

Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* I. Die Sekundärpaarung

VON

H. Propach

(Begonnen mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft)

(Eingegangen am 10. Januar 1937)

In seiner Untersuchung über die Gattung *Prunus* wendet Darlington (1928) erstmalig bewußt den Begriff „secondary pairing“ an. Er bezeichnet damit bei tetraploiden Spezies ($2n = 32$) die Erscheinung des gruppenweisen Beieinanderliegens von meist je 2 Bivalenten in Metaphase I der Reifeteilung von Pollenmutterzellen (MI). In dieser Gruppierung wird ein Ausdruck für Homologie der Bivalenten gesehen. Entsprechend wird die Chromosomengrundzahl der Gattung auf $b = 8$ festgesetzt. Die Folgerungen aus dieser Auffassung übertrugen Darlington und Moffett (1930) dann auf die Verhältnisse in der Gattung *Pyrus*. Bei „diploiden“ Apfelsorten ($2n = 34$) wurden in MI mit einer gewissen Häufigkeit 3 Gruppen zu 3 Bivalenten und vier Gruppen zu 2 Bivalenten beobachtet. Nach diesen Homologien soll die Chromosomenzahl eine dreifach hexasom-tetraploide sein, entstanden durch Bastardierung zweier hypothetischer Formen mit $n = 7$ Chromosomen und nachfolgenden entsprechenden Verdoppelungen. Auf die Einwände gegen diese Deutung kann hier nicht eingegangen werden. Dieses Beispiel hat Anlaß zu einer Reihe ähnlicher Interpretationen bei vielen Objekten gegeben. So stellte Müntzing (1933) auf Grund seiner Untersuchungen an di-, tri-, und tetraploiden „*Solanum tuberosum* L.“ die These auf, daß die Chromosomengrundzahl in dieser Gattung $b = 6$ und nicht 12 sein soll. Als Beweis werden Sekundärpaarungserscheinungen in MII angeführt. Neuerdings schließt sich Ellison (1936) für britische Kartoffelsorten dieser Deutung an. Der Befund war für meine geplanten genomanalytischen Untersuchungen an Wildarten dieser Gattung von grundsätzlicher Bedeutung. Ich sah mich daher zu einer Prüfung der These veranlaßt, die ich an mehreren Spezies verschiedener Valenz durchführte.

Material und Methode

Die zur Prüfung herangezogenen Spezies wurden dem ziemlich reichhaltigen Müncheberger Wildsortiment entnommen, in dem sie schon ziemlich lange durch Selbstung oder Geschwisterkreuzung gehalten werden. Den Bastard stellte ich selbst mehrfach her. Es sind die Arten bzw. Bastarde: *Solanum chacoense* Bitt. ($2n = 24$), der Bastard [*S. acaule* Bitt. ($n = 24$) \times *S. chacoense* Bitt. ($n = 12$)] $2n = 36$, *S. ajuscoense* Buk. ($2n = 48$) und *S. demissum* Lindl. f. *xitlense* ($2n = 72$). Zur Bestätigung wurden noch folgende Spezies herangezogen: *S. verrucosum* Schlecht. ($2n = 24$), „*S. commersonii* Dun.“ ($2n = 36$), *S. acaule* Bitt. ($2n = 48$) und *S. depeaxum* Juc. ($2n = 48$). Da die Ergebnisse aber grundsätzlich die gleichen wie bei den 4 erstgenannten Spezies waren, habe ich mich bei der Veröffentlichung auf diese beschränkt. Einige Arten ließen sich auch nie so gut fixieren.

Größter Wert wurde auf eine einwandfreie Fixierung der PMZ gelegt, da nach allgemeiner Ansicht in der Artefaktbildung eine Hauptursache falscher Deutung von Paarungsbildern liegt. Nach zahlreichen Versuchen fixierte ich die frei präparierten Antheren für 5—10 Sekunden in Carnoy (2:1) und übertrug sie dann in Hellys Gemisch. Es wurden nur solche Knospen fixiert, von denen eine zur Probe in Karminessigsäure gefärbte Anthere eine genügende Zahl entsprechender Teilungsstadien erwarten ließ. Nach gründlichem Auswaschen des Fixiermittels wurden die Knospen in 10 proz. Glycerin übertragen, das im Trockenaufsatz des Paraffinofens in 3—4 Tagen bis zur Dickflüssigkeit eingedunstet wurde. Die Knospen wurden nach kurzem Abspülen in Alkohol abs. durch Alkohol abs. + Jod 2 % jodiert, ausgewaschen in Alkohol abs. und über Methylbenzoat-Celloidin und 4 Stufen Benzol in Paraffin eingebettet. Vergleichende Untersuchungen hatten mir die Anwendung dieser sehr schonenden Methode zur Vermeidung von Schrumpfungen nach der Fixierung ratsam erscheinen lassen. Ausstrichfixierungen entsprachen in keinem Falle den Erwartungen. Schnittdicke 16 μ . Gefärbt wurde nach Newton in Gentianaviolett-Nelkenöl.

Zur Auszählung wurden nur Polansichten von M II herangezogen. Ich mußte mich hierauf beschränken, da in Polansichten von M I des Bastards *S. acaule* \times *S. chacoense* oft nicht zu entscheiden ist, ob es sich um sekundär gepaarte Bivalente, Univalente oder gar Trivalente handelt. Um gleiche Bedingungen zur Auswertung zu erhalten, habe ich die Zählungen in M II auch dort vorgenommen, wo diese Schwierigkeiten wegfielen. Stichproben bei geeigneten Arten überzeugten mich auch von der grundsätzlichen Gleichartigkeit der Erscheinungen in M I und M II. Im übrigen hat Müntzing seine Zählungen ja auch in M II durchgeführt. Für jede Art wurden mindestens 100 gute Platten aus verschiedenen Antheren oder Knospen herausgezeichnet und die Sekundärbindungen festgestellt. Nach Müntzings Beispiel wurden für jede Spezies die Einzelchromosomen und die Anzahlen der Gruppen zu 2, 3 . . . n Chromosomen jeweils für sich addiert und ihr prozentualer Anteil an der Gesamtsumme der Gruppen berechnet (siehe Tab. 1). Diese Häufigkeitsprozente wurden in einem Koordinatensystem auf der Ordinate, die Gruppervalenzen auf der Abszisse aufgetragen und die entsprechenden Kurven gezeichnet (siehe Kurve 1).

Besprechung der Ergebnisse

Da die Ergebnisse meiner Untersuchungen hinreichend aus der Tabelle und den Kurven ersichtlich sind, erübrigt sich eine Einzelbesprechung; sie sollen gleich mit in die Diskussion verflochten werden. Dabei muß ich mich im wesentlichen auf einen Vergleich zwischen den Resultaten Müntzings und den von mir gefundenen beschränken. Auf die Veröffentlichungen anderer Autoren über andere Objekte kann ich nur im Hinblick auf die Methodik eingehen, da ich in den meisten Fällen mit dem Material nicht durch eigene Erfahrung vertraut bin. Eine Beurteilung nur nach Abbildungen ist meines Erachtens nicht angängig. Eine Ausnahme mache ich bei der Arbeit von Heilborn (1935), da hierin genügend großes Zahlenmaterial in einer Form geboten wird, das sich nach meiner Methode auswerten läßt.

Vorweg möchte ich feststellen, daß es sich bei dem von Müntzing verarbeiteten Material nur dort um echtes *S. tuberosum* L. s. str. handeln kann, wo die Chromosomenzahl $2n = 48$ ist. Selbst hier kann der Herkunft nach (Bolivien) auch *S. andigenum* in Betracht kommen. Über die Zugehörigkeit der Formen mit $2n = 24$ und 36 Chromosomen läßt sich ohne genaue Kenntnis des Materials schwer etwas sagen. Keinesfalls dürfen sie zu *S. tuberosum* L. gestellt werden.

Ich habe meinen Untersuchungen absichtlich Wildspezies zugrunde gelegt, weil nur hierbei im Laufe der Jahre eine ziemliche Reinheit zu erreichen ist. Nach unseren Erfahrungen in Müncheberg zeigen die fertilen Kulturklone aus Südamerika selbst nach jahrelang durchgeführter Selbstung noch starke Heterozygotie. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß auch bei diesen Paarungsercheinungen genetische Einflüsse mitspielen. Daß mein Material in bezug auf die hier besprochene Frage ziemlich rein sein muß, geht schon aus der wesentlichen Gleichartigkeit der Resultate aus den Jahren 1933—1936 hervor.

Die größten Fehlerquellen scheinen mir methodisch und definitionsgemäß bedingt zu sein. Lawrence (1931b) definiert in der wohl umfangreichsten Zusammenfassung über Sekundärpaarung die Erscheinung folgendermaßen: Secondary association 1. is a post-synaptic phenomenon and 2. does not effect segregation. It is a differential approximation of the bivalents in the equatorial plane (a. a. O., S. 353, von mir gesperrt). An anderer Stelle sagt er: 6. A number of the bivalents are associated, but not materially connected, in groups of 2 and 3. The bivalents which thus associate are found to be of similar size and configuration (von mir gesperrt). Es bleibt doch immer zu bedenken, daß es der subjektiven Beurteilung überlassen werden muß, was nun „associated“, aber nicht „materially connected“ sein soll. Bei einer Durchsicht der den einschlägigen Veröffentlichungen beigegebenen Abbildungen zeigt sich dann auch deutlich die gummiartige Dehnbarkeit dieser Begriffe, auch in der zitierten Arbeit von Lawrence selbst.

Bei einer derartig weiten Fassung des Begriffes müssen unweigerlich, wenn auch unbewußt, Fehler unterlaufen, die durch Fixierungsartefakte bedingt sind. Es ist über diesen Punkt zwar schon viel geschrieben worden, berück-

sichtigt wird er deswegen noch lange nicht in dem gerade hier erforderlichen Maße. Es bleibt eine auffällige Tatsache, daß die Erscheinung der Sekundärpaarung fast nur bei Objekten mit kleinen Chromosomen beobachtet wird. Es mag wohl sein, daß bei großchromosomigen Objekten die Größe der Bivalenten ein Bewegungshindernis darstellt, das eine Annäherung der „Homologen“ nicht gestattet. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß die viel größere Freizügigkeit kleiner Bivalenter unter dem Einfluß weniger guter Fixiermittel verhängnisvoll sein kann. In einem Zweiphasensystem haben bekanntlich die Teile der dispersen Phase die Neigung, sich unter dem Einfluß fallender Mittel zusammenzuballen. Die etwas grobe Analogie zum Fixierungsvorgang liegt auf der Hand. Und wie energisch in dieser Hinsicht auch unsere besten Fixiermittel verfahren, geht schon daraus hervor, daß wir nur bei wenigen, anscheinend geringer empfindlichen Objekten strukturelle Feinheiten der Chromosomen darstellen können; wobei bekanntlich auch noch nicht jeder Versuch zu glücken pflegt. Darüber hinaus ist es eine ausgemachte Erfahrungstatsache, daß sich die Stadien M I und M II mit am schwierigsten fixieren lassen; M II zeigt diese unangenehme Neigung sogar bei großchromosomigen Objekten. Diese einfachen Bedenken veranlaßten mich, wenn auch widerwillig, die Valenzstufe $2n = 60$ in Gestalt eines Bastards *S. demissum* ($n = 36$) \times *S. acaule* ($n = 24$) für meine Untersuchungen ausfallen zu lassen. Es gelang mir nämlich in 4 Jahren auf keine Weise, geeignete Stadien dieses Bastards so zu fixieren, daß ich sie mit gutem Gewissen hätte auswerten können; die sichtlich artifizielle Verklumpung der Chromosomen war immer zu stark.

Ich habe mich selbstverständlich bemüht, Größen- und Gestaltsunterschiede unter den Bivalenten festzustellen. Es mag an der besonderen Ungunst des Objektes liegen, daß hier kein Erfolg erzielt werden konnte. Statistisch gesicherte Größenunterschiede lassen sich nicht fassen; und da nur ein streng terminalisiertes Chiasma gebildet wird, sind Gestaltsunterschiede nicht mit Sicherheit darstellbar. Darüber hinaus ist grundsätzlich zu bedenken, daß einander genäherte Bivalente im Augenblick der Fixierung gestaltbildenden Einflüssen (Druck, Zug) ausgesetzt sind, die auf so engem Raum zu ähnlichen Ergebnissen führen müssen. Die morphologische Ähnlichkeit sekundär gepaarter Bivalenter müßte deshalb mit etwas mehr Zurückhaltung betrachtet werden, wenn nicht, wie bei *Carex* (Heilborn 1936) Zweifel ausgeschlossen sind.

Sehr verhängnisvoll scheint mir die Tatsache zu sein, daß man sich im Laufe der Jahre anscheinend aus Bequemlichkeit daran gewöhnt hat, Sekundärpaarungen nur in M I oder M II festzustellen. Als Darlington (1928) das Phänomen zuerst bei *Prunus*, dann Darlington und Moffett (1930) bei *Pyrus* wahrnahmen, haben sie es bewußt in Beziehung gesetzt zu den Verhältnissen in Diakinese und M I, wo sie tatsächlich mehrwertige Verbände entsprechender Valenz beobachten konnten. Die Ergebnisse aus den Untersuchungen der Polansichten von M I und M II waren ihnen nur bestätigende Parallelen. Diese unbedingt notwendige gegenseitige Sicherung hat man anscheinend vergessen. Lawrence (1929, 1931a und b) wendet in seinen Untersuchungen an *Dahlia* diese Sicherung zwar noch an, betont ihre Notwendigkeit aber nicht

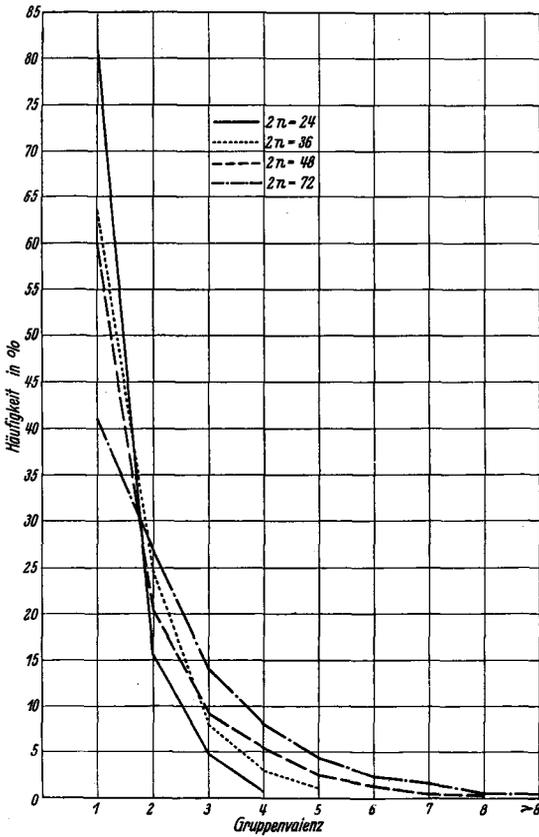
mit genügender Deutlichkeit, wenn er mehr beiläufig sagt: The criterion of secondary association is therefore comparison with diakinesis (1931 b, S. 357). Ich habe mich bei meinem Material vergeblich bemüht, in Diakinese und M I Polyvalente festzustellen; mit Ausnahme natürlich der triploiden Bastarde *S. acule* × *S. chacoense* und „*S. commersonii* Dun.“, wo Trivalente vorkommen müssen.

Betrachten wir nun die Ergebnisse meiner Untersuchungen im Vergleich mit denen von Müntzing. Müntzing sagt, daß bei der triploiden Form ein größerer Anteil dreiwertiger Verbände vorkommt als bei der diploiden; bei der tetraploiden Form sind die vierwertigen Verbände zahlreicher als bei der triploiden. Aus diesem schrittweisen Ansteigen zieht er den Schluß, daß die eigentliche Grundzahl der Gattung $b = 6$ und nicht 12 sein soll. Denn wenn bei der diploiden Form Zweiergruppen, bei der triploiden Dreiergruppen und bei der tetraploiden Vierergruppen von Sekundärpaarung im „haploiden“ Satz (M II) auftreten, so deutet das auf Homologien hin.

Tabelle 1
Sekundärpaarung in M II verschiedener Spezies

Spezies	Anzahl der Platten	Einzelchromosomen	Gruppen von n Chromosomen							Summe der Gruppen	
			2	3	4	5	6	7	8		>8
<i>S. chacoense</i> 2n = 24 . . . Häufigkeit in %	100	779 80,89	141 14,61	37 3,83	7 0,72						964
<i>S. acule</i> × <i>S. chacoense</i> 2n = 36 . . . Häufigkeit in %	100	724 63,45	281 24,63	91 7,98	33 2,98	12 1,05					1141
<i>S. ajuscoense</i> 2n = 48 . . . Häufigkeit in %	100	819 60,22	280 20,59	125 9,19	74 5,44	35 2,57	18 1,32	6 0,44	3 0,22		1360
<i>S. demissum</i> f. <i>vittense</i> 2n = 72 . . . Häufigkeit in %	100	650 41,04	430 27,15	226 14,27	127 8,02	71 4,48	38 2,40	26 1,64	8 0,51	8 0,51	1584

Schon meine Tab. 1 mit größerem Zahlenmaterial berechtigt zu Skepsis gegenüber einer solchen Deutung, noch mehr aber die Kurven (Kurve 1), die nach der Tabelle aufgestellt sind. Wir beobachten auch hier ein Ansteigen der jeweiligen Anteile höherwertiger Gruppen mit zunehmender Valenz in der Polyploidreihe. Entscheidend ist aber das Gesamtbild der Kurven und ihr Verhältnis zueinander. Sie sagen kurz folgendes aus: je mehr Chromosomen vorhanden sind, um so leichter können sich höherwertige Gruppen bilden. Daraus folgt, daß die einzelnen Gruppervalenzen anteilmäßig mit zunehmender Valenz des Chromosomenbestandes ansteigen müssen. Diese Zunahme geht



Kurve 1
Sekundärpaarung in M II verschiedener Spezies.
Werte der Tabelle 1.

ist müßig, Betrachtungen darüber anzustellen, ob vielleicht den Stammformen der Gattung eine entsprechende Chromosomenzahl von $b = 6$ zukommt. Bei dem Stand unserer diesbezüglichen Kenntnisse könnte solchen Spekulationen nicht einmal heuristischer Wert zugesprochen werden.

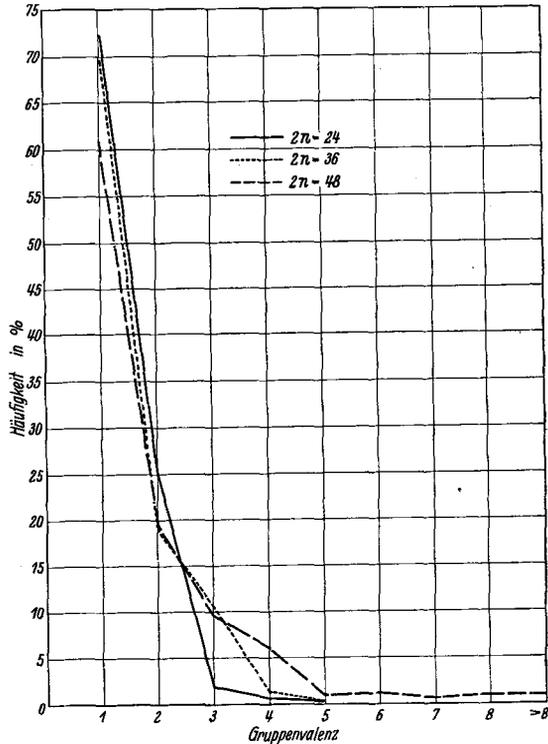
Tabelle 2

Sekundärpaarung in M II bei „*Solanum tuberosum* L.“ (nach Müntzing 1933)

Valenzstufe	Anzahl der Platten	Einzelchromosomen	Gruppen von n Chromosomen							Summe der Gruppen	
			2	3	4	5	6	7	8		>8
2n = 24 . . .	46	303	106	8	2	1					420
Häufigkeit in %		72,14	25,24	1,90	0,48	0,24					
2n = 36 . . .	40	338	93	49	5	1					486
Häufigkeit in %		69,55	19,14	10,82	1,29	0,21					
2n = 48 . . .	25	187	59	30	19	3	4	2	3	3	310
Häufigkeit in %		60,32	19,32	9,68	6,13	0,97	1,29	0,65	0,97	0,97	

natürlich auf Kosten der Einzelchromosomen, die dementsprechend stufenweise in ihrem Anteil absinken. Das bedeutet, daß in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* die Valenz der Sekundärpaarungsgruppen und ihr prozentualer Anteil an der Summe der Gruppen Funktionen der Chromosomenzahl sind. Der Verlauf der Kurven entspricht dem von Zufallskurven, wie sie bei dieser Konstruktion ausfallen. Ich halte dementsprechend die sogenannten Sekundärpaarungen bei den von mir untersuchten Objekten für Zufallserscheinungen, die in der Hauptsache durch Fixierungseinflüsse bedingt sind. Einen Ausdruck von Homologie kann ich bei dieser Paarung nicht erkennen. Ich kann mich daher auch nicht der Deutung von Müntzing anschließen und muß feststellen, daß trotz der „Sekundärpaarungserscheinungen“ in M II die Chromosomengrundzahl der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* $b = 12$ ist. Es

Ich habe mir erlaubt, die Ergebnisse aus den Untersuchungen von Müntzing ebenfalls kurvenmäßig darzustellen (Kurve 2). Ein Blick zeigt schon, daß für diese Kurven dieselbe Deutung zulässig ist, die ich aus meinen Kurven abgeleitet habe. Die Unregelmäßigkeiten im unteren Abschnitt dürften durch die kleinen Zahlen bedingt sein. Bei meiner Kurve für *S. ajuscoense* liegt der Punkt für die Zweiergruppe verhältnismäßig zu niedrig im Vergleich zu denen der anderen Arten. Ich habe jedoch bei den beiden anderen Spezies der gleichen Valenzstufe (*S. acaule*, *S. deperum*) Werte bekommen, die sich besser in den Gesamtverlauf der Kurven einfügen würden. Ich habe diese Kurven aber deshalb nicht herangezogen, weil bei dem Material, aus dem sie gewonnen wurden, die Fixierung nie so gut ausfallen wollte wie bei *S. ajuscoense*.



Kurve 2

Sekundärpaarung in M II bei „*Solanum tuberosum* L.“ (nach Müntzing 1933). Werte der Tabelle 2.

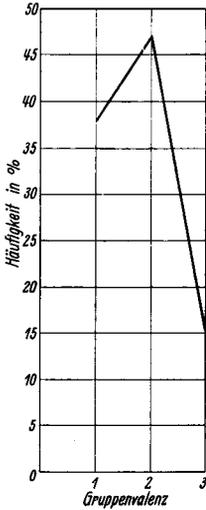
Tabelle 3

Sekundärpaarung bei „diploiden“ Apfelsorten (nach Heilborn 1935)

Valenzstufe	Anzahl der Platten	Einzelchromosomen	Gruppen von n Chromosomen		Summe der Gruppen
			2	3	
2n = 34	43	157	194	62	413
Häufigkeit in % .		38,01	46,97	15,01	

Daß der Verlauf der Kurven und ihre Deutung nicht aus der Eigenart ihrer Konstruktion zu erklären sind, möchte ich an einem Vergleich dartun. Der Kurve 3 habe ich die Zahlen der Tab. 3 unterlegt, die der Arbeit von Heilborn (1935) entnommen sind. Heilborn untersuchte „diploide“ Apfelsorten und stellte bei ihnen Sekundärpaarung in Parallele zu Polyvalentenbildung in Diakinese und M I fest. Die kurvenmäßige Darstellung der Ergebnisse zeigt einen ganz anderen Verlauf als bei einer Zufallskurve. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß das Ansteigen des Anteils der Zweiergruppen Ausdruck für eine Besonderheit, eben für Homologie sein muß. Daß der Anteil der

Dreiergruppen verhältnismäßig zu niedrig ist, dürfte nicht weiter verwundern. Denn selbst bei Autotriploiden pflegen die Trivalenten in Diakinese und M I häufig in Bi- und Univalente zu zerfallen. Die Anteile, die dabei auf diese Valenzgruppen entfallen, würden bei der Gleichmäßigkeit ihrer Verteilung keine Verfälschung des Kurvenverlaufs ergeben; sie erklären nur die tiefe Lage des Wertes der Dreiergruppen. Heilborn (1936) wendet übrigens neuerdings bei *Carex* die gleiche Darstellungsweise wie ich, nur in umgekehrter Richtung an.



Kurve 3

Sekundärpaarung bei „diploiden“ Apfelsorten (nach Heilborn 1935). Werte der Tabelle 3.

Ich entnehme seiner Fig. 4 eine Bestätigung meiner Auffassung über den Verlauf solcher Kurven bei Objekten mit echter Sekundärpaarung. Auf seine weitgehenden, interessanten Schlüsse kann ich nicht eingehen, weil sie zu sehr durch die besondere Gunst des Objektes bedingt sind.

Es ist übrigens gar nicht einzusehen, daß Sekundärpaarung für Allopolyploidie besonders charakteristisch sein soll (Lawrence 1931b, S. 371). Wenn hier ein Ausdruck für Homologie vorliegt, so müßte er erst recht bei Autopolyploiden deutlich werden, besonders in M II. Meiner Ansicht nach kann Sekundärpaarung alleine, ohne Berücksichtigung der Verhältnisse in Diakinese und M I, noch nichts darüber aussagen, ob eine vorliegende Art auto- oder allopolyploid ist. Wie die Dinge in bezug auf Auto- oder Allopolyploidie bei *Solanum*, Sect. *Tuberarium* liegen, werde ich in den nächsten Mitteilungen dieser Reihe dartun können. Sie sind recht verwickelter Natur und gewähren einen interessanten Einblick in die Anfänge der Genomdifferenzierung. Bei der Gelegenheit hoffe ich auch einiges über die in dieser Hinsicht sehr kritischen Verhältnisse bei *S. tuberosum* L. s. str. sagen zu können.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Bei vier Wildspezies bzw. Bastarden von solchen aus der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium* wird die Sekundärpaarung in M II untersucht. Es sind: *S. chacoense* $2n = 24$, *S. acaule* \times *S. chacoense* $2n = 36$, *S. ajuscoense* $2n = 48$ und *S. demissum* f. *xitlense* $2n = 72$.

2. Es werden ausführlich die kritischen Punkte bei der Beurteilung dieser Erscheinung besprochen.

3. Sekundärpaarung in M I und M II kann nur dann als sicher gegeben gelten, wenn gleichzeitig in Diakinese und M I einwandfrei mehrwertige Konjugationsverbände entsprechender Valenz nachweisbar sind.

4. Der Nachweis dieser Parallelität konnte für keine der genannten Arten erbracht werden. Die kurvenmäßige Darstellung der Ergebnisse erklärt die „Sekundärpaarung“ als Zufallsergebnisse unter dem Einfluß des Fixierungs-

vorganges. Die Valenz und die Häufigkeit der einzelnen Paarungsgruppen erscheinen als Funktionen der Chromosomenzahl.

5. Der Deutung Müntzings, daß die Chromosomengrundzahl der Gattung $b = 6$ sein soll, kann daher nicht zugestimmt werden. Sie muß einstweilen immer noch $b = 12$ sein.

Literatur

- Darlington, C. D. (1928). Studies in *Prunus* I and II. Jour. Gen. 19, 213—256.
- und Moffett, A. A. (1930). Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. Jour. Gen. 22, 130—151.
- Ellison, W. (1936). Meiosis and fertility in certain british varieties of the cultivated potato (*Solanum tuberosum* L.). Genetica 18, 217—254.
- Heilborn, O. (1935). Reduction division, pollen lethality and polyploidy in apples. Acta Hort. Berg. 11, 129—184.
- (1936). The mechanics of so-called secondary association between chromosomes. Hereditas 22, 167—188. (Dort auch weitere Literatur.)
- Lawrence, W. J. C. (1929). The genetics and cytology of *Dahlia* species. Jour. Gen. 21, 125—160.
- (1931a). The genetics and cytology of *Dahlia variabilis*. Jour. Gen. 24, 257—306.
- (1931b). The secondary association of chromosomes. Cytologia 2, 352—384. (Dort auch weitere Literatur.)
- Müntzing, A. (1933). Studies on meiosis in diploid and triploid *Solanum tuberosum* L. Hereditas 17, 223—245.
-