

Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium*

II. Triploide und tetraploide Artbastarde

VON

H. Propach

(Begonnen mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft)

Mit 4 Textfiguren

(Eingegangen am 21. März 1937)

Meine Untersuchungen an der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* wurden begonnen mit der Absicht, eine Genomanalyse durchzuführen. Hierzu gab die ausgeprägte Polyploidie der fertilen Wildspezies mit $2n = 24, 48$ und 72 Chromosomen Anlaß, da man, die Richtigkeit der üblichen Definition des Begriffes vorausgesetzt, bei der strengen Bivalentenpaarung der Chromosomen in den Reifeteilungen Allopolyploidie annehmen kann. Die Chromosomengrundzahl der Sektion ist $b = 12$ (Propach 1937). Die Allopolyploidie hat ihren Ursprung möglicherweise in genomatischen Differenzen der Ausgangsarten entsprechender Valenz. Bestärkt wird diese Erwartung durch die außerordentlich weite geographische Verbreitung der Sektion, die Süd- und Mittelamerika ganz umfaßt, vom nordamerikanischen Kontinent auch noch Mexiko und Teile von Kalifornien und Arizona. Eine Notwendigkeit zur Durchführung dieser Analyse war durch den Umstand gegeben, daß am hiesigen Institut viele Wildarten zur Kreuzung mit *Sol. tuberosum* verwendet werden. Teilweise große Kreuzungsschwierigkeiten und vereinzelte Fälle von Fertilitätsstörungen ließen eine Prüfung der Voraussetzungen der züchterischen Pläne angezeigt erscheinen. Meines Wissens ist der bisher einzige Versuch zu einer derartigen Analyse von Oppenheimer (1933) gemacht worden. Die Ungunst des Sonderfalles und die mangelhafte Auswertung des Materials ließen keine besonderen Aufschlüsse zu. Der Fall *Sol. „commersonii* Dun.“, den Vilmorin (1929) kurz beschrieben hat, ist ungeeignet, da wir über Herkunft und Zusammensetzung dieser als Spezies höchst zweifelhaften Form nichts wissen. Deshalb mußten die Untersuchungen neu begonnen werden.

I. Material, Methode und Ansatzverhältnisse

Das Material für die vorliegende Analyse wurde dem Müncheberger Wildsortiment entnommen. Es sind die Arten: *Solanum acaule* Bitt. ($2n = 48$), *S. demissum* Lindl. var. *klotzschii* Bitt. ($2n = 72$), *S. demissum* Lindl. f.

xillense ($2n = 72$), *S. chacoense* Bitt. ($2n = 24$) und *S. verrucosum* Schlecht. ($2n = 24$). Die Technik der cytologischen Untersuchung ist in meiner ersten Mitteilung dieser Reihe (Propach 1937) eingehend beschrieben. Zur Kreuzung wurden als Mutter immer die Arten mit hoher Chromosomenzahl benutzt. Das geschah weniger mit Rücksicht auf die bekannte Regel als vielmehr darauf, daß die Spezies mit $2n = 24$ Chromosomen auf das trockene und heiße Klima Münchebergs fast alle mit raschem Abwerfen von Blütenknospen und kreuzbestäubten Blüten reagieren. Auch Selbstungen und Geschwisterkreuzungen sind bei ihnen je nach Witterung zur Zeit der Durchführung sehr schwankend in den Ergebnissen. Im übrigen dürfte die Kreuzungsrichtung für genomanalytische Zwecke ziemlich belanglos sein.

Tabelle 1
Ansatzverhältnisse der besprochenen Kreuzungen

	Anzahl Kreuzungen	Anzahl guter Beeren	Anzahl Samen	Samenzahl pro Kreuzung	Ansatzquotient
<i>S. acule</i> 3351	20	18	2590	129,5	
<i>S. demissum</i> var. <i>klotzschii</i>	20	16	1878	93,9	
<i>S. demissum</i> f. <i>xillense</i>	20	19	1156	57,8	
<i>S. acule</i> 3351 × <i>S. chacoense</i> 3183	11	8	1348	122,545	94,629
<i>S. demissum</i> var. <i>klotzschii</i> 3210 × <i>S. verrucosum</i> 3140	73	3	7	0,095	0,010
<i>S. demissum</i> f. <i>xillense</i> 3227 × <i>S. chacoense</i> 3184	11	3	7	0,630	0,110

Über die Ansatzverhältnisse gibt Tab. 1 Auskunft. Im Ansatzquotienten wird die durchschnittliche Samenzahl pro Bestäubung bei Bastardierung in Prozenten der gleichen Größe bei Selbstung der reinen Mutterart angegeben. In den einzelnen Jahren ist diese relative Samenzahl (Durchschnitt pro Bestäubung) großen Schwankungen unterworfen und im Einzelfalle sicher auch von der augenblicklichen Witterung abhängig. Wenn auch die Zahlen der Tab. 1 alle für 1935 gelten, so dürften sie doch in Anbetracht des Witterungsfaktors keine absolute Größe darstellen. Der Ansatzquotient gibt deshalb nur in gewissen Grenzen Aufschluß über die Schwierigkeit in der Durchführbarkeit einer Kreuzung.

II. Ergebnisse

Auf eine ausführliche morphologische Beschreibung der Elternarten und der Bastarde unter Beifügung von Bildern soll in dieser Mitteilung verzichtet werden; sie möge der angestrebten genetischen Analyse vorbehalten bleiben. Hier kommt es vor allem auf die Ergebnisse der cytologischen Untersuchung an.

S. acaule × *S. chacoense*

S. acaule ($2n = 48$) ist eine selbstfertile Art der Hochanden mit ausgesprochenem Rosettenwuchs und blau-violetter, radförmiger Blütenkrone. Ein Abwurfgelenk im Blütenstiel kommt bei der zu dieser Kreuzung verwendeten Form nie vor. Die Art überschreitet die 4000 m-Grenze und ist dementsprechend sehr frosthart. *S. chacoense* ($2n = 24$) ist selbststeril, sehr hochwüchsig, mit weißen, sternförmigen Blüten, deren Stiele mit besonders empfindlichen Abwurfgelenken ausgestattet sind. Die Art gehört einem weit verbreiteten Formenkreis an, dessen höchstes Vorkommen bisher mit ca. 1600 m angegeben wird. Im Bastard ($2n = 36$) überwiegt *S. acaule*, nur ist er fast so hochwüchsig wie *S. chacoense* und hat ein Abwurfgelenk. Diese morphologischen Unterschiede der Elternarten und vor allem die einander ausschließende geographische Verbreitung legten die Möglichkeit genomatischer Verschiedenheiten nahe.

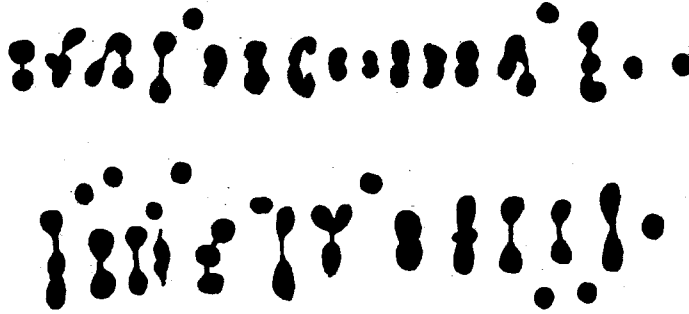


Fig. 1. *S. acaule* × *S. chacoense*. Zwei Metaphasen I in Seitenansicht. Vergr. 2400 ×:
Oben: 4_I 10_{II} 4_{III}; unten: 9_I 9_{II} 3_{III}

In den reinen Elternarten wurde nur strenge Bivalentenpaarung beobachtet. In 50 Diakinesekernen von *S. acaule* fand ich nur in zwei Fällen je 2 Univalente, die in ihrem Ursprung wohl auf Ausbleiben der Paarung oder vorzeitige Trennung zurückzuführen sind. Vom Bastard *S. acaule* × *S. chacoense* wurden 50 Metaphasen der ersten Reifeteilung (M I) in Seitenansicht analysiert. Fig. 1 zeigt zwei Beispiele solcher Analysen. In Tab. 2 wird die Verteilung der einzelnen Verbandsvalenzen in absoluten Zahlen und als Mittelwerte pro Zelle angegeben.

Tabelle 2
S. acaule × *S. chacoense*. Häufigkeit der Verbandsvalenzen

	I	II	III
Gesamtzahlen	320	436	205
M ± 3 m	6,40	8,72	4,10
pro Zelle	± 0,81	± 0,93	± 0,63

Die Auswertung erfolgt in der Besprechung der Ergebnisse. Entsprechend den Unregelmäßigkeiten in Anaphase I ist der Bastard völlig pollensteril. Rück-

kreuzungen mit *S. chacoense* führten in dem klimatisch besonders ungünstigen Jahr 1936 nicht zum Ziel.

S. demissum var. *klotzschii* × *S. verrucosum*

S. demissum var. *klotzschii* ($2n = 72$) ist von gedrungenem Wuchs, hat violette, radförmige Blüten und fiederarme Blätter mit sehr großer Endfieder. *S. verrucosum* ($2n = 24$) ist in allen Teilen feiner als der Kreuzungspartner und etwas höher im Wuchs. Beide Arten sind selbstfertil und geographisch auf Mexiko beschränkt. Der Bastard ($2n = 48$) gleicht fast vollkommen *S. demissum*, er ist nur etwas höherwüchsig. Anlaß zu seiner Herstellung waren in erster Linie rein praktische Gesichtspunkte (hochgradige *Phytophthora*-Resistenz des *S. demissum*); andererseits reizte die Möglichkeit, in dem einen Elter gleich drei Genome zu erfassen.

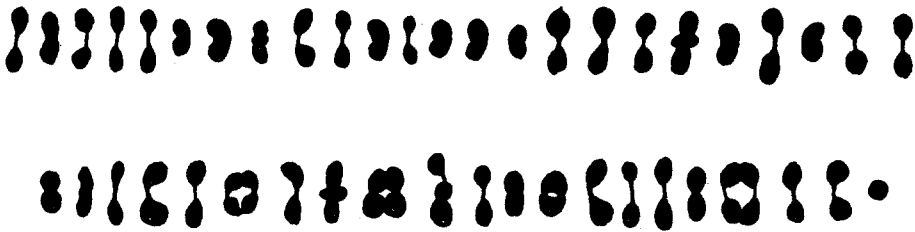


Fig. 2. *S. demissum* var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Zwei Metaphasen I in Seitenansicht. Vergr. 2400 ×. Oben: 24_{II}; unten: 1_I 15_{II} 1_{III} 3_{IV}

Bei beiden Elternarten wurden in Diakinese und M I ausnahmslos Bivalente gefunden. Vom Bastard *S. demissum* var. *klotzschii* × *S. verrucosum* wurden ebenfalls 50 Seitenansichten der M I analysiert, was bei der ziemlich hohen Chromosomenzahl oft mit großen Schwierigkeiten verbunden war; Diakinesen fand ich in meinen Präparaten leider nicht. In Fig. 2 sind zwei Beispiele von Analysen dargestellt. Tab. 3 gibt Auskunft über die Frequenz der Verbandsvalenzen.

Tabelle 3

S. demissum var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Häufigkeit der Verbandsvalenzen

	I	II	III	IV
Gesamtzahlen . . .	124	882	46	98
M ± 3 m	2,48	17,64	0,90	1,96
pro Zelle	± 0,66	± 1,38	± 0,48	± 0,60

In Anaphase I wurden fast regelmäßig nachziehende Univalente beobachtet (Fig. 3). Dementsprechend ist die Verteilung recht unregelmäßig. In Tab. 4 wird das Ergebnis der Auszählung von 100 Platten in M II wiedergegeben.

Tabelle 4

S. demissum var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Häufigkeit der Chromosomenzahlen in M II

Chromosomenzahl	19	20	21	22	23	24	25
Häufigkeit	1	6	21	39	20	11	1

Am häufigsten wurden 22 Chromosomen gezählt. In nur 11 % der Fälle sind 24 Chromosomen zu verzeichnen. Alle Kreuzungs- und Selbstungsversuche schlugen fehl. Hinzu kommt noch, daß der Bastard sehr bald stark von *Alternaria solani* befallen wurde, welcher Parasit im hiesigen Klima besonders günstige Bedingungen findet. Durch den Befall wurde der Bastard derart geschwächt, daß er trotz sorgfältiger Pflege keine Knollen hervorbrachte. Seine Herstellung wurde deshalb erneut versucht.

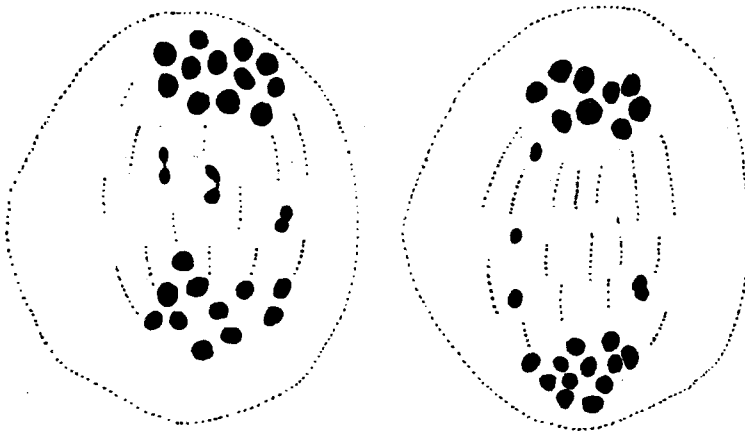


Fig. 3. *S. demissum* var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Zwei Anaphasen I mit nachziehenden Univalenten. Vergr. 2400 ×.

S. demissum f. *xillense* × *S. chacoense*

S. demissum f. *xillense* weicht morphologisch von *S. demissum* var. *klotzschii* in der Blattgestalt und durch zierlicheren Wuchs ab. Die in diese Kreuzung einbezogene Form von *S. chacoense* unterscheidet sich von zwei anderen auch nur durch die Blattausbildung. Cytologisch verhalten sich alle Formen der beiden Arten gleich. Der Bastard ging ebenfalls bald durch Befall mit *Alternaria solani* ein; ich konnte nur 2 brauchbare Knospen von ihm fixieren. Die Fixierung von M I ist nicht gut ausgefallen; eine Analyse von Seitenansichten ist nicht möglich. Einige einwandfreie Auszählungen von Polansichten zeigten das gleiche Bild wie beim Bastard *S. demissum* var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Das ist auch durchaus zu erwarten, da der Bastard *S. chacoense* × *S. verrucosum* vollfertil und in seinen Reifeteilungen ganz normal ist, genomatische Differenzen

mithin nicht bestehen. Deshalb interessiert diese Verbindung nicht so sehr, wie man nach der geographischen Trennung der Eltern und eventuell damit verbundenen Genomdifferenzen hätte erwarten können.

III. Besprechung der Ergebnisse

Obwohl verschiedene Übergangsformen zwischen Autopolyploidie und Allopolyploidie bekannt sind, hat sich im Laufe der Zeit die Gewohnheit eingebürgert, als allopolyploid alle jene polyploiden Spezies zu betrachten, die in MI ausschließlich Bivalentenpaarung zeigen und vollfertil sind. Rybin (1930) betrachtet demgemäß *S. demissum* als allohexaploide Art, die durch Kreuzung zweier hypothetischer Formen mit $n = 24$ bzw. $n = 12$ Chromosomen und anschließende Chromosomenverdoppelung entstanden sein mag. Unter der Voraussetzung, daß diese gewöhnlich vertretene Ansicht richtig sei, begann ich meine Untersuchungen.

Kihara und Nishiyama (1930) empfehlen, in eine Kreuzung mit einer polyploiden Art einen diploiden Analysator einzuführen. Die Paarungsverhältnisse der Chromosomen in MI des Bastards geben dann den gewünschten Aufschluß über die verwandtschaftlichen Beziehungen der in ihm vereinigten Genome. Es können dabei alle Übergänge zwischen völliger Anhomologie und völliger Homologie zum Ausdruck kommen.

Für die Sektion *Tuberarium* ist die Grundzahl der Chromosomen $b = 12$. *S. acanule* ($2n = 48$) ist dementsprechend tetraploid und *S. chacoense* ($2n = 24$) diploid. Im Bastard ($2n = 36$) könnten also bei völliger Anhomologie 36_1 , oder bei völliger Homologie 12_{III} auftreten. $12_{II} + 12_1$ würden besagen, daß das Genom des diploiden Analysators identisch ist mit einem Genom der zu analysierenden Art, zum anderen aber keine Beziehungen hat. Konstant wiederkehrende Bindungen, wie beispielsweise $2_{III} + 12_{II} + 6_1$ würden Teilhomologien und -analogien anzeigen. Die gleichen Überlegungen, nur mit anderen Zahlenverhältnissen, gelten natürlich auch für die tetraploiden Bastarde.

Nach einem unbefangenen Blick auf die Tab. 2 und 3 würde man sich dafür entscheiden, daß die Genome teilweise homolog, teilweise nicht homolog seien. Die Frequenzen, die die Mittelwerte pro Zelle angeben, sind aber durchaus nicht konstant, sondern großen Schwankungen unterworfen. Weiter liegt eine ausgezeichnete Untersuchung von Upcott (1935) über autotriploides und autotetraploides *Lycopersicum esculentum* vor. Die Chromosomenzahlen dieser Valenzstufen sind die gleichen wie bei meinen Speziesbastarden. Da die beiden Gattungen sehr nahe miteinander verwandt sind und Upcott genaue Angaben über Paarungsfrequenzen macht, müßte ein Vergleich aufschlußreich sein. In Tab. 5 sind die Zahlen von Upcott für *L. esculentum* und meine für die Bastarde zusammengestellt.

Es ergibt sich beim Vergleich eine überraschende Übereinstimmung der Werte, die vielleicht noch mehr in den Kurven der Fig. 4, denen die Werte der Tab. 5 zugrunde liegen, zum Ausdruck kommt. Ich konnte für *L. esculentum* nur das arithmetische Mittel der Verbandsvalenzen pro Zelle berechnen. Bei meinen Bastarden stimmen aber arithmetisches Mittel und Mittelwert so weit-

Tabelle 5

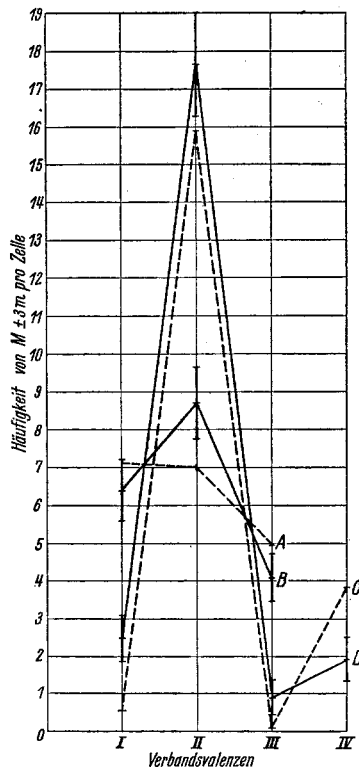
Häufigkeit der Verbandsvalenzen in 50 Zellen und pro Zelle. Die Werte für *Lycopersicum esculentum* nach Upcott (1935)

		I	II	III	IV
<i>S. acule</i> × <i>S. chacoense</i> 2n = 36	absolut	320	436	205	
	arithm. Mittel pro Zelle	6,40	8,72	4,01	
	Mittelwert pro Zelle . .	6,40	8,72	4,10	
	3 m	0,81	0,93	0,63	
<i>Lyc. esculentum</i> 2n = 36	absolut	356	350	248	
	arithm. Mittel pro Zelle	7,12	7,00	4,96	
<i>S. demissum</i> × <i>S. verrucosum</i> 2n = 48	absolut	124	882	46	98
	arithm. Mittel pro Zelle	2,48	17,64	0,92	1,96
	Mittelwert pro Zelle . .	2,48	17,64	0,90	1,96
	3 m	0,66	1,38	0,48	0,60
<i>Lyc. esculentum</i> 2n = 48	absolut	28	794	4	193
	arithm. Mittel pro Zelle	0,56	15,88	0,08	3,86

gehend überein, daß man wohl den umgekehrten Schluß für die Upcottschen Werte ziehen darf, zumal auf beiden Seiten die Zahl der analysierten Zellen gleich ist, nämlich 50. Aus diesem Grunde ist es auch wahrscheinlich, daß der dreifache mittlere Fehler bei Upcott etwa die gleichen Größen erreichen wird wie bei meinen Werten. Unter diesen Voraussetzungen fallen bei Berücksichtigung der Fehlersicherung die Werte für die Triploidstufe völlig übereinander (Fig. 4, Kurven A und B). Bei der Tetraploidstufe trifft das nur für die Bivalenten und Trivalenten zu, während die Frequenzen der Univalenten und Quadri-valenten mit geringen Unterschieden gegeneinander gesichert wären (Fig. 4, Kurven C und D).

Nach allgemeiner Anschauung kann man aus dem Paarungsmodus der Chromosomen in den Gonotokonten eines Polyploiden Schlüsse über die Art dieser Polyploidie, ob Allo- oder Autopolyploidie, ziehen. Für *L. esculentum*

Fig. 4. Kurven für $M \pm 3m$ der Verbandsvalenzen pro Zelle. Kurve A: *S. acule* × *S. chacoense*; Kurve B: triploides *Lycopersicum esculentum*; Kurve C: tetraploides *L. esculentum*; Kurve D: *S. demissum* var. *klotzschii* × *S. verrucosum*. Den Kurven liegen die Werte der Tabelle 5 zugrunde.



steht Autopolyploidie außer Zweifel. Die Paarungsmodi in triploidem *L. esculentum* und dem triploiden Bastard *S. acule* \times *S. chacoense* stimmen genau überein, was in der gleichen Häufigkeit der Verbandsvalenzen zum Ausdruck kommt. Der Bastard zeigt also gleiche Paarungsverhältnisse wie eine autopolyploide Form gleicher Valenz aus der nächsten Verwandtschaft. Aus diesen Tatsachen ziehe ich den Schluß, daß die Genome, die in dem Bastard vereinigt sind, homologe Genome sind.

Für den Bastard *S. demissum* var. *klotzschii* \times *S. verrucosum* läßt die Übereinstimmung mit tetraploidem *L. esculentum* bei den Werten für die Bivalenten und Trivalenten den gleichen Schluß zu. Die geringen Differenzen bei den Univalenten und Quadrivalenten fordern eine Erklärung. Dazu ist zu sagen, daß die verglichenen Objekte im System doch etwas voneinander entfernt stehen. Weiter sind die Außenbedingungen, die die Paarung bestimmt beeinflussen, in England und hier sicher verschieden genug, daß ihr Einfluß zur Erklärung ausreichen würde. Ein Ausbleiben der Paarung durch gänzliche Anhomologie ist nicht anzunehmen, da ich unter 50 M I zweimal 24_{II} zählte. Man kann noch an strukturelle Unterschiede einzelner Chromosomen denken, die durch kleine Inversionen oder reziproke Translokationen entstanden sein mögen. Es kann sich dabei nur um kleine Abschnitte handeln, da größere eine höhere Paarungsfestigkeit zur Folge haben würden. Einfache Translokationen scheiden aus, weil dann regelmäßig entsprechende Polyvalente auftreten müßten, was nicht der Fall ist, wie die beiden M I mit 24_{II} zeigen. Die Annahme struktureller Differenzen gewinnt noch eine gewisse Wahrscheinlichkeit durch das Ansteigen der Häufigkeit der Univalenten bei gleichzeitigem Abnehmen der Quadrivalenten. Unter Berücksichtigung aller dieser Erklärungsmöglichkeiten scheint mir doch der Schluß gerechtfertigt, daß alle vier im tetraploiden Bastard vereinigten Genome homolog sind. Sehr kleine strukturelle Differenzen sind nicht ausgeschlossen, sie sprechen aber nicht gegen die Homologie.

Eine genaue Analyse der Chiasmafrequenz konnte ich nicht durchführen. Es war mir oft nicht möglich, bei einem Bivalenten zu entscheiden, ob er durch ein oder zwei Chiasmata gebunden war. Trotzdem scheint mir der Verlauf der Häufigkeitskurven der Verbandsvalenzen die Folgerungen zu bestätigen, die Upcott aus ihren Untersuchungen zieht. Sie nimmt an, daß in triploiden Zellen mehr Univalente gebildet werden als in tetraploiden, da nach Darlington die Konjugation nur zwischen zwei Partnern erfolgt. Und da zur Bildung von Trivalenten weniger Chiasmata erforderlich sind als zur Entstehung von Quadrivalenten, muß bei gleicher Chiasmafrequenz die Zahl der Trivalenten in den Triploiden höher sein als die Zahl der Quadrivalenten in Tetraploiden. Diese Annahmen fand sie gerechtfertigt. Da ich für meine Bastarde gleiche Häufigkeitswerte erhielt, leite ich daraus eine weitere Bestätigung für die behauptete Homologie der beteiligten Genome ab, zumal in heterogenomatischen Bastarden die Chiasmafrequenz erfahrungsgemäß abzunehmen pflegt.

Aus diesen Feststellungen sind einige allgemeine Schlüsse abzuleiten. Für andere Artbastarde mit Autosyndese werden grundsätzlich gleiche Erscheinungen angegeben. So treten nach Ljungdahl (1924) im Bastard *Papaver*

striatocarpum ($n = 35$) \times *P. nudicaule* ($n = 7$) in M I regelmäßig 21_{II} auf; der Bastard ist fertil. Bei einer Grundzahl von $b = 7$ müssen mindestens je zweimal zwei der sechs Genome homolog sein, da sie Autosyndese eingehen. Im Bastard *Papaver orientale* ($n = 21$) \times *P. bracteatum* ($n = 7$) fand Yasui (1936) $13_{II} + 2_I$; also Autosyndese von zwei Genomen des *P. orientale*. Shimotomai (1933) gibt für mehrere Bastarde zwischen japanischen *Chrysanthemum*-Arten Autosyndese an. Die Kreuzungen umfassen mehrere Valenzstufen der Grundzahl $b = 9$ in so vielen Kombinationen, daß der Schluß nahe liegt, die beteiligten Genome seien einander alle homolog. Herr Prof. Shimotomai war so liebenswürdig, mir mündlich nähere Angaben zu machen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle danken möchte. Er fand bei den Bastarden mit Autosyndese niemals Polyvalentenbildung, höchstens wenige Univalente durch Nichtpaaren oder vorzeitiges Trennen. Die Bastarde waren fast immer fertil. Der Fall, den Jörgensen (1928) für *Sol. nigrum* \times *S. luteum* beschreibt, ist hier leider nicht verwertbar, da genaue Angaben über die Paarungsverhältnisse fehlen. Dasselbe trifft in etwa auch für den Bastard *S. nigrum* ($n = 36$) \times *S. nitidibaccatum* ($n = 12$) zu, den Ellison (1936) untersucht hat. Hier wären statistische Angaben besonders erwünscht, weil der Fall in der gleichen Gattung und mit den gleichen Chromosomenzahlen auftritt wie mein Bastard *S. demissum* var. *klotzschii* \times *S. verrucosum*. Ellison erwähnt nur, daß 24_{II} gebildet werden können, daneben auch Univalente und Polyvalente vorkommen. Der Bastard war steril. Die Aufzählung weiterer Fälle erübrigt sich wohl.

Wichtig scheint mir die Tatsache, daß wir auf der einen Seite Artbastarde haben, bei denen die Autosyndese unter strenger Bivalentenpaarung abläuft. Auf der anderen Seite sind die Verhältnisse in der Gattung *Solanum* komplizierter. Trotzdem liegt hier, in meinen Fällen sicher, Autosyndese vor, die den Paarungscharakter von Autopolyploiden trägt. *Lycopersicum esculentum* als autopolyploides Vergleichsobjekt stelle ich hier mit zur Gattung *Solanum*, was ja auch sonst oft geschieht. Ich leite aus diesen Unterschieden den Schluß ab, daß der Modus der Autosyndese bei polyploiden Artbastarden gattungsspezifisch ist und nicht nach einem allgemeinen Rechenschema abläuft.

Die Allopolyploidie der Arten *S. acaule* und *S. demissum* ist nur eine scheinbare, da in ihren Bastarden mit diploiden Analysatoren die Paarung genau so verläuft wie bei einem Autopolyploiden. Ihre Genome müssen also homolog sein, was cytologisch in der strengen Bivalentenpaarung der reinen Arten nicht zum Ausdruck kommt. Die heute so leichtsinnig gehandhabte Definition des Begriffes Allopolyploidie, der diese ausschließliche Bivalentenpaarung schon genügt, wird diesem Umstand einer cytologisch maskierten „Autopolyploidie“ in keiner Weise gerecht. Die Begründung einer Allopolyploidie durch bloße Artkreuzung erscheint völlig unsinnig, wenn man sich des „genetischen Wertes“ einer „guten Art“ bewußt wird. Soll der Begriff Allopolyploidie eindeutig werden, so bedarf er noch der Ergänzung durch die Berücksichtigung der genomatischen Verhältnisse. Dazu wäre in jedem Falle eine einwandfreie cytologische Untersuchung von Bastarden mit diploiden Analysatoren notwendig. Strenge Bivalentenpaarung in einer offensichtlich polyploiden Spezies genügt

als einzige Indikation für Allopolyploidie jedenfalls nicht. Man wird in Zukunft ähnlichen Fällen größere Beachtung schenken und nach Sammlung größerer Erfahrung die Begriffe Allopolyploidie und Autopolyploidie neu definieren müssen.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die cytologische Maskierung der Autopolyploidie zustande kommt. Für meine Bastarde steht die Homologie der Genome außer Zweifel. Die Chromosomen der polyploiden, reinen Elternarten paaren aber nur in Bivalenten. Also muß irgendwo im Laufe der Phylogenese eine „Sicherung“ eingeschaltet worden sein, die die Konstanz der neuen Art, die nur bei Bivalentenpaarung möglich scheint, gewährleistet. Allerdings scheint der Fall des durch von Berg (1936) analysierten, autopolyploiden *Hordeum bulbosum* dieser als Bedingung zur Konstanz geforderten Bivalentenpaarung zu widersprechen. Dort erfolgt die Paarung auch in Polyvalenten, die Art ist trotzdem konstant. Vielleicht ist bei ihr im Laufe der Zeit völlige Homozygotie erreicht worden, die im Verein mit gut balancierter Anaphaseverteilung die Beständigkeit der Art sichert.

Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß die Ursprungsformen, die die neuen *Solanum*-Arten synthetisierten, genisch verschieden waren. Man könnte also denken, daß im amphidiploiden Bastard die Paarung Gen für Gen erfolgt, was auch die Anschauung Darlington's fordert. In dieser Form versagt die „Sicherung“ aber einmal bei Einführung eines diploiden Analysators, da dann Autosyndese erfolgt. Weiter ist durch umfangreiche Untersuchungen am hiesigen Institut festgestellt worden, daß die Selbstungsnachkommenschaften einzelner Formen des *S. demissum*, die morphologisch völlig konstant erscheinen, in ihrer Resistenz gegen einzelne Biotypen der *Phytophthora infestans* lebhaft spalten. Die Spaltungen sind so unregelmäßig, daß sie zu einer Faktorenanalyse nicht verwendbar sind. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die betreffenden Formen in ihren resistenzbedingenden Genen noch heterozygot sind, und die Faktoren nun erst einmal sämtliche Kombinationen der drei Genome durchlaufen müssen, bis sie homozygot kombiniert sind. Die Annahme der ausschließlichen Genpaarung genügt also nicht zur „Sicherung“ der Konstanz.

Den bisher am besten untersuchten Fall beschreibt Müntzing (1930a und b, 1932) für *Galeopsis*. Die diploiden Arten *G. pubescens* und *G. speciosa* (beide $n = 8$) sind leicht kreuzbar, ihre Chromosomen konjugieren meist in 8 Bivalenten. Im amphidiploiden Bastard, dem synthetischen *G. tetrahit*, werden aber nur 16 Bivalente und keine Polyvalenten beobachtet. Hier ist also die „Sicherung“ sofort eingeschaltet, ohne daß es einiger Generationen der Balancierung bedurft hätte. Poole (1931) fand dagegen im amphidiploiden Bastard *Crepis rubra* \times *C. foetida* ($2n = 20$) häufig 5_{IV} ; die neue Form ist inkonstant und in manchen Individuen steril. Die Mannigfaltigkeit der Fälle ist sicher sehr groß. Es steht aber außer Zweifel, daß in einzelnen Beispielen zur Sicherung der Konstanz der neuen Spezies gleichzeitig mit der Genomverdoppelung strenge Bivalentenpaarung organisiert wird, obwohl die Homologie der Genome Polyvalentenbildung fordern würde. Durch welche Veränderungen in der Konstitution dieses Neueinspielen veranlaßt wird, entzieht sich bisher unserer Kenntnis.

Dieses Sicherheitsstreben scheint auch für die polyploiden Arten der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* zu gelten, wenn auch hier bisher nicht die Synthese einer neuen Spezies unmittelbar beobachtet werden konnte. Auf zwei Fälle, die vermutlich so zu erklären sein werden, kann ich erst später nach genauer Analyse eingehen.

Zum Schluß noch einiges über die Fertilität. Genaue Untersuchungen über die Fruchtbarkeit meiner Bastarde konnten bisher nicht gemacht werden. Grundsätzlich ist dabei aber zu beachten, daß Aussagen hierüber nur relativen Wert besitzen, da die Außenbedingungen in Form von Luftfeuchtigkeit und Temperatur eine entscheidende Rolle spielen. Immerhin ist es ganz interessant, daß tetraploide Tomaten hochgradig fertil sind, während mein Bastard *S. demissum* var. *klotzschii* \times *S. verrucosum* bisher mindestens pollensteril war. Durch Auszählung von M II bei Tomaten fanden Kostoff und Kendall (1934), Lesley und Lesley (1930) und Upcott (1935) die meisten Platten mit 24 Chromosomen, während für meinen Bastard der Gipfel bei 22 Chromosomen liegt. Auf die größere Häufigkeit der Univalenten und ihre Erklärung im Vergleich zu tetraploidem *L. esculentum* bin ich bereits eingegangen. Sicher liegt hier die Ursache für die Verschiebung des Häufigkeitsmaximums und damit der Sterilität. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sich die Fertilität im Laufe einiger Klongenerationen erhöhen würde, wie es Schlösser (1934) für seine hypertetraploiden, 52chromosomigen Tomaten feststellen konnte. Versuche in dieser Richtung sind anzusetzen, wenn neue Bastarde vorliegen.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse

Es wurden Bastarde zwischen den Arten *Solanum acaule* ($2n = 48$) und *S. chacoense* ($2n = 24$), zwischen *S. demissum* var. *klotzschii* ($2n = 72$) und *S. verrucosum* ($2n = 24$) und zwischen *S. demissum* f. *xillense* ($2n = 72$) und *S. chacoense* ($2n = 24$) hergestellt.

Im Vergleich mit autotriploidem und autotetraploidem *Lycopersicum esculentum* (Upcott 1935) wird festgestellt, daß:

1. die Genome der in den Bastarden vereinigten Arten, abgesehen von genischen Einzelunterschieden und eventuellen strukturellen Differenzen, identisch sein müssen, da die Frequenzen der Verbandsvalenzen fehlerkritisch höchstwahrscheinlich gleich sind;
2. ein gattungsspezifischer Paarungsmodus für Autosyndese in polyploiden Bastarden und Arten bestehen muß, was durch einen weiteren Vergleich mit Fällen der Literatur erhärtet wird;
3. die Sterilität des tetraploiden Bastards cytologische Ursachen hat, die in der erhöhten Frequenz der Univalenten zu suchen sind. Diese größere Häufigkeit beruht vielleicht auf sehr kleinen strukturellen Unterschieden der Ausgangsarten.

Die gegenwärtig übliche Definition des Begriffes Allopolyploidie wird den Verhältnissen, die durch die Bastardverbindungen aufgedeckt wurden, nicht gerecht, da sie sich allzu oberflächlich nach den Paarungsverhältnissen reiner Arten richtet. Zur eindeutigen Klärung wird die jeweilige Durchführung von

Genomanalysen gefordert. Nach Sammlung ausreichenden Tatsachenmaterials muß der Begriff neu definiert werden.

Es ist anzunehmen, daß gleichzeitig mit der Synthese amphidiploider Arten eine „Sicherung“ eingeschaltet wird, die die Konstanz dieser neuen Arten durch strenge Bivalentenpaarung gewährleistet und so anscheinend die Homologie der Genome aufhebt. Über die Natur dieser Sicherung können wir uns einstweilen keine Vorstellung bilden.

Literaturverzeichnis

- Berg, K. H. von, 1936. Autotetraploidie bei *Hordeum bulbosum*. Züchter, 8, 151—158.
- Ellison, W., 1936. Synapsis and sterility in a *Solanum* hybrid. Journ. Gen., 32, 473—478.
- Jørgensen, C. A., 1928. Experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. Gen., 19, 133—211.
- Kihara, H. und I. Nishiyama, 1930. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. I. Genomaffinitäten zwischen tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. Cytologia, 1, 263—284.
- Kostoff, D. und J. Kendall, 1934. Studies in polyploid plants. III. Cytogenetics of tetraploid tomatoes. Gartenbauwiss., 9, 20—44.
- Lesley, M. M. und J. W. Lesley, 1930. The mode of origin and chromosome behaviour in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. Journ. Gen., 22, 419—425.
- Ljungdahl, H., 1924. Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei Papaver-Hybriden. Sv. Bot. Tidskr., 18, 279—291.
- Müntzing, A., 1930a. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Hereditas, 13, 185—341.
- , 1930b. Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas, 14, 153—172.
- , 1932. Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis* Tetrahit. Hereditas, 16, 105—154.
- Oppenheimer, H. Ch., 1933. Cytogenetische Untersuchungen an Bastarden knollentragender *Solanum*-Arten. I. *Solanum chacoense* Bitt. × *Solanum tuberosum* L. s. str. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 65, 72—98.
- Poole, C. F., 1931. The interspecific hybrid, *Crepis rubra* × *C. foetida* and some of its derivatives. I. Univ. Calif. Publ. Agric. Sci., 6, 169—200.
- Propach, H., 1937. Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium*. I. Die Sekundärpaarung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 72, 555—563.
- Rybin, W. A., 1930. Karyologische Untersuchungen an einigen wilden und einheimischen kultivierten Kartoffeln Amerikas. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., 53, 313—354.
- Schlösser, L. A., 1934. Zur Frage der Genomstabilisierung bei Heteroploiden. Biol. Zentralbl., 54, 436—445.
- Shimotomai, N., 1933. Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. Journ. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, 2, 1—100.
- Upcott, M., 1935. The cytology of triploid and tetraploid *Lycopersicum esculentum*. Journ. Gen., 31, 1—19.
- Vilmorin, M. R. de, 1929. Etude cytologique du *Solanum Commersonii*. Arch. d'anat. micr., 25, 382—387.
- Yasui, K., 1936. Cytogenetic studies in artificially raised interspecific hybrids of Papaver. IV. Interspecific hybrids of *Papaver orientale* L. and *P. bracteata* Lindl. Cytologia, 7, 535—543.