

und im Frühling 1932 haben unter Leitung des Verfassers züchterische Vorarbeiten an acht Punkten begonnen, um aus diesen letzteren 3—4 für die Organisation züchterischer Arbeiten im großen auszuwählen.

Die eigenartigen Klima- und Bodenverhältnisse der Union, sowohl in deren asiatischem als auch europäischem Teile, haben einen besonderen Typus von Land- und auch Selektionssorten geschaffen, der sich oft scharf von den üblichen Sorten der westeuropäischen Länder mit ihrem milden Klima unterscheidet.

Daher dürfte für die Selektionäre des Westens die Entstehungsgeschichte der gegenwärtigen sowjetrussischen Sorten und eine Übersicht über die neuesten einschlägigen Arbeiten auf

diesem Gebiet hier in der Sowjetunion von einem Interesse sein.

Eine Reihe von Selektionsstationen der Union tritt jetzt an die Lösung züchterischer Fragen, ausgerüstet mit einem sehr großen Ausgangsmaterial für Weizen, welches durch die zahlreichen Expeditionen des Unioninstituts für Pflanzenzucht (Akademiker WAWILOW, Prof. SHUKOWSKY, Dr. MARKOWITSCH, Prof. PISSAREW u. a.) zusammengebracht worden ist. Diese Sammlung enthält augenblicklich allein für Weizen 30000 Proben.

Diese eigentliche züchterische Seite des Problems der Verbreitung des Weizens nach Norden hoffen wir jedoch in unserem nächsten Artikel im „Züchter“ näher zu beleuchten.

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg i. Mark.)

Die genetische Bedeutung des Plasmas bei Pflanzen, besonders bei reziprok verschiedenen Artbastarden.

(Sammelreferat.)

Von **Martin Schmidt**.

Die Chromosomentheorie der Vererbung ist heute ein gesichertes Fundament der Genetik. Wir wissen, daß in den Chromosomen, also im Zellkern, erbliche Anlagen, die wir Gene nennen, lokalisiert sind. Diese setzen bestimmte Entwicklungsabläufe in Gang, als deren Endergebnis im Zusammenwirken mit den Außenbedingungen der Phänotypus resultiert. Die Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Forschung, besonders der SPEMANNSchen Schule, haben gezeigt, daß neben den Kerngenen das Eiplasma bestimmenden Anteil an den Differenzierungsprozessen des befruchteten Eies hat. Es liegt die Frage nahe, wie weit der Anteil des Plasmas an den Formbildungsprozessen auf die Genwirkung zurückzuführen ist, oder — weitergehend — ob wir das Plasma neben dem Kern als gleichwertiges genetisches Konstitutionselement anerkennen dürfen.

Es gibt Gründe und auch einige Beweise für die Annahme, daß bei vielen Pflanzen das Plasma der sich entwickelnden Zygote nur oder fast nur von der Mutter herstammt. Bei reziproker Kreuzung werden dann die gleichen Haploidgenome beidemal in ein verschiedenes Plasma eingelagert. Sind die reziproken Bastarde metrokin, d. h. ihrem jeweils mütterlichen Elter ähnlich, so liegt die Zurückführung dieser Erscheinung auf plasmatische Verschiedenheit der beiden Eltern nahe. Selbstverständlich darf nur die reziproke Verschiedenheit der Bastarde aus-

homozygotischen Eltern Berücksichtigung finden. Bei der Verschiedenheit der F_1 in Kreuzungen streng heterogamer Oenotheren z. B. ist diese Bedingung nicht erfüllt.

Die Frage, ob dem Cytoplasma selbständige genetische Funktionen zukommen, ist eine der umstrittensten der Vererbungswissenschaft. Zwei Anschauungen stehen sich gegenüber. Nach der einen kann das Plasma nur das Substrat sein, in dem die Gene wirken. Es kann die Genwirkung lediglich in bestimmte Richtung lenken. Oder es kann auch das mütterliche Genom dem Eiplasma Eigenschaften aufprägen, die noch nach Wegfall der ursprünglichen Genomwirkung weiter bestehen und weiter vererbt werden. Das Plasma ist dann, wie HÄMMERLING (1929) betont hat, mit einer durch die Wirkung der Kerngene hervorgerufenen Dauermodifikation zu vergleichen. Im Gegensatz zu dieser Theorie einer Vorherrschaft des Kerns steht eine andere Auffassung, nach der dem Plasma eine selbständige Rolle eingeräumt wird. Das im Plasma lokalisierte genetische Element hat F. v. WETTSTEIN „Plasmon“ genannt. Beide Anschauungen über den Anteil des Plasmas stehen sich heute noch recht scharf gegenüber. Aber WETTSTEIN (1930) hat bereits darauf hingewiesen, daß an sich durchaus beide Auffassungen denkbar sind und daß von Fall zu Fall nur eine weitgehende Analyse der Tochtergenerationen endgültigen Aufschluß geben kann. Eine Kernnachwirkung

wird sich in stetigem Abklingen der Plasmawirkung bemerkbar machen, während bei unverändertem Weiterbestehen des mütterlichen Einflusses die Annahme einer Plasmonwirkung notwendig wird.

Die erste exakte Bearbeitung von reziproker Verschiedenheit bei Artbastarden verdanken wir JONES. Er untersuchte die Kreuzungen *Digitalis purpurea* × *Digitalis grandiflora* und reziprok. Die Bastarde wiesen in einigen Merkmalen deutliche Metroklinie auf. JONES hat schon damals (1912) die reziproke Verschiedenheit auf den Einfluß des mütterlichen Plasmas zurückgeführt.

Reziprok verschiedene Bastarde sind dann

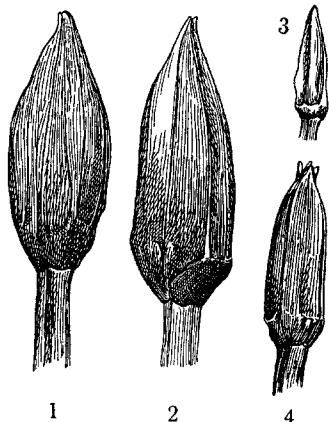


Abb. 1. Blütenknospen von *Epilobium hirsutum* (1), *E. roseum* (4), *E. roseum* × *hirsutum* (2), *E. hirsutum* × *roseum* (3). Nach SCHWEMMLE aus LEHMANN und SCHWEMMLE 1927.

besonders an Artkreuzungen in der zu den Oenotheraceen gehörenden Gattung *Epilobium* von LEHMANN und seiner Schule, sowie von RENNER und seinen Mitarbeitern und Schülern, darunter vor allem MICHAELIS, eingehend studiert worden. In Kreuzungen von Epilobienarten mit *Epilobium parviflorum* und *Epilobium hirsutum* tritt reziproke Verschiedenheit der F_1 -Bastarde auf; werden diese Formen als Mutter benutzt, so zeigt deren Nachkommenschaft auffällige Hemmungsbildungen in den Größenverhältnissen, im Wuchs, in der Fertilität (Abb. 1). So weist die F_1 der Kreuzung *E. parviflorum* ♀ × *E. roseum* ♂ starke Hemmungen in der Ausbildung der Blüten- und Staubblätter und vollkommene Sterilität auf; die reziproke Verbindung dagegen hat normal ausgebildete Blütenblätter und ist leidlich fertil. Alle diese Hemmungsbildungen bei Epilobiumbastarden treten immer gemeinsam auf, freilich je nach der einzelnen Kreuzung in verschiedenen starkem Maße. Reziproke Verschiedenheiten qualitativer

Natur in einzelnen Merkmalen wurden nicht gefunden.

RENNER und KUPPER erklären die reziproken Unterschiede der Epilobienbastarde durch plasmatische Differenzen der Eltern. Die Hemmungsbildungen beim Bastard *E. parviflorum* ♀ × *E. roseum* ♂ beruhen darauf, daß die Wirkung der *roseum*-Gene im fremden *parviflorum*-Plasma gehemmt wird; beim Bastard *E. roseum* ♀ × *E. parviflorum* ♂ können sie im arteigenen Plasma stärker wirken. Das zeigt sich besonders schön an einem faktoriell bedingten Merkmal, dem nickenden Sproßgipfel von *E. roseum* oder *E. montanum*. Dienen diese Arten in der Kreuzung mit *E. parviflorum* als Mutter, so hat der Bastard eine nickende Spitze. Bei der reziproken Verbindung dagegen ist die Genwirkung plasmatisch gehemmt, so daß der Sproßgipfel nur ganz schwach geneigt ist (Abb. 2a).

SCHWEMMLE hat experimentell untersucht, ob die Hemmungsbildungen, die bei dem Bastard aus *E. parviflorum* × *E. roseum* auftreten, plasmatisch oder genomatisch bedingt sind. Den Ausgangspunkt dieser Untersuchungen bildete die Beobachtung, daß verschiedene *roseum*-Sippen (r_1 , r_2 usw.) bei Kreuzung mit *E. parviflorum* Unterschiede im Hemmungsgrad aufweisen. Es wurden reziproke Bastarde solcher mit *E. parviflorum* verschieden stark hemmender *roseum*-Sippen hergestellt. In der Verbindung ($r_1 \times r_2$) stammt der plasmatische Anteil vom stark hemmenden r_1 , in dem Bastard ($r_2 \times r_1$) vom schwach hemmenden r_2 . An diesen Sippenbastarden ist von der Verschiedenheit in bezug auf den Hemmungsgrad der beiden Eltern noch nichts zu bemerken. Wird jetzt aber *E. parviflorum* (ϕ) als Pollenelter eingekreuzt, so muß bei Annahme einer Plasmawirkung der F_1 -Bastard ($r_1 \times r_2$) × ϕ mit „starkem“ r_1 -Plasma stark gehemmt sein, die F_1 der reziproken Verbindung dagegen nur schwach. SCHWEMMLE fand jedoch in beiden Kreuzungsrichtungen 50 % ganz sterile und 50 % ganz fertile Pflanzen und erklärt dieses Zahlenverhältnis aus der Wirkung eines einzigen mendelnden Sterilitätsfaktors. Zur Klärung der Annahme LEHMANNS und SCHWEMMLES, daß auch die reziproke Verschiedenheit in den Kreuzungen mit *E. hirsutum* unifaktoriell zu erklären seien, hat SCHNITZLER (LEHMANN 1931) von verschiedenen stark hemmenden *hirsutum*-Sippen reziproke Verbindungen hergestellt und in diese *E. adenocaulon* als Pollenelter eingekreuzt. Analog dem Befunde von SCHWEMMLE ergaben sich bei Verwendung der beiden reziproken *hirsutum*-Bastarde als

Mütter jeweils ungefähr gleich große Gruppen stark und schwach gehemmter F_1 -Pflanzen (Abb. 3). Die Hemmung äußerte sich außer in Sterilität auch in quantitativen Merkmalen wie Gesamtgröße und Organgrößen. Nach dem Kreuzungsergebnis wurde auch hier ein einziger Faktor für alle Sterilitäts- und Hemmungserscheinungen verantwortlich gemacht.

Aus der Tatsache, daß in der Kreuzung der reziproken *roseum*-Bastarde mit *E. parviflorum* der Prozentsatz an gehemmten Pflanzen immer dann etwas größer ist als der an ungehemmten

reziprok verschiedenen. Neben anderen unterschiedlichen Merkmalen zeigt sich bei Benutzung von *E. luteum* als Mutter *Pollenfertilität*, während der reziproke Bastard völlig *pollensteril* ist. Dieser Bastard (*hirsutum* ♀ × *luteum* ♂) wurde nun mit dem Vater, *E. luteum*, rückgekreuzt. Starke Degenerationserscheinungen in der ersten und zweiten Generation und Zugrundegehen schon der Keimpflanzen der dritten Generation bei dreijährigem Einkreuzen des Vatergenoms zeigten, daß das *luteum*-Genom im Plasma von *hirsutum* nicht lebensfähig ist. Von



Abb. 2. Links: *Epilobium parviflorum*, rechts: *Epilobium montanum*. Sproßipfel. Nach LEHMANN und SCHWEMMLE 1927.

Pflanzen, wenn ein „starkes“ *roseum* als Mutter dient, zieht SCHWEMMLE den Schluß, daß der Hemmungsfaktor auf das Plasma einwirkt und, da das Plasma auf mütterlicher Seite in ungleich größerer Menge vorhanden ist, seine Wirkung dort stärker in Erscheinung tritt. Ganz entsprechende Verhältnisse fand SCHNITZLER bei *E. hirsutum*.

Aus den experimentellen Ergebnissen erklären LEHMANN und SCHWEMMLE den Einfluß des Plasmas auf die reziproken Verschiedenheiten der Epilobienbastarde in folgender Weise: Für die Hemmungerscheinungen sind mendelnde Faktoren verantwortlich. Diese haben im gleichen Plasma einen verschieden stark hemmenden Einfluß, der gleichsinnig mit den plasmatischen Unterschieden wirkt.

MICHAELIS hat die sich systematisch fernerstehenden Arten *Epilobium luteum* und *Epilobium hirsutum* gekreuzt. Die Bastarde sind

dem fertilen reziproken Bastard (*luteum* ♀ × *hirsutum* ♂) wurde durch wiederholtes Einkreuzen des väterlichen Genoms — neun Jahre hindurch — ein fast homozygotisches *hirsutum*-Genom in *luteum*-Plasma erhalten. Die Nachkommenchaft dieser Rückkreuzung unterscheidet sich von dem gut fertilen *E. hirsutum* besonders durch das Vorhandensein dreier Fertilitätsgruppen. Der größte Teil der F_1 -Pflanzen ist steril. Eine andere Gruppe besitzt nur 10 bis 40 % fertilen Pollen. Die übrigen Pflanzen sind fertil; es konnte jedoch ein Unterschied zum *hirsutum*-Pollen in einer geringeren phänotypischen Beeinflußbarkeit durch Witterungsverhältnisse nachgewiesen werden. Die Werte für die Pollenfertilität und die Blumenblattgrößen der Rückkreuzungspflanzen zeigen deutlich mütterlichen Einfluß. Ein Vergleich der ersten mit den letzten drei Rückkreuzungsgenerationen zeigt aber, daß in diesen der Fertilitätsgrad etwas

nach der Seite des Bastards mit dem väterlichen Plasma, also der Verbindung *E. hirsutum* ♀ × *E. luteum* ♂, verschoben ist. MICHAELIS erschließt aus diesem Versuchsergebnis eine zunehmende Beeinflussung des Plasmas durch den artfremden Kern, ohne hiermit dem Plasma den Rang eines selbständigen wirkenden genetischen Elements abzusprechen. Für eine Beeinflussung der Kergene durch das Plasma spricht das Ergebnis der Kreuzung von *E. luteum* ♀ mit dem

(Abb. 4). Die genetische Analyse der aus den Sporen aufgezogenen F_1 wurde besonders an drei Merkmalspaaren sehr sorgfältig durchgeführt (vgl. Abb. 5). Die Paraphysen der Antherridienstände von Hy bestehen aus geradlinig angeordneten ± kugeligen Zellen mit kugeliger Endzelle; bei Me sind die Paraphysenzellen ellipsoidisch, seitlich angesetzt und oft spiralförmig angeordnet. Hy hat eine kurz aufgesetzte Blattspitze; bei Me ist sie lang ausgezogen. Bei



Abb. 2 a. Reziproke Verschiedenheit von *Epilobium*-Artbastarden. Sproßgipfel. Links: *E. parviflorum* × *montanum*. Rechts: *E. montanum* × *parviflorum*. Nach LEHMANN aus LEHMANN und SCHWEMMLE 1927.

Rückkreuzungsbastard (*luteum* ♀ × *hirsutum* ♂) als Pollenelter. Hier, wo das Bastardgenom im *luteum*-Plasma liegt, zeigt sich eine Zunahme des Fertilitätsgrades, also deutlich ein plasmatischer Einfluß in dem Sinne, daß im *luteum*-Plasma das Bastardgenom eine geringere Hemmung erfährt.

Bei seinen umfangreichen Kreuzungsversuchen innerhalb der Laubmoosfamilie der *Funariaceen* hat F. v. WETTSTEIN reziproke Verschiedenheit von Art- und Gattungsbastarden festgestellt, die durch einen weitgehenden plasmatischen Einfluß gedeutet wurden. So zeigen die reziproken Bastarde aus *Funaria hygrometrica* (Hy) und *Funaria mediterranea* (Me) schon an den Bastardsporogonen und den aus diesen durch Regeneration erzeugten MeHy- und HyMe-Gametophyten deutliche Verschiedenheiten



Hy endet die Blattrippe in der Blattspitze, bei Me weit vor dieser.

Der Bastard Me ♀ × Hy ♂ weist für manche Merkmale normales Mendelverhalten auf. So zeigt die Analyse der F_1 -Haplonten, daß in bezug auf die Paraphysengestalt die elterlichen Typen fast normal herausmendeln. Es kommt hier also fast nur die Genwirkung zum Ausdruck. Die Haplontenanalyse bietet ja bei Moosen besondere Vorteile, weil an den Gametophyten als „personifizierten Gameten“ die Spaltungsverhältnisse morphologisch erfaßt werden können. Die Ausbildung der Blattspitzengestalt ist in beiden reziproken Verbindungen deutlich nach der mütterlichen Seite hin verschoben. Die F_1 wurde nun nach dem Verhältnis der Blattlänge zur Blattspitzenlänge klassifiziert. Es wurde dann eine „patrokline“ Variante der Kreuzung

MeHy mit dem Vater Hy rückgekreuzt. Die Nachkommenschaft war rein väterlich Hy. Aus diesem Ergebnis geht hervor, daß die „patroklinen“ Varianten die Hy-Anlagen im Me-Plasma enthalten und daß für das Gesamtbild der F_1 auch die Genwirkung neben dem plasmatischen Einfluß eine Rolle spielt. Halten sich in diesem Falle beide Kräfte die Waage, so zeigt die Ausbildung der *Blattrippe* in beiden reziproken Kreuzungen vollkommene Metroklinie. WETTSTEIN bezeichnet dieses „Dominieren“ des Plasmoneinflusses über die Genwirkung als „Antezedenz“ des Plasmons. Im Falle der Paraphysengestalt liegt „Rezedenz“ des Plasmons vor. Das Kräfteverhältnis im Zusammenwirken von Genom und Plasmon bestimmt die genetische Konstitution.

In der Gattungskreuzung *Physcomitrium piriforme* (Pi) ♀ × *Funaria hygrometrica* (Hy) ♂ besteht die Nachkommenschaft nur aus ± mütterlichen Typen. Die plasmatischen Unterschiede der Eltern sind so groß, daß das Vatertypus im mütterlichen Plasma nicht wirkungsfähig ist, was auch in einem hohen Grad von Sporensterilität zum Ausdruck kommt. Durch jahrelanges Einkreuzen neuer Vatertypen sowie stets neue Bastardierung mit polyploiden Funariarassen konnte das erste Ergebnis nicht geändert werden. Gerade das Verhalten bei gesteigerter Genomquantität zeigt die selbstständige Wirkung des Plasmons. Die reziproke Kreuzung gelang schwer. Aber unter den wenigen F_1 -Pflanzen waren wieder keine väterähnlichen Typen.

Auch die Gattungskreuzung aus den systematisch noch entfernteren Arten *Physcomitrella patens* ♀ × *Funaria hygrometrica* ♂ bringt nur mütterliche Formen hervor. Mit der Entfernung im System sind die plasmatischen Unterschiede außerordentlich groß geworden. Die Aufzucht einer Sporentetraden aus einem Bastardsporogon ergab, daß zwei Sporen zu reinen Mutterpflanzen wurden; die beiden anderen, die die väterlichen Gene im fremden Plasma enthielten, starben ab. Die reziproke Kreuzung lieferte nur wenige Pflanzen, aber auch nur mutterähnliche.

Zu einer analogen Deutung wie bei den Moosen kommt SKALINKA (1929) bei Untersuchungen über Speziesbastarde in der Gattung *Aquilegia*. Auch hier wird mit der systemati-

schen Entfernung der plasmatische Unterschied stärker. Das führt zu Metroklinie und Ausfall der väterlichen Typen.

HONING (1930, 1932) fand bei Kreuzungen von Tabakspezies und Rassen Einfluß des Plasmas auf den Erbgang eines physiologischen Merkmals, des Lichtbedürfnisses der Samen bei der Keimung. Es gibt von verschiedenen Arten Rassen mit lichtbedürftigen und solche mit licht-indifferennten Samen. Bei reziproker Kreuzung

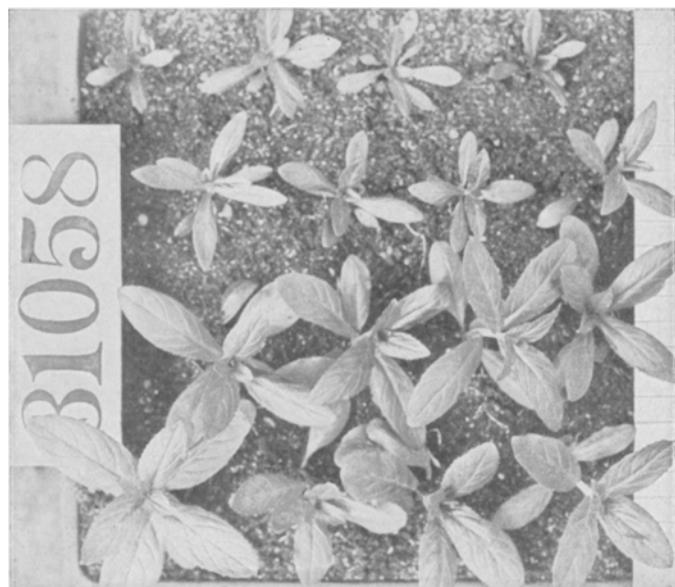


Abb. 3. Schwach und stark gehemmte junge F_1 -Pflanzen der Kreuzung *Epilobium hirsutum* schwach × *hirsutum* stark × *E. adenocaulon*. Nach LEHMANN 1931.

die selbstständige Wirkung des Plasmons. Die reziproke Kreuzung gelang schwer. Aber unter den wenigen F_1 -Pflanzen waren wieder keine väterähnlichen Typen.

Auch die Gattungskreuzung aus den systematisch noch entfernteren Arten *Physcomitrella patens* ♀ × *Funaria hygrometrica* ♂ bringt nur mütterliche Formen hervor. Mit der Entfernung im System sind die plasmatischen Unterschiede außerordentlich groß geworden. Die Aufzucht einer Sporentetraden aus einem Bastardsporogon ergab, daß zwei Sporen zu reinen Mutterpflanzen wurden; die beiden anderen, die die väterlichen Gene im fremden Plasma enthielten, starben ab. Die reziproke Kreuzung lieferte nur wenige Pflanzen, aber auch nur mutterähnliche.

Zu einer analogen Deutung wie bei den Moosen kommt SKALINKA (1929) bei Untersuchungen über Speziesbastarde in der Gattung *Aquilegia*. Auch hier wird mit der systematischen Entfernung der plasmatischen Unterschied stärker. Das führt zu Metroklinie und Ausfall der väterlichen Typen.

HONING (1930, 1932) fand bei Kreuzungen von Tabakspezies und Rassen Einfluß des Plasmas auf den Erbgang eines physiologischen Merkmals, des Lichtbedürfnisses der Samen bei der Keimung. Es gibt von verschiedenen Arten Rassen mit lichtbedürftigen und solche mit licht-indifferennten Samen. Bei reziproker Kreuzung

einer lichtbedürftigen mit einer lichtindifferennten Sippe zeigt sich deutlich metroklines Verhalten bei der Keimung der Bastardsamen. So keimen im Dunkeln die F_1 -Samen der Verbindung *Nicotiana macrophylla gigantea* (indifferent) ♀ × *Nicotiana tabacum Kloempang* (lichtbedürftig) ♂ zu 45,7%, bei Verwendung der lichtbedürftigen Sippe als Mutter zu 4,6%. Eine Einwirkung des mütterlichen Endosperms, das ja das Muttergenom in doppelter Valenz enthält, kommt für die Erklärung der Metroklinie nicht in Frage; denn auch in F_2 ist der reziproke Unterschied erhalten geblieben. Allerdings ist er schwächer geworden. HONING erklärt den mütterlichen Einfluß in der Vererbung des Lichtbedürfnisses der Samen an seinen Tabakbastarden durch plasmatische Wirkung. Aus dem Abklingen der Plasmawirkung in der F_2 schließt er auf eine Beeinflussung des Plasmas durch die Kerngene.

Ein schönes Beispiel für eine dauernde Plasmawirkung haben CHITTENDEN und PELLEW bei

Sippenkreuzungen von *Linum usitatissimum* aufgezeigt. Es wurden reziproke Verbindungen zweier Sippen hergestellt, die sich in je einem einfach mendelnden Wuchsfaktor, „Tall“ und „Procumbent“ unterscheiden. Wird die Procumbent-Sippe als Mutter benutzt, so entstehen statt normaler zwittriger Blüten männliche Blüten mit sterilen Antheren. Die reziproke Verbindung dagegen hat Zwitterblüten. Die

als Mutter benutzt, so hat der Bastard noch kleinere Blüten als der väterliche Elter *Oe. purpurata*. Dient *Oe. purpurata* als Mutter, so sind die Blüten des Bastards etwas größer als die des mütterlichen Elters. Die scheinbare Patroklinie der Bastarde ist dadurch zu erklären, daß an sich das Merkmal der kleinen *purpurata*-Blüte gegenüber der großblütigen *Hookeri*-Form stark überwiegt und daß außerdem das Plasma von

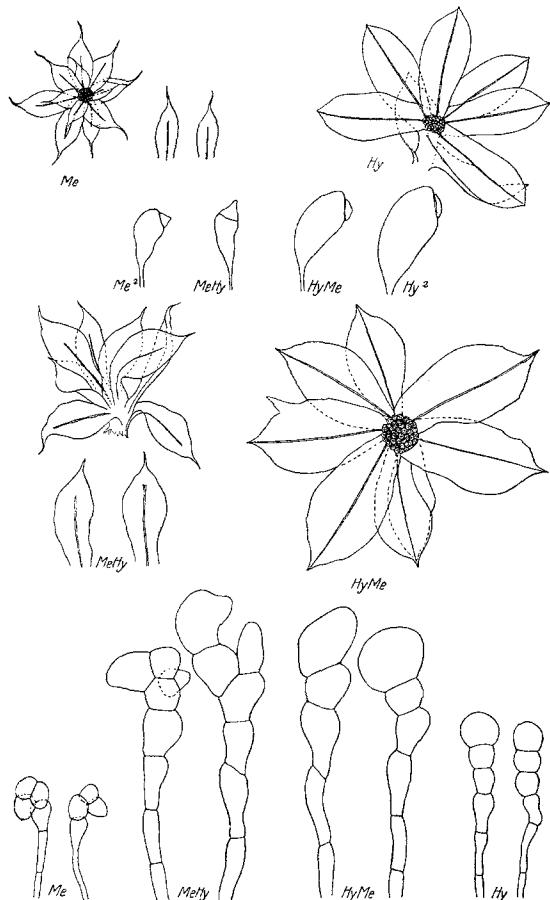


Abb. 4. *Funaria mediterranea* (Me) × *Funaria hygrometrica* (Hy) und reziprok. Reziproke Verschiedenheit der Bastardsporophyten und der daraus durch MARCHAL'sche Regeneration erzeugten Gametophyten und deren Organen (Blätter, Paraphysen). Nach F. v. WETTSTEIN 1927.

hier sehr klar erscheinende Plasmawirkung ist durch mehrere Generationen hindurch gleich geblieben. Sie verschwindet, wenn auf dem Wege der Rückkreuzung das „Tall“-Gen wieder in das sippeneigene Plasma eingelagert wird.

Reziproke Verschiedenheit der Bastarde zweier homozygotischer Oenotheren, *Oe. Hookeri* und *Oe. purpurata*, hat RUDLOFF (1929) beschrieben (Abb. 6). Beide Arten unterscheiden sich in der Blütengröße. *Oe. Hookeri* hat größere Blumenblätter, *Oe. purpurata* kleinere. Wird *Oe. Hookeri*

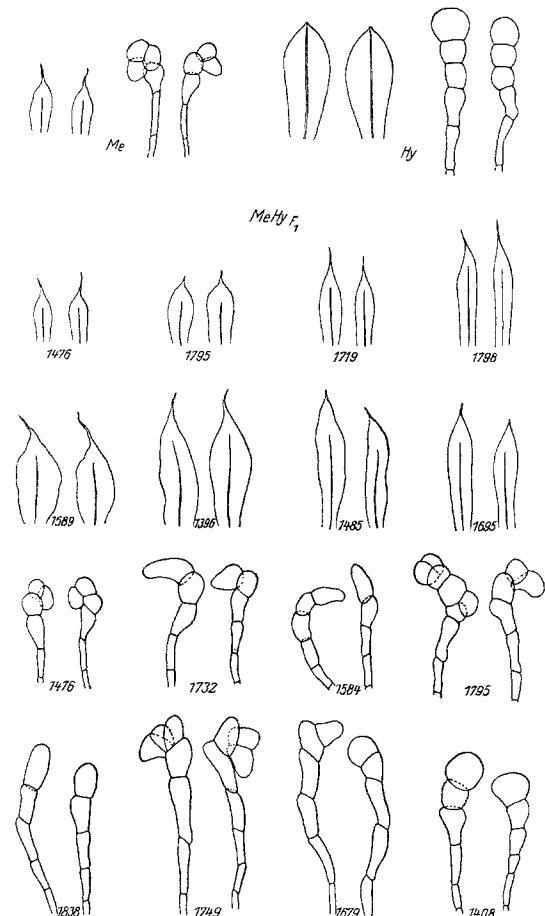


Abb. 5. *Funaria mediterranea* (Me) ♀ × *Funaria hygrometrica* (Hy) ♂. Ausbildung der Blättchen und Paraphysen bei den *F*₁-Gametophyten. Nach F. v. WETTSTEIN 1927.

Hookeri bei Verwendung dieser Form als Mutter stark hemmende Wirkung ausübt, die in der reziproken Kreuzung wegfällt.

„Plasmatische Vererbung“ im Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung hat CORRENS bei *Cirsium oleraceum* gefunden, wo neben zwittrigen auch rein weibliche Pflanzen vorkommen. Nach mehrmaligem Einkreuzen der Männchen-Gene durch Bestäuben der weiblichen Pflanzen mit dem Pollen von zwittrigen Pflanzen derselben oder einer anderen Art entstanden immer wieder nur weibliche Pflanzen. Es kann

angenommen werden, daß die männchenbestimmenden Anlagen im Plasma der weiblichen Pflanzen nicht lebensfähig sind.

Mit neuartiger Technik studierte HARDER die Wirkung des Plasmas bei den Basidiomyceten *Schizophyllum commune* und *Pholiota mutabilis*. Bei der Konjugation eines + und eines — Mycels bei den Basidiomyceten erfolgt außer dem Übertritt des einen Kerns auch eine Vermischung der Plasmen beider Haplomycelien. Bekanntlich bleibt das Diplomycel zunächst zweikernig. Es liegen also beide Kerne gesondert in einem Gemisch beider Plasmen. Bei der „Schnallenbildung“ der Diplomycelien werden nun einkernige Zellen gebildet. Diese wurden mit Hilfe des Mikromanipulators wegoperiert und auf dem Wege der Regeneration zu Einkernmycelien aufgezogen. In diesen Mycelien war ein haploides Genom der einen Rasse in ein Gemisch der Plasmen der beiden Rassen, die zur Konjugation ihrer Mycelien gebracht wurden, eingelagert. Durch Rückkreuzung mit der intakten Form konnte festgestellt werden, daß außer dem Kern für die Ausbildung mancher Merkmale auch das Plasma wirksam ist. Neben Zusammenwirken beider Elemente und begrenzter Dauer der plasmatischen Wirkung zeigte sich auch dauernde und vorherrschende Plasmawirkung. Allein vom Kern abhängig ist die Entscheidung, welche sexuelle Potenz das Mycel hat. Nachwirkung des Plasmas von dem „kernlosen“ Elter findet bei *Schizophyllum* in der merkwürdigen Erscheinung Ausdruck, daß an den operierten Mycelien „Pseudoschnallen“ gebildet werden, die natürlich gar nicht in Funktion treten können. Bei weiterem Wachstum des Mycels verschwinden sie; es erfolgt also ein Abklingen des plasmatischen Einflusses. Dauerhafte Plasmawirkung zeigt sich in der Erscheinung, daß von den neu hergestellten Haplomycelien manche in ihrer Merkmalsausprägung eine intermediäre Stellung zwischen den Eltern einnehmen, manche der Rasse ähneln, deren Kern sie enthalten, und andere wieder aber der Rasse ähnlich sind, von der sie nur Plasma mitbekommen haben. HARDER erklärt den Grad der Ähnlichkeit mit dem einen oder dem anderen Elter aus der Verschiedenheit des Mengenverhältnisses der beiden gemischten Plasmen. Die eleganten HARDERSchen Versuche sind ein richtungsweisendes Beispiel für den Erfolg der Ver-

knüpfung genetischer und entwicklungsphysiologischer Methodik.

Eine wichtige Rolle spielt die genetische Bedeutung des Cytoplasmas in dem großen Komplex der Erscheinungen nichtmendelnder Buntblättrigkeit. Endgültige Klarheit darüber herrscht noch nicht. Erwähnt sei, daß für manche dieser Fälle auch direkte Übertragung



Abb. 6. *Oenothera purpurata* × *Oe. Hookeri* (links) und *Oenothera Hookeri* × *Oe. purpurata* (rechts). Reziproke Verschiedenheit der *F₁*. Nach RUDLOFF 1929.

von Plasma und Plastiden durch den Pollenschlauch festgestellt worden ist, so von RENNER bei *Oenothera*. Es soll von einer Behandlung aller dieser Fragen abgesehen werden.

Es sollten vor allem, besonders an den am besten analysierten Objekten, die wichtigsten experimentellen Ergebnisse über Genom- und Plasmonwirkung bei reziprok verschiedenen Bastarden besprochen und die verschiedenen Auffassungen der Autoren abgeleitet werden. Auf das theoretisch Wichtige sei noch einmal im Zusammenhang hingewiesen.

Die von der reziproken Verschiedenheit der Bastarde ausgehende Feststellung einer Beteili-

gung des Plasmas am Erbgang hat eine verschiedene Beurteilung erfahren. RENNER und KUPPER sowie WETTSTEIN führen die reziproken Unterschiede der *Epilobium*-Bastarde auf plasmatische Verschiedenheit der Eltern zurück. LEHMANN und seine Schule halten an einem Monopol des Kerns insofern fest, als sie einsteils die reziprok verschiedenen auftretenden Hemmungserscheinungen rein genomatisch erklären, andererseits bei zweifellos plasmatischem Einfluß diesen auf verschieden starke oder schwache Potenzen des Kerns gegenüber dem artfremden plasmatischen Milieu zurückführen. MICHAELIS räumt der Plasmawirkung eine größere Selbständigkeit ein, indem er dem Plasma kontrollierenden — hemmenden oder fördernden — Einfluß auf die Wirkung der Gene zuschreibt. Andererseits konnte er aber auch eine von den Kerngenen induzierte Bewirkung des Plasmas feststellen, die sich in leichtem Abklingen des plasmatischen Einflusses bei fort dauernder Genomwirkung äußerte. *Zusammenwirken von Genom und Plasmon* bildet die Grundtendenz der Auffassung WETTSTEINS. Beide genetischen Konstitutionselemente wirken an der Ausbildung der pflanzlichen Organisation mit. Die reziproken Kreuzungen zwischen *Funaria hygrometrica* und *Funaria mediterranea* bilden dafür ein besonders gutes Beispiel. Die Art- und Gattungskreuzungen zeigen, wie an der Speziesabgrenzung bei den Funariaceen neben genomatischen Unterschieden plasmatische Differenzen in hohem Maße beteiligt sind.

Der Artunterschied zwischen *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum molle* dagegen beruht nach BAURS Untersuchungen lediglich auf faktorieller Verschiedenheit. Genetisch gleich konstituiertes Plasma haben nach NAWASCHIN auch *Crepis tectorum* und *Crepis alpina*. Da bei *Crepis* die Chromosomen morphologische Unterschiede aufweisen, ist es möglich gewesen, in der F_2 der Kreuzung *Crepis tectorum* ♀ × *Crepis alpina* ♂ die genomatische Konstitution einwandfrei nachzuweisen. So enthielt eine Pflanze die typische *alpina*-Chromosomengarnitur im Plasma von *tectorum*. Da sie aber phänotypisch und in der Nachkommenschaft reinen *alpina*-Charakter hat, so muß, folgert NAWASCHIN, das Plasma beider Arten genetisch gleichkonstituiert sein.

Die Herstellbarkeit von Artbastarden wird als sicheres Kriterium auch für die plasmatische Ähnlichkeit der beiden verwendeten Arten und die Verträglichkeit von Genom und artfremdem Plasmon betrachtet werden können. Erscheinen bei reziproker Kreuzung in der F_1 zwei identische Typen, so kann man mit einigem Vorbehalt

auf Gleichheit oder Ähnlichkeit der elterlichen Plasmone schließen. Für die Pflanzenzüchtung ist das wichtig. Art- und Gattungsbastarde aus verschiedenen Pflanzengruppen haben ja in letzter Zeit besondere Bedeutung erlangt. Ist schon oft die Kombination zweier entfernt verwandter Formen erwünscht, so wird die plasmatische Ähnlichkeit oder Gleichheit der Eltern, die in der Gleichförmigkeit der Nachkommenschaft zum Ausdruck kommt, einen weiteren züchterischen Vorteil bieten.

Das unterschiedliche plasmatische Verhalten der verschiedenen Formenkreise bei Artbastardierungen wirft auch ein Licht auf die Bedeutung, die die Analyse von Genom- und Plasmonwirkung für die Mutationsforschung und für das Evolutionsproblem hat.

Literatur.

Es werden nur neuere und zusammenfassende Arbeiten angegeben, aus denen alle weitere Literatur zu ersehen ist.

CORRENS, C.: Über nichtmendelnde Vererbung. Verh. d. V. Int. Kongr. f. Vererbungswiss. Z. Abstammungslehre 1 (1928).

HÄMMERLING, J.: Dauermodifikationen. Handb. Vererbungswiss. 1. Berlin 1929.

HONING, J. A.: Nucleus and plasma in the heredity of the need of light for germination in Nicotiana seeds. Genetica 12 (1930).

HONING, J. A.: Plasmatische Einflüsse auf Spaltungsverhältnisse. Dtsch. Ges. Vererbungswiss., Ber. 9. Jahresvers. Leipzig 1932.

LEHMANN, E.: Der Anteil von Kern und Plasma an den reziproken Verschiedenheiten von Epilobium-Bastarden. Z. Züchtg A 17 (1931).

MICHAELIS, P.: Über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma bei den reziprok verschiedenen Epilobium-Bastarden. Dtsch. Ges. Vererbungswiss. Ber. 9. Jahresvers. Leipzig 1932.

MICHAELIS, P.: Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität reziprok verschiedener Epilobium-Bastarde. (Vorl. Mitt.) Ber. dtsch. bot. Ges. 49 (1931).

RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Handb. Vererbungswiss. 2. Berlin 1929.

RUDLOFF, C. F.: Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* Klebahn und *Oenothera rubricaulis* Klebahn. Genetische und zytologische Untersuchungen. Z. Abstammungslehre 52 (1929).

SKALINSKA, M.: Das Problem des Nichterscheinen des väterlichen Typus in der Spaltung der partiell sterilen Aquilegia-Spezies-Bastarde. Acta Soc. Bot. Polon. 6, 2 (1929).

WETTSTEIN, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Bibliotheca Genetica 10 (1928).

WETTSTEIN, F. v.: Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. dtsch. bot. Ges. 46 (1928).

WETTSTEIN, F. v.: Über plasmatische Vererbung sowie Plasma- und Genwirkung I. II. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1927. 1930.