

# DER ZÜCHTER

7. JAHRGANG

JUNI 1935

HEFT 6

## Über hybridogene Pseudoparthenogenesis.

Von **Erich Tschermak-Seysenegg**, Wien.

### I. Vorbemerkungen.

Eigene wie fremde Versuche von erfolgreicher Kreuzung genau analysierter Formen haben zur Erkenntnis geführt, daß über das MENDELSCHE Verhalten von selbständiger Vererbung der Einzelanlagen hinaus — mit Trennbarkeit und Neukombinierbarkeit der Erbinheiten, kurz freier oder korrelativ beschränkter Spaltung, und mit charakteristischer Ungleichwertigkeit in der Merkmalausprägung —, speziell bei Verbindung relativ fremdartiger Formen, eine sog. intermediär-konstante Vererbungsweise ohne Spaltung Platz greift. Diese wiederum ließ sich im Sinne meiner Theorie der Chromosomenaddition (1) darauf zurückführen, daß nicht bloß in den somatischen Zellen der Bastarde, sondern auch bei der Bildung von Fortpflanzungszellen die Kernmassen bzw. Chromosomen beider Elternarten dauernd gesondert nebeneinander bestehen bleiben, ohne daß schließlich Verschmelzung bzw. Kernschleifenkonjugation sowie Genenaustausch und damit Umgruppierung der Erbanlagen, weiterhin Spaltung eintrate. Ferner hat sich die theoretische Möglichkeit und der tatsächliche Befund ergeben, daß die Chromosomenaddition in gewissen Fällen — vermutlich bei höherem Fremdheitsgrad beider Bastardeltern — insofern eine unvollständige sein kann, als einzelne Kernschleifen des mütterlichen oder des väterlichen Satzes — etwa infolge Einwirkung des durch die Bastardierung disharmonisierten Cytoplasmas — geschädigt werden und schwinden (Theorie der hybridogenen Genasthenie A. TSCHERMAKS) (2), so daß die Fortpflanzungszellen des Bastardes einen bezüglichen Defekt aufweisen. Die Chromosomenzahl derselben — eventuell auch bereits die Chromosomenzahl der somatischen Zellen von  $F_1$  oder weiterhin jene von  $F_2$  — bleibt dann hinter der Additionszahl der Erwartung ( $m + n$  als dihaploide,  $2m + 2n$  als didiploide Zahl) mehr oder weniger zurück. (Allerdings kann eine Verminderung der Summe in anderen Fällen, nämlich bei nur partiellem Fremdheitsgrad, hingegen die Bedeutung haben, daß gewisse Kernschleifen sich bei der Gametenbildung reinlich additiv verhalten, andere hin-

gegen sich paaren, also *alternativ* verhalten, so daß bezüglich letzterer Reduktionsteilung eintritt und die Garniturenformeln  $(m' + p)$  und  $(n' + p)$  bzw.  $m' + n' + \frac{p+p}{2} = m' + n' + p$  lauten.) Daß andererseits in Fällen von reiner Chromosomenaddition die dihaploiden, nicht wahrhaft diploiden  $F_1$ -Bastarde häufig steril bleiben, ist nicht zu verwundern, da offenbar echte Diploidie bzw. ein Genenaustausch bei der Gametenbildung eine Vorbedingung für normale Fruchtbarkeit darstellt, andererseits die Bildung von Fortpflanzungszellen ohne Reduktion, also mit dem gleichen dihaploiden Kernschleifensatz, wie er den somatischen Zellen der  $F_1$ -Bastarde zukommt, auf gewisse Schwierigkeiten stößt (vgl. meine früheren Ausführungen an anderem Orte).

Schon theoretisch ist nun mit dem Grenzfall zu rechnen, daß im Anschluße an Bastardierung einer Eizelle durch eine hochgradig fremdartige Pollenzelle der ganze Kern bzw. die gesamte Chromosomengarnitur der einen oder der anderen Gamete in dem bastardierte Plasma der Zygote zugrunde geht. Der Befruchtungseffekt beschränkt sich dann auf eine Entwicklungserregung des durch Genophthise sekundär haploid gewordenen Keims. Es resultiert also der äußere Anschein von Parthenogenese; jedoch ist diese hier nicht eine spontane oder eine irgendwie exogen ausgelöste, wie sie in den Fällen von künstlicher Parthenogenese im Sinne von J. LOEB vorliegt, sondern eine hybridogene Entwicklungserregung, bei der prinzipiell ebenso gut eine Androgenesis als eine Oogenese zustandekommen kann — wenn auch letztere wohl wahrscheinlicher ist. Mit einer solchen hybridogenen Pseudoparthenogenese oder Pseudogamie ist der Grenzfall zwischen Kreuzbarkeit zweier Formen mit mendelnder oder mit intermediärkonstanter Vererbungsweise einerseits, absoluter Sterilität andererseits bezeichnet.

Cytologisch wäre an den Produkten hybridogenen Parthenogenese bzw. Pseudogamie als Folge von alleiniger Persistenz der Chromosomengarnitur des einen Elters zunächst Monohaplo-

die der  $F_1$ -Bastarde zu erwarten. Der haploide Kernschleifensatz der einen Elternart hat eben nur den Anstoß zur Entwicklungserregung gegeben, verfällt aber dann der Genophthise. Eine Wechselwirkung beider Sätze fehlt. Der  $F_1$ -Haplont würde, soweit die non-reduktive Gametenbildung erfolgreich ist, monohaploide Fortpflanzungszellen liefern; diese würden typisch diploide  $F_2$ -Zygote ergeben, so daß von  $F_2$  ab sowohl die somatischen wie die sexuellen Zellen wieder ganz typisch haploid bzw. diploid wären wie bei dem einen Stammeltern. Auf jeden Fall sind ab  $F_2$  die Produkte von Pseudoparthenogenesis und Selbstbefruchtung cytologisch nicht mehr unterscheidbar. Im Exterieur ist zunächst einfache Metro- (oder Patro-)klinie zu erwarten. Jedoch erscheint, wenigstens in gewissen Fällen, die Möglichkeit von Persistenz gewisser Eigenschaften des anderen Stammelterns nicht ganz ausgeschlossen: dafür kämen primär plasmatische oder sekundär noch vor der Karyophthise in das Plasma der Zygote übergetretene Gene in Betracht, soweit solche im fremdartigen Plasma erhalten bleiben. — Bereits an hybridogenen parthenogenetischen  $F_1$ -Keimen ist jedoch mit der Möglichkeit einer Regulierung der Chromosomenzahl von der primären Halbzahl auf die Doppelzahl zu rechnen. Ja, es könnte geradezu die hybride Plasmogamie den Anlaß geben zu regulatorischer Diploidie, wie sie am einfachsten durch Ausbleiben der Zellteilung nach vollendet erster Kernteilung und Eintritt ersterer erst nach der zweiten Kernteilung erreicht wird. Dadurch wäre ein Hindernis für die Gametenbildung und Fruchtbarkeit der Bastarde aus dem Wege geräumt; die erstere kann eben erst dann unter typischer Reduktion des Chromosomensatzes auf die Halbzahl erfolgen, und für die letztere bedeutet die erst bei der Gametenbildung erfolgende Karyogamie bzw. die Chromosomenkonjugation und der Genenaustausch die normale Voraussetzung. Eine solche sekundäre oder regulatorische Diploidie somatischer Zellen in ursprünglich haploiden Keimen ist im Tierreiche — bei künstlicher Entwicklungserregung — mehrfach beobachtet worden, und zwar evtl. unter Beschränkung auf gewisse Körperregionen, so daß gemischt haploid-diploide Keime resultieren (3). Mit einer analogen Möglichkeit muß m. E. — und zwar vielleicht in verstärktem Maße — in Fällen hybridogener Parthenogenesis gerechnet werden. Ein eventueller Befund von typischer Diploidie — anstatt von Di- oder von Monohaploidie — an den somatischen Zellen eines solchen  $F_1$ -Bastardes und von typischer Haplo-

die an seinen Gameten darf uns also nicht irreführen und zur Scheinerklärung verleiten, daß bei Metroklinie der „Bastarde“ einfach Selbstbefruchtung durch einen Versuchsfehler vorliege. Natürlich muß ein solcher durch besondere Vorsichtsmaßregeln sorgfältig wirklich ausgeschlossen werden.

Es läßt sich nun in gewisser Hinsicht ein *experimentum crucis* anstellen, indem man direkte Befruchtungseffekte an Sameneigenschaften verwertet, wie sie den sog. Samenxenien zugrunde liegen. Solche sind, was Farbe und Form bzw. Struktur des Endosperms oder des Speichergewebes anbelangt, oder was Dimensionsmerkmale oder Gewicht des Samens betrifft, an Leguminosen, an Getreidearten, an Mais, an Levkojen u. a. teils seit langem bekannt, teils in den letzten Jahren sichergestellt worden. Um Täuschungen bei Versuchen über hybridogene Parthenogenesis auszuschließen, habe ich den Kunstgriff verwendet, solche Elternarten zu benutzen, welche sich auch bezüglich der genannten Samenmerkmale unterscheiden.

Wählt man nun als Mutter jene Form, welche die bei mendelnder Vererbungsweise recessive Sameneigenschaft zeigt, d. h. kombiniert man beispielsweise grün- oder runzelsame Erbse mit gelb- oder rundsamiger Wicke oder Erve oder Linse, so würde sich der Eintritt von wahrer Bastardierung (oder von Androgenesis) durch das Hervortreten der bei mendelnder Vererbungsweise dominierenden Eigenschaft, also Gelb- oder Rundwerden der Samen verraten. Hybridogene Oogenes hingegen würde ebenso grüne oder runzelige Samen liefern wie Selbstbefruchtung. Natürlich fehlt in der zweiten Samengeneration eine Spaltung, wie sie in Form von Mischsamigkeit in den Hülsen nach Rassenkreuzung zu beobachten ist. Wahre Bastardierung würde ferner in beiderlei Verbindungsweise gleichgeartete dominantmermalige Samen liefern, während Oogenes (Androgenesis) in beiden Fällen *verschiedenartige*, nämlich jeweils metrokline (patrokline) Produkte ergeben würde. Auf diese Weise läßt sich also wahre Bastardierung und hybridogene Parthenogenesis, ebenso Androgenesis und ungewollte Selbstbefruchtung klar voneinander unterscheiden, nicht aber hybridogene Oogenes und ungewollte Selbstbefruchtung. In diesem Falle bleibt nur der peinlichste Ausschluß von artgleichem Pollen übrig, eventuell könnte der cytologische Befund von Haploidie in  $F_1$  (aber nicht notwendig!) für die erstere entscheiden. Andererseits ist wahre Bastardierung cytologisch dadurch auszuschließen, daß bei

Verwendung einer Vaterart von anderer Kernschleifenzahl als die Mutter (*Pisum* und *Lens* 7/14; *Vicia Faba* wie *sativa* oder *Ervilia* 6/12) der haploide wie der diploide Satz der Pseudobastarde an Zahl und Form nicht einem vollständigen oder unvollständigen Additionsprodukt, sondern einfach der einen Elternart, speziell der Mutterart, entspricht.

Zum Grenzfall von Sterilität führen wiederum solche Beobachtungen, in denen auf fremdartige Bestäubung hin ein anfänglicher Fruchttansatz festgestellt wurde, so daß man zunächst an eine bloße Reizwirkung des Pollens, sog. Parthenokarpie, denken möchte. Doch ist — wenigstens in gewissen Fällen — auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß es zwar zu einer Befruchtung, eventuell zu einer hybridogenen Pseudoparthenogenesis gekommen ist, jedoch der Keim frühzeitig abstirbt, und zwar gerade dann, wenn er primär haploid ist, also einer bloßen Entwicklungserregung sein Dasein verdankt bzw. nicht zur Normalisierung durch regulatorische Diploidie gelangt ist.

An Descendenten aus Pseudoparthenogenesis oder Pseudogamie führt vermutlich abermalige Kreuzung mit derselben fremden Art wieder zu Genophthise. Doch könnte es durch wiederholte Zumischung von andersartigem Cytoplasma zu den Gameten des „Bastardes“ zu einer gewissen Minderung des Fremdheitsgrades und schließlich zum Erhaltenbleiben der andersartigen Kernschleifengarnitur, also zu einem Übergang von Pseudoparthenogenesis zu Chromosomenaddition kommen.

## II. Eigene Beobachtungen.

Schon in meiner Arbeit über den Einfluß der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen (4) (1902) berichtete ich über einige Fälle von gesteigerter Entwicklung der Fruchthüllen nach Bestäubung der Garten- und Felderbse (*Pisum arvense*) mit fremdartigem Pollen, speziell mit solchem von *Vicia*- und *Lathyrus*-arten. Die Hülsen der Erbsen erreichten ab und zu die Länge von 5 cm, bevor sie wek würden und einschrumpften. In analoger Weise konnte ich Anschwellen der Fruchtknoten bei Bestäubung der *Azalea indica* mit *Rhododendron ponticum* erzielen, in späteren Jahren Entwicklung normal ausgebildeter Fruchthüllen bei Bestäubung von *Cheiranthus Cheiri* mit *Erysimum*-arten feststellen sowie bei der reziproken Kreuzung, ohne allerdings jemals keimfähige Samen erzielt zu haben. Ich schloß daraus gleich anderen dort zitierten Autoren auf einen vom Pollenschlauch ausgeübten Wachstumsreiz bzw. auf eine vege-

tativ-sexuale Doppelwirkung der Bestäubung. In anderen Fällen, z. B. bei der Kreuzung von *Mathiola incana* × *M. tricuspidata* oder *Phaseolus vulgaris* × *Ph. multiflorus* sowie bei den reziproken Verbindungen, erhielt ich oft normal ausgebildete Fruchthüllen ohne ausgebildete Samen, ab und zu aber doch ein und das andere Samenkorn, das einen gelungenen Bastard entwickelte (5). Die Prüfung der Echtheit der sog. Linsenwickichenbastarde veranlaßte mich die seinerzeit mit verschiedenen Leguminosen angestellten Kreuzungsversuche zu wiederholen, und zwar unter Anwendung einer anderen Versuchstechnik. Seit dem Jahre 1928 versuche ich alljährlich vergeblich den sog. Linsenwickichenbastard (LWB), der nichts anderes ist als eine Wickenform mit etwas plattgedrückten linsenähnlichen Samen (mit langer, ganz schmaler, für *Vicia sativa* charakteristischer Nabelplatte), zu erzeugen und die Angabe der alten Literatur (WIEGMANN 6), aber auch den von landwirtschaftlicher und gärtnerischer Seite mir gemachten Einwand nachzuprüfen, daß ab und zu Bastarde zwischen weißblühenden Erbsen und rotblühenden Wicken vorkommen sollen. Die mir von letzteren Seiten übersandten Samen waren stets ein Gemisch von *Pisum sativum* und *Pisum arvense*, ab und zu auch von *Vicia sativa*, das schon nach der verschiedenen Färbung der Samenschale und der verschiedenen Länge der Nabelplatte leicht zu trennen war. Auch die im Handel befindlichen Gemische von Linsen mit Wicken (mit plattgedrückten linsenähnlichen Samen, sog. LWB) sind leicht zu trennen.

Ich habe daher in größerem Umfange Versuche angestellt, Linsen mit Wicken, Erven mit Wicken, Linsen mit Erven (oder reziprok) zu kreuzen und neben gut entwickelten leeren Fruchthüllen doch ab und zu einzelne keimfähige Samen (siehe die Tabelle) erzielt, die in  $F_1$  und  $F_2$  genau mit der Mutterpflanze übereinstimmende Nachkommen hervorgehen ließen. Ich führte das Entstehen dieser Samen zunächst auf ungewollte Selbstbestäubung durch mangelhaft ausgeführte Kastration zurück, zumal es nicht ganz leicht ist, Linsen, Erven und Wicken im richtigen Zeitpunkte vor dem Platzen der Antheren zu kastrieren. Zur Kreuzung von Erbsen mit Wicken, Linsen, Erven und *Lathyrus*-formen wählte ich in erster Linie ein rotblühendes *Pisum arvense* mit außerordentlich kleinen, vollständig runden Samen, das sich durch einen in der Regel in allen Hülsen zu beobachtenden lückenlosen Besatz (6—8 Körner je Hülse) auszeichnete, wie er bei anderen

Tabelle.

Beob.-Jahr	Bezeichnung	
		I. <i>Pisum arvense</i> oder <i>sativum</i> ) $\times$ <i>Vicia sativa dura</i> (Winterform)
1930		Kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcotyl. $\times$ <i>Vicia sativa dura</i> gelbc. = 1 Korn wie ♀
1932	145	Kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcotyl. $\times$ sog. LWB gelbc. = 4 Hülsen. $6 + 1 + 6 + 3 = 16$ K. wie ♀
1933	100, 101	$F_1$ 12 K. angeb. 9 Pfl. geerntet, unverändert wie ♀ Pfl. 3 Keiml. Pfl. cytol. unters. = diploid!
	105	
1934	56	$F_2$ 6 K. angeb. 3 Pfl. geerntet, unverändert wie ♀ Pfl.
	105	[ $F_1$ (kl. rot. <i>P. arv.</i> gelbc. $\times$ sog. LWB)] $\times$ sog. LWB gelbc. = 4 Korn wie ♀
1933	LW <sub>5</sub>	$F_1$ (kl. rot. <i>P. arv.</i> gelbc. $\times$ sog. LWB) $\times$ sog. LWB 4 K. angeb. 3 Pflanzen unveränd. wie ♀ grünrundsamiges (weißbl.) <i>P. sativum</i> $\times$ <i>Vicia sativa dura</i> gelbc. = 3 Hülsen $4 + 2 + 1$ K. grünccotyl. geblieben!
1934	41, 34	
1934	35	rotbl. großsamiges st. runzels. <i>P. arv.</i> gelbc. $\times$ <i>Vicia sativa dura</i> gelbc. rund = 2 H 3 + 1 K. unverändert runzelig geblieben!
		II. <i>Vicia sativa</i> $\times$ <i>Pisum arvense</i>
1934	LW <sub>3</sub>	weißbl. <i>Vicia sat.</i> orange cot. $\times$ kl. rotbl. <i>P. arv.</i> (= LW <sub>5</sub> ) scheinbar $F_1'$ (kl. rot. <i>P. arv.</i> gelbcot. $\times$ sog. LWB) $\times$ (sog. LWB gelbcot.) = 1 Hülse mit 6 K. wie ♀
1934	LW <sub>4</sub>	( $F_4$ sog. LWB $\times$ weißbl. <i>Vicia sat.</i> gelbcot.) $\times$ (kl. rotbl. <i>Pisum arvense</i> gelbcot.) = 1 Hülse 2 geschrumpfte K. wie ♀
		III. <i>Pisum arvense</i> $\times$ <i>Vicia ervilia</i>
1934	E <sub>3</sub>	kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcotyl. $\times$ <i>Vicia erv.</i> gelbc. = 2 Korn wie ♀
1931	1292	$F_1$ kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcotyl. $\times$ <i>Vicia erv.</i> 2 K. angeb. = 2 Pfl. wie ♀ Pfl.
1932	145	kl. rotbl. <i>Pisum arvense</i> gelbcotyl. $\times$ <i>Vicia erv.</i> or. cot. = 5 H = $7 + 8 + 1 + 3 + 4 = 23$ gelbcot. Korn wie ♀, nicht orange!
1933	102—104	$F_1$ kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcotyl. $\times$ <i>Vic. erv.</i> 16 K. angeb. = 10 Pfl. unveränd. wie ♀, Samen durchwegs gelb; von 3 Keiml. Pfl. Wurzelsp. cytol. unters. = diploid!
1934	57	$F_2$ wie oben $F_1$ 4 Korn angeb. 4 Pfl. unveränd. wie ♀ Pfl. Samen durchwegs gelb
1932	145	kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcot. $\times$ sog. LWB or. cot. (148) = 2 H = $6 + 1$ gelbcot. K. wie ♀, nicht orange!
1933	105	$F_1$ kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcot. $\times$ sog. LWB 4 K. angeb., 4 Pfl. geernt. wie ♀ Pfl., Samen durchwegs gelb.
		IV. Linse $\times$ Erbse
1929	L <sub>10e</sub>	[ $F_1$ kl. grauviol. Linse or. cot. $\times$ große gelbcot. Hellerl.] $\times$ kl. rotbl. <i>P. arv.</i> 1 K. wie ♀
1930	L <sub>5</sub>	$F_1'$ kl. grauviol. Linse or. cot. $\times$ große gelbcot. Hellerl. 1 K. angeb. = 1 Pfl. eingeg.
		V. Erbse $\times$ Linse
1934	LW <sub>5</sub>	rotbl. kl. <i>P. arv.</i> gelbcot. = $F_1'$ [(kl. rotbl. <i>P. arv.</i> $\times$ LWB)] $\times$ LWB gelbc. $\times$ (kl. Linse or. cot.) = 4 Hülsen = $4 + 3 + 5 + 3 = 15$ gelbc. Korn wie ♀, nicht orange!
1934	88	kl. rotbl. <i>P. arv.</i> gelbcot. $\times$ Hellerlinse gelbc. = 3 H. = $3 + 3 + 1 = 7$ Korn wie ♀
		VI. Wicke ( <i>Vicia sativa</i> ) $\times$ Linse
1928	W <sub>1</sub>	weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot. $\times$ große Hellerlinse gelbcot. = 1 H. = 2 K. wie ♀
1929	W <sub>5</sub>	$F_1$ weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot. $\times$ große Hellerlinse 2 K. angeb. = 2 Pfl. wie ♀ Pfl., Samen durchwegs orange
1929	W <sub>4</sub>	[ $F_1$ (sog. LWB or. cot. $\times$ weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot.)] $\times$ Hellerlinse gelbc. = 3 H. = $2 + 2 + 1 = 5$ K. wie ♀
1930	W <sub>1a, b, c</sub>	$F_1'$ (sog. LWB or. cot. $\times$ weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot.) $\times$ Hellerlinse gelbc., 4 K. angeb. = 4 Pfl. wie ♀ Pfl., Samen durchwegs orange
1934	Vic. 1	weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot. $\times$ große Hellerlinse gelbcot. 2. H. = $6 + 1$ K. wie ♀
1934	Vic. 2	[ $F_1$ sog. LWB weißbl. <i>Vicia sat.</i> gelbc.] $\times$ große Hellerlinse gelbcot. = 1 H. = 2 K. wie ♀
		VII. Linse $\times$ Wicke ( <i>Vicia sativa</i> )
1928	L <sub>7</sub>	Lentille verte du Puy gelbcot. $\times$ weißbl. <i>Vic. sat.</i> or. cot. 3 H. = $3 + 2 + 1 = 6$ gelbc. K. wie ♀, nicht orange!
1929	L <sub>1</sub>	$F_1$ dieser Kreuzung; 6 K. angeb. 3 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst., Samen durchwegs gelb
1930	L <sub>19</sub>	$F_2$ dieser Kreuzung; 20 K. angeb. 9 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst., Samen durchwegs gelb
1928	L <sub>7</sub>	Lentille verte du Puy gelbcot. $\times$ sog. LWB gelbcot. = 1 H. = 2 K. wie ♀
1929	L <sub>6</sub>	$F_1$ dieser Kreuzung 2 K. angeb. 2 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.
1928	L <sub>2a</sub>	Hellerlinse gelbcot. $\times$ sog. LWB gelbcot. 2 H. = $1 + 2$ Korn wie ♀
1929	L <sub>4+6</sub>	$F_1$ (Hellerlinse gelbcot. $\times$ sog. LWB) 3 K. angeb. = 3 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.
1932	L <sub>4</sub>	[ $F_4$ kl. grauviol. Linse or. cot. $\times$ große Hellerlinse 1 H. = or. cot.] $\times$ $F_4$ (LWB $\times$ weißbl. <i>Vic. sat.</i> gelbcot.) = 1 K. wie ♀
1933	L <sub>1</sub>	$F_1$ ( $F_4$ kl. grauviol. Linse or. cot. $\times$ große Hellerlinse) 1 K. angeb. = 1 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.

Tabelle (Fortsetzung).

Beob.-Jahr	Bezeichnung	
1934	L <sub>1-2</sub>	<i>F</i> ' dieser Kreuzung 4 K. angeb. = 2 Pfl. unveränd. wie ♀ Pfl.
1934	L <sub>3/2</sub>	große Hellerlinse gelbcot. × <i>Vicia sat. dura</i> gelbcot. 2 Hüls. = 1 + 1 K. wie ♀
1934	L <sub>7</sub>	kl. or. cot. Linse × <i>Vicia sat. dura</i> = 1 H. = 1 K. wie ♀
		VIII. Linse × <i>Vicia Ervilia</i>
1929	L <sub>27</sub>	Lentille verte du Puy, gelbcot. × <i>Vic. Erv.</i> gelbc. = 1 Hülse = 1 K. wie ♀
1930	L <sub>1</sub>	<i>F</i> <sub>1</sub> Lentille verte du Puy, gelbcot. × <i>Vic. Erv.</i> gelbc. 1 K. angeb. = 1 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.
1929	L <sub>9b</sub>	([ <i>F</i> <sub>1</sub> (grauviol. or. cot. kl. Linse × gr. Hellerl.)] × LWB) × weißbl. <i>Vicia sat.</i> or. cot. = 1 Korn wie ♀
1930	L <sub>3b</sub>	<i>F</i> ' dieser Kreuzung = 1 K. angeb. = 1 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.
		IX. <i>Vicia Ervilia</i> × Linse
1929	VE <sub>2</sub>	<i>Vicia Ervilia</i> (Willd.) or. cot. × or. cot. kl. Linse = 1 Hülse = 2 K. wie ♀
1930	W <sub>10</sub>	<i>Vicia Ervilia</i> (Willd.) or. cot. × or. cot. kl. Linse = 2 K. angeb. 2 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst.
		X. <i>Vicia Ervilia</i> × <i>Vicia sativa</i>
1930	VE <sub>2</sub>	<i>Vicia Erv.</i> or. cot. × <i>Vicia sat. dura</i> gelbcot. = 1 H. = 2 K. wie ♀
1931	VE <sub>1</sub>	<i>F</i> <sub>1</sub> <i>Vicia Erv.</i> or. cot. × <i>Vicia sat. dura</i> gelbcot. 2 Korn angeb. 1 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst., Samen durchwegs orange
1932	VE <sub>2</sub>	<i>F</i> <sub>2</sub> <i>Vicia Erv.</i> or. cot. × <i>Vicia sat. dura</i> gelbcot. 10 Korn angeb. 6 Pfl. mit ♀ Pfl. übereinst., Samen durchwegs orange

Erbsenformen nur selten vorzukommen pflegt. Die Belegung der Narben mit fremdartigem Pollen, der in einer Schreibfeder spitze gesammelt wurde, erfolgte in der Blüte nach Extraktion der im Knospenzustande noch vollständig geschlossenen Antheren, aber späterhin nach vollständiger Entfaltung der Blüte nochmals ein- bis zweimal, was ich bei meinen früheren Versuchen unterlassen hatte. Auch bei diesen Versuchen erhielt ich nebst gut entwickelten, aber vorzeitig welkenden Hülsen ab und zu einzelne keimfähige Samen. Zunächst war ich natürlich auch gegenüber diesen Resultaten mißtrauisch. Da ich aber nun neuerdings bei Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln (besonders vorsichtige Kastration und Schutz der Blüten gegen Insektenbesuch) alljährlich einige Hülsen mit keimfähigen Samen erntete, mußte ich doch schließlich die Überzeugung gewinnen, daß keine Versuchsfehler vorliegen, und daß wahrscheinlich auch bei den Kreuzungsversuchen zwischen Linsen, Wicken und Erven wenigstens einzelne der gewonnenen Samen ihre Entstehung sozusagen nur der Reizwirkung des fremdartigen Pollens verdanken.

Seit zwei Jahren verwendete ich das im ersten Abschnitt auseinandergesetzte Indexprinzip der Farbe und Form des Speichergewebes des Samens. Ich kreuzte also Erbsenformen mit grünen und runzeligen Cotyledonen, also mit — bei MENDEL'scher Vererbungsweise — sich recessiv verhaltenden Samenmerkmälern mit Wicken, Erven und Linsen, deren Cotyledonen

gelb oder orange, ferner, wie dies bei den meisten Wicken und Erven der Fall, auch zugleich ganz rund sind, demnach die beim Mendeli dominierenden Merkmale besitzen. In analoger Weise wurden gelbcotyle Linsen, Wicken und Erven mit orangegelben fremden Partnern gekreuzt, wobei Orange über Gelb dominieren sollte. Wie aus nachstehender Tabelle ersichtlich, blieben auch bei diesen Verbindungsweisen die Cotyledonenmerkmale grün und runzelig (oder gelb gegenüber orange) unverändert, so daß auch dieses experimentum crucis zugunsten einer parthenogenetischen oder pseudogamen Entstehungsweise der Samen infolge einer Art Entwicklungserregung durch den fremdartigen Pollen spricht. Kastrierte Blüten, deren Narben nicht belegt wurden, ferner Narben, die mit ganz andersartigem Pollen (z. B. Queckenpollen) oder mit trockener Erde belegt worden waren, trockneten bald ein. Damit ist also der Beweis erbracht, daß bei der Erbse und wahrscheinlich auch bei Wicken, Erven, Linsen (vermutlich auch bei anderen Leguminosen) hybridogene Parthenogenesis oder Pseudogamie durch eine Art von Reizwirkung eines fremdartigen Leguminosenpollens bzw. unter Ausschaltung der von diesem überbrachten dominanten Gene eingeleitet wird. Einige Nachkommenschaften solcher pseudoparthenogenetisch entwickelter Samen sind bereits durch zwei Generationen geprüft worden und erwiesen sich als vollständig identisch mit der mütterlichen Ausgangsform. Einige Blüten dieser scheinbaren *F*<sub>1</sub>- und *F*<sub>2</sub>-Generation wurden

nun neuerdings mit Pollen fremdartiger Leguminosen gekreuzt (siehe Tabelle). Da für mich das Material vorläufig zu wertvoll war, um es durch ausgedehntere cytologische Untersuchungen eventuell zu schädigen, sind bisher nur in wenigen Fällen die Wurzelspitzen cytologisch untersucht worden. Die somatischen Zellen erwiesen sich bei den untersuchten Keimlingen als diploid, nicht als haploid. Es erscheint mir als sehr wahrscheinlich, daß auch bei anderen Pflanzenformen hybridogene Pseudoparthenogenesis durch Reizwirkung fremdartigen Pollens ausgelöst werden kann, und daß manche bei solchen Kreuzungen entstandene Samen nicht, wie man annahm, auf mangelhafte Kastration, also durch ungewollte Selbstbestäubung entstanden sind.

### III. Schlußbetrachtung.

Das mitgeteilte Beobachtungsmaterial erscheint m. E. an Umfang und Sicherung genügend, um die These vertreten zu können, daß *bei sorgfältig und wiederholt versuchter Kreuzung geeigneter, einander relativ fremder Leguminosarten eine Entwicklungserregung (der Samenknospen) ohne eigentliche Befruchtung bzw. ohne Übertragung von Erbeigenschaften möglich ist*. Es resultieren bei Fremdkreuzung als Grenzfälle vor Sterilität Pseudobastarde mit absoluter Metroklinie (oder Patroklinie). Ja, man könnte sagen: Metro- (oder Patro-)Isotopie. Es liegt am nächsten, diese Entwicklungserregung als Effekt einer erfolgten Vereinigung von Pollenzelle und Eizelle aufzufassen, welche zwar zu Plasmogamie, jedoch nicht zu einer regulären Koordination der Kerne, sondern zum Untergang des Pollenkernes bzw. seiner Erbanlagen (Karyo- bzw. Genophthise) führt. Das eingedrungene Cytoplasma der Pollenzelle mag entweder persistieren oder gleichfalls untergehen, nachdem es die Anregung zur Entwicklung, möglicherweise zugleich den Anstoß zur Aufregulierung der Haploidzahl des Eikernes bzw. seiner Descendenten auf die normale Diploidzahl gegeben hat, wodurch hinwiederum die Unterlage für normale Gametenbildung und Fruchtbarkeit der Pseudobastarde gegeben ist. Die Befruchtung ist eben unvollständig geblieben bzw. unvollständig geworden. Dementsprechend fehlen, wenigstens nach meinen bisherigen Beobachtungen, alle Eigenschaften der Vaterart in der ersten wie in den folgenden Generationen, die dementsprechend keine Spaltung erkennen lassen. Besonders angesichts des Gelingens des experimentum crucis durch Verwendung von (bei Mendeln) recessiven Samenmerkmalen als

Indikatoren darf man von einer hybridogenen Pseudoparthenogenesis sprechen. Die Bezeichnung Parthenogenesis ist natürlich nur mit Vorbehalt möglich, da ja wahrscheinlich zunächst eine Plasmogamie, also — wenigstens primär — eine „Bastardierung“ bzw. hybridogene Veränderung des Ooplasmas und erst sekundär eine Genophthise des Pollenkernes erfolgt. Aber auch der Bezeichnung „Pseudogamie“ steht die Wahrscheinlichkeit des Eintrittes von Plasmogamie entgegen. Hingegen erscheint der Ausdruck: hybridogene Pseudoparthenogenesis (u. zw. Gynogenesis) am entsprechendsten.

Daß der bisher in einigen Fällen erhobene cytologische Befund von typischer Diploidie an somatischen Zellen der Tochter- und Enkelpflanzen nichts gegen unsere Vorstellung beweist, wurde bereits einleitend vorweggenommen. Ja, es könnte, wie gesagt, geradezu die angenommene hybridogene Plasmogamie den Anlaß zu einer sekundären Regulierung der Chromosomenzahl abgeben. Nochmals sei hervorgehoben, daß der Befund von voller Übereinstimmung der Chromosomenzahl der Pseudobastarde mit der Mutterart mit Bestimmtheit gegen eine eigentliche oder vollständige Bastardierung spricht. Allerdings bedarf es diesbezüglich unbedingt weiterer mikroskopischer Untersuchungen, um — neben den Phasen der Phthise des Pollenkernes (7) — vielleicht doch das Stadium primärer Haplidie an der Eizelle oder in regionaler Verschiedenheit an einzelnen ihrer Descendenten zu erfassen.

Nachdrücklich sei bemerkt, daß meine Beobachtungen geeignet sind, die Angaben über teils metrokline, teils patrokline *Faux hybrides* bei Kreuzung verschiedener Erdbeerarten von MILLARDET und ICHIJIMA (8) zu erhardtieren.

### IV. Zusammenfassung.

- Als Grenzfall zwischen intermediär-konstanter Vererbungsweise mit Chromosomenaddition und Sterilität wird die Möglichkeit einer bloßen Entwicklungserregung der Samenknospen durch relativ fremdartigen Pollen ohne eigentliche bzw. vollständige Befruchtung, also die Möglichkeit einer hybridogenen Pseudoparthenogenesis oder Pseudogamie aufgestellt. Für solche Fälle wird zwar eine Verschmelzung oder Plasmogamie von Pollen- und Eizelle, hingegen eine Karyo- bzw. Genophthise des Pollenkernes vermutet, wobei der erstere Vorgang zugleich den Anlaß zu einer Aufregulierung der Halbzahl der Chromosomen des reduzierten reifen Eizellkernes auf die typische Doppelzahl zu geben scheint.

2. Eine solche pseudoparthenogenetische Samenbildung mit unvollständig gebliebener bzw. unvollständig gewordener Befruchtung wurde wiederholt bei Kreuzungen zwischen gewissen, einander fernstehenden Leguminosenarten, speziell zwischen Erbse, Vicia, Erve, Linse, Wicke, unter sorgfältiger Kastration, wiederholter Bestäubung und peinlichem Blüten-schutz laut detaillierter Tabelle beobachtet. (Ein Fehler durch ungewollte Selbstbefruchtung kann daher als ausgeschlossen bezeichnet werden.) Dabei wurde mehrfach als Indikator das Erhaltenbleiben recessiver Samenmerkmale (beispielsweise Grünfärbung, Runzeligkeit) bei Bestäubung mit einer notorisch bei einfachem Mendeln dominantmermaligen (gelb- oder orange- bzw. rundsamigen) Fremdart verwendet. Dieses experimentum crucis ließ ein Fehlen der sonst zu erwartenden Xenien erkennen, schloß also das Vorliegen einer wahren Bastardierung aus. Die gewonnenen Pseudobastarde und ihre Nachkommen glichen vollständig der betreffenden Mutterart, ließen also keine Spaltung erkennen. In einzelnen Stichproben wurde an Wurzelspitzen typische Diploidie wie bei der Mutterart festgestellt, die als Regulationsergebnis aufgefaßt werden kann, und die gleichzeitig gegen Vorliegen einer eigentlichen oder vollständigen Bastardierung spricht.

### Literatur.

1. TSCHERMAK, E.: Ber. dtsch. bot. Ges. 47, 253 (1929) u. 48, 400 (1930); [mit H. BLEIER, ebenda 44, 110 (1926)]; RÜMKER-Festschrift, Berlin 1929; Parey; Anz. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1933 Nr. 19; Forsch. u. Fortschr. 1934 Nr. 4; Z. Abstammungslehre 56, 180 (1933) [vgl. dazu K. H. v. BERG, ebenda 67, 341 u. 68, 9 (1934)].
2. TSCHERMAK, A.: Biol. Zbl. 37, 217 (1917) u. 41, 304 (1921); Potonié-Miches Naturwiss. Wschr. N. F. 17, Nr. 34 (1918); Dexlers Tierärztl. Arch. 1, Nr. 1 (1921); Allg. Physiologie Bd. 1 (2), S. 682 ff. Berlin 1924; Med. Klin. 1930, Nr. 50; Züchter 1935.
3. Vgl. speziell die Befunde von J. LOEB: Proc. nat. acad. of sci. (U. S. A.) 4, 60 (1918); J. gen. physiol. 3, 539 (1921). Siehe die Zitate bei A. TSCHERMAK, Allg. Physiologie a. a. O. spez. S. 471.
4. TSCHERMAK, E.: Ber. dtsch. bot. Ges. 20, 7—16 (1902).
5. Über einen Bastard *Ph. vulg.* var. *nanus* × *Ph. multiflorus* var. *coccineus* vgl. E. TSCHERMAK, Ber. dtsch. bot. Ges. 19, 35, spez. 46 (1901); Z. landw. Versuchswesen 1901, 1, spez. 80; 1902, 1, spez. 68; 1904, 1, spez. 30.
6. Zit. nach W. O. FOCKE, Pflanzen-Mischlinge 1881. S. 513.
7. Vgl. die Beobachtungen über Karyophthise von C. A. JÖRGENSEN (J. Genet. 19, 133, 1928) an *Solanum nigrum* × *S. luteum*. Vgl. auch F. BRIEGER, Selbststerilität und Kreuzungssterilität. Berlin: Julius Springer 1930, spez. S. 234 ff.
8. ICHIJIMA, K.: Z. Abstammungslehre 55, 300 (1930).

## Das Chimärenproblem und angrenzende Fragen in ihrer Bedeutung für die Genetik.

Von **O. Moritz**, Kiel.

Wenn im folgenden unternommen wird, die besondere Bedeutung des Chimärenproblems und seiner Grenzfragen zur Genetik und Züchtung zu behandeln, so geschieht dies in enger Anlehnung an das Werk von KRENKE (Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen, Berlin 1933). Außerdem werden einige neuere Arbeiten aus dem Problemkreise im Texte zitiert, während die Anfügung eines Literaturverzeichnisses unter Hinweis auf die im KRENKESchen Werk vorhandene Literaturaufführung unterbleibt. Eine Anführung der in Frage kommenden Originalliteratur würde ungefähr so viel Raum in Anspruch nehmen, wie für die gesamte Darstellung zur Verfügung steht. Das Sammelreferat RUDLOFFS im „Züchter“ (1931) wird im allgemeinen als bekannt vorausgesetzt.

Den Züchter geht das Chimärenproblem in mehrfacher Hinsicht unmittelbar praktisch an. Von mehreren Zierpflanzen (*Pelargonium zonale*

u. a.) bestehen Spielarten, deren Beliebtheit ihrem Chimärencharakter zu danken ist. Wann immer der Pflanzenzüchter von einer Knospenmutation ausgeht, so entnimmt er sein Material einer Pflanze, die Chimärencharakter trägt, sofern wir die folgende Bestimmung unserem Chimärenbegriff zugrunde legen: „Chimären sind ganze Organismen oder Teile von Organismen, welche aus genotypisch verschiedenen . . . Geweben bestehen.“ (KRENKE 1933, S. 602.)

Auf die Geschichte des Chimärenproblems einzugehen, liegt kein Anlaß vor. Es sei vielmehr hingewiesen auf BAURs Einführung in die Vererbungslehre (1930), RUDLOFFS Sammelreferat im „Züchter“ 1931 sowie auf das KRENKESche Werk selbst. Hier soll nur das Chimärenproblem selber sowie die angrenzenden Fragen der Pflanzung und Verwundung von Pflanzen dargestellt werden, soweit Beziehungen zur praktischen Genetik bestehen.

Chimären können künstlich erzeugt werden