Die embryologischen und cytogenetischen Grundlagen der Sameninkompatibilität

Autor(en): **Rutishauser, A.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **79 (1969)**

PDF erstellt am: **20.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-55533

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Die embryologischen und cytogenetischen Grundlagen der Sameninkompatibilität

Von *A. Rutishauser* †

(Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Manuskript eingegangen am 29. März 1968

Inhalt

I. Das Wesen der Sameninkompatibilität
II. Die Ursachen der Sameninkompatibilität
III. Zusammenfassung und Ausblick
Literatur

Die Entwicklung keimfähiger Samen setzt Bestäubung und als Folge davon doppelte Befruchtung, nämlich die Verschmelzung von je einem Spermakern mit dem Kern der Eizelle und den Polkernen der Zentralzelle, voraus. Aus zwei Gründen führt aber nicht jede Bestäubung zur Samenbildung:

1. Viele Pflanzen sind selbst- oder kreuzsteril, weil der Pollenschlauch nicht bis zur Samenanlage gelangt oder weil aus einem anderen Grunde die Gameten daran gehindert werden, miteinander zu verschmelzen. In diesem Falle spricht man ganz allgemein von Inkompatibilität oder, nach einem Vorschlag von Valentine (1954), von *Polleninkompatibilität*.

2. Samensterilität kann aber auch nach erfolgter Befruchtung als Folge von Entwicklungsstörungen auftreten, die zum Abort der Samenanlage oder des jungen Samens führen. Valentine (1954) bezeichnet diese Form der Samensterilität als *Sameninkompatibilität*.

Die Genetik der Polleninkompatibilität ist von E. Kuhn (1940) und M. Ernst-Schwarzenbach (1956) in ausgezeichneten Übersichten zusammengefasst worden. Eine Zusammenfassung der bis heute erzielten Ergebnisse über die Embryologie und Cytogenetik der Sameninkompatibilität liegt noch nicht vor. Da in den letzten Jahren eine Reihe von Publikationen über dieses Gebiet erschienen und mehrere Hypothesen über die Ursachen der Sameninkompatibilität aufgestellt worden sind, halte ich es für angebracht, diese für die Theorie der Samenbildung und für die Züchtung gleichermassen bedeutsamen Forschungsergebnisse zusammenzustellen. Ich benütze die Gelegenheit, eine neue Hypothese der Sameninkompatibilität darzulegen, die, wie mir scheint, geeignet ist, die vorliegenden, sich zum Teil widersprechenden Resultate von einem allgemeineren Gesichtspunkt aus zu verstehen.

I. Das Wesen der Sameninkompatibilität

Als erster hat Laibach (1925) für Kreuzungen zwischen *Linum perenne* und *L. austriacum* Sameninkompatibilität nachgewiesen. Er konnte zeigen, dass in Kreuzungen des Typus *Linum perenne* × *L. austriacum* und reziprok, allerdings nur bei bestimmten Rassen von *L. perenne*, kugelige, voll entwickelte, keimungsfähige und kleine, geschrumpfte Samen ausgebildet werden, die nicht auskeimen. Die Sektion beider Samentypen ergab grosse, wohlentwickelte Embryonen bei der ersten Kategorie und kleine, aber ebenfalls normal gebaute Embryonen bei den geschrumpften Samen. Aufzuchtversuche der Embryonen geschrumpfter Samen in vitro führten zur Entwicklung von Hybridpflanzen, die ebenso kräftig und fertil waren wie jene, die aus kugeligen, keimungsfähigen Samen aufgezogen werden konnten. Damit konnte nachgewiesen werden, dass die Entwicklungshemmung der durch interspezifische Bestäubung entstandenen Embryonen nicht wegen der Inkompatibilität ihrer beiden artfremden Genome erfolgt, sondern dass sie auf anderen, ausserhalb des Embryos liegenden Faktoren beruhen muss. Schon Laibach vermutete, die Ursache der Entwicklungshemmung könnte auf fehlende Harmonie in der Entwicklung der Samengewebe zurückgeführt werden.

Die Idee, dass die Ausbildung keimfähiger Samen eine gut aufeinander abgestimmte, harmonische Entwicklung der verschiedenen am Aufbau des Samens beteiligten Gewebe voraussetzt, hat sich in der Folge als sehr fruchtbar erwiesen. Sie hat mindestens als Arbeitshypothese sehr gute Dienste geleistet. Der Nachweis der Entwicklungsfähigkeit von Embryonen keimungsunfähiger Samen konnte dank einer immer subtiler gestalteten Technik vor allem durch das Auffinden und Anwenden von Wuchsstoffen, wie Indolylessigsäure, Giberellinsäure und Kinetin, verbessert werden, so dass es heute gelingt, Embryonen bis hinunter auf 0,15 mm in vitro aufzuziehen. Die bedeutendsten Fortschritte sind auf diesem Gebiete wohl von Blakeslee und seinen Mitarbeitern, in neuerer Zeit auch von Maheshwari und seiner Schule erzielt worden. Blakeslee arbeitete vor allem mit *Datura*-Embryonen, die meist in Kreuzungen zwischen *D. stramonium* als Samenpflanze und einer grossen Zahl anderer *Datura*-Arten als Pollenspender entstanden waren. So konnte zum Beispiel einer seiner Mitarbeiter (McLean, 1946) nicht weniger als 12 von insgesamt 18 durch Artkreuzungen erhaltenen Hybridembryonen auf diesem Wege zu blühenden Pflanzen aufziehen. Es darf deshalb heute als gesichert gelten, dass eine grosse Zahl von Bastardembryonen keimungsunfähiger Samen durchaus normal entwicklungsfähig sind, wenn ihnen die notwendigen Nährstoffe, Hormone und Vitamine in der verlangten Zusammensetzung geboten werden. Die Annahme, dass die Keimungsfähigkeit, das heisst die Samenkompatibilität, auf äussere Faktoren, vor allem auf das Zusammenspiel der verschiedenen Samengewebe, zurückgeht und dass sich Sameninkompatibilität einstellt, wenn dies nicht der Fall ist, gilt daher als gut begründet. Dagegen herrscht über die Frage, welche Gewebe des Samens entscheidend in seinen Entwicklungsablauf eingreifen, noch keine Einigkeit. Eine Reihe von Hypothesen sind darüber aufgestellt worden und sollen in den folgenden Seiten besprochen werden.

II. Die Ursachen der Sameninkompatibilität

Schon früh ist vermutet worden, dass das quantitative Verhältnis der Genome in den Samengeweben für die normale Entwicklung des Samens entscheidend sei.

Diese Ansicht wird vor allem gestützt durch die Ergebnisse von Kreuzungen zwischen diploiden und autotetraploiden Rassen der gleichen Art, wo sich die drei Gewebetypen des Samens, das mütterliche Gewebe, das Endosperm und der Embryo, nur im Polyploidiegrad unterscheiden.

1. Die genomische Relation zwischen Embryo, Endosperm und mütterlichem Gewebe

Müntzing hat 1930 und 1933 die Hypothese aufgestellt, dass sich eine befruchtete Samenanlage nur dann normal entwickeln könne, wenn das Verhältnis der Genome im Embryo, Endosperm und mütterlichen Gewebe 2:3:2 betrage. Zur Begründung dieser Hypothese wird auf die Differenzen hingewiesen, die sich allein aus der Veränderung des Polyploidiegrades in Zellen, Geweben und ganzen Organismen ergeben und welche die verschiedensten Eigenschaften der betroffenen Strukturen, wie Stoffaufnahme, Wachstumsgeschwindigkeit, Metabolismus usw., verändern können. Nach Müntzing ist normale Samenbildung auf diese 2:3:2-Relation eingestellt. Jede Veränderung des Verhältnisses führt zu Störungen im Zusammenspiel der verschiedenen Samengewebe und kann schliesslich den Zusammenbruch der Samenentwicklung nach sich ziehen.

Eine Reihe von Analysen der Samenentwicklung an *Gramineen* (z.B. Roggen und Gerste), an *Labiaten*, wie *Lamium* und *Galeopsis*, an *Cruciferen*, wie *Brassica*, sind zum Beweis der Müntzingschen Hypothese von Müntzing und Mitarbeitern, vor allem Håkansson, durchgeführt worden.

Als Beispiel seien in erster Linie die Untersuchungen an *Gramineen* angeführt. Eingehend wurden zum Beispiel Kreuzungen zwischen diploidem und autotetraploidem Roggen, *Secale cereale* der Sorte Stålråg, analysiert (Håkansson und Ellerström, 1950). Die Befruchtung der kastrierten und künstlich bestäubten Blüten des Roggens erfolgt bei der Eizelle stets innerhalb von 10 Stunden, bei der Zentralzelle etwas später. Die Chromosomenzahlen des Endosperms konnten ausgezählt werden. Sie betrugen bei den 2x × 2x-, 2x × 4x-, 4x × 2x- und 4x × 4x-Kreuzungen wie erwartet 21, 28, 35 und 42. Der Entwicklungsablauf des Endosperms in den vier Kreuzungskombinationen hängt in einem gewissen Ausmass von äusseren Faktoren ab. In Tabelle 1 werden daher nur die Resultate eines Versuchsjahres, 1947, wiedergegeben.

Die Tabelle 1 zeigt, dass zwischen den verschiedenen Kreuzungskombinationen schon früh Differenzen einsetzen, indem die Endosperme der Kombination 2x × 2x von Anfang an am weitesten entwickelt zu sein scheinen und diesen Vorsprung bis 48 Stunden nach der Bestäubung beibehalten. Am nächsten kommen ihr die Endosperme der Kombination 4x × 4x, es folgen die Kombinationen 2x × 4x und 4x × 2x. Diese Reihenfolge bleibt auch später, nach 96 Stunden und 6–10 Tagen, erhalten, obwohl die Kreuzung 2x × 4x manchmal nur wenig hinter der Kombination 2x × 2x zurücksteht. Schon von 96 Stunden an beginnen sich in den Endospermen der Kreuzungen 2x × 4x und 4x × 2x weitere Differenzen vom normalen Verhalten bemerkbar zu machen: Bei den 2x × 4x-Endospermen treten kleine Vakuolen und Mitoseanomalien als erste Anzeichen einer Degeneration des Endosperms auf. Die 4x × 2x-Endosperme weisen ebenfalls kleine Vakuolen auf, ferner werden, im Gegensatz zur Kontrolle 2x × 2x und zu den nukleären Endospermen der übrigen Kombinationen, schon zu diesem Zeitpunkt die ersten Zellwände ausgebildet. Dagegen treten in diesem Fall Mitoseanomalien nur selten auf.

In 6–10 Tage alten Samen haben sich die Differenzen der 2x × 4x- und 4x × 2x-Endosperme unter sich und gegenüber den anderen Kombinationen noch weiter verschärft. Die Entwicklung der 2x × 4x-Endosperme wird völlig gestoppt, und Degeneration setzt ein. Die 4x × 2x-Endosperme bilden ein loses Zellgewebe, wobei aber die Zahl der Zellkerne bedeutend kleiner ist als in allen anderen Endospermen. Nach 14 Tagen wird in den 2x × 2x- und 4x × 4x-Endospermen, deren Entwicklung abgeschlossen ist, Stärke gespeichert. Die 2x × 4x-Endosperme sind degeneriert; die kleinen 4x × 2x-Endosperme speichern ebenfalls Stärke, sterben aber später auch ab.

Tabelle 1

Die Entwicklung des Endosperms von *Secale cereale* Stålråg nach 2x × 2x-, 2x × 4x-, 4x × 2x- und 4x × 4x-Kreuzungen, 10–24 Stunden nach Bestäubung, Versuchsjahr 1947 (nach Håkansson und Ellerström, 1950)

Zeit zwischen Bestäubung und Fixierung	Kreuzung	Embryosack unbefruchtet	Polkern befruchtet		2 Endospermkerne		4 Endospermkerne	8 Endospermkerne	n
				in Teilung		in Teilung			
10 Stunden	2x × 2x	–	1	13	2	1	–	–	17
	2x × 4x	1	2	17	1	–	–	–	21
	4x × 2x	3	16	2	–	–	–	–	21
	4x × 4x	2	2	9	5	–	–	–	18
15 Stunden	2x × 2x	–	1	1	2	–	–	–	4
	2x × 4x	1	4	1	8	–	–	–	14
	4x × 2x	2	2	4	5	–	–	–	13
	4x × 4x	3	2	2	9	–	–	–	16
19 Stunden	2x × 2x	1	1	–	11	–	–	–	13
	2x × 4x	1	2	1	6	–	–	–	10
	4x × 2x	1	1	–	8	–	–	–	10
	4x × 4x	2	3	1	6	–	–	–	12
24 Stunden	2x × 2x	3	–	4	6	7	–	–	20
	2x × 4x	3	1	2	5	5	–	–	16
	4x × 2x	1	2	2	10	2	1	1	19
	4x × 4x	1	–	–	8	3	1	–	13

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass zwischen den 4x × 2x- und den 2x × 4x-Endospermen folgende Unterschiede bestehen:

2x × 4x: Die Zahl der Zellkerne ist nicht viel geringer, oft gleich gross wie bei den 2x × 2x-Endospermen. Im Gegensatz zu den Kontrollen treten aber mitotische

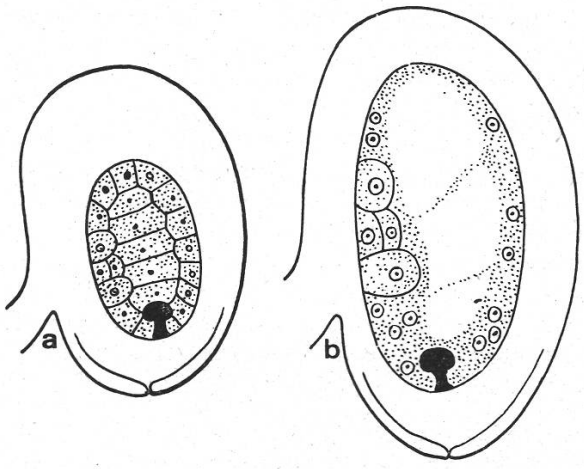

Abbildung 1

Schema der Anomalien der Endospermentwicklung nach Kreuzungen: a vom Typus 4x × 2x (Entwicklung verlangsamt, keine Mitosestörungen, Zellbildung verfrüht; Typus A) und b vom Typus 2x × 4x (Mitosestörungen, Zellbildung verspätet oder ausfallend; Typus B)

Unregelmässigkeiten auf, ferner ist die Zellbildung verspätet oder fällt ganz aus (Abb. 1b).

4x × 2x: Das Tempo der Entwicklung ist langsamer, mitotische Störungen treten nicht auf, die Zellbildung ist gegenüber den Kontrollen verfrüht (Abb. 1a).

In beiden Fällen tritt früher oder später Zerfall des Endosperms ein.

Diese Endospermstörungen werden nach Håkansson nicht verursacht durch ihre tetraploide (2x × 4x) beziehungsweise pentaploide (4x × 2x) Konstitution, sondern müssen als Folge der gestörten Beziehungen zwischen Embryo, Endosperm und mütterlichem Gewebe betrachtet werden. Die 2x × 4x-Kreuzung führt zu einer neuen Relation der Genome, nämlich 3:4:2 statt 2:3:2, die 4x × 2x-Kreuzung zur Relation 3:5:4. Die erhaltenen Resultate – Störungen verschiedener Art bei den reziproken Kreuzungen zwischen 2x- und 4x-Elternpflanzen – sprechen zugunsten dieser Auffassung, obwohl, wie wir später sehen werden, auch eine andere Erklärung möglich ist.

Als weiterer Beweis für die Richtigkeit von Müntzings Hypothese wird der Befund gewertet, dass zwischen den beiden Kreuzungskombinationen 2x × 2x und 4x × 4x, abgesehen von einer langsameren Entwicklung bei tetraploiden Pflanzen, keine tiefgreifenden Unterschiede zu finden sind und vor allem auch keine Störungen auftreten, die zu einem allgemeinen Zusammenbruch der Samenentwicklung führen. Eine solche Differenz ist deswegen nicht zu erwarten, weil die Samengewebe beider Kreuzungskombinationen die Relation 2:3:2 aufweisen.

Schliesslich geht aus den Resultaten der Roggenexperimente hervor, dass der hybriden Struktur der Embryokerne für Erfolg oder Misserfolg der Samenentwicklung keine Bedeutung zukommt. Normale Embryonen – sie sind in beiden Kreuzungen triploid – werden bei beiden erfolglosen Kreuzungskombinationen ausgebildet. Differenzen bestehen nur hinsichtlich der Grösse beziehungsweise Zellenzahl, sind aber nicht deutlich ausgeprägt.

Übereinstimmende Ergebnisse sind bei diploiden und autotetraploiden *Hordeum vulgare* erzielt worden (Håkansson, 1953), kommen aber interessanterweise auch in interspezifischen beziehungsweise Gattungskreuzungen vor, wie zum Beispiel beim Gattungsbastard *Hordeum vulgare* × *Secale cereale* (Thompson und Johnstohn, 1945), obwohl hier beide Elternpflanzen diploid sind. In diesem Falle treten offenbar qualitative an Stelle der rein quantitativen Unterschiede zwischen den Eltern. Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Arten, bei denen Differenzen gefunden wurden, die analog sind zu jenen der *Secale*-Versuche.

Der Befund, dass sich Sameninkompatibilität sowohl nach 2x × 4x-Kreuzungen wie auch in interspezifischen und Gattungskreuzungen zwischen Arten derselben Polyploidiestufe einstellen kann, verträgt sich nicht mit der Annahme rein quantitativer Ursachen der Entwicklungsstörungen und spricht damit gegen die Hypothese Müntzings, wonach die Sameninkompatibilität allein durch die quantitative Störung der genomischen Relation der drei Samengewebe, des Embryos, des Endosperms und des mütterlichen Gewebes, zustande komme. Bei interspezifischen Kreuzungen zwischen diploiden Arten derselben Chromosomenzahl können, vorausgesetzt, dass es sich um primäre Diploide und nicht um diploidisierte sekundäre Polyploide handelt, nur qualitative genetische Differenzen eine Rolle spielen. Wenn daher Müntzings

Tabelle 2

Typus der Sameninkompatibilität reziproker Kreuzungen zwischen diploiden und autotetraploiden Individuen derselben Art und interspezifischer Kreuzungen zwischen Arten desselben Polyploidietypus (Abb. 1)

Typus A: Endosperm wird früh zellulär, keine Mitosestörungen, Degeneration

Typus B: Zellwandbildung verspätet, Mitosestörungen, Degeneration

Samenpflanze	2n	Pollenpflanze	2n	Typus	Autor
Secale cereale	14	*S. cereale*	28	B	Håkansson und Ellerström, 1950
Secale cereale	28	*S. cereale*	14	A	Håkansson und Ellerström, 1950
Hordeum vulgare	14	*H. vulgare*	28	B	Håkansson, 1953
Hordeum vulgare	28	*H. vulgare*	14	A	Håkansson, 1953
Galeopsis pubescens	16	*G. pubescens*	32	B	Håkansson, 1952
Galeopsis pubescens	32	*G. pubescens*	16	A	Håkansson, 1952
Lolium perenne	14	*Festuca pratensis*	14	A	Reusch, 1959
Festuca pratensis	14	*Lolium perenne*	14	B	Reusch, 1959
Brassica oleracea		*B. rapa*		B	Håkansson, 1956
Brassica rapa		*B. oleracea*		A	Håkansson, 1956
Hordeum vulgare	14	*Secale cereale*	14	B	Thompson und Johnstohn, 1945
Ranunculus cassubicifolius	16	*R. megacarpus* [1]	32	B	Rutishauser, 1954a
Ranunculus megacarpus [1]	32	*R. cassubicifolius*	16	A	Rutishauser, 1954a
Oenothera hookeri	14	*Oe. hookeri*	28	B	von Wangenheim, 1962
Oenothera hookeri	28	*Oe. hookeri*	14	A	von Wangenheim, 1962

[1] pseudogam

Hypothese aufrechterhalten werden soll, dann muss sie erweitert und allgemeiner gefasst werden. Für eine allgemeinere Fassung der Hypothese spricht auch der Umstand, dass die 2:3:2-Relation nur für eine beschränkte Anzahl von Angiospermen Geltung haben kann, nämlich für solche Arten, deren Endosperm triploid ist, was nur bei Arten mit *Polygonum-*, *Allium-*, *Drusa-* und *Adoxa*-Typus der Embryosackentwicklung der Fall ist. Arten mit *Fritillaria-*, *Plumbagella-*, *Plumbago-* und *Penaea*-Typus entwickeln pentaploides Endosperm. Sie sind also vermutlich an die Relation 2:5:2 angepasst; *Oenothera* (mit *Oenothera*-Typus der Embryosackentwicklung) bildet diploide Endosperme aus, die Genomrelation muss hier lauten 2:2:2, und wieder eine andere Relation, nämlich 2:∼9–10:2, dürfte den Arten mit *Peperomia*-Typus der Embryosackentwicklung angepasst sein. Es kann somit weder ein Genomverhältnis von genereller Gültigkeit für die Angiospermen angegeben werden, noch darf die Annahme von rein quantitativen Beziehungen zwischen den Geweben allein als Ursache für die Samenkompatibilität und ihre Störung als Ursache für die Sameninkompatibilität betrachtet werden. Für den *Oenothera*-Typus der Embryosackentwicklung geht dies deutlich aus den Resultaten von Wangenheims (1962) hervor, die zeigen, dass hier der Übergang vom 1:1:1-Verhältnis zum 1:3:1- (2x × 4x) beziehungsweise zum 1:5:1-Verhältnis (4x × 2x) zu Veränderungen der Samenentwicklung führen, die analog sind zu den Anomalien, welche beim *Polygonum*-Typus der Embryosackentwicklung gefunden wurden.

Die Hypothese Müntzings hat wohl als Arbeitshypothese gute Dienste geleistet und vermag eine Reihe von Befunden zu erklären, sie ist aber, wie oben schon erwähnt, noch zu wenig allgemein gefasst und noch zu wenig präzis formuliert, um allen Ergebnissen der Inkompatibilitätsforschung gerecht zu werden. Solche Präzisierungen der Müntzingschen Hypothese sind nach zwei Seiten hin versucht worden. Einerseits wurde versucht, die Ursache der Sameninkompatibilität auf nur zwei Gewebe zu beschränken, nämlich entweder auf das genomische Verhältnis von Endosperm und Embryo (Watkins, 1932) oder vom mütterlichen zum Endospermgewebe (Brink und Cooper, 1940). Andererseits wurde der Versuch unternommen, die exakten genetischen Grundlagen für die Störung des Entwicklungsgeschehens zu erfassen. Wir wenden uns zuerst den Erklärungsversuchen zu, die durch eine Beschränkung auf das genomische Verhältnis von nur zwei Geweben des Samens zu präziseren Angaben über die Entwicklungsstörungen zu gelangen versuchen.

2. Die genomische Relation zwischen Endosperm und Embryo

Watkins (1932) kam aufgrund von Kreuzungsversuchen zwischen hexa- und tetraploiden *Triticum*-Arten und anderer Kreuzungsversuche zwischen Pflanzen mit verschiedenen Polyploidiegraden zu der Überzeugung, dass das genomische Verhältnis des Endosperms zum Embryo allein einen entscheidenden Einfluss auf die Samenentwicklung hat.

Die Kreuzung *Triticum* 6x × *Triticum* 4x ergab kleine, aber normal gefüllte Körner, die gut keimten. In der reziproken Kreuzung wurden dagegen zwar grössere, aber unvollständig entwickelte, geschrumpfte Körner ausgebildet, die nur schlecht keimten. Der Unterschied zwischen den beiden Kreuzungen lässt sich nach Watkins aufgrund quantitativer Beziehungen erklären: In der Kreuzung 6x × 4x ist der Polyploidiegrad des Endosperms 8x statt 9x, in der reziproken 7x statt 9x. Daher ist eine Störung der Samenentwicklung zu erwarten.

Den entscheidenden Anstoss zur Formulierung der Endosperm-Embryo-Hypothese Watkins' gaben die Kreuzungsresultate, die Gairdner und Darlington (1931) mit *Campanula persicifolia*

erhalten hatten. Danach ergab die Kreuzung 2x × 4x Nachkommen, die nur zum kleineren Teil (zwei Individuen) triploid waren. Die meisten F_1-Pflanzen (sieben Individuen) waren tetraploid. Die Kreuzung 4x × 2x ergab 32 Nachkommen, nämlich 8 tetraploide, 23 triploide und einen diploiden (haploide Parthenogenese). Interessant ist vor allem die hohe Frequenz tetraploider Nachkommen der Kreuzung 2x × 4x, die vermutlich durch Befruchtung eines unreduzierten Embryosackes mit einer reduzierten männlichen Gamete zustande kamen.

Wenn man annimmt, dass in der Kreuzung 2x × 4x unreduzierte Embryosäcke entstanden sind, die zur Entwicklung von tetraploiden Nachkommen geführt haben, so lässt sich das Verhältnis des Endosperms zum mütterlichen Gewebe in den betreffenden Versuchen mit 6:2, jenes vom Endosperm zum Embryo mit 6:4 angeben. Das erste Verhältnis ist mit 3:1 viel zu hoch, das zweite entspricht genau dem erfolgreichen Verhältnis 3:2. Daraus folgt nach Watkins, dass wegen der hohen Anzahl von tetraploiden gegenüber den erwarteten triploiden Nachkommen im 2x × 4x-Versuch von *Campanula persicifolia* für die normale Entwicklung eines keimfähigen Samens das Genomverhältnis 3:2 von Endosperm und Embryo massgebend ist. Das genomische Verhältnis vom Endosperm zum mütterlichen Gewebe soll hingegen keine Rolle spielen.

Die Hypothese Watkins' ist später vor allem von Howard (1939, 1942, 1947) übernommen und weiter ausgebaut worden. Howard arbeitete mit Arten der Gattungen *Brassica* und *Nasturtium* und bezog in seine Untersuchungen neben Kreuzungen zwischen diploiden und tetraploiden Rassen derselben Art auch interspezifische Kreuzungen ein.

Bei *Brassica oleracea* konnte im Gegensatz zu den *Triticum*-Versuchen Watkins' keine Polleninkompatibilität gefunden werden, so dass die Ergebnisse ausschliesslich die Entwicklungsvorgänge des Samens nach erfolgter Befruchtung betreffen. Die Beurteilung der Kreuzungsergebnisse geschah aufgrund von Gewichtsbestimmungen der Samen und des Samenansatzes (Prozentsatz guter Samen). Die Resultate sind in Tabelle 3 zusammengefasst.

Tabelle 3

Die Resultate von Kreuzungsversuchen mit diploiden und tetraploiden Individuen von *Brassica oleracea*
(nach Howard, 1939)

Kreuzung	Prozentsatz guter Samen	Mittleres Samengewicht
2x × 2x	40,1–46,3	4,08 mg
4x × 4x	12,8–18,5	5,34 mg
4x × 2x	28,5	1,20 mg
2x × 4x	0	0,46 mg

Die Samen der Kreuzung 2x × 2x, die als Kontrolle aufgefasst werden können, sind zum grossen Teil gut entwickelt; jene der Kreuzung 4x × 4x sind zwar etwas grösser, aber nur zum kleineren Teil gut entwickelt. Gute Samen gab im Gegensatz zur Kreuzung 4x × 4x die Kombination 4x × 2x, die Samen haben aber ein bedeutend kleineres Gewicht als jene der Kontrolle. Die Samen von 2x × 4x sind alle keimunfähig, jene der Kreuzung 4x × 2x keimen trotz des niederen Gewichtes doch noch zum Teil aus und wachsen zu ± triploiden Individuen heran.

Von besonderem Interesse ist der Befund, dass im 2x × 4x-Versuch zwei grosse Samen auftraten, deren Embryonen beide tetraploid waren. Vermutlich ist in diesen Fällen ein unreduzierter Embryosack ausgebildet und befruchtet worden. Gute beziehungsweise schlechte Samenbildung hängt in diesen *Brassica*-Kreuzungen nach Howard allein vom genomischen Verhältnis des Endosperms zum Embryo ab. Dieses berechnet sich für die vier Kreuzungskombinationen wie folgt:

Tabelle 4

Die genomischen Relationen Endosperm:Embryo und Endosperm:mütterlichem Gewebe in Kreuzungen mit diploider und tetraploider *Brassica oleracea*
(nach Howard, 1939, verändert)

Kreuzung	Relation Endosperm:Embryo	Relation Endosperm:mütterlichem Gewebe
2x × 2x	3:2 = 1,50	3:2 = 1,50
4x × 4x	3:2 = 1,50	6:4 = 1,50
4x × 2x	5:3 = 1,67	5:4 = 1,25
2x × 4x reduz. ES	4:3 = 1,33	4:2 = 2,00
unreduz. ES	6:4 = 1,50	6:2 = 3,00

Gute Samen ergaben alle Kombinationen mit einer Endosperm:Embryo-Relation von 3:2 = 1,50. Darin ist auch die Kombination 2x × 4x mit unreduzierten Embryosäcken eingeschlossen. Der Befund, dass die Genome derselben Art einen quantitativen Effekt haben, kann als *Polyploidie*-Effekt der Genome bezeichnet werden (Howard, 1942).

Jede Abweichung von der Norm 3:2 ergab in den Versuchen Howards einen deutlichen Abfall der Zahl guter Samen und des mittleren Samengewichtes (Tab. 3). Der Relation Endosperm:mütterlichem Gewebe kommt in diesen Versuchen keine Bedeutung zu: Sie ist im 2x × 4x-Versuch für reduzierte Embryosäcke 4:2 = 2,00 statt wie normal 3:2 =1,50, für unreduzierte Embryosäcke 6:2 = 3,00. Sie weicht also, obwohl im letzteren Falle gute Samen ausgebildet werden, ebenfalls von der Norm 1,50 ab.

Während sich die Kreuzungen zwischen diploiden und autotetraploiden Individuen von *Brassica oleracea* als geeignet erwiesen haben, Watkins' Hypothese zu stützen, erbrachten die im folgenden beschriebenen interspezifischen Kreuzungen zwischen diploiden und amphidiploiden Arten der Gattung *Brassica* neben zusätzlichen Bestätigungen auch Resultate, welche die genetische Seite der Hypothese näher beleuchteten. Als Versuchspflanzen dienten in diesen ebenfalls von Howard (1942) ausgeführten Experimenten Arten der folgenden Artgruppen:

Diploide Arten: *Brassica campestris* (n = 10), Genom *a*, *B. nigra* (n = 8), Genom *b*, *B. oleracea* (n = 9), Genom *c*.

Amphidiploide Arten: *B. juncea* (n = 18), Genome *ab*, *B. napus* (n = 19), Genome *ac*, *B. carinata* (n = 17), Genome *bc*, *B. chinensis* × *B. carinata* (n = 27), Genome *abc* (= ch-ca am).

Neben *B. juncea*, *napus* und *carinata* wurde ferner eine Amphidiploide der Kreuzung *B. chinensis* (n = 10 = *a*) × *B. carinata* (n = 17 = *bc*) hergestellt mit n = 27 und der Genomformel *abc* (haploid). Cytologisch weisen die Genome *a*, *b* und *c* verschiedene Grade von Übereinstimmungen auf: so haben die Genome *a* und *c* Teile des Genoms gemeinsam; sie bilden zum Teil Bivalente. Zwischen *b* einerseits und *a*, *c* andererseits werden keine Bivalente gebildet (U, 1935). Entsprechend zeigt der F_1-Bastard *B. chinensis* × *B. carinata* (n = 27 = *abc*) nur 1–9 Bivalente und 25–9 Univalente, wobei die Bivalente vermutlich aus der Paarung von *a* und *c* herstammen. Nach Howard werden allerdings in niederen Prozentsätzen auch Tri- und Quadrivalente ausgebildet.

Zur Analyse der Sameninkompatibilität wurden vor allem reziproke Kreuzungen zwischen *B. chinensis* und *B. carinata* (2x × 4x) sowie dem amphidiploiden Bastard *B. chinensis* × *carinata* (= ch-ca am) ausgeführt (Tab. 5). Da in allen Kreuzungen entwickelte Samenanlagen oder Samen vorhanden waren, hat also stets Befruchtung stattgefunden. Auffällig ist, dass sich in diesen interspezifischen Kreuzungen nicht alle 2x × 4x- und 4x × 2x-Kombinationen gleich verhielten: Die autotetraploide *B. chinensis* (4x) ergibt mit diploider *B. chinensis* in beiden Richtungen nur abortierende Samenanlagen, was mit den oben besprochenen Kreuzungen des gleichen Typus bei *Secale cereale*, *Hordeum vulgare* und *Brassica oleracea* mehr oder weniger übereinstimmt. Die Kreuzungen zwischen *B. carinata* (4x) und *B. chinensis* (4x), die nach ihrem Polyploidietypus erfolgreich sein sollten, führen aber zu ähnlichen Ergebnissen, und gute Samen entstehen nur in der reziproken Kreuzungskombination. Überraschend ist ferner das Resultat der Kreuzungen *B. chinensis* 2x *(aa)* × *B. carinata* 4x *(bbcc)*: In allen diesen Kreuzungen entstanden gute Samen; die reziproken Kreuzungen setzten allerdings nicht an. Diese unerwarteten Ergebnisse führten Howard zu der

Tabelle 5

Ergebnisse der Kreuzungen zwischen *Brassica chinensis* 2x und 4x, *B. carinata* und dem alloploiden Bastard *B. (chinensis* × *carinata)* ch-ca am 1–4. Früchte ohne gute Samen: nur Samenanlagen, die Endosperm und Embryo ausgebildet haben und dann abortiert sind (nach Howard, 1942, vereinfacht).

Samenpflanze	n	Genom	Pollenpflanze	n	Genom	Gute Samen pro Frucht durchschnittlich
B. chinensis	10	*a*	*B. carinata*	17	*bc*	7,4
B. chinensis	10	*a*	ch-ca am 1, 4	27	*abc*	–
B. chinensis	10	*a*	*B. chinensis* 4x	20	*aa*	–
B. carinata	17	*bc*	*B. chinensis*	10	*a*	–
B. carinata	17	*bc*	ch-ca am 2, 4	27	*abc*	–
B. carinata	17	*bc*	*B. chinensis* 4x	20	*aa*	–
ch-ca am 1, 2, 4	27	*abc*	*B. chinensis* 4x	20	*aa*	3,3
ch-ca am 1, 2, 4	27	*abc*	*B. chinensis* 2x	10	*a*	–[1]
ch-ca am 1, 2, 4	27	*abc*	*B. carinata*	17	*bc*	–[1]
B. chinensis 4x	20	*aa*	*B. chinensis* 2x	10	*a*	–
B. chinensis 4x	20	*aa*	*B. carinata*	17	*bc*	8,4
B. chinensis 4x	20	*aa*	ch-ca am 4	27	*abc*	5,0; 1,0

[1] ch-ca am 3 als ♀ hingegen ergab auch mit *B. chinensis* 2x und *B. carinata* durchschnittlich je 2,8 gute Samen/Frucht

Annahme, *B. carinata* verhalte sich, obwohl tetraploid, wie eine *Diploide*, das heisst, die Pflanze habe hinsichtlich der Physiologie ihrer Samenproduktion diploiden Charakter. Die Beweisführung dieser Hypothese wird dadurch etwas erschwert, dass das Genom von *B. chinensis (a)* nicht in *B. carinata* enthalten ist und die Art eventuell selbst als sekundäre Tetraploide betrachtet werden könnte. Diese Unsicherheit wird aber aufgehoben durch den Befund, dass die Kreuzungen mit der amphidiploiden, hexaploiden Hybride *B. chinensis* × *carinata* (ch-ca am, 2n = 54, *aabbcc*) das erwartete Resultat ergeben: ch-ca am *(aabbcc)* verhält sich wenigstens in einigen Kreuzungen wie eine Tetraploide und nicht wie eine Hexaploide und gibt zum Beispiel mit *B. chinensis* (4x) als Samenpflanze gute Samen (wie die Kreuzungskombination 4x × 4x). *B. chinensis* und *B. carinata* als Samenpflanzen erzeugen dagegen, bestäubt mit Pollen von ch-ca am *(aabbcc)*, nur befruchtete, aber nicht entwickelte Samenanlagen!

Howard versuchte daher, die Hypothese Watkins', nach welcher das Genomverhältnis des Endosperms zum Embryo ausschlaggebend für die gute oder schlechte Entwicklung des Samens ist, insofern zu präzisieren, dass er es auf das Verhältnis der Genome jeder Art ausdehnte, wobei den Genomen verschiedener Arten *verschiedene genetische Werte* zugeordnet werden. Zählt man zum Beispiel die beiden Genome *b* und *c* von *B. carinata* als ein Genom (ca), dann lassen sich die erhaltenen Resultate lückenlos erklären (Tab. 6). Dem *Polyploidieeffekt*, der in intraspezifischen Kreuzungen des Typus 2x × 4x und reziprok eine Rolle spielt, wird ein *Hybrideffekt* gegenübergestellt, der darin besteht, dass die Genome zweier Arten verschieden grosse Effekte haben können. Tabelle 6 zeigt den Zusammenhang zwischen Samengewicht und Polyploidie- und Hybrideffekt.

In Tabelle 6 ist ca als ein Genom genommen, das heisst, es wird angenommen, dass sich die Pflanze wie eine Diploide verhält. Die Annahme wird gestützt durch Messungen der Pollengrösse: Diese entspricht derjenigen von Diploiden, während zum Beispiel *B. juncea* keine Diploidisierung zeigt. Auch *B. napus* ist diploidisiert.

Tabelle 6

Interpretation der Resultate von Samenmessungen von interspezifischen Kreuzungen verschiedener *Brassica*-Arten aufgrund des Endosperm:Embryo-Verhältnisses der Genome. ch = *Chinensis*-Genom *a* (n = 10); ca = *Carinata*-Genom *bc* (n = 17, als ein Genom genommen)
(nach Howard, 1942)

Kreuzung	Konstitution des Embryos	Endosperms	Endosperm:Embryo-Verhältnis für ch+ca	ch	ca	Samengewicht mg
chch × chch	chch	chchch	3:2	3:2	–	4,2
caca × caca	caca	cacaca	3:2	–	3:2	4,8
chchchch × chchchch	chchchch	chchchchchch	6:4	6:4	–	4,2
chchcaca × chchcaca	chchcaca	chchchcacaca	6:4	3:2	3:2	4,5
chch × caca	chca	chchca	3:2	**2:1**	**1:1**	1,5
chchcaca × chch	chchca	chchchcaca	5:3	3:2	**2:1**	1,0
chchcaca × caca	chcaca	chchcacaca	5:3	2:1	3:2	1,4
chchcaca × chchchch	chchchca	chchchchcaca	6:4	4:3	**2:1**	3,4
chchchch × chchcaca	chchchca	chchchchchca	6:4	5:3	1:1	2,7
chchchch × caca	chchca	chchchchca	5:3	4:2	1:1	1,2

Noch weiter verfeinert wurde die Analyse der Sameninkompatibilität und ihre Interpretation in Experimenten mit Arten der Gattung *Nasturtium* (Howard, 1947). Als Versuchspflanzen wurden verwendet:

N. officinale R. Br. 2n = 32 = 2x
N. officinale, mit Colchicin polyploidisiert 2n = 64 = 4x
N. uniseriatum Howard und Manton 2n = 64 = 4x

N. uniseriatum ist vermutlich eine allotetraploide Art mit *N. officinale* als dem einen Elternteil; der andere ist wahrscheinlich *Cardamine amara*.

Zwischen den genannten Arten und Rassen wurden alle möglichen Kreuzungen durchgeführt und dabei die in Tabelle 7 zusammengestellten Resultate erzielt.

Tabelle 7

Samenansatz von Kreuzungen zwischen *Nasturtium officinale* (2x) sowie auto- und allotetraploiden Rassen und Arten der gleichen Gattung
(nach Howard, 1947)

Samenpflanze	Pollenpflanze	Samenansatz pro Frucht gross gut	gross leer	klein gut	klein leer	Mittleres Samengewicht mg	Standardabweichung %
N. officinale 2x	*N. officinale* 2x	26	–	–	–	0,235	9,3
N. officinale 2x	*N. uniseriatum* 4x	–	14	–	–	–	
N. officinale 2x	*N. officinale* 4x	–	–	–	9	–	
N. uniseriatum 4x	*N. uniseriatum* 4x	29	–	–	–	0,208	7,8
N. uniseriatum 4x	*N. officinale* 4x	–	–	9	–	0,075	35,3
N. uniseriatum 4x	*N. officinale* 2x	–	12	–	–	–	
N. officinale 4x	*N. officinale* 4x	11	–	–	–	0,324	10,8
N. officinale 4x	*N. officinale* 2x	–	–	–	22	–	
N. officinale 4x	*N. uniseriatum* 4x	–	–	15	–	0,124	27,8

Aus Tabelle 7 geht hervor, dass unter den intraspezifischen Kombinationen nur die 2x × 2x- und die 4x × 4x-Kreuzungen gute Samen ergeben haben. Die Hybridsamen der beiden erfolgreichen Artkreuzungen zwischen *N. officinale* und *N. uniseriatum* sind klein, aber im Gewicht weniger reduziert als die Samen der entsprechenden *Brassica*-Kreuzungen. Ferner ist die mittlere Standardabweichung bei allen Selbstungen klein, bei den Artkreuzungen dagegen sehr gross, was auf eine beträchtliche Variation der Hybridsamen schliessen lässt.

Howard stützt sich bei der Interpretation seiner Versuchsergebnisse vor allem auf die Eigenschaften der Hybridsamen. Da die Samengewichte der *Nasturtium*-Kreuzungen reduziert sind, wird angenommen, dass das Genom von *N. uniseriatum* in bezug auf die «Physiologie der Samenproduktion» zwischen 2x- und 4x-*N. officinale* intermediär ist. Zur gleichen Auffassung führt auch der Befund, dass die triploiden Samen von *N. uniseriatum* × *N. officinale* 2x gegenüber der Selbstung im Gewicht weniger reduziert sind als jene der entsprechenden *Brassica*-Kreuzung, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht.

Tabelle 8

Vergleich der Samengewichte entsprechender *Brassica*- und *Nasturtium*-Kreuzungen (nach Howard, 1947)

Samenpflanze	Pollenpflanze	Samengewichte Samenpflanze mg	Hybride mg	Gewicht in % der Samenpflanze
N. uniseriatum 4x	*N. officinale* 2x	0,208	0,075	36
B. oleracea 4x	*B. oleracea* 2x	5,34	1,20	22
B. chinensis × *carinata* 4x[1]	*B. chinensis* 2x	5,50	0,775	14
B. chinensis × *carinata* 4x[1]	*B. carinata* 2x[1]	5,50	1,40	25

[1] Die beiden Genome *b* und *c* von *B. carinata* als ein Genom genommen

Der Prozentsatz der Samengewichte der entscheidenden Kreuzungen 4x × 2x beträgt im *Nasturtium*-Versuch 36, gemessen am Samengewicht der geselbsteten Samenpflanze, im *Brassica*-Versuch nur 14. Dieses Resultat deutet wieder auf die intermediäre Stellung von *Nasturtium uniseriatum* hinsichtlich der «Physiologie der Samenproduktion» hin.

Ausgehend von der Hypothese Watkins' über die Bedeutung der Genomrelation Endosperm: Embryo für die Samenproduktion gab Howard die in Tabelle 9 zusammengefasste Interpretation der *Nasturtium*-Versuche. Dabei wurde der genetische Wert der Genome von *Nasturtium officinale* mit x = 1 angenommen und entsprechend für die autotetraploide Rasse 2x = 2. Der Effekt des *Uniseriatum*-Genoms wurde aus dem Endosperm: Embryo-Verhältnis der Kreuzungen *N. uniseriatum* × *N. officinale* 2x und *N. officinale* 4x × *N. uniseriatum* bestimmt (für die Genomwerte s. Tab. 9). Es ist:

$$4x + y : 2x + y = 2y + x : y + x$$
$$y^2 = 2x^2$$
$$y = x\sqrt{2} = 1{,}41x$$

Für x = 1 ergibt sich y = 1,41. Die Zahl 1,41 wird als «Stärke des Genoms» (besser «genetischer Wert» nach Valentine, 1954) von *N. uniseriatum* bezeichnet und das Endosperm: Embryo-Verhältnis mit Hilfe dieser Genomwerte berechnet.

Die Tab. 9 zeigt eine schöne Übereinstimmung zwischen Samentypus und genomischer Relation Endosperm: Embryo. Es wurden gebildet

grosse, volle Samen beim Verhältnis 1,50
kleine, volle Samen bei den Verhältnissen 1,58 oder 1,59,
grosse, leere Samen bei den Verhälnissen 1,41 oder 1,42 und
kleine, leere Samen bei den Verhältnissen 1,33 oder 1,67,
das heisst also schlechte Samen bei extremer Abweichung vom Verhältnis 1,50.

Tabelle 9

Berechnung der Endosperm:Embryo-Genomverhältnisse der *Nasturtium*-Kreuzungen (nach Howard, 1947)

Samenpflanze	Pollenpflanze	Genomischer Wert Embryo	Genomischer Wert Endosperm	Relation Endosperm :Embryo	Samentypus
N. officinale 2x	*N. officinale* 2x	2x = 2,0	3x = 3,0	1,50	gross, voll
N. officinale 2x	*N. uniseriatum*	x + y = 2,41	2x + y = 3,41	1,41	gross, leer
N. officinale 2x	*N. officinale* 4x	3x = 3,0	4x = 4,0	1,33	klein, leer
N. uniseriatum 4x	*N. uniseriatum*	2y = 2,82	3y = 4,23	1,50	gross, voll
N. uniseriatum 4x	*N. officinale* 2x	**y + x = 2,41**	**2y + x = 3,82**	1,59	klein, voll
N. uniseriatum 4x	*N. officinale* 4x	y + 2x = 3,41	2y + 2x = 4,82	1,42	gross, leer
N. officinale 4x	*N. officinale* 4x	4x = 4,0	6x = 6,0	1,50	gross, voll
N. officinale 4x	*N. officinale* 2x	3x = 3,0	5x = 5,0	1,67	klein, leer
N. officinale 4x	*N. uniseriatum*	**2x + y = 3,41**	**4x + y = 5,41**	1,58	klein, voll

Der Vergleich zum *Brassica*-Versuch zeigt, dass kleine, volle Samen beim Verhältnis 1,58 gebildet werden, ein Wert, der auf der gleichen Seite von 1,50 liegt wie im *Brassica*-Versuch, wo aber die Samen relativ schwerer sind als bei *Nasturtium*.

Die Experimente Howards bestätigen somit die Annahme Watkins', dass das Genomverhältnis von Endosperm:Embryo allein für die Samenbildung ausschlaggebend ist und über Samenkompatibilität und -inkompatibilität entscheidet. Sie geben auch einen ersten Einblick in die Beziehungen zwischen intraspezifischen 2x × 4x-Kreuzungen und interspezifischen Hybridisierungen. Sie gestatten, durch Zusatzannahmen (genetischer Wert der Genome) die qualitativen Differenzen der Eltern auf quantitative Unterschiede zurückzuführen, wobei allerdings noch offen bleibt, wie man sich den Mechanismus dieses genetischen Wertes vorstellen soll.

Tabelle 10

Relation Endosperm:Embryo für die *Gossypium*-Versuche (nach Stephens, 1942)

Genome: N 14 = n (*Gossypium arboreum* var. *neglectum* Watt)
Wildtyp = m

Kreuzungstypus	Genomisches Verhältnis Endosperm:Embryo	Quantitatives Verhältnis	Angepasstes Verhältnis m = 2n	Samenfertilität %
N 14 4x × N 14 2x	5n : 3n	5:3	5:3	0
N 14 4x × *G. armourianum*	4n + m : 2n + m	3:2	3:2	80–100
N 14 4x × *G. aridum*	4n + m : 2n + m	3:2	3:2	
N 14 4x × *G. raimondii*	4n + m : 2n + m	3:2	3:2	
N 14 4x × N 14 4x	3n : 2n	3:2	3:2	100
N 14 4x × *G. hirsutum*	5n + m : 3n + m	3:2	7:5	11–25
N 14 4x × *G. barbadense*	5n + m : 3n + m	3:2	7:5	
N 14 2x × Wild 2x	2n + m : n + m	3:2	4:3	0
N 14 2x × N 14 4x	4n : 3n	4:3	4:3	

In gleicher Weise versuchte auch Stephens (1942), die Ergebnisse seiner *Gossypium*-Kreuzungen zu interpretieren. Tabelle 10 enthält eine Zusammenstellung seiner Versuche und ihrer Interpretation. Aus der Proportion $4n+m : 2n+m = 3n : 2n$ ergibt sich $m = 2n$, wobei n dem genetischen Wert von N 14, m jenem der «wilden» Diploiden entspricht.

Für *Gossypium* wurden somit die gleichen Ergebnisse wie für *Nasturtium* erhalten: aus dem Endosperm:Embryo-Verhältnis können zum Fertilitätsgrad klare Beziehungen abgeleitet werden, wenn der genetische Wert der Genome berücksichtigt wird.

3. Die genomische Relation zwischen Endosperm und mütterlichem Gewebe (somatoplastische Sterilität)

Während Watkins annimmt, dass die Relation Endosperm:Embryo für die Ausbildung des Samens allein massgebend sei, schreiben Brink und Cooper (1947b) diese Funktion der Relation Endosperm:mütterlichem Gewebe zu und bezeichnen diesen Typus der Sameninkompatibilität als somatoplastische Sterilität. Die Hypothese ist zuerst aufgrund von embryologischen Analysen der Samenentwicklung von *Medicago sativa* entwickelt worden, wo die Samenanlagen selbstbestäubter Blüten im Gegensatz zu intraspezifisch bestäubten Blüten oft kollabieren. Die klarsten Ergebnisse wurden aber in interspezifischen und Gattungskreuzungen von Arten der Gattungen *Nicotiana*, *Petunia* und *Lycopersicon* erzielt und sollen daher zuerst beschrieben werden. Die Beweisführung wurde zunächst auf embryologischem Wege versucht. Die genetischen Grundlagen wurden erst durch die Arbeiten von Valentine bei *Primula* erbracht.

Zur Einführung sollen die von Cooper und Brink (1945) besonders eingehend analysierten Kreuzungen zwischen diploidem und autotetraploidem *Lycopersicon pimpinellifolium* und die interspezifische Kreuzung *L. pimpinellifolium* × *L. peruvianum* und reziprok besprochen werden. Die Chromosomenzahlen der drei Samengewebe (Embryo, Endosperm und mütterliches Gewebe) wurden für die drei wichtigsten Kreuzungskombinationen festgestellt und entsprechen der Erwartung (Tab. 11).

Tabelle 11

Cytologie der Samengewebe von *Lycopersicon pimpinellifolium*
(nach Cooper und Brink, 1945)

Kreuzung	Chromosomenzahlen im mütterlichen Gewebe	Endosperm	Embryo
L. pimpinellifolium 2x × 2x	24	36	24
L. pimpinellifolium 2x × 4x	24	48	36
L. pimpinellifolium 2x × *L. peruvianum* 2x	24	36	24
L. pimpinellifolium 4x × 4x	48	72	48
L. pimpinellifolium 4x × 2x	48	60	36
L. pimpinellifolium 4x × *L. peruvianum* 2x	48	60	36

Die Kontrolle des Frucht- und Samenansatzes der verschiedenen Kreuzungskombinationen ergab das in Tabelle 12 zusammengestellte Resultat.

Tabelle 12

Frucht- und Samenansatz intra- und interspezifischer Bestäubungen von *Lycopersicon pimpinellifolium* und *L. peruvianum*
(nach Cooper und Brink, 1945)

Kreuzungskombination	Blüten analysiert	Reife Früchte total	Reife Früchte %	Samenansatz Anzahl Früchte	Samenansatz Anzahl Samen voll	Samenansatz Anzahl Samen geschrumpft	Samen pro Frucht alle Samen	Samen pro Frucht volle Samen
L. pimp. 2x × 2x	63	59	93,6	59	1583	35	27,4	26,8
L. pimp. 2x × *L. per.* 2x	62	57	90,3	55	2	777	14,2	0,04
L. pimp. 2x × 4x				–[1]				
L. pimp. 4x × 2x	33	25	75,7	9	1	225	25,1	0,1
L. pimp. 4x × 4x	18	10	55,6	12	95	50	12,1	7,9
L. pimp. 4x × *L. per.* 2x				9	140	97	26,3	15.6

[1] Früchte fallen früh ab

Dem guten Samenansatz der intraspezifischen Kreuzung 2x × 2x steht ein schlechter der Kreuzung 4x × 2x gegenüber, während die Kombination 2x × 4x nicht einmal zu reifen Früchten führte. Die Kreuzung 4x × 4x setzte ebenfalls nur relativ wenig Samen an.

Bei den interspezifischen Kreuzungen *L. pimpinellifolium* × *L. peruvianum* ist die Kreuzung 2x × 2x auffallenderweise stark sameninkompatibel; die Kreuzung 4x × 2x ergibt dagegen einen bedeutend besseren Samenansatz. Der wechselnde Samenansatz muss auch in diesen Kreuzungen auf Entwicklungsstörungen beruhen, die nach der Befruchtung beginnen, da der Prozentsatz vergrösserter, das heisst befruchteter Samenanlagen immer grösser ist als die Zahl voll entwickelter Samen.

Tabelle 13

Endospermentwicklung im Verhältnis zum Embryo, Situation 144 Stunden nach Bestäubung
(nach Cooper und Brink, 1945, gekürzt)

Kreuzungskombination	Zahl der Zellen des Embryos	Zahl der Zellkerne des Endosperms Var.breite	Zahl der Zellkerne des Endosperms Mittel
L. pimpinellifolium 2x × 2x	4–10	105–162	148
L. pimpinellifolium 2x × 4x	1– 3	13– 80	28
L. pimpinellifolium 2x × *L. peruvianum* 2x	1–20	39–101	77
L. pimpinellifolium 4x × 4x	2/3	35/48	36
L. pimpinellifolium 4x × 2x	1– 3	14– 23	20
L. pimpinellifolium 4x × *L. peruvianum* 2x	2– 6	32– 77	57

Die Analyse der Samenentwicklung ergab folgendes Bild (Tab. 13):

1. Endosperm: Das Endosperm entwickelt sich früher als der Embryo; die Zahl der Kerne steigt zunächst langsam an, nimmt aber dann bei der Kombination 2x × 2x rasch zu und beträgt nach 192 Stunden schon 539. Alle übrigen Kombinationen mit *L. pimpinellifolium* 2x als Samenpflanze zeigen schon zu Beginn ein langsameres Ansteigen der Kernzahl und liegen noch nach 144 Stunden mit 28 und 77 Kernen weit unter der Kontrolle mit 148 Kernen.

Die Entwicklung des 4x × 4x-Endosperms erfolgt langsamer. Immerhin beträgt die Kernzahl nach 144 Stunden 36, nach 192 Stunden aber schon 516 Kerne. Die Kombination 4x × 2x liegt stets stark zurück und zählt nach 144 Stunden nur 20, nach 192 Stunden nur 55 Kerne. Das hybride Endosperm *L. pimpinellifolium* 4x × *L. peruvianum* 2x verhält sich etwas normaler; es zählt nach

192 Stunden 158 Kerne, und nach 144 Stunden ist es sogar gegenüber der Kreuzung 4x × 4x in der Entwicklung voraus (57 Kerne gegenüber 36 Kernen).

2. Embryo: Die Embryoentwicklung beginnt später, und das Wachstum erfolgt langsamer. Tabelle 13 zeigt das Zusammenspiel zwischen Endosperm- und Embryowachstum.

Innerhalb jeder Kreuzungskombination nimmt die Zellzahl des Embryos mit jener des Endosperms zu. Wie die Situation nach 144 Stunden zeigt, existieren aber zwischen den Kreuzungskombinationen Differenzen (Tab. 13). Die beiden Kombinationen *L. pimpinellifolium* 2x × 4x und *L. pimpinellifolium* 2x × *L. peruvianum* 2x weisen dann auch schon kollabierende Samen auf. Zusammenbruch der Samenentwicklung geht also einher mit weniger Endospermzellen und kleinen Embryonen. Das gleiche gilt auch für *L. pimpinellifolium* 4x × 2x.

3. Mütterliches Gewebe: Den entscheidenden Anstoss zur Formulierung der Hypothese von Brink und Cooper («somatoplastic sterility») gab in diesen und früheren Beobachtungen die Feststellung, dass sich Embryo und Endosperm nicht in einem ruhigen Medium, sondern in einem sich rapid vergrössernden mütterlichen Gewebe entwickeln. Infolge des Wachstums des weiblichen Gametophyten und später des Endosperms werden bei *Lycopersicon pimpinellifolium* die Zellen des Nuzellus aufgelöst. Das Endosperm stösst daher direkt an die äusserste Schicht des inneren Integumentes an, dessen inneres Epithel zum Endothelium wird, einer Zellschicht, deren Zellen durch den Gehalt an dichtem Plasma ausgezeichnet sind. Das Endothelium umgibt das Endosperm, ausser an der Chalaza, wo es eine röhrenförmige Gestalt hat. Dieser Teil der Chalaza, als «chalazal pocket» bezeichnet, dient der direkten Verbindung zwischen Endosperm und Leitbündel der Samenanlage. Zwischen dem ersteren und der «chalazal pocket» werden Zellen der Samenanlage in leitende Elemente umgewandelt. Die an die «chalazal pocket» anstossenden Zellen des Endosperms werden ebenfalls verlängert; sie haben mehr oder weniger dichtes Plasma und spielen bei der Ernährung ebenfalls eine Rolle.

Die beschriebene Entwicklung lässt sich nur in Samenanlagen nachweisen (z. B. der Kombination 2x × 2x), die sich zu normalen Samen entwickeln.

Liegt Sameninkompatibilität vor, wie zum Beispiel in den Kreuzungskombinationen *L. pimpinellifolium* 2x × 4x und 4x × 2x, dann stellen sich eine ganze Reihe von Anomalien ein: Das Endothelium, dessen Zellen normalerweise gegen das Endosperm zu abgeplattet sind und sich antiklin teilen, so dass sich das Gewebe nur flächenmässig vergrössert, stellt sein Wachstum um. Die Zellen wachsen senkrecht zur Längsachse des Endosperms aus. Darauf gehen sie in eine vermehrte meristematische Aktivität über, diesmal teilen sich aber die Zellen nicht antiklin, sondern periklin, so dass sich das Endothelium kräftig verdickt. Diese Verdickung des Endotheliums ist von einer immer stärkeren Degeneration des Endosperms begleitet und leitet damit den Zusammenbruch der Samenentwicklung ein. Entscheidend ist daran ferner das Chalazagewebe beteiligt, welches nicht in ein leitendes Gewebe umgewandelt wird und damit die Zufuhr von Nahrung weitgehend unterbindet. Das starke Dickenwachstum des Endotheliums, welches als hyperplastisches Wachstum bezeichnet wird, lässt sich auch in der Kreuzung *L. pimpinellifolium* 2x × *L. peruvianum* beobachten. Dazu kommt in dieser Kreuzung noch ein Zusammenbruch der Zellwandbildung, gefolgt von Kern- und Zellverschmelzungen im Endosperm. Dies geschieht in der Nähe des Embryos und soll anzeigen, dass das hybride Endosperm unfähig ist, seine Funktion als Nährgewebe in Verbindung mit einem Embryo beizubehalten, der durch die hybride Konstitution nicht behindert ist. Es besteht ein gestörtes Gleichgewicht zwischen Endosperm und Embryo, das den Tod des Samens von *L. pimpinellifolium* 2x × *L. peruvianum* beschleunigt. Es ist aber nicht der primäre kausale Faktor. Dies wird dadurch angezeigt, dass der hyperplastische Zustand des Endotheliums bereits vorhanden ist, bevor Anzeichen des zellulären Zusammenbruchs im Endosperm sichtbar sind. Die Frage, ob die Samensterilität der Kreuzung 2x × 4x mit jener einer interspezifischen Kreuzung vergleichbar ist, kann bejaht werden. Beide Kreuzungen führen zur selben Kette abnormer Entwicklungsvorgänge, und auch die 4x × 2x-Kreuzungen zeigen die gleichen Entwicklungsstörungen.

Hyperplastisches Wachstum des Endotheliums ist zum Teil noch deutlicher bei sameninkompatiblen Bestäubungen anderer Pflanzen gefunden worden, so zum Beispiel bei Selbstbestäubungen von *Medicago sativa* (Brink und Cooper, 1939, 1940: Abb. 2). Hier ergaben sich beträchtliche Differenzen im Samenansatz zwischen Selbstungen und intraspezifischen Bestäubungen: 34,4 % aller Samenanlagen waren kollabiert bei Selbstung, nur 7,1 % bei intraspezifischer Bestäubung. Damit gekoppelt waren Differenzen in der Endospermentwicklung (sie ist in allen Entwicklungsstufen bei Selbstung kleiner) und, vermutlich im Zusammenhang damit, im Verhalten der persistierenden Nuzelluszellen. Die letzteren machen im Verlauf des Samenwachstums, ähnlich wie die

Endothelzellen von *Lycopersicon*, Teilungen durch, antikline bei Fremdbestäubung, perikline bei Selbstung. Bei *Medicago* ist es also die äussere Nuzellusschicht, die hyperplastisches Wachstum aufweist. Die Konsequenzen sind die gleichen wie bei *Lycopersicon:* Zusammenbruch der Samenentwicklung.

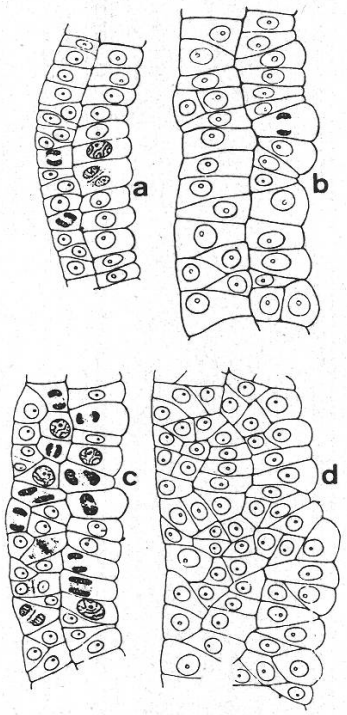

Abbildung 2

Normales (a, b; nach Kreuzbestäubung) und hyperplastisches (c, d; nach Selbstbestäubung) Wachstum des Endotheliums bei *Medicago sativa* (nach Brink und Cooper, 1940)

Bei den Kreuzungen *Nicotiana rustica* (2n = 24) × *N. glutinosa* (2n = 24), *N. rustica* × *Petunia violacea* (2n = 14) und *N. rustica* × *Lycopersicon esculentum* (2n = 24) (Cooper und Brink, 1940) wird das hyperplastische Wachstum des Endotheliums ersetzt durch jenes der äusseren Nuzelluszellen, wobei die meristematische Tätigkeit des Nuzellus zuerst in der chalazalen Gegend des Nuzellus beginnt. Viele Samenanlagen abortieren nach 144 Stunden. Das übermässige Wachstum des Nuzellus hat dann die enge Verbindung mit der «chalazal pocket» fast geschlossen, und eine stark färbbare Schicht trennt den Nuzellus vom Integument ab.

Die Samenentwicklung geselbsteter Blüten von *N. rustica* ist im Gegensatz zu den Kreuzungen völlig normal. Eine Gegenüberstellung der Anteile von Endosperm und Nuzellus am Aufbau der Samenanlagen gibt die folgenden Werte:

Tabelle 14

(nach Cooper und Brink, 1940)

Kreuzung	Anteil des Endosperms	Anteil des Nuzellus
Nicotiana rustica geselbstet	77 %	23 %
Nicotiana rustica × *N. glutinosa*	25 %	75 %

In Abbildung 3 sind Längsschnitte durch ganze Samenanlagen (Abb. 3b, d) und durch die Nuzellusepidermis (Abb. 3a, c) wiedergegeben. In den Gattungskreuzungen überwiegt der Anteil des Nuzellus noch mehr.

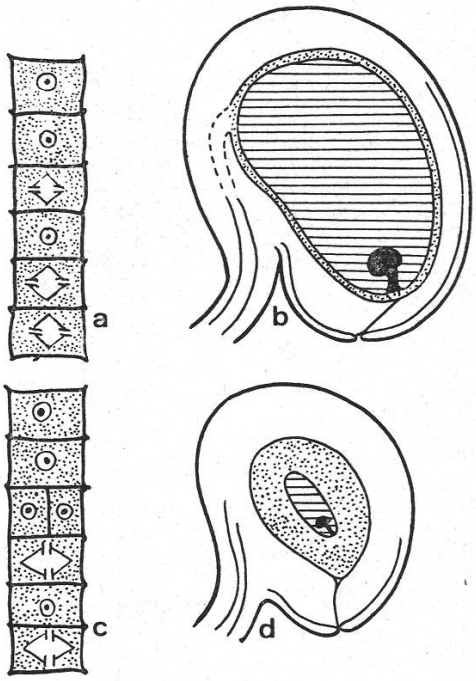

Abbildung 3

Schema der Samenentwicklung samenkompatibler (a, b) und sameninkompatibler (c, d) Kreuzungen nach der Somatoplastikhypothese von Brink und Cooper. a, b: normale Samenentwicklung bei intraspezifischer Kreuzung von *Nicotiana rustica* (a Nuzelluszellen mit antiklinen Teilungen). c, d: somatoplastische Sterilität bei der Kreuzung *N. rustica* (2n = 48) × *N. glutinosa* (2n = 24) (c Nuzelluszellen mit periklinen Teilungen). b, d: Schnitte durch ganze Samen 96 Stunden nach Bestäubung. Nuzelluszellen punktiert, Endosperm schraffiert, Embryo schwarz (nach Brink und Cooper, 1940, verändert)

Brink und Cooper gelangen vor allem aufgrund ihrer embryologischen Untersuchungen zu folgender Auffassung über die Ursachen der Sameninkompatibilität:

a) Das Fehlschlagen der Samenentwicklung beginnt mit einer Hemmung der Endospermentwicklung. Die Rate der Zellteilungen ist langsamer; die Zellen sind kleiner und weniger vakuolisiert.

b) Durch das abnorme Verhalten des Endosperms werden Änderungen in der Entwicklung des umgebenden mütterlichen Gewebes, des Nuzellus oder des Endotheliums, ausgelöst. Das mütterliche Gewebe zeigt eine erhöhte meristematische Tätigkeit, und – dies gilt besonders für das Endothelium – die Teilungsrichtung wird verändert: An Stelle antikliner Teilungen treten perikline. Dadurch kommt es zu einer Verdickung und nicht nur zu einem Flächenwachstum der betreffenden Gewebe.

c) Die Integumentzellen zwischen dem Ende des Leitbündels und der «chalazal pocket» werden nicht in leitende Elemente umgewandelt. Die Versorgung des Nuzellus mit Nahrung wird dadurch erschwert. Die Nahrungszufuhr wird allerdings nicht unterbunden, wie die starke Ablagerung von Stärke im Integument zeigt; die Nahrung wird nur falsch verteilt.

Die primäre Folge all dieser Anomalien ist die Degeneration des Endosperms. Erst nachträglich degeneriert auch der Embryo, das heisst, das Absterben des Embryos ist eine Folge der Endospermdegeneration und kann daher nicht Ursache des Zusammenbruchs der Samenentwicklung sein. Nach Brink und Cooper sind daher Endosperm und mütterliches Gewebe allein massgebend für Samenkompatibilität oder -inkompatibilität. Ihr Versuch, die Interpretation Howards ad absurdum zu führen, kann aber, da sie sich offenbar nicht mit der Idee verschiedener genetischer Werte der Genome befreunden können oder diese noch nicht kannten, nicht als geglückt betrachtet werden. Die Übereinstimmung zwischen angepasster Relation und Samenansatz ist auch dann gut, wenn in den Versuchen von Howard anstelle des Endosperm:Embryo-Verhältnisses das Verhältnis der Genome im Endosperm und im mütterlichen Gewebe gesetzt wird. Die Ansicht Howards ist also nicht widerlegt. Andererseits muss zugegeben werden, dass die embryologischen Analysen, die von Brink und Cooper sehr sorgfältig durchgeführt wurden, bei Howards *Brassica*- und *Nasturtium*-Versuchen wenig überzeugend sind oder ganz fehlen. Da ihnen ebenfalls Beweiswert zukommt, lassen sich die Arbeiten Howards einerseits und jene von Brink und Cooper andererseits nur schwer gegeneinander abwägen.

Die Hypothese von Brink und Cooper über die somatoplastische Sterilität lässt sich, wie ihre eigenen Untersuchungen zeigen, nicht für alle Angiospermen aufrechterhalten. Dies gilt in erster Linie für die *Gramineen*, wo hyperplastisches Wachstum des mütterlichen Gewebes nicht nachgewiesen werden kann. Anstelle des mütterlichen

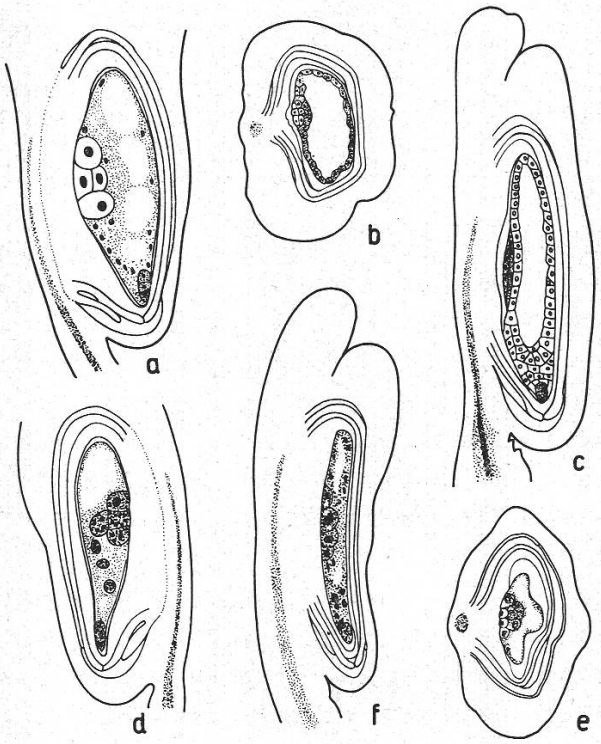

Abbildung 4

Die Samenentwicklung von *Hordeum jubatum* selbstbestäubt (a–c) und bestäubt mit Pollen von *Secale cereale* (d–f). a, d 28 Stunden, b, c, e, f 48 Stunden nach Bestäubung (nach Cooper und Brink, 1944, und Brink und Cooper, 1944)

Gewebes treten dort nach Brink und Cooper die Antipoden, die sich zwischen Endosperm und mütterliches Gewebe einschalten. Die Bedeutung der Antipoden für die Samenentwicklung erweist sich besonders deutlich in der Kreuzung *Hordeum jubatum* (2n = 28 = 4x) × *Secale cereale* (2n = 14) (Cooper und Brink, 1944; Brink und Cooper, 1944). Diese Kreuzung erzeugt keine keimfähigen Samen. Hingegen gelang es, *H. jubatum* × *S. cereale*-Pflanzen künstlich aus Embryonen kollabierender Samen aufzuziehen – ein Beweis dafür, dass auch in diesem Falle die Sameninkompatibilität nicht auf der Unverträglichkeit gattungsfremder Genome im Embryo beruht.

Nach Brink und Cooper entwickelt sich in dieser Kreuzung das Endosperm langsamer als in selbstbestäubten Samenanlagen von *H. jubatum*. Diese Entwicklungshemmung hat offenbar auch einen Einfluss auf das Wachstum der gesamten Samenanlage. Ferner – und diesem Befund messen die beiden Autoren die grössere Bedeutung zu – wird auch die Entwicklung der Antipoden nach gattungsfremder Bestäubung in weit geringerem Masse angeregt als bei Selbstungen. Tabelle 15 und Abbildung 4 geben einen Eindruck von den ersten Entwicklungsvorgängen in selbst- und fremdbestäubten Samenanlagen.

Tabelle 15

Messwerte in mm³ der Samenanlagen selbstbestäubter *Hordeum jubatum* und der Gattungskreuzung *H. jubatum* × *Secale cereale*
(nach Brink und Cooper, 1944)

Kreuzung	Samenanlage	Embryosack	Antipoden	Antipodenkerne
H. jubatum unbefruchtet	96,10	6,152	1,695	0,3724
H. jubatum selbstbestäubt	189,92	41,150	10,885	1,1781
H. jubatum × *Secale cereale*	115,49	10,278	2,749	0,4933

Die weitere Entwicklung der Gattungskreuzung ist ausgezeichnet durch Störungen der Endospermmitosen, denen eine Degeneration des Endosperms und der Zusammenbruch der Samenentwicklung folgt. Nach Brink und Cooper sind die mitotischen Störungen im Endosperm sekundäre Erscheinungen und werden verursacht durch die subnormale Tätigkeit der Antipoden (Abb. 4). Die primäre Ursache für die Sameninkompatibilität ist also im Falle der *Hordeum-Secale*-Kreuzung darin zu suchen, dass die Antipoden durch den *Secale*-Pollen nicht genügend zur Entwicklung angeregt werden. Folge davon ist Unterernährung des Endosperms und dadurch eine Störung der Endospermmitosen.

Diese Interpretation ist später von Thompson und Johnstohn (1945) aufgrund von Untersuchungen der Gattungskreuzung *Hordeum vulgare* (2x) × *Secale cereale* (2x) kritisiert worden. Auf diese Untersuchung wird weiter unten (S. 35) näher eingegangen im Zusammenhang mit einer weiteren Hypothese über die Ursachen der Sameninkompatibilität.

Anschliessend an die embryologische Analyse der Sameninkompatibilität und ihre Interpretation durch die Hypothese der somatoplastischen Sterilität sollen einige Arbeiten besprochen werden, die sich im Zusammenhang damit mehr mit der genetischen Seite des Problems befassen. Ein erster Hinweis auf die genetische Kontrolle

der somatoplastischen Sterilität stammt von Brink und Cooper (1947a, Cooper und Brink, 1944; Cooper, 1951) und betrifft die Auslösung der Sameninkompatibilität bei *Zea mays* durch das de_{17}-Allel von DE_{17}.

Das Allel de_{17} erzeugt defekte (geschrumpfte) Samen. In der Kreuzung $DE_{17}de_{17} \times de_{17}de_{17}$ wurden 2167 Samen erhalten. Davon waren 51,7 % defekt. $DE_{17}de_{17}$ geselbstet ergab 5257 Samen, 25,05 % davon waren defekt. Es handelt sich also um ein rezessives Allel. Da $de_{17}de_{17}$, bestäubt mit DE_{17}-Pollen, normale Körner ergibt, ist die Samenentwicklung unabhängig von der Mutterpflanze, also nicht sporophytisch determiniert, *sondern hängt allein vom Genotypus des für den Zusammenbruch entscheidenden Gewebes ab.* Die embryologischen Untersuchungen der defekten Samen führten zu einem Ergebnis, das auf somatoplastische Sterilität hinweisen soll, das aber dem unvoreingenommenen Embryologen eher als Beweis für eine andere Interpretation der Sameninkompatibilität erscheint: Während normal entwickelte Körner an der basalen Oberfläche der Endospermpartie, welche der Plazenta gegenüberliegt, ein Absorptionsgewebe ausdifferenzieren, ist dies bei defekten Samen nicht der Fall (Abb. 5a, b). Dies scheint die grundlegende Manifestation des de_{17}-Allels zu sein. Die Zellen der basalen Endospermregion kollabieren nach 10 Tagen, ebenso später die benachbarten Leitzellen des Endosperms. Vermutlich als Folge davon werden die Plazentazellen weniger stark entleert, was auf eine geringere Absorptionsfähigkeit des defekten Endosperms hinweist. Man erhält den Eindruck, dass es in diesem Falle das Endosperm allein ist, welches Entwicklungsanomalien aufweist, und dass die Veränderungen des mütterlichen Gewebes rein sekundärer Natur sind, hervorgerufen durch die geringere Absorptionsfähigkeit des Endosperms. Dafür spricht auch der Befund, dass die abnorme Ausbildung der defekten Samen nicht sporophytisch determiniert ist.

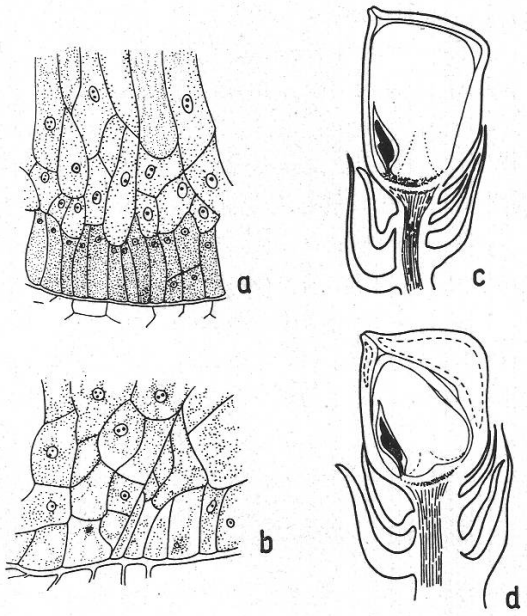

Abbildung 5

Bau des Endosperms (a, b) und der Karyopse (c, d) der Genotypen $DE_{17}de_{17}$ (a, c, normal) und $de_{17}de_{17}$ (b, d, defekt) von *Zea mays* 12 Tage nach Bestäubung (nach Brink und Cooper, 1947)

Für das Verständnis der Ursachen der Sameninkompatibilität sind die an Mais aufgefundenen Resultate von grosser Bedeutung. Sie zeigen einwandfrei, dass die Sameninkompatibilität ebenso wie die Polleninkompatibilität eine genetische Komponente besitzt, womit auch die Annahme eines genetischen Wertes der Genome eine tragfähige Grundlage erhält. Weitere Hinweise auf die genetische Grundlage der Sameninkompatibilität erbrachten die

von Valentine und Woodell (Valentine, 1947, 1952, 1954, 1956; Woodell und Valentine, 1961; Valentine und Woodell, 1963). Sie wurden an diploiden und experimentell erhaltenen tetraploiden Rassen der Arten *Primula veris*, *vulgaris* und *elatior* durchgeführt. Vorausgehende Untersuchungen der Fertilität von Artkreuzungen ergaben für alle Kombinationen Sameninkompatibilität. Es liessen sich aufgrund embryologischer Untersuchungen zwei Typen abortierender Samen nachweisen (Woodell, 1960a):

Die Samen vom Typ A: Das Wachstum des äusseren Integumentes wird verlangsamt, was sich in einer geringeren Verdickung des Integumentes auswirkt. Die Innenschicht des inneren Integuments wächst dagegen stärker aus, verdickt sich und ergibt eine Schicht, die so dick ist wie der gesamte Rest der beiden Integumente. Die Samen bleiben klein, haben eine dicke Testa, wenig Endosperm und kleine Embryonen.

Die Samen vom Typ B: Die Samen haben normale Grösse und wegen des weniger ausgeprägten Dickenwachstums der inneren Integumente eine dünne Testa. In weniger extremen Fällen enthalten sie grosse Embryonen und Endosperme verschiedener Imperfektionsgrade. Im Extremfall sind Endosperm und Embryo degeneriert.

Die Beschreibungen der Samenentwicklung und des Samenbaus, besonders des Typs A, erinnern an die charakteristischen Fälle von somatoplastischer Sterilität, wie sie für *Nicotiana* und *Medicago* beschrieben worden sind. Vermutlich aus diesem Grunde versuchen Valentine und Woodell ihre Kreuzungsergebnisse mit Hilfe der Hypothese von Brink und Cooper (Relation von Endosperm:mütterlichem Gewebe) zu erklären, betonen aber mehrfach, dass eine Erklärung auch auf der Grundlage der Howardschen Interpretation (Relation Endosperm:Embryo) möglich wäre. Sie übernehmen dabei Howards Begriff des genetischen Wertes der Genome (anstelle von «genetic strength» wird der Ausdruck «genetic value» verwendet, wie wir es schon oben getan haben). Das Fragwürdige eines solchen Terminus wird dabei besonders hervorgehoben: Der Terminus bezieht sich auf ein Genom mit all seinen verschiedenartigen und komplizierten Wirkungen auf die Samenentwicklung. Er hat aber den Vorteil, dass es so möglich wird, Hypothesen zu formulieren und sie durch Voraussagen zu testen.

A. Genetische Analyse der *Primula*-Kreuzungen

a) Kreuzungen zwischen diploiden und autotetraploiden Rassen derselben Art

Als Grundannahme für die Erklärung dieser Versuche, die in Tabelle 16 zusammengefasst sind, gilt, dass der genetische Wert der 4x-Pflanze 2 beträgt, gegenüber 1 der diploiden Art.

Die in Tabelle 16 zusammengefassten Werte sprechen für sich selbst. Sie zeigen ein je nach Kombination wechselndes Ausmass an Sameninkompatibilität. Die besten Resultate, viele grosse, wenige kleine Samen, ergab die Kreuzung 2x × 2x, es folgt 4x × 4x, dann 4x × 2x; den schlechtesten Ansatz grosser und keimfähiger Samen zeigt die Kreuzung 2x × 4x. Leider sind für viele Versuche keine Keimfähigkeitswerte für grosse Samen angegeben. Zu den zwei Kombinationen 4x × 2x und 2x × 4x sind noch folgende ergänzende Angaben zu machen:

4x × 2x: Die Samen sind sehr klein, leicht und meist leer. Sie gehören dem Typ A an. Daneben werden aber stets vereinzelt auch grosse Samen ausgebildet. Sie sind vermutlich durch unreduzierte, diploide Pollenkörner befruchtet worden. Ferner werden auch grosse Samen mit tumorartigen Einstülpungen ausgebildet.

2x × 4x: Es werden zum Teil Samen vom Typ B ausgebildet.

Obwohl in der Arbeit von Woodell und Valentine (1961) kein Quotient für das Genomverhältnis Endosperm: mütterlichem Gewebe (R) enthalten ist, wurde er nach unseren eigenen Berechnungen der Tabelle 16 beigefügt. Es zeigt sich, dass Samen vom Typ A einem R von 1,25 entsprechen, Samen vom Typ B einem solchen von 2,0.

Tabelle 16

2x × 2x-, 4x × 4x-, 4x × 2x- und 2x × 4x-Kreuzungen von *Primula veris*
(nach Woodell und Valentine, 1961, gekürzt)

Kreuzung	Mittlerer Samengehalt pro Kapsel		Samengewicht in mg		Samenlänge Einheiten (E[1])		Samentyp	Keimung der grossen Samen	R[2]
	gross	klein	gross	klein	gross	klein			
2x × 2x	19	0,3	1,08	0,10	44,9	23		?	1,5
	40	1	1,28	0,20	47,2	27		?	
2x × 4x	9	28	0,29	0,025	–	13,9		?	
	5	28	0,20	0,01	31,0	14,3	B	?	2,0
	9	28	0,31	0,03	37,6	15,2		?	
4x × 4x	29	4	1,99	0,05	56,2	18,2		93 %	
	13	4	2,55	0,08	68,2	19,8		–	1,5
	21	5	2,30	0,06	68,5	19,0		–	
4x × 2x	1	34	1,67	0,06	–	20,0	A	67 %	1,25
	2	24	1,75	0,05	56,0	16,0		75 %	

[1] 25 E = 1 mm. [2] R = Genomverhältnis Endosperm: mütterlichem Gewebe

b) Interspezifische Kreuzungen zwischen diploiden Arten

Um eine Vergleichsbasis für die Beurteilung der Kreuzungsergebnisse zwischen den diploiden Arten *Primula veris*, *vulgaris* und *elatior* zu gewinnen, hat es sich auch hier als notwendig erwiesen, den Genomen der drei Arten *Primula elatior*, *vulgaris* und *veris* je einen genetischen Wert, nämlich 1, 1,3 und 1,8, zuzuschreiben. Die daraus abgeleiteten Werte R für das Genomverhältnis von Endosperm zu mütterlichem Gewebe korrelieren, wie aus Tabelle 17 ervorgeht, mit Grösse und Charakter der Samen (Valentine, 1956), Samen vom Typ A gehören zu einem Wert R $<1{,}50$, Samen vom Typ B zu einem Wert R $> 1{,}50$.

Tabelle 17

Interpretation der Kreuzungsergebnisse zwischen diploiden *Primula*-Arten
(nach Valentine, 1956)

Kreuzung	R[1]	Mittlere Samenlänge E	Reife Samen mit Embryonen %	Samentyp	Höchste Keimrate %
P. veris × *elatior*	1,278	17,5	0–10	A	0,5
P. veris × *vulgaris*	1,362	25,5	90	A	37
P. vulgaris × *elatior*	1,385	23,0	90	A	64
intraspezifisch	1,500	40	100		100
P. elatior × *vulgaris*	1,650	37,5	20–40	B	39
P. vulgaris × *veris*	1,690	39,5	5	B	0
P. elatior × *veris*	1,900	37,0	0	B	0

[1] R = Verhältnis der genetischen Werte von Endosperm: mütterlichem Gewebe

Keimrate und Gehalt der Samen an Embryonen sind in der Weise mit R korreliert, dass innerhalb des Typs A der Zunahme von R ein erhöhter Prozentsatz von Samen mit Embryonen entspricht. Innerhalb des Typs B entspricht der Zunahme von R, das heisst je weiter sich R von 1,50 entfernt, ein sinkender Prozentsatz an Samen mit Embryonen und eine sinkende Keimrate. Damit ist gezeigt, dass die für die verschiedenen Arten gewählten genetischen Werte richtig sind und dass sich die qualitativen Differenzen zwischen den Genomen der verschiedenen *Primula*-Arten auf quantitative Unterschiede zurückführen lassen. In einer früheren Arbeit konnte Valentine (1953) zeigen, dass hiezu nicht unbedingt das Genomverhältnis Endosperm: mütterlichem Gewebe gewählt werden muss. Man gelangt auch dann zu einer guten Korrelation, wenn an seine Stelle das Genomverhältnis Endosperm: Embryo tritt. Allerdings sind dann die genetischen Werte der drei Genome etwas verschoben.

Einige Ergebnisse der Kreuzung *P. veris* × *elatior* sprechen eindeutig zugunsten der Relation Endosperm: mütterlichem Gewebe: In dieser Kreuzung wurden neben diploiden und triploiden Nachkommen auch haploide erhalten; das Wachstum der Haploiden kann aber nur erklärt werden mit Hilfe der genannten Relation. Die Relation Endosperm: Embryo wäre so verändert, dass die stehung Haploider völlig unverständlich wäre (vgl. dazu allerdings von Wangenheim et al., 1960).

c) Interspezifische Kreuzungen auf diploider und tetraploider Stufe

Die in den oberen zwei Abschnitten entwickelten Hypothesen über die Samenbildung der *Primula*-Arten konnten dadurch geprüft werden, dass beide Differenzen, die quantitativen der intraspezifischen 2x–4x-Kreuzungen und die qualitativen der interspezifischen Kreuzungen, in demselben Experiment vereinigt wurden. Dies wurde dadurch ermöglicht, dass interspezifische Kreuzungen auf verschiedenen Polyploidieebenen durchgeführt und die Ergebnisse aufgrund des Polyploidie- und Hybrideffektes interpretiert wurden (Valentine und Woodell, 1963).

Interspezifische 4x × 4x-Kreuzungen

R wurde berechnet unter der Annahme, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Verdoppelung des genetischen Wertes zur Folge hat und dass das Verhältnis der genetischen Werte der verschiedenen Arten bestehenbleibt.

Ein Vergleich von R und den Eigenschaften der Samen zeigt dabei, dass die Abweichung von der Samenkompatibilität in beiden Experimenten um so grösser ist, je mehr sich R von 1,50 entfernt (Tab. 18). Der Sprung von der zweiten zur dritten Kombination ist allerdings stets sehr gross. Er führt zum Beispiel zu vollständigem Keimungsverlust. Ferner gehören, in Übereinstimmung mit dem interspezifischen 2x × 2x-Versuch, die Samen dem Typ A an, wenn R < 1,50, dem Typ B, wenn R > 1,50 ist. Das Muster der Samenentwicklung im 4x × 4x-Versuch ist somit gleich wie im 2x × 2x-Versuch.

Tabelle 18

Die Ergebnisse intra- und interspezifischer 4x × 4x-Kreuzungen und ihre Interpretation (nach Valentine und Woodell, 1963)

Kreuzung	Samen pro Kapsel	Mittleres Samengewicht mg	Keimungsrate %	Samentyp	R
1. Experiment					
P. veris 4x × 4x	36	1,99	90		1,50
P. veris 4x × *P. vulgaris* 4x	17	0,47	45	A	1,361
P. veris 4x × *P. elatior* 4x	30	0,24	0	A extrem	1,278
2. Experiment					
P. elatior 4x × 4x	20	1,34	91		1,50
P. elatior 4x × *P. vulgaris* 4x	19	0,95	14	B	1,65
P. elatior 4x × *P. veris* 4x	20	0,50	0	B extrem	1,90

Vergleich zwischen intraspezifischen 2x × 4x-Kreuzungen und interspezifischen 2x × 2x- und 2x × 4x-Kreuzungen

Für diesen Vergleich werden Arten ausgewählt, deren interspezifische 2x × 2x-Kreuzung am meisten der intraspezifischen Kreuzung 2x × 4x gleicht. Das ist der Fall für *P. veris* und *P. elatior*, da der genetische Wert von *P. elatior* (4x) = 2, jener von *P. veris* (2x) = 1,8 ist.

Tabelle 19

Vergleich der intraspezifischen 2x × 4x-Kreuzungen von *Primula elatior* und *P. veris* mit den interspezifischen 2x × 2x-Kreuzungen von *P. elatior* × *veris* (nach Valentine und Woodell, 1963, erweitert)

Kreuzung	Samen pro Kapsel	Mittleres Samengewicht mg	Mittlere Samenlänge E	Samentyp	R
P. elatior 2x × *P. veris* 2x	44 45	0,40 0,33	44,6 38,3	B	1,90
P. elatior 2x × 4x	21 31 42 28	0,38 0,31 0,26 0,30	40,5 36,6 34,4 38,3	B	2,0
P. veris 2x × 4x	14 9	0,31 0,20	37,6 31,0	B	2,0

Aus Tabelle 19 ist ersichtlich, dass, wie wegen des hohen Wertes von R (1,90–2,0) zu erwarten war, alle dort verzeichneten Kombinationen Samen vom Typ B hervorbrachten. Damit ist gezeigt, dass die Konzeption des genetischen Wertes (nämlich 1, 1,3 bzw. 1,8 für die drei Arten *P. elatior*, *vulgaris* und *veris*) auch auf interspezifische 2x × 4x-Kreuzungen anwendbar ist. Dafür spricht auch der Wert R < 1,50, der in allen Kreuzungen gefunden wurde, die in Tabelle 20 aufgeführt sind. Wie erwartet, entstanden in all diesen Kreuzungen Samen vom Typ A. Dabei sind die Samen *P. veris* 2x × *P. elatior* 2x von etwas besserer Qualität, was für die Annahme eines genetischen Wertes von < 2 für *P. veris* spricht.

Tabelle 20

Vergleich zwischen intraspezifischen 4x × 2x-Kreuzungen und interspezifischen 2x × 2x-Kreuzungen (nach Valentine und Woodell, 1963)

Kreuzung	Samen pro Kapsel		Mittleres Samengewicht in mg		Mittlere Samenlänge in E		Samentyp	R
	gross	klein	gross	klein	gross	klein		
P. veris 2x × *P. elatior* 2x	0 1 1 1 7	54 49 49 38 18	– – 1,00 – 0,65	0,19 0,07 0,08 0,13 0,08	– – – 34 30–70	18,5 16,0 – 21,5 25,0	A	1,28
P. veris 4x × 2x	0 3 2 1	36 38 25 40	– 1,67 1,70 2,10	0,06 – 0,07 0,12	– 55 56 59	20,1 19,9 18,0 21,6	A	1,25
P. elatior 4x × 2x	1	38	1,30	0,09	50	17,5	A	1,25

Die grossen Samen in der Kreuzung *P. veris* 2x × *P. elatior* 2x (Tab. 20) haben oft gut geformte Embryonen und sind zum Teil keimfähig. Es entstehen daraus triploide Nachkommen. Nach den genetischen Werten der Eltern müssen sie durch Befruchtung reduzierter Eizellen mit unreduziertem Pollen entstanden sein.

Die aus Tabelle 20 abgeleiteten Schlüsse können durch Kreuzungen vom Typus *P. veris* 2x × *P. elatior* 4x überprüft werden. Da der genetische Wert für *P. veris* 1,8, für *P. elatior* 4x 2,0 beträgt, sollten gut entwickelte Samen erwartet werden. Das ist, wie Tabelle 21 zeigt, auch tatsächlich der Fall. Die Samen sind, wie erwartet, vom B-Typ, gut gefüllt, aber nie ganz perfekt.

Tabelle 21

Resultate von Kreuzungen der Kombination *Primula veris* 2x × *P. elatior* 4x (nach Valentine und Woodell, 1963, vereinfacht und gekürzt)

Kreuzung	Grosse Samen pro Kapsel (+ kleine)	Mittleres Samengewicht mg	Mittlere Samenlänge E	Keimung %
1	13 (+ 4)	1,60	60,6	54
2	8	0,73	51,3	47
3	24	1,07	51,3	
4	8 (+ 16)	1,74	55,6	–
5	16	1,27	58,3	–
6	53	0,86	–	28

B. Der Erbgang der Samenkompatibilität bei *Primula*

Der Befund, dass der Typ der Samenentwicklung aufgrund des Genomverhältnisses R von Endosperm:mütterlichem Gewebe vorausgesagt werden kann, deutet auf genetische Bedingtheit der Samenkompatibilität hin. Es wurde daher auch der Versuch unternommen, den Erbgang der Samenkompatibilität aufzuklären. Zu diesem Zwecke wurden die F_1-Hybriden der Artkreuzungen (vgl. Abschnitt b) untereinander und mit den Eltern rückgekreuzt. Die Berechnung von R geschah unter der Annahme intermediärer Vererbung: Als genetischer Wert R für die F_1-Pflanzen wurde das Mittel zwischen den genetischen Werten der Elternpflanzen gewählt. Der genetische Wert R für *P. veris* × *vulgaris* berechnet sich dann wie folgt:

$$\frac{2 \cdot 1{,}8 + 2 \cdot 1{,}3}{2} = 2 \cdot 1{,}55$$

Ferner wird den Gameten die Hälfte des genetischen Wertes der F_1-Pflanze zugeschrieben, für dieses Beispiel also 1,55.

Um den Einfluss der Vitalität der weiblichen Versuchspflanze auszuschalten, sind alle Versuche einer Gruppe an derselben Samenpflanze ausgeführt worden. Über die Resultate der Untersuchungen über die Grösse der Samen und den Sameninhalt orientieren die Tabellen 22–23.

Wegen der Ergebnisse des ersten Experimentes (Kreuzung diploider Arten, vgl. Tab. 17) sollte die mittlere Samenlänge fallen, wenn $R < 1{,}5$. Dies ist, allerdings mit einigen Ausnahmen (Tab. 22), der Fall. Ferner sollte die Samenlänge für $R > 1{,}5$ nicht ändern oder wenig grösser sein. Diese Voraussage wird nicht streng erfüllt. Die Samen werden zwar grösser für $R = 1{,}5$–$1{,}6$, werden aber beim Wert 1,785 deutlich kleiner (Tab. 22). Da aber mit dem Umstand gerechnet werden muss, dass die F_1-Pflanzen wegen der Aufspaltung variabler sind als solche der ersten Kreuzung (Elternarten), darf das erhaltene Resultat als befriedigend bezeichnet werden. Durchschnittlich besteht gute Übereinstimmung zwischen Samenlänge und Wert von R. Dasselbe gilt für die Qualität der Samen (Tab. 23).

Wenn in den obigen Versuchen $R < 1{,}5$ war, wurden, wie erwartet, Samen vom Typus A ausgebildet (Tab. 23). Die relativ grosse Variabilität rührt von den Aufspaltungserscheinungen her. Für $R = 1{,}43$ und 1,42 wurden Samen ausgebildet, die der Erwartung entsprechen. Dagegen wurden für $R = 1{,}37$–$1{,}355$ schlechtere Resultate erwartet; auch in diesen Kreuzungen waren die Samen von recht guter Qualität.

Tabelle 22

Grösse der Samen von Kreuzungen an und mit F_1-Hybriden von *Primula*-Arten (nach Valentine, 1956, gekürzt)

Kreuzung	R	Anzahl Samen pro Anzahl Kapseln	Mittlere Länge E
(vulgaris × elatior) × elatior	1,436	59/1	40,09 ± 0,75
(vulgaris × elatior) × (vulgaris × elatior)	1,5	54/1	42,57 ± 0,84
(vulgaris × elatior) × vulgaris	1,565	50/1	45,80 ± 1,07
(vulgaris × elatior) × veris	1,785	60/1	37,17 ± 0,99
(veris × vulgaris) × vulgaris	1,42	46/4	31,22 ± 0,61
(veris × vulgaris) × (veris × vulgaris)	1,5	44/4	37,50 ± 1,02
(veris × vulgaris) × veris	1,58	53/4	42,53 ± 1,21
(veris × vulgaris) × elatior	1,32	39/3	26,44 ± 0,60
(veris × vulgaris) × (vulgaris × elatior)	1,37	34/3	34,53 ± 1,14
(veris × vulgaris) × vulgaris	1,42	41/3	42,44 ± 1,40
elatior × elatior	1,5	44/1	39,40 ± 0,41
elatior × vulgaris	1,65	49/1	39,78 ± 0,86

Erwartet wurden bei R > 1,50 Samen vom Typus B, ferner auch für kleine Abweichungen von R = 1,50 imperfekte und praktisch leere Samen. Diese Erwartungen werden im grossen ganzen auch erfüllt (Tab. 23). Obwohl beträchtliche Schwankungen in bezug auf imperfekte und leere Samen existieren, sinkt der Gehalt an gesunden Samen doch stetig von R = 1,50 bis R = 1,67. Der Trend wird auch für R-Werte > 1,67 beibehalten; allerdings gibt es Abweichungen. So hat zum Beispiel *P. elatior × (veris × elatior)* mit R = 1,70 zu viele gesunde Samen (und nach Tab. 23 auch zu schwere). In anderen, von Valentine genauer analysierten Kreuzungen entspricht das Resultat exakt der Erwartung.

Zusammenfassend darf daher festgestellt werden, dass der Versuch, das Ergebnis von Kreuzungen zwischen F_1-Hybriden oder von Rückkreuzungen zwischen F_1-Hybriden und ihren Eltern aufgrund der einleitend erwähnten Hypothesen zu verstehen, nämlich dass der R-Wert der F_1-Hybriden dem arithmetischen Mittel der Elternarten entspricht und dass den Gameten die Hälfte dieses Wertes zuzuschreiben ist, gelungen ist. Damit ist erneut gezeigt, dass die Samenkompatibilität wie die Pollenkompatibilität eine genetische Grundlage hat und polyfaktoriell bedingt ist. Als begründet darf ferner die Annahme gelten, dass sich die qualitativen Differenzen der verschiedenen *Primula*-Arten durch Annahme verschiedener genetischer Werte für deren Genome durch quantitative Beziehungen ersetzen lassen. Als praktikabel hat sich schliesslich auch die Annahme somatoplastischer Sterilität für *Primula* erwiesen. Die letztere Hypothese hat den Tests ebensogut standgehalten wie die Hypothese der Abhängigkeit der Samenentwicklung vom Endosperm:Embryo-Verhältnis beim *Brassica*- und *Nasturtium*-Versuch. Im Falle von *Primula* sind die Versuche eher noch weiter getrieben worden als bei Kreuzungen, die aufgrund des Endosperm:Embryo-Verhältnisses überprüft worden sind.

4. Die Endospermhypothese der Sameninkompatibilität

Die in den drei ersten Abschnitten dieses Kapitels besprochenen Beispiele von Sameninkompatibilität sind übereinstimmend aufgrund der Hypothese erklärt wor-

Tabelle 23

Vergleich zwischen R-Wert und Samenansatz und Qualität der Samen von *Primula*-Arten (nach Valentine, 1956). Gesunde Samen: Samenschale gut ausgebildet, gefüllt mit Endosperm und Embryo; leere Samen: nur Spuren von Inhalt vorhanden oder ganz leer; imperfekte Samen: nicht definiert, vermutlich Übergänge. vul = *P. vulgaris*, ver = *P. veris*, elat = *P. elatior*

Kreuzung	R	Samen pro Kapsel	Mittleres Samengewicht mg	Samen % gesund	imp.	leer	Keimung %	Samentyp
ver × elat	1,28	40/1	0,19	0	70	30	0	A
(ver × vul) × elat	1,32	12/1	0,27	33	59	8	6	A
(ver × elat) × elat	1,355	11/1	0,65	73	27	0	59	A
ver × vul	1,36	44/1	0,34	43	57	0	10	A
(ver × vul) × (vul × elat)	1,37	12/1	0,61	100	0	0	22	A
vul × elat	1,385	36/1	0,31	78	22	0	23	A
(ver × vul) × vul	1,42	14/1	1,20	93	7	0	61	A
(vul × elat) × elat	1,435	30/½	0,97	100	0	0	85	A
(vul × elat) × (vul × elat)	1,50	27/½	1,04	85	8	7	75	
(ver × vul) × (ver × vul)	1,50	12/1	1,55	83	17	0	72	
(ver × elat) × (ver × elat)	1,50	11/1	1,10	91	9	0	61	
ver × ver	1,50	67/1	1,05	100	0	0	100	
elat × elat	1,50	46/1	0,89	98	0	2	98	
vul × vul	1,50	40/1	1,7	98	0	2	74	
vul × (ver × elat)	1,54	49/1	1,45	67	31	2	46	B
(vul × elat) × vul	1,565	25/½	1,07	68	12	20	68	B
(ver × vul) × ver	1,58	13/1	0,77	46	23	31	48	B
Rückkr. vul × Rückkr. ver	1,585	28/1	1,02	29	46	25	5	B
vul × (ver × vul)	1,595	50/1	1,10	40	56	4	–	B
elat × vul	1,65	48/1	0,57	31	13	56	23	B
(vul × elat) × (ver × vul)	1,67	39/½	0,72	21	41	38	9	B
vul × ver	1,69	53/1	0,78	0	47	53	0	B
elat × (ver × elat)	1,70	48/1	0,60	25	14	61	–	B
elat × (ver × vul)	1,775	24/½	0,32	4	4	92	–	B
(vul × elat) × ver	1,785	30/½	0,28	0	7	93	–	B
elat × ver	1,90	48/1	0,37	0	2	98	0	B

den, dass das Verhältnis der Polyploidiestufen der drei Samengewebe für die Ausbildung des Samens von entscheidender Bedeutung sei. Abweichungen ergaben sich nur in bezug auf die Frage, welche Gewebe in erster Linie berücksichtigt werden sollten. An die Unverträglichkeit der Genome im hybriden Kern wird nur insoweit gedacht, als dadurch der Wert des genomischen Verhältnisses verändert wird. Wie aber Stebbins (1958) in einer zusammenfassenden Arbeit nachwies, welche auch Untersuchungen an zoologischen Objekten berücksichtigt, kann Unverträglichkeit der Genome in hybriden Zellkernen oder Unverträglichkeit zwischen hybridem Kern und Cytoplasma Störungen im Aufbau hybrider Embryonen verursachen.

Zu einer ähnlichen Ansicht ist nun auch von Wangenheim (1954, 1956, 1957, 1960, 1961, 1962, 1967) aufgrund von Untersuchungen an *Solanum*-Arten gelangt. Erste Hinweise darauf, dass die oben vorgetragenen Hypothesen nicht geeignet sind, die Versuchsresultate zu erklären, ergaben sich aus den Resultaten von Kreuzungen zwischen *Solanum tuberosum* (4x) und einigen Wildarten,

wie *S. acaule* (4x) und *S. stoloniferum* (4x). Obwohl die verwendeten Elternarten alle tetraploid waren, ergab die Kreuzung *S. acaule* (4x) × *S. tuberosum* (4x) nur eine Hybride, und diese war ± hexaploid (2n = 74). Auch in der Kreuzung *S. stoloniferum* (4x) × *S. tuberosum* (4x) traten nur drei Hybriden auf, die ebenfalls hexaploid waren. Weil sie *S. stoloniferum* mehr glichen als *S. tuberosum*, musste angenommen werden, dass sie von der Befruchtung unreduzierter Eizellen von *S. stoloniferum* herrührten.

Besserer Samenansatz wurde aus Kreuzungen vom Typus 8x × 4x erzielt. Die Kreuzung *S. acaule* (8x) × *S. tuberosum* (4x) ergab eine Reihe von hexaploiden F_1-Hybriden, die allerdings zum Teil Entwicklungsstörungen aufwiesen und in extremen Fällen als Kümmerformen bezeichnet werden mussten.

Embryologische Untersuchungen der abortierenden Samenanlagen aus den verschiedenen Kreuzungskombinationen führten kurz zusammengefasst zu folgenden Resultaten: Die erste Teilung der Endospermzelle findet in normalen Samenanlagen 48 Stunden nach Bestäubung statt, jene der Zygote nach 5–6 Tagen. In sameninkompatiblen Samenanlagen der Kreuzung *S. acaule* × *S. tuberosum* traten im Endosperm nach 5–6 Tagen Störungen auf: Die Teilungsfähigkeit der Endospermkerne hörte auf, die Endospermentwicklung brach zusammen. Erst nachträglich verdickte sich das Endothelium und bildete Wucherungen in den Embryosackraum. Die Embryonen entwickelten sich noch ungestört neben abgestorbenen Endospermen. Aus diesen und anderen Untersuchungsresultaten kommt von Wangenheim zu dem Schluss, dass stets zuerst Störungen im Endosperm auftreten. Die Schwellung des Endotheliums erfolgt erst später. Die Embryonen sind dann noch lebensfähig. Dass die 4x × 4x-*Solanum*-Kreuzungen inkompatibel sind, beruht nach von Wangenheim darauf – und die 8x × 4x-Kreuzungen beweisen es –, dass die tetraploiden Wildarten diploidisiert sind. Auch innerhalb der Gattung *Solanum* spielt nicht nur die Zahl der Genome, sondern auch ihre Wirksamkeit (genetischer Wert) eine Rolle.

Den entscheidenden Anstoss für eine neue Auffassung der Ursachen für die Sameninkompatibilität ergab sich aus den Resultaten von Kreuzungen zwischen *S. tuberosum* (2n = 48 = 4x) und *S. phureja* (2n = 24 = 2x) (von Wangenheim et al., 1960; von Wangenheim, 1961). Die in diesen Kreuzungen zu erwartenden pentaploiden Endosperme (2x + 2x + x = 5x) blieben zum grössten Teil aus. Dagegen wurden aber nicht selten hexaploide Endosperme ausgebildet. Diese entwickelten sich weit über den Zeitpunkt der Endospermdegeneration hinaus. Vermutlich wegen ihres guten Entwicklungszustandes wurden keimfähige Samen ausgebildet, die aber nur in einem Falle den erwarteten triploiden Embryo enthielten. Meist waren die Embryonen tetraploid, dihaploid (2x), oder es waren gar keine Embryonen vorhanden.

Es ist wahrscheinlich, dass die dihaploiden Embryonen auf haploid-parthenogenetischem (pseudogamem) Wege entstanden und dass in diesen Fällen die sekundären Embryosackkerne von *S. tuberosum* (4x) von beiden Spermakernen eines Pollenschlauches von *S. phureja* (2x) befruchtet worden waren. Das ergäbe die cytologisch mehrfach nachgewiesenen hexaploiden Endosperme (2x + 2x + x + x = 6x). Da die Endosperme tetraploider *Solanum*-Arten an die hexaploide Polyploidiestufe angepasst sind (2x + 2x + 2x = 6x), entwickeln sie sich normal und schaffen damit das günstige Milieu für die Entwicklung haploider Embryonen. Pentaploide Endosperme sind hingegen nicht an die tetraploide Polyploidiestufe von *Solanum tuberosum* angepasst. Sie entwickeln sich anormal, und damit haben auch die zugehörigen triploiden Embryonen keine Chance zu normaler Entwicklung. Es ist also nach diesen Überlegungen das Endosperm allein, das auf die Samenbildung einen entscheidenden Einfluss ausübt.

In die gleiche Richtung deuten die Ergebnisse der Kreuzung *S. phureja* (2x) × *S. tuberosum* (4x) (Tab. 24): Die erwarteten 4x-Endosperme blieben in diesen Kreuzungen aus. Dagegen erschienen oft hexaploide Endosperme. Damit ist der Befund, dass bei 2x × 4x-Kreuzungen oft 4x-Sämlinge entstehen, erklärt: Die Samenanlagen mit befruchteten, reduzierten Embryosäcken gehen zugrunde. Fertil sind nur die Samenanlagen mit unreduzierten Embryosäcken.

Diese Ergebnisse zeigen, dass nicht genomische Verhältnisse von irgendwelchen Samengeweben für die Samenentwicklung massgebend sind. Dies zeigt sich deutlich in einer Gegenüberstellung der genomischen Relation der Samengewebe und der Entwicklung der Samen (Tab. 25). Man sieht, dass die Relation Endosperm:mütterlichem Gewebe nicht immer über die Keimfähigkeit entscheiden kann, da wenigstens in einem Fall, 2x × 4x mit unreduzierten Embryosäcken, das Verhältnis 6:2 statt 6:4

Tabelle 24

Ergebnisse der Kreuzung diploid × tetraploid bei *Solanum* (nach von Wangenheim, 1961)

Kreuzung	Anzahl Bestimmungen	Anzahl Beeren	Anzahl nicht abgestorbener Samenanlagen	Anzahl Chromosomensätze in den Geweben der nicht abgestorbenen Samenanlagen		
				mütterliches Gewebe	Endosperm	Embryo
S. phureja 2x × *S. tuberosum* 4x Hansa	35	9	2	2 2	6 6[1]	? 4[1]
S. phureja 2x × *S. tuberosum* 4x 49/540/2	30	5	2	2 2	3[2] 6	? ?
S. phureja 2x × *S. tuberosum* 4x 44/1004/5	30	5	0	–	–	–
S. maglia 2x × *S. tuberosum* 4x 49/540/2	25	8	0	–	–	–

[1] Embryo und Endosperm deuten beide auf unreduzierte Embryosäcke hin
[2] Es wird Selbstbestäubung vermutet

Tabelle 25

Vergleich zwischen Samenentwicklung und der genomischen Relation von mütterlichem Gewebe, Endosperm und Embryo in *Solanum*-Kreuzungen (nach von Wangenheim, 1961)

Kreuzungstypus	Besonderheiten	Relation mütterliches Gewebe	Endosperm	Embryo	Entwicklung des Endosperms	Entwicklung der Samen
2x × 2x	–	2	3	2	normal	keimfähige 2x-Samen
4x × 4x	–	4	6	4	normal	keimfähige 4x-Samen
2x × 4x	reduzierte Embryosäcke	2	4	3	keine Zellwandbildung, Spindelanomalien, Degeneration	taube Samen
	unreduzierte Embryosäcke	2	6	4	normal	keimfähige 4x-Samen
4x × 2x	–	4	5	3	kleine, nicht vakuolisierte Zellen, Degeneration	taube Samen
4x × 2x	sek. Embryosackkern doppelt befruchtet	4	6	0	normal	verdickte Samen, ohne Embryo
	sek. Embryosackkern, Eizelle nicht befruchtet	4	6	2	normal	keimfähige «haploide» 2x-Samen

4x: Elternteil = *S. tuberosum*

beträgt und dennoch keimfähige Samen entwickelt werden. Auch hinsichtlich des Verhältnisses Endosperm:Embryo ist eine Ausnahme zu konstatieren: die Kreuzung 4x × 2x gibt auch beim 6:2-Verhältnis keimfähige (haploide) Samen. Von Wangenheim ist daher der Meinung, dass die Samenentwicklung allein von der Konstitution des Endosperms abhängt: 3x- beziehungsweise 6x-Endosperme entwickeln sich normal (gleiche «Wirksamkeit» der elterlichen Genome vorausgesetzt). 4x- und 5x-Endosperme sind anormal mit charakteristischen Entwicklungsunterschieden. «Es könnte daher so scheinen, als ob die Chromosomenzahl der Endosperme allein deren Entwicklung bestimmt» (von Wangenheim, 1961, S. 18).

Zur gleichen Auffassung wie von Wangenheim waren früher schon Thompson und Johnstohn (1945) aufgrund von Analysen der Kreuzung *Hordeum vulgare* (2x) × *Secale cereale* (2x) gelangt. Sie konnten kein hyperplastisches Wachstum der Ovarialwand finden, und im Gegensatz zu Brink und Cooper (1944), welche die Kreuzung *Hordeum jubatum* (4x) × *Secale cereale* (2x) untersuchten, fanden sie auch keine wesentlichen Differenzen in bezug auf das Wachstum des Antipodialapparates zwischen Selbstung und Kreuzung. Dagegen waren die Differenzen im Wachstum des Endosperms zwischen Selbstungen und Artkreuzungen beträchtlich. Thompson und Johnstohn lehnten daher die Somatoplastikhypothese von Brink und Cooper ab und nahmen an, dass die Konstitution des Endosperms selbst Ursache der Sameninkompatibilität sei. Der Umstand, dass zwei fremde Genome im Embryo nicht zu Störungen führen, spreche nicht gegen diese Annahme, da die chromosomalen und genetischen Bedingungen im Endosperm andere seien als im Embryo: zwei weiblichen Genomen steht nur ein männliches gegenüber.

Es bleibt noch die Frage zu klären, was für Faktoren die Endospermentwicklung beeinflussen könnten. Ein das normale Niveau übersteigender Polyploidiegrad kommt nach von Wangenheim nicht in Frage: Die Anomalien der Endospermentwicklung treten bei *Solanum* auch in penta- oder hexaploiden Endospermen auf, bei Polyploidiestufen also, die auch bei selbstfertilen *Solanum*-Arten durch Selbstbestäubung erreicht werden.

Dagegen ergibt sich eine einleuchtende Erklärung der Endospermanomalien, wenn das Plasmon (die Gesamtheit der Plasmagene) mit berücksichtigt wird. Es wird angenommen, dass bei der Entstehung von Polyploiden das Verhältnis aller Erbträger erhalten bleibt und daher keine empfindliche Einbusse der Samenfertilität zu erwarten ist. Dagegen wird bei Befruchtung eines Embryosackes mit dem Pollen einer höher polyploiden Art oder Rasse ein Missverhältnis zwischen Plasmon und Genom erzeugt und damit eine Situation geschaffen, die zur abnormen Entwicklung des Endosperms führt.

Valentine und Woodell (1963) wandten sich gegen diesen Teil der Hypothese von Wangenheims. Sie wiesen darauf hin, dass der Artbastard *Primula vulgaris* × *elatior* und der reziproke Bastard *P. elatior* × *vulgaris* nach der Plasmonhypothese verschieden sein sollten, da der erstere ein *Vulgaris*-Plasmon, der letztere ein *Elatior*-Plasmon besitzt. Die Hybriden sind aber phänotypisch identisch und erzeugen, rückgekreuzt mit *P. vulgaris*, Samen, die weder in bezug auf Grösse noch Keimfähigkeit signifikante Differenzen aufweisen. Immerhin wird mit Rücksicht auf von Wangenheims Hypothese doch eine genauere, eventuell auch elektronenmikroskopische Analyse der frühen Stadien der Samenentwicklung gefordert.

Später hat dann von Wangenheim noch weitere Beweise für die Richtigkeit seiner Hypothese beigebracht. In 2x × 4x-Kreuzungen von *Oenothera hookeri* (der ersten Pflanze ohne *Polygonum*-Typus der Embryosackentwicklung, die auf diesen Aspekt hin untersucht wurde) liess sich zeigen, dass ähnliche Beziehungen zwischen Samenentwicklung und Genomquantität im Endosperm existieren wie in den *Solanum*-Versuchen: Die Samenentwicklung ist nur normal in 2x × 2x- und 4x × 4x-Kreuzungen; in 4x × 2x- und 2x × 4x-Kreuzungen treten Störungen derselben Art auf, wie sie auch bei Pflanzen mit *Polygonum*-Typus nachgewiesen werden konnten. Damit ist gezeigt, dass auch bei *Oenothera hookeri* rein quantitative Differenzen im Genomgehalt des Endosperms Entwicklungsanomalien herbeiführen. Da diese Störungen in 2x × 4x-Kreuzungen nicht auftreten, wenn die Embryosäcke unreduziert sind, ebenso auch in 4x × 2x-Kreuzungen bei Samen mit dihaploiden Embryonen, können wieder Genomrelationen zwischen irgendwelchen Geweben des Samens als Ursache ausgeschaltet werden (Tab. 26).

Tabelle 26

Genomrelationen der drei Samengewebe bei Kreuzungen von 2x und 4x *Oenothera hookeri* (nach Angaben von von Wangenheim, 1962, zusammengestellt)

Kreuzungstypus	Besonderheiten	Relation mütterliches Gewebe	Endosperm	Embryo	Entwicklung des Endosperms
2x × 2x	–	2	2	2	normal
4x × 4x	–	4	4	4	normal, langsamer
4x × 2x	Embryosack haploid	4	3	3	Zellwandbildung verfrüht (Typ A)
	Embryosack unreduziert	4	5	5	normal
2x × 4x	Embryosackkern einfach befruchtet	2	3	3	Zellwandbildung verzögert (Typ B)
	Embryosackkern doppelt befruchtet; Embryo haploid	2	5	1	normal

Gestörte Samenentwicklung tritt nach Tabelle 26 auf, wenn die Endosperme triploid statt diploid sind. Die triploiden Endosperme der beiden reziproken Kreuzungen 4x × 2x und 2x × 4x entwickeln sich verschieden, obwohl sie praktisch dieselben Kerne enthalten. Die Annahme ist daher begründet, dass Grösse und Ausbildung des Endosperms durch das quantitative Verhältnis zwischen der Menge eines extrachromosomalen Faktors und der Zahl der Chromosomensätze bestimmt wird und nicht durch das Genomverhältnis irgendwelcher Gewebe des Samens.

Diese Annahme wird weiter gestützt durch die Ergebnisse von Messungen, die an Embryosäcken und in Endospermzellen von *Oenothera hookeri* ausgeführt worden sind (von Wangenheim, 1967). Das Verhältnis der Plasmaanteile von Embryosäcken diploider und tetraploider Individuen beträgt 1:2. Dieses Verhältnis bleibt in den

Endospermzellen der Kreuzungskombinationen 2x × 2x und 4x × 4x mehr oder weniger erhalten und kann auch in Endospermen der Kombinationen 2x × 4x und 4x × 2x gemessen werden (Tab. 27).

Tabelle 27

Die Verhältnisse der Plasmaanteile der Embryosäcke und des Endosperms verschiedener Kreuzungskombinationen von *Oenothera hookeri*
(nach von Wangenheim, 1967)

Untersuchtes Gewebe	Polyploidiegrad bzw. Kreuzungskombination	Cytoplasmavolumen in μ^3 Mittel	Cytoplasmaverhältnis der Embryosäcke von 2x- und 4x-Pflanzen	Cytoplasmaverhältnis von Endospermzellen von 2x-4x-Kreuzungskombinationen
Embryosack	2x-Pflanze	4 930	1:2,20	
	4x-Pflanze	10 830		
Endosperm	2x × 2x	7 330		1:1,92
	4x × 4x	14 080		
	2x × 4x	7 025		1:2,19
	4x × 2x	15 390		

Die in Tabelle 27 zusammengestellten Messergebnisse bedeuten nach von Wangenheim, dass der triploide Kern das ursprüngliche 1:2-Verhältnis der Cytoplasmamengen in 2x- und 4-Pflanzen, wenn nur kurze Zeiträume zur Verfügung stehen, nicht zu ändern vermag. Es kann daher kein normales Verhältnis zwischen Cytoplasma und Anzahl der Genome hergestellt werden. Störungen der Endospermentwicklung sind die Folge davon.

5. *Das Genomverhältnis ER im Endosperm*

Die Hypothese von Wangenheims, wonach das Endosperm allein über die Entwicklung des Samens entscheidet, ist also gut begründet. Dagegen vermag der zweite Teil der Hypothese, der aussagt, dass die Endospermentwicklung von einem für jede Art und jede Polyploidiestufe charakteristischen Verhältnis von Kern und Plasmon abhängt, nicht vollständig zu befriedigen. Schon die Tatsache, dass die Qualität der Genome in manchen Artkreuzungen eine grosse Rolle spielt, deutet darauf hin, dass auch der genomischen Zusammensetzung des Endospermkernes bei der Ausbildung des Samens eine Bedeutung zukommt.

Dies ist auch mit Rücksicht auf die Ergebnisse der Molekularbiologie zu erwarten: Es steht wohl eindeutig fest, dass die nukleäre DNS mindestens bei der Eiweisssynthese des Grundplasmas eine entscheidende Rolle spielt, indem über die Produktion von m-RNS die Eiweissynthese vom Kern aus gesteuert wird. Wohl darf der Eiweissynthese der Plastiden und Mitochondrien eventuell eine gewisse Unabhängigkeit zuerkannt werden: Plastiden und Mitochondrien enthalten extranukleäre DNS, und es ist daher denkbar – wenn auch noch nicht erwiesen –, dass sie ihren eigenen Code für Eiweissynthese besitzen. Dies gilt aber nicht für das Grundplasma. Es scheint mir daher gerechtfertigt, ja sogar notwendig zu sein, die genomische Zusammensetzung des Endospermkerns bei der Erklärung der Sameninkompatibilität mit ins

Spiel zu bringen. Es ist zum Beispiel denkbar, dass das Verhältnis der mütterlichen zu den väterlichen Genomen in den Endospermkernen auf die Endospermentwicklung und damit auf die Samenentwicklung einen Einfluss ausübt. Diese Auffassung würde zwischen der Hypothese der genomischen Relation der Samengewebe und der Endosperm-Plasmonhypothese von Wangenheims vermitteln und enthält Gedanken beider, vorläufig noch einander entgegengesetzten Hypothesen. Bezeichnen wir die *Relation weiblicher und männlicher Genome im Endospermkern als* **ER** *(Endospermrelation)*, dann ist zu erwarten, dass Samenkompatibilität mit einem ER von 2:1 = 2,00 gekoppelt ist und Sameninkompatibilität durch Abweichung vom ER-Wert 2,00 zustande kommt.

Dass dem so ist, wird in Tabelle 28 für die *Nasturtium*versuche Howards und in Tabelle 29 für die *Primula*versuche von Valentine und Woodell gezeigt. Die Übereinstimmung zwischen Samenqualität und ER ist augenscheinlich und, wie mir scheint, jener von R (Genomrelation von Endosperm:Embryo) eher überlegen.

Nach Tabelle 28 werden zum Beispiel im *Nasturtium*-Versuch
grosse, volle Samen nur bei einem ER von 2,00 gebildet,
grosse, leere Samen entsprechen einem ER von 1,41,
kleine, volle Samen entsprechen einem ER von 2,82 und nur
kleine, leere Samen verschiedenen ER-Werten, nämlich 1,00 und 4,00, das heisst den extremsten Abweichern. In dieser Hinsicht besteht eine ungebrochene Parallele zu den R-Werten.

Tabelle 28

Interpretation der *Nasturtium*-Versuche Howards mit Hilfe von R (Genomrelation von Endosperm:Embryo) und ER (Genomrelation der mütterlichen zu den väterlichen Genomen im Endospermkern)

Genetischer Wert von *N. officinale* 2x = 1
N. officinale 4x = 2
N. uniseriatum 4x = 1,41

Kreuzung		Samenbau	R	Genome im Endosperm Polkerne	Spermakern	ER
N. officinale 2x	× *N. officinale* 2x	gross, voll	1,50	2	1	2,00
N. officinale 2x	× *N. uniseriatum* 4x	gross, leer	1,41	2	1,41	1,42
N. officinale 2x	× *N. officinale* 4x	klein, leer	1,33	2	2	1,00
N. uniseriatum 4x	× *N. uniseriatum* 4x	gross, voll	1,50	2,82	1,41	2,00
N. uniseriatum 4x	× *N. officinale* 2x	klein, voll	1,59	2,82	1	2,82
N. uniseriatum 4x	× *N. officinale* 4x	gross, leer	1,42	2,82	2	1,41
N. officinale 4x	× *N. officinale* 4x	gross, voll	1,50	4	2	2,00
N. officinale 4x	× *N. officinale* 2x	klein, leer	1,67	4	1	4,00
N. officinale 4x	× *N. uniseriatum* 4x	klein, voll	1,58	4	1,41	2,82

Die *Primula*-Versuche von Valentine und Woodell zeigen die in Tabelle 29 zusammengestellten Übereinstimmungen. Wie man sieht, lassen sich auch die *Primula*-Kreuzungen aller Kombinationen ebensogut mit dem ER- wie mit dem R-Wert interpretieren, obwohl einzelne ER-Werte der F_2-Rückkreuzungsgenerationen mit zu hohen Keimraten gekoppelt sind.

Tabelle 29

Interpretation der *Primula*-Versuche von Valentine und Woodell mit Hilfe von R (Genomrelation von Endosperm: mütterlichem Gewebe) und ER (Relation der mütterlichen zu den väterlichen Genomen im Endosperm)

Genetischer Wert von *P. elatior* = 1,0
P. vulgaris = 1,3
P. veris = 1,8

N = normale Samen
A, B = Samentypen inkompatibler Kreuzungen

Kreuzung	Samentypus	Keimfähigkeit %	R	Genome Polkerne	Genome Spermakern	ER
1. Intraspezifische Kreuzungen						
P. veris 2x × *veris* 2x	N	100	1,50	2	1	2,00
P. veris 2x × *veris* 4x	B	–	2,00	2	2	1,00
P. veris 4x × *veris* 4x	N	67–95	1,50	4	2	2,00
P. veris 4x × *veris* 2x	A	67–75	1,25	4	1	4,00
2. Interspezifische 2x × 2x-Kreuzungen						
P. veris 2x × *elatior* 2x	A	0,5	1,278	3,6	1	3,60
P. veris 2x × *vulgaris* 2x	A	90	1,362	3,6	1,3	2,77
P. vulgaris 2x × *elatior* 2x	A	90	1,385	2,6	1	2,60
intraspezifisch	N	100	1,500	2	1	2,00
P. elatior 2x × *vulgaris* 2x	B	20–40	1,650	2	1,3	1,54
P. vulgaris 2x × *veris* 2x	B	5	1,690	2,6	1,8	1,44
P. elatior 2x × *veris* 2x	B	0	1,900	2	1,8	1,11
3. Interspezifische 4x × 4x-Kreuzungen						
P. veris 4x × *veris* 4x	N	90	1,500	7,2	3,6	2,00
P. veris 4x × *vulgaris* 4x	A	45	1,361	7,2	2,6	2,77
P. veris 4x × *elatior* 4x	A extrem	0	1,278	7,2	2	3,60
P. elatior 4x × *elatior* 4x	N	91	1,500	4	2	2,00
P. elatior 4x × *vulgaris* 4x	B	14	1,65	4	2,6	1,54
P. elatior 4x × *veris* 4x	B extrem	0	1,90	4	3,6	1,11
4. Interspezifische 2x × 4x-Kreuzungen						
P. elatior 2x × *veris* 2x	B	0	1,90	2	1,8	1,11
P. elatior 2x × *elatior* 4x	B	?	2,00	2	2	1,00
P. veris 2x × *veris* 4x	B	?	2,00	3,6	3,6	1,00
5. Interspezifische 4x × 2x-Kreuzungen						
P. veris 2x × *elatior* 2x	A	?	1,28	3,6	1	3,60
P. veris 4x × *veris* 2x	A	?	1,25	7,2	1,8	4,00
P. elatior 4x × *elatior* 2x	A	?	1,25	4	1	4,00
P. veris 2x × *elatior* 4x	B	28–54	1,55	3,6	2	1,80
6. F_1 × F_1- und F_1 × Rückkreuzungen						
(vulg. × elat.) × elatior	A	85	1,435	2,3	1	2,36
(veris × vulg.) × vulgaris	A	61	1,42	3,1	1,3	2,385
vulgaris × elatior	A	23	1,385	2,6	1	2,60
(vulg. × elat.) × (vulg. × elat.)	N	75	1,500	2,3	1,15	2,00
(veris × vulg.) × (veris × vulg.)	N	72	1,500	3,1	1,55	2,00
(veris × elat.) × (veris × elat.)	N	61	1,500	2,8	1,4	2,00
vulgaris × (veris × elat.)	B	46	1,54	2,6	1,4	1,86
(vulg. × elat.) × vulgaris	B	68	1,565	2,3	1,3	1,77
(veris × vulg.) × veris	B	48	1,58	3,1	1,8	1,72
(vulg. × elat.) × veris	B	–	1,785	2,3	1,8	1,28

Da für den Vergleich zwischen R- und ER-Werten sowohl Versuche gewählt wurden, deren Resultate nach dem Genomverhältnis Endosperm:Embryo, wie auch solche, die nach dem Genomverhältnis Endosperm:mütterlichem Gewebe interpretiert wurden, und beide Versuchsreihen sich ebensogut mit dem ER-Wert erklären lassen, kann der ER-Wert als allgemeineres Prinzip betrachtet werden.

Ferner ist die Hypothese der Genomverhältnisse im Endosperm allein geeignet, bei 4x × 2x-*Solanum*-Kreuzungen die erhöhte Tendenz zur Bildung von haploiden und bei 2x × 4x-Kreuzungen die Bildung von tetraploiden Nachkommen zu erklären, was keiner der beiden Hypothesen gelingt, die das Genomverhältnis von zwei Samengeweben als Grundlage für die Interpretation verwendet.

Aus Tabelle 30 geht hervor, dass sowohl die haploiden Embryonen der Kreuzung 4x × 2x wie die tetraploiden der Kreuzung 2x × 4x in Samenanlagen mit einem ER von 2,00 auftreten, während die triploiden Embryonen stets mit einem ungünstigen ER gekoppelt sind. Es ist daher begreiflich, dass die haploiden beziehungsweise tetraploiden Embryonen gehäuft auftreten, obwohl bei normalem Gang der Kreuzung vor allem triploide Embryonen erwartet werden sollten.

Tabelle 30

Interpretation der *Solanum*-Kreuzungen 2x × 4x und 4x × 2x mit Hilfe des ER-Wertes, der Verhältnisse Endosperm:Embryo (R_E) und Endosperm:mütterlichem Gewebe (R_M)

Kreuzungstypus	Besonderheiten der Samenentwicklung	R_E	R_M	Genome der Polkerne	des Spermakerns	ER	Polyploidiegrad des Embryos
2x × 4x	Embryosack reduziert	4:3	4:2	2x	2x	1,00	3x+
	Embryosack unreduziert	**6:4**	6:2	4x	2x	**2,00**	4x
4x × 2x	Polkerne einfach befruchtet	5:3	5:4	4x	x	4,00	3x+
	Polkerne doppelt befruchtet	6:2	**6:4**	4x	2x	**2,00**	2x*

+ Stirbt in der Regel ab
* Haploide Parthenogenese

Die oben skizzierte Auffassung über die Bedeutung der Genomrelation im Endosperm für die Samenbildung ist scheinbar unvereinbar mit dem durch Aufzuchtversuche festgestellten Befund, dass die hybride Struktur des Embryos auf seine Keimfähigkeit und Vitalität keinen hemmenden Einfluss hat. Es muss also zusätzlich angenommen werden, dass das Endosperm auf die hybride Struktur seiner Kerne empfindlicher reagiert als der Embryo. Unterschiede zwischen Endosperm und Embryo sind in der Tat aus zwei Gründen zu erwarten: Erstens ist das Verhältnis der weiblichen und männlichen Genome im Endosperm meist anders als beim Embryo, nämlich 2:1 statt 1:1, und zweitens muss die Zentralzelle im Gegensatz zur Eizelle als schon differenziert betrachtet werden, da sie sich nie zu einem Embryo entwickeln kann (alle gegenteiligen Angaben aus der älteren embryologischen Literatur haben sich als falsch erwiesen), sondern nach der Befruchtung stets auf der Stufe eines Gewebes steckenbleibt.

Weitere Hinweise auf Differenzen zwischen der Eizelle und der Zentralzelle ergeben sich aus der Analyse von *Oenothera*-Kreuzungen durch Renner (1914). Aus der Kreuzung *Oenothera lamarckiana* × *biennis* wurden total 342 Samen erhalten, 173 gesunde und 169 taube. Das gibt ziemlich genau ein Aufspaltungverhältnis von 1:1. Die Embryologie der tauben Samen war ausgezeichnet durch relativ normale Embryonen, deren grosse, plasmaarme Zellen sich allerdings langsamer als in gesunden Samen teilten. Auffällig abweichend verhielt sich aber das Endosperm. Es wurden nur zwei bis acht Kerne gebildet, die zum Teil sehr gross waren.

Die genetische Erklärung dieser *Oenothera*-Kreuzung ergab sich zwanglos aus den Befunden, dass *O. biennis* einerseits nur zwei Gametentypen mit den Komplexen *albicans* und *rubens* ausbildet, von denen nur *rubens* auf der weiblichen Seite funktionsfähig ist, und dass anderseits bei *O. lamarckiana* Homozygotie zu Letalität führt. Die beiden Komplexe *velans* und *gaudens* von *O. lamarckiana* sind dagegen beide weiblich funktionstüchtig, wobei der Komplex *gaudens* fast identisch ist mit *rubens*. Danach stellt sich also die Kreuzung *O. lamarckiana* × *biennis* folgendermassen dar:

P_1	*O. lamarckiana*	*O. biennis*
weiblich fertile Komplexe	*velans, gaudens*	*rubens*
F_1	*velans*	*rubens*
	gaudens	*rubens*

Da *gaudens* fast identisch ist mit *rubens*, ist in der F_1 die Kombination *gaudens rubens* nicht lebensfähig, wohl aber *velans rubens*. Das Verhältnis tauber:gesunder Samen muss daher 1:1 sein.

Bezeichnend und für das uns beschäftigende Problem von Bedeutung ist der Befund, dass die Entwicklungsstörungen im Endosperm von *Oenothera* stärker ausgeprägt sind als im Embryo, obwohl in diesem Falle beide diploid und genetisch gleich sind (beide *gaudens rubens*). Das bedeutet, dass Embryo und Endosperm selbst auf derselben Polyploidiestufe auf die gleiche hybride Konstitution verschieden reagieren.

Auch der häufig erhobene Befund, dass die Endospermentwicklung reziproker Kreuzungen verschiedene Schädigungsmuster zeigt, lässt sich mit Hilfe unserer Hypothese verstehen. Da Endosperme der reziproken Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten mit den Genomen AA beziehungsweise BB die Genomformel AAB beziehungsweise ABB aufweisen müssen, unterscheiden sie sich zwar (Homozygotie der Eltern angenommen) nicht qualitativ; sie besitzen die gleichen Gene, diese aber in verschiedenen Mengenverhältnissen. Differenzen werden sich daher dann einstellen, wenn die Gene, welche die Endospermentwicklung kontrollieren, einen quantitativen Effekt haben, wie dies besonders bei Genen der reproduktiven Sphäre (Apomixisgene) einwandfrei festgestellt werden konnte (Rutishauser, 1956/65).

Die Hypothese der genomischen Relation der weiblichen und männlichen Genome im Endosperm wird weiter gestützt durch die Ergebnisse von Untersuchungen über die Samenbildung bei pseudogamen Arten und gestattet, die dort gefundenen Entwicklungsmechanismen in einen grösseren Zusammenhang einzuordnen. Als Beispiel – der einzige bis jetzt genauer untersuchte Fall – seien Kleinarten von *Ranunculus auricomus* besprochen (Rutishauser, 1954 a, b). Bei den pseudogamen *Auricomi* werden nur unreduzierte Embryosäcke ausgebildet. Die Eizelle und der ohne Befruchtung daraus entstandene Embryo sind tetraploid und genetisch identisch mit dem mütterlichen Gewebe. Dagegen wird die Zentralzelle befruchtet, und zwar findet meist doppelte Befruchtung durch reduzierte Spermakerne statt, so dass hexaploides Endosperm entsteht, in dem sich die weiblichen und männlichen Genome wie 2:1 verhalten und damit den cytogenetischen Zustand des Endosperms sexueller Arten genau kopieren.

Kreuzungen vom Typus 4x × 4x und 2x × 2x ergeben vorwiegend wohlentwickelte, keimfähige Samen; 4x × 2x-Kreuzungen (zwischen tetraploiden, pseudogamen und diploiden, sexuellen Kleinarten) führen dagegen fast immer zu totaler

Sameninkompatibilität. Samen werden ausgebildet, aber ihre Entwicklung ist gestört, und sie sind nicht keimfähig. Die Genomverhältnisse im Endosperm gehen aus Tabelle 31 hervor.

Tabelle 31

Samenbildung und Genomverhältnisse diploider sexueller und tetraploider pseudogamer *Auricomi*. *Ranunculus grossidens* und *R. puberulus* sind tetraploid und pseudogam. *R. cassubicifolius (cfol)* ist diploid und sexuell
(nach Rutishauser, 1954b)

Kreuzung	Samenansatz gesund %	Samenansatz taub %	Genomverhältnisse mütterliches Gewebe	Genomverhältnisse Endosperm	Genomverhältnisse Embryo	R Endosperm/mütterliches Gewebe	ER
R. puberulus 4x × *R. grossidens* 4x	24,3	17,6	4	12	4	3,00	2,00
R. puberulus 4x × *R. cfol* 2x	0	54,8	4	10	4	2,50	4,00
R. cfol 2x × *R. cfol* 2x	17,8	8,0	2	3	2	1,50	2,00

Aus dieser Zusammenstellung wird deutlich, dass die Ergebnisse der Kreuzungsversuche mit dem Genomverhältnis von je zwei oder aller drei Samengewebe nicht parallel gehen. Die fertilen Kreuzungen 4x × 4x und 2x × 2x ergeben ganz verschiedene R-Werte (3,00 und 1,50), und die inkompatible Kreuzung 4x × 2x hat einen viel schlechteren Ansatz guter Samen als 4x × 4x, obwohl ihr R-Wert näher bei 1,50 liegt. Geradezu ideal ist hingegen die Übereinstimmung mit dem ER-Wert. Beide fertile Kreuzungen haben einen ER-Wert von 2,00 (der typisch ist für Samenkompatibilität), nur die sameninkompatible Kreuzung weicht davon ab (ER = 4,00).

Nun steht allerdings noch nicht fest, ob die pseudogamen *Auricomi* an das gleiche Genomverhältnis angepasst sind wie die sexuellen Kleinarten dieser Gruppe. Es stellt sich eben hier wieder das gleiche Problem wie bei Müntzings Hypothese (Abschnitt II, 1). Sowohl das Genomverhältnis Endosperm:mütterlichem Gewebe wie jenes von Endosperm:Embryo hängen vermutlich weitgehend vom Typus der Embryosackentwicklung der Versuchspflanze ab, und es ist nicht anzunehmen, dass alle Angiospermen an das gleiche Genomverhältnis angepasst sind. Die Beweisführung aufgrund der *Auricomus*-Versuche leidet daher unter der Ungewissheit darüber, welches Genomverhältnis für irgendein Gewebspaar des Samens als «normal» anzusehen ist. Nimmt man die fertile 4x × 4x-Kreuzung als Grundlage, was naheliegend ist, dann wäre das «normale» Verhältnis mütterliches Gewebe:Endosperm:Embryo = 4:12:4 = 2:6:2, also ganz anders als bei sexuellen Kleinarten (mit 2:3:2). Wenn diese Ansicht richtig ist, dann hätte der Übergang vom sexuellen diploiden zum pseudogamen tetraploiden Samenbildungsmechanismus gleichzeitig auch eine Umstellung in bezug auf diese Mechanismen gebracht. Das wäre eine Veränderung, die wegen der zahlreichen daran beteiligten Gene nur äusserst selten realisiert werden könnte und schon deshalb unwahrscheinlich ist, weil partiell pseudogame F_1-Bastarde der Kreuzung 2x × 4x den gleichen Gesetzen unterworfen sind wie die total pseudogamen Arten.

Keine Umstellung ist aber hinsichtlich der Genomverhältnisse im Endosperm notwendig: Sowohl die fertilen 2x × 2x- wie die fertilen 4x × 4x-Kreuzungen führen

zu Endospermen mit einem 2:1-Verhältnis von mütterlichen:väterlichen Genomen. Obwohl also bei den pseudogamen *Auricomi* eine beträchtliche Veränderung der Entwicklungsmechnismen der Samen stattgefunden hat, behalten die pseudogamen *Auricomi* das 2:1-Genomverhältnis im Endosperm bei. Die doppelte Befruchtung des sekundären Embryosackkerns liesse sich dann leicht als eine Korrektur des veränderten Samenbildungsmechanismus erklären, welche die Ausbildung keimfähiger Samen gewährleistet, ohne dass dazu zahlreiche Mutationsschritte notwendig wären. Damit wäre dann auch auf einfache Weise die Konkurrenzfähigkeit der Pseudogamen bewerkstelligt.

Nimmt man diese Überlegungen als richtig an, dann führt auch der *Auricomus*-Versuch zu der Auffassung, dass die Samenkompatibilität vom ER-Wert abhängt und somit die hybride Struktur des Endosperms allein über Samenkompatibilität oder -inkompatibilität entscheidet.

III. Zusammenfassung und Ausblick

In den vorausgegangenen Abschnitten sind zwei Erklärungsversuche für die Entstehung der Sameninkompatibilität diskutiert worden, nämlich

1. die Hypothese der genomischen Relation zwischen den drei Geweben der Samenanlage: dem mütterlichen Gewebe, dem Endosperm und dem Embryo, ferner die Variationen dieser Hypothese, die darin bestehen, dass die Genomrelation von nur je zwei Geweben als für die Samenbildung entscheidend betrachtet wird;

2. die Hypothese, dass der cytogenetische Status des Endosperms allein die Samenentwicklung kontrolliert, wobei entweder das Verhältnis von karyologischen und Plasmonfaktoren und/oder das Verhältnis der Genome im Endospermkern einen entscheidenden Einfluss ausüben.

Obwohl es sehr schwerhält, die Vor- und Nachteile der beiden Hypothesen gegeneinander abzuwägen, glauben wir doch, dass der zweiten Hypothese der Vorzug zu geben ist, da sie besser gestattet, die Gesamtheit der bis heute bekannt gewordenen Versuchsresultate unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu erklären. Sie erlaubte sowohl die somatoplastische Sterilität wie auch die mit Hilfe des Endosperm:Embryo-Verhältnisses interpretierten Resultate von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus zu verstehen und wird, im Gegensatz zu den Varianten der ersten Hypothese, auch durch die Abweichungen nicht widerlegt, die sich daraus ergeben, dass entweder unreduzierte Embryosäcke befruchtet werden oder dass durch haploide Parthenogenese Haploide entstehen (s. von Wangenheims *Solanum*-Versuche). Immerhin gestatten die vorliegenden Resultate noch nicht, einen klaren Entscheid zugunsten der einen oder anderen Hypothese zu fällen.

Dasselbe gilt auch für die Genetik der Sameninkompatibilität. Es steht zwar wohl ausser Zweifel, dass die Samenkompatibilität eine genetische Grundlage hat. Genauere Angaben über die Zahl und die Aktivität der daran beteiligten Gene sind aber noch nicht erhältlich. Die Forschungsmethoden müssen noch wesentlich verfeinert werden, damit es möglich wird, die Gene, welche das Entwicklungsgeschehen der Samenbildung kontrollieren, einzeln zu erfassen und schliesslich ihr Zusammenspiel zu rekonstruieren. Vorläufig sind nur grobe Anhaltspunkte über ihre Gesamtwirkung vor-

handen. Um aufzuzeigen, wie kompliziert die genetischen Verhältnisse liegen können, sei hier als Beispiel eine Tabelle Katayamas (1933) reproduziert, welche die genetischen Unterschiede von intra- und interspezifischen Kreuzungen betrifft, die mit Arten verschiedener Polyploidiegrade durchgeführt worden sind (Tab. 32). Besonders auffallen muss, dass sich bei reziproken Kreuzungen dieses Typus oft nur Differenzen im Endosperm finden. Auch aus diesem Umstand geht hervor, dass dem Endosperm bei genetischen Untersuchungen über die Samenkompatibilität besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden muss.

Tabelle 32

Fundamentale Störung der genomischen Beziehungen zwischen den Geweben reziproker Bastarde (nach Katayama, 1933)

Kreuzungstypus	Kombination	Genomkombination in den Kernen von			
		Pollenschlauch	Griffel + mütterlichem Gewebe	Embryo	Endosperm
Selbstungen	$A_2 \times A_2$	A	A_2	A_2	A_3
	$A_4 \times A_4$	A_2	A_4	A_4	A_6
	$A_2B_2 \times A_2B_2$	AB	A_2B_2	A_2B_2	A_3B_3
Intraspezifische 2x-4x-Kreuzungen	$A_4 \times A_2$	A	A_4	A_3	A_5
	$A_2 \times A_4$	A_2	A_2	A_3	A_4
Interspezifische Kreuzungen (2x)	$A_2 \times B_2$	B	A_2	AB	A_2B
	$B_2 \times A_2$	A	B_2	AB	AB_2
Interspezifische 2x-4x-Kreuzungen	$A_4 \times B_2$	B	A_4	A_2B	A_4B_2
	$B_2 \times A_4$	A_2	B_2	A_2B	A_2B_2
	$A_2B_2 \times A_2$	A	A_2B_2	A_2B	A_3B_2
	$A_2 \times A_2B_2$	AB	A_2	A_2B	A_3B

Ein weiterer Mangel der Forschung auf dem Gebiete der Samenkompatibilität besteht darin, dass sich fast alle darüber veröffentlichten Resultate auf Pflanzen mit *Polygonum*-Typus der Embryosackentwicklung beziehen. Die Differenzen im Polyploidiegrad der Endosperme der verschiedenen abweichenden Embryosacktypen lassen erwarten – und die Versuche von Wangenheims (1962) haben es für *Oenothera* gezeigt –, dass Versuche an anderen Arten, zum Beispiel solche mit *Fritillaria*-Typus der Embryosackentwicklung, weitere Einblicke in den Mechanismus der Samenkompatibilität geben werden. Tabelle 33 zeigt zum Beispiel auf, welche Differenzen zwischen Arten mit *Polygonum*- und anderen Embryosacktypen hinsichtlich der Genomverhältnisse in reziproken Kreuzungen zu erwarten sind. Berücksichtigt werden in Tabelle 33 nur interspezifische 2x × 2x-Kreuzungen.

Noch auffälliger ist der Unterschied in den Variationsmöglichkeiten im Endosperm und im Embryo, wenn die Genotypen von Rückkreuzungen von F_1-Hybriden mit den Eltern zusammengestellt werden (Tab. 34). In zwei Fällen stehen den stets zwei Genotypen des Embryos drei Genotypen des Endosperms gegenüber, während beim

Fritillaria-Typus das Endosperm eine grössere Stabilität aufweist, indem nur ein Genotypus zu erwarten ist.

Tabelle 33

Genomkombinationen von Embryonen und Endospermen der reziproken Kreuzungen AA × BB und BB × AA

Typus der Embryosack-entwicklung	Genomkombination Embryo	Endosperm	Zahl der Genomkombinationen im Endosperm	im Embryo
Polygonum	AB AB	A_2B AB_2	2	1
Oenothera	AB AB	AB AB	1	1
Allium *(Drusa)*	AB AB	A_2B AB_2	2	1
Penaea *Fritillaria* *Plumbago* *Plumbagella*	AB AB	A_4B AB_4	2	1
Adoxa	AB AB	A_2B AB_2	2	1

Tabelle 34

Genotypen von Embryonen und Endospermen der Rückkreuzung $C_1C_2 \times C_1C_1$ (nach Rutishauser, 1956)

Typus der Embryosackentwicklung	Genotypus des Embryos	Endosperms	Zahl der Genotypen im Embryo	Endosperm
Polygonum	C_1C_1 C_1C_2	$C_1C_1C_1$ $C_1C_2C_2$	2	2
Oenothera	C_1C_1 C_1C_2	C_1C_1 C_1C_2	2	2
Allium	C_1C_1 C_1C_2	$C_1C_1C_1$ $C_1C_1C_2$ $C_1C_2C_2$	2	3
Penaea *Fritillaria* *Plumbago* *Plumbagella*	C_1C_1 C_1C_2	$C_1C_1C_1C_2C_2$	2	1
Adoxa	C_1C_1 C_1C_2	$C_1C_1C_1$ $C_1C_1C_2$ $C_1C_2C_2$	2	3

Ein weiterer Faktor, der die genetische Analyse des Kompatibilitätsproblems erschweren könnte, liegt, auch wenn man sich auf die Endospermhypothese stützt, in

der Architektur der Samenanlage, besonders jener Gewebe, die parallel mit dem Endosperm auswachsen. Wenn wir auch nicht glauben, dass sie als primäre Ursache für die Sameninkompatibilität angesprochen werden können, so ist doch denkbar, dass sie sich indirekt auf dem Umweg über das Endosperm bemerkbar machen könnten. Es ist daher wohl nicht gleichgültig, ob der Embryosack an ein Endothelium anstösst oder von Nuzellusgewebe umgeben ist. Embryologische Untersuchungen, gemeinsam mit cytologischen Analysen, sind daher für eine einwandfreie Bestimmung der genetischen Grundlagen der Sameninkompatibilität unerlässlich.

Literatur

Bateman A. J. 1954. The diversity of incompatibility systems in flowering plants. VIIIe Congrès Int. Bot., Sect. **9**, 138–145.

Beamish K. J. 1955. Seed failure following hybridization between the hexaploid *Solanum demissum* and four diploid *Solanum* species. Am. J. Bot. **42**, 297–304.

Brink R. A. und D. C. Cooper. 1939. Somatoplastic sterility in *Medicago sativa*. Science **90**, 545–546.

— — 1940: Double fertilization and development of the seed in *Angiosperms*. Bot. Gaz. **102**, 1–25.

— — 1944. The antipodals in relation to abnormal endosperm behaviour in *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* hybrid seeds. Genetics **29**, 391–406.

— — 1947a. Effect of the DE_{17} allele on development of the maize caryopsis. Genetics **32**, 350–368.

— — 1947b. The endosperm in seed development. Bot. Review **13**, 423–541.

Brock R. D. 1954a. Fertility in *Lilium* hybrids. Heredity **8**, 409–420.

— 1954b. Spontaneous chromosome breakage in *Lilium* endosperm. Ann. Bot. **18**, 7–14.

Cooper D. C. 1951. Caryopsis development following matings between diploid and tetraploid strains of *Zea Mays*. Am. J. Bot. **38**, 702–708.

— und R. A. Brink. 1940. Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hybridization. Genetics **25**, 593–617.

— — 1944. Collapse of the seed following the mating of *Hordeum jubatum* × *Secale cereale*. Genetics **29**, 370–390.

— — 1945. Seed collapse following matings between diploid and tetraploid races of *Lycopersicon*. Genetics **30**, 376–401.

Ernst-Schwarzenbach M. 1956. Die genetische Determination der Selbst-Inkompatibilität bei Blütenpflanzen. Arch. Jul.-Klaus-Stiftg. für Vererb.forschung **31**, 260–276.

Fagerlind F. 1937. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploidieprobleme. Acta Horti Berg. **11**, 195–470.

Gairdner A. E. und C. D. Darlington. 1931. Ring formation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. Genetica **13**, 113–150.

Håkansson A. 1952. Seed development after crosses in *Galeopsis pubescens*. Hereditas **38**, 425–448.

— 1953. Endosperm formation after 2x, 4x crosses in certain cereals, especially in *Hordeum vulgare*. Hereditas **39**, 57–64.

— 1956. Seed development of *Brassica oleracea* and *B. rapa* after certain reciprocal pollinations. Hereditas **42**, 373–396.

— und S. Ellerström. 1950. Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. Hereditas **36**, 256–296.

Howard H. W. 1939. The size of seeds in diploid and autotetraploid *Brassica oleracea* L. J. Genetics **38**, 325–340.

— 1942. The effects of polyploidy and hybridity on seed size in crosses between *Brassica chinensis*, *B. carinata*, amphidiploid *B. chinensis-carinata* and autotetraploid *B. chinensis*. J. Genetics **43**, 105–119.

— 1947. Seed size in crosses between diploid and autotetraploid *Nasturtium officinale* and allotetraploid *N. uniseriatum*. J. Genetics **48**, 111–118.

Katayama Y. 1933. Crossing experiments in certain cereals with special reference to different compatibility between the reciprocal crosses. Mem. Coll. Agr. Kyoto **27**, 1–75.

Kuhn E. 1940. Physiologie und Vererbung der Selbststerilität bei Blütenpflanzen. Die Naturwiss. **28**, 1–9.

Laibach F. 1925. Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. Z. f. Botanik **17**, 417–459.

Lamm R. 1953. Investigations on some tuber-bearing *Solanum* hybrids. Hereditas **39**, 97–112.

McLean S. W. 1946. Interspecific crosses involving *Datura ceratocaula* obtained by embryo dissection. Am. J. Bot. **33**, 630–638.

Michaelis P. 1954. Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. Advances in Genetics **6**, 287–401.

Müntzing A. 1930. Über Chromosomenvermehrung bei *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas **14**, 153–172.

— 1933. Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas **8**, 33–55.

Prakken R. und M. S. Swami. 1952. Cytological behaviour of some interspecific hybrids in the genus *Solanum* sect. *Tuberarium*. Genetica **26**, 77–101.

Reusch J. D. H. 1959a: The nature of the genetic differentiation between *Solium perenne* and *Festuca pratensis*. South Afric. J. Agr. Sci. **2**, 271–283.

— 1959b. Embryological studies on seed development in reciprocal crosses between *Solium perenne* and *Festuca pratensis*. South Afric. J. Agr. Sci. **2**, 429–449.

Rudorf W. und H. Ross. 1952. Grundlagen der Kartoffelzüchtung. Der Züchter **22**, 119–127.

Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-Arten. Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen **25**, 1–45.

— 1954b: Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. **10**, 491–512.

— 1956a. Cytogenetik des Endosperms. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **66**, 318–336.

— 1956b. Chromosome distribution and spontaneous chromosome breakage in *Trillium grandiflorum*. Heridity **10**, 367–407.

Rutishauser A. 1961. Apomixis and polyembryony in Angiosperms – Pseudogamous reproduction and evolution. Recent Advances in Botany 699–702.

— 1965. Genetik der Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W.Koch. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **75**, 157–182.

— und L. F. La Cour. 1956. Spontaneous chromosome breakage in hybrid endosperms. Chromosoma **8**, 317–340.

Sansome E. R., S. Satina und A. F. Blakeslee. 1942. Disintegration of ovules in tetraploid-diploid and in incompatible species crosses in *Datura*. Bull. Torr. Bot. Club **69**, 405–420.

Satina S., J. Rappaport und A. F. Blakeslee. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. Am. J. Bot. **37**, 576–586.

Stebbins G. L. 1958. The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. Advances in Genetics **9**, 147–215.

Stephens S. G. 1942. Colchicine produced polyploids in *Gossypium*. I. An autotetraploid asiatic cotton and certain of its hybrids with wild polyploid species. J. Genetics **44**, 272–295.

Thompson W. P. und D. Johnstohn. 1945. The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. J. Research **23**, 1–15.

U N. 1935. Genome analysis in *Brassica* with special reference of the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Jap. J. Bot. **7**, 389–452.

Valentine D. H. 1947. Studies in British *Primulas*. I. Hybridization between *Primrose* and *Oxlip (Primula vulgaris* Huds. and *P. elatior* Schreb.*)*. The New Phytologist **46**/2, 229–253.

— 1952. Studies in British *Primulas*. III. Hybridization between *Primula elatior* (L.) Hill and *P. veris* L. The New Phytologist **50**/3, 383–399.

— 1953. Evolutionary aspects of species differences in *Primula*. Symp. Soc. Exper. Biol. 7 Evol., 146–158.

— 1954. Seed incompatibility. VIIIe Congrès Int. Bot., Rapp. et Communic., Sect. **9**, 170–171.

— 1956. Studies in British *Primulas*. V. The inheritance of seed compatibility. The New Phytologist **55**, 305–318.

— und S. R. J. Woodell. 1960. Seed incompatibility in *Primula*. Nature **185**, 778–779.

— — 1963. Studies in British *Primulas*. X. Seed incompatibility in intraspecific and interspecific crosses at diploid and tetraploid levels. The New Phytologist **62**, 125–143.

Wangenheim K. H. von. 1954. Zur Ursache der Kreuzungsschwierigkeiten zwischen *Solanum tuberosum* L. und *S. acaule* Bitt. bzw. *S. stoloniferum* Schlechtd. et Bouché. Z. f. Pflanzenzüchtung **34,** 7–48.
— 1956. Ursachen von Sterilität und schlechter Kreuzbarkeit bei Kartoffeln. Z. f. Pflanzenzüchtung **36,** 445–456.
— 1957. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Kreuzbarkeit bei *Solanum*-Arten. Z. ind. Abst.- u. Vererb.lehre **88,** 21–37.
— 1961. Zur Ursache der Abortion von Samenanlagen in Diploid-Polyploid-Kreuzungen. I. Z. f. Pflanzenzüchtung **46,** 13–19.
— 1962. Zur Ursache der Abortion von Samenanlagen in Diploid-Polyploid-Kreuzungen. II. Unterschiedliche Differenzierung von Endospermen mit gleichem Genom. Z. Vererb.lehre **93,** 319–334.
— 1967. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Beteiligung nukleärer und extranukleärer Erbträger an der Phänogenese. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **80,** 228–236.
— S. J. Peloquin und R. W. Hougas. 1960. Embryological investigations on the formation of haploids in the potato *(Solanum tuberosum)*. Z. Vererb.lehre **91,** 391–399.
Watkins A. E. 1927. Genetical and cytological studies in wheat III. J. Genetics **18,** 375–396.
— 1932. Hybrid sterility and incompatibility. J. Genetics **25,** 125–162.
Woodell S. R. J. 1960a. Studies in British *Primulas*. VII. Development of normal seed and of hybrid seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. veris* L. The New Phytologist **59,** 302–313.
— 1960b. Studies in British *Primulas*. VIII. Development of seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. elatior* (L.) Hill, and between *P. veris* L. and *P. elatior* (L.) Hill. The New Phytologist **59,** 314–325.
— und D. H. Valentine. 1961. Studies in British *Primulas*. IX. Seed incompatibility in diploid-autotetraploid crosses. The New Phytologist **60,** 282–294.