* Sect. *Tuberarium*. IV. Tetraploide und sesquidiploide Artbastarde. *Z. Vererbungslehre* **74**, 376—387 (1938). — Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum* Sect. *Tuberarium*. V. Diploide Artbastarde. *Z. Vererbungslehre* **78**, 115—128 (1940). — RUDORF, W.: Der augenblickliche Stand und die Aussichten der Züchtung resistenter Sorten der Kartoffel. *Züchter* **24**, 48—55 (1954). — RUDORF, W., M.-L. BAERECKE, N. O. FRANDSEN, J. G. HAWKES, H. ROSS u. M. TORKA: Die Kartoffeln. In Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., Bd. 3, S. 1 ff. 1957. — RUDORF, W., u. H. ROSS: Grundlagen der Kartoffelzüchtung. *Züchter* **22**,

119—127 (1952). — RUDORF, W., u. P. SCHAPER: Grundlagen und Erkenntnisse der Züchtung krautfäulefester Kartoffelsorten. Z. Pflanzenzüchtg **30**, 29—88 (1951). — STEBBINS, G. L.: Types of polyploids: their classification and significance. Adv. Genet. **1**, 403—429 (1947). — SWAMINATHAN, M. S., and H. W. HOWARD: The cytology and genetics of the potato (*Solanum tuberosum*) and related species. Bibliogr. Genet. **16**, 1—192 (1953). — WANGENHEIM, K.-H. v.: Zur Ursache der Kreuzungsschwierigkeiten zwischen *Solanum tuberosum* L. und *S. acaule* BITT. bzw. *S. stoloniferum* SCHLECHTD et BOUCHÉ. Z. Pflanzenzüchtg **34**, 7—48 (1954). — Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Kreuzbarkeit bei *Solanum*-Arten. Z. Vererbungslehre **88**, 21—37 (1957). — WANGENHEIM, K.-H. v., N. O. FRANSEN u. H. ROSS: Über neue Ergebnisse zur Cytologie und verwandte Fragen bei *Solanum*. Z. Pflanzenzüchtg **37**, 41—76 (1957.)

Dr. K.-H. v. WANGENHEIM, Köln-Vogelsang,  
Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung