

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 Blütenschutz laut detaillierter Tabelle beobachtet. (Ein Fehler durch ungewollte Selbstbefruchtung kann daher als ausgeschlossen bezeichnet werden.) Dabei wurde mehrfach als Indikator das Erhaltenbleiben rezessiver Samenmerkmale (beispielsweise Grünfärbung, Runzeligkeit) bei Bestäubung mit einer notorisch bei einfachem Mendeln dominantmerkmalen (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)]; RÜMKE-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-Michels Naturwiss. Wschr. N. F. **17**, Nr. 34 (1918); Dexters Tierärztl. Arch. **1**, Nr. 1 (1921); Allg. Physiologie Bd. I (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 Karyophthase 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 Problemkreis im Texte zitiert, während die Anfügung eines Literaturverzeichnisses unter Hinweis auf die im KRENKESchen Werk vorhandene Literaturaufführung unterbleibt. Eine Anfügung 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 Knospentmutation 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 Pfropfung und Verwundung von Pflanzen dargestellt werden, soweit Beziehungen zur praktischen Genetik bestehen.

Chimären können künstlich erzeugt werden

(von besonderer Bedeutung sind zufällig erhaltene Chimären wie *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* sowie die planmäßig zuerst von WINKLER erzeugten *Solanum*-Chimären) oder spontan entstehen (*Pelargonium*-, *Abutilon*-Chimären usw.) künstliche Chimären einerseits, natürliche Chimären andererseits. Abgesehen von der anatomischen Einteilung in Periklinal-, Meriklinal-, Sectorial- und Mosaikchimären werden die künstlich entstandenen zweckmäßig nach der Art ihrer Erzeugung weiter gekennzeichnet als Pfropfchimären, wenn sie im Gefolge einer Pfropfoperation entstanden, als Stimulationschimären, wenn irgendein künstliches, außerhalb des normalen organischen Geschehens liegendes Agens (chemische Reizung, Röntgenstrahlen usw.) oder das Übermaß eines normalerweise wirkenden Faktors Chimärenbildung verursachte. Als Kreuzungschimären sind solche zu bezeichnen, die im Gefolge genetischer Vereinigung fremder Genotypen entstehen.

Natürliche Chimären kennzeichnet KRENKE insbesondere dadurch, daß die Komponenten der Chimäre unmittelbar voneinander abstammen, und teilt sie weiter ein nach ihrem erblichen Verhalten. Chimärenvererbung liegt dann vor, wenn die Chimärenstruktur als solche irgendwie von den Eltern der Chimäre auf diese übertragen würde. Zunächst ist eine Chimärengruppe abzusondern, die keinerlei erbliche Übertragung der Chimärenstruktur zeigt, oder bei der ein solcher Erbgang jedenfalls nicht zur Beobachtung gelangte (evt. also später Unterbringung bei einer anderen Gruppe). Diese wird als die Klasse der „zufälligen“ natürlichen Chimären bezeichnet („Perikxarpenien“, Speltoide, *Pelargonium* „Happy Thought“, *Abutilon* „Andenken an Bonn“, — die obscuratum-Formen von *Phaseolus* als Beispiel einer bedingt hierher gehörigen Chimärenform).

Die nächste Gruppe der „scheinbar erblichen“ Chimären umfaßt insbesondere buntblättrige Formen, bei denen die Frage der Übertragung von Plastiden eine Rolle spielt. Bei ihnen werden nach KRENKE nicht die Eigenschaftsanlagen (unabhängig von ihrem Sitz in Plasma oder Kern), sondern die fertigen Eigenschaften (grüne oder weiße Plastiden z. B.) im Befruchtungsvorgange übertragen. Beispiele können die Vererbungseigenschaften von *Pelargonium zonale* f. *albotunicata* und andern buntblättrigen Pflanzen bilden, wenn wir annehmen, daß tatsächlich ein Übergang von Plastiden von der Gamophase insbesondere der männlichen Gamophase auf die Zygophase erfolgt. Wie bekannt, führte CORRENS gegen die von BAUR stammende Anschau-

ung, daß die Vererbungserscheinungen bei *Pelargonium zonale* durch den Übertritt von Plastiden aus den Eltern in das Kreuzungsprodukt zu erklären sei, das Bedenken ins Feld, daß so stets aus der Kreuzung der weißen und der grünen Komponente nur einheitliche Produkte entstehen müßten. Tatsächlich aber treten außerdem Chimären auf, Pflanzen also, bei denen weißes und grünes Gewebe typisch ungleichmäßig verteilt ist, und aus denen dann weiße Sprosse usw. — auch wieder echte Periklinalchimären — hervorgehen können. CORRENS war der Ansicht, daß, wenn Plastiden von beiden Eltern auf das Kind übertragen würden, bei den in der Individualentwicklung vorkommenden Zellteilungen beide Plastidenarten, weiße sowohl wie grüne, sich nach den Zufallsgesetzen gleichmäßig auf jede aus einer Zellteilung hervorgehende Schwesterzelle verteilen müßten. KRENKE bemerkt mit Recht, daß die Verteilung nach dem Zufallsgesetz nur bei gleichartigen Individuen einer Gruppe gefordert werden kann. Die Verschiedenartigkeit der Plastiden braucht sich jedoch nicht nur in der Farbe, sie kann sich vielmehr auch bezüglich der Wanderungsgeschwindigkeit bei der Zellteilung, an der Teilungsgeschwindigkeit in verschiedenem Plasma usw. auswirken. Der auf die notwendige Geltung des Zufallsgesetzes und daher auf die gleichmäßige Verteilung der Plastidenarten gegründete Einwand CORRENS' gegen BAUR wird also zurückgewiesen, solange die Gültigkeit der Zufallsgesetze für den Sonderfall nicht sichergestellt ist. Eine gleichmäßige Verteilung des bei der Befruchtung evtl. entstandenen Plastidengemisches durch alle Zellteilungen der Ontogenese hindurch ist also demnach verhältnismäßig wenig wahrscheinlich, während dem Auftreten inäqualer Zellteilungen im Sinne KÜSTERS verhältnismäßig hohe Wahrscheinlichkeit zukommen wird.

Die Gruppe der „echt erblichen“ Chimären faßt solche Organismen zusammen, bei denen die Chimärenstruktur direkt vererbt wird. Als Beispiele führt KRENKE buntblättrige Farne, sowie *Mirabilis jalapa gilvaroseostriata* an, der er eigene Untersuchungen widmet. Sie sollen zeigen, daß die verschiedenen Chimärenkomponenten schon im Embryonalstadium der Pflanzen vorhanden sind, daß nicht erst auf einem späteren Stadium der Ontogenese eine Mutation des einen „Chimärosymbionten“ zu dem anderen an gewissen Orten seines Körpers auftritt.

Würde dies der Fall sein, so würde eine „indirekt erbliche“ Chimärenstruktur vorliegen, weil nicht das Merkmal als solches (wie bei den

„scheinerblichen“ Chimären), nicht die Chimärenstruktur unmittelbar (wie bei den „echt erblichen“ Chimären), sondern „nur die Möglichkeit, daß die Pflanze somatisch auf irgendeinem Stadium der Ontogenese mutiert“, vererbt wird. Die genetische Anlage der Mutation zur zweiten Komponente also stellt das eigentlich Übertragene dar. Hierher gehören also alle „ever sporting races“. Beispiele sind die *Myosotis*-Chimären von CHITTENDEN, die von EYSTER und von KRENKE selber untersuchten *Verbena*-Chimären, die buntblütigen *Delphinium*-Formen DEMERECS, die von KRENKE kritisch gewertet werden.

Der KRENKESchen Einteilung wohnt zweifellos ein Moment der Labilität inne, das er selber betont (S. 726). Sie ist keine solche systematische Klassifizierung, die man „schwarz auf weiß“ besitzen, und nun „getrost nach Hause tragen“ kann. Ihr Wert dürfte eben in der Betonung der gleitenden Übergänge bestehen: von den künstlichen zu den natürlichen Chimären wegen der Fragwürdigkeit einer bedingungslosen Einordnung der Kreuzungschimären bei den künstlichen; von den „scheinbar erblichen“ zu den „echt erblichen“ und „indirekt“ erblichen zufolge des Paradoxons, daß die echte Vererbung durch einen Vorgang direkter Merkmalsübertragung (der Chromosomen) bewirkt wird; von den echt erblichen zu den indirekt erblichen durch Offenbleiben der Frage, wann bei den echt erblichen die doch zweifellos nötige Spaltung der einmal (nach dem Befruchtungsvorgang) in einer Zelle vereinigten Chimärosymbionten erfolgt. Und endlich ist in der Einführung des Begriffes der indirekten Vererbung der Chimärenstruktur die Grenze zwischen der normalen Pflanze und der Chimäre fließend geworden. Wer bürgt uns dafür, daß nicht alle Blütenzeichnung, alle Blattzeichnung, ja alle Differenzierung unter diesem Gesichtswinkel gesehen werden kann oder muß? Konsequenterweise erwähnt KRENKE diese Möglichkeit sogar für verschiedene Gewebssysteme der „normalen“ Pflanze (S. 647ff.) und gibt die Methode der Hypothesenprüfung (Regeneration zu ganzen Pflanzen und Kreuzung mit der Ursprungsform) an.

Von den Kreuzungschimären aber, deren Ausgangspflanzen durch die stattfindende „vegetative Abspaltung“ die relative Selbstständigkeit der in ihnen vereinigten Komponenten beweisen, ergibt sich fernerhin ein ungezwungener Übergang zum Burdonenproblem. Die Existenz von Burdonen, Bastarden, die durch vegetative Vereinigung genotypisch verschie-

dener, somatischer Zellen entstanden sein sollen¹, wurde schon häufig behauptet, von WINKLER mit seinem *Solanum Darwinianum* zunächst wahrscheinlich gemacht, von BURGEFF für verschiedene Formen von *Phycomyces* bewiesen (Mixochimären). Neuerdings hat nun WINKLER², von dessen Bestrebungen zur Herstellung von Burdonen die gesamte moderne Chimärenforschung letztlich ihren Ausgang nahm, nunmehr die Herstellung von Burdonen auch für höhere Pflanzen wohl endgültig sichergestellt.

Die WINKLERSche Arbeit bedeutet einerseits einen gewissen Abschluß, indem sie uns vor die Tatsache stellt, daß Burdonen tatsächlich existenzfähig sind, wenn auch zunächst nur als Teilgewebe einer Chimäre, andererseits eröffnet sich mit diesem Nachweis ein außerordentlich wichtiges und interessantes Problemgebiet. Es seien die rein experimentellen Ergebnisse der Arbeit vorangestellt. Unter zahlreichen Regeneraten aus dem Kallus von Querschnittswunden an Pfropfstellen (*Solanum nigrum* mit *Solanum lycopersicum* vereinigt) traten 1929 zwei Sprosse auf, die äußerlich dem *Sol. tubingen* (*Sol. nigrum* innen, bedeckt von *Sol. lycopersicum*-Epidermis, haplochlamyde Chimäre) also zwar ähnelten, in bestimmten Merkmalen aber von ihm abwichen. Weitere Untersuchung rechtfertigte die Bezeichnung der Epidermien dieser Sprosse als Burdonen (*Burdo X* und *Burdo Ch*). Die auffälligsten Abweichungen waren die Hemmungserscheinungen an den für *S. lycopersicum* charakteristischen Drüsenhaaren und offenbar damit im Zusammenhang stehend das Fehlen des Tomatenriechstoffes, das Fehlen oder die geringe Ausbildung der Zottenhaare. In den bisher geschilderten Ausfallerscheinungen gegenüber *Solanum tubingen* und seiner *lycopersicum*-Epidermis stimmen die neuen Chimären bzw. ihre Epidermen im wesentlichen überein. Außerdem aber zeigte *Burdo Ch* gewisse Eigenschaften, die ihn nicht nur von dem Tomatencharakter entfernen, sondern ihn dem *Solanum nigrum* positiv nähern. Besonders auffällig ist hier das Auftreten weißer Blüten, wie sie *Solanum nigrum* hat, statt gelber Blüten wie bei *Solanum tubingen* und *Solanum lycopersicum* sowie das Fehlen der Blattzähnelung. Andererseits handelt es sich keinesfalls um Sprosse, die durch und durch aus Burdonengewebe be-

¹ Es sei hier kurz darauf hingewiesen, daß in dem RUDLOFFSchen Sammelreferat bei der Begriffsbestimmung der Pfropfbastarde die Betonung der vegetativen Vereinigung somatischer Zellen unterblieb.

² Planta 21 (1934).

stehen, sondern auch hier um haplochlamyde Chimären. Und zwar war das gesamte von der Epidermis eingeschlossene Gewebe offensichtlich reines *Sol. nigrum* wie aus den vielfach bei Chimären vorkommenden Rückschlägen hervorging.

Die Entscheidung, ob eine spezifisch modifizierte Tomatenepidermis vorliege, oder eine Epidermis von Burdonencharakter, erfordert die Kenntnis der Chromosomenzahlen: diese betragen in der Epidermis „Burdo X“ 52—56, „Burdo Ch“ 25—26, bei *Solanum lycopersicum* $2n = 24$, bei *Sol. nigrum* $2n = 72$. Von den verschiedenen Möglichkeiten einer Entstehung von Zellen mit solchen Chromosomenzahlen hält WINKLER folgende für am wahrscheinlichsten:

Bei Burdo X besteht der Chromosomensatz aus einem tetraploiden Satz von Tomatenchromosomen (48) vermehrt um 4—8 Chromosomen von *Solanum nigrum*.

Die Chromosomenzahl 25—26 des Burdo Ch ist am ehesten entstanden zu denken aus 24 *lycopersicum*-Chromosomen, denen 1—2 *nigrum*-Chromosomen hinzugefügt wurden.

WINKLER betont, daß für eine Entscheidung des gesamten Fragenkomplexes das geeignetste Vergleichsobjekt, der generative Bastard von *Sol. lycopersicum* und *Sol. nigrum*, fehlt, da er bisher nicht hergestellt werden konnte. Aber damit erhöht sich unser Interesse an den erzielten Resultaten: Scheint es doch möglich zu sein, durch vegetative Verschmelzung zu Kreuzungsprodukten zu gelangen, die bisher in keiner Weise „mittels sexueller Kreuzung erhalten werden konnten.“

Freilich betont WINKLER den Unterschied des Vorganges, der zu seinen entwicklungsfähigen „Somatozygoten“ führt, von dem der echten sexuellen Befruchtung und dem der „Somatogamie“, wo im normalen organischen Gewebe beliebige haploide Körperzellen als Stellvertreter differenzierter Gameten verschmelzen: Hier bedeutet die Verschmelzung Entwicklungsanregung, bei der Burdonenbildung ist als anregendes Moment wohl der Wundreiz anzunehmen. Wieweit aber auch bei der normalen Befruchtung der „Wund“reiz mitwirkt, kann hier nicht erörtert werden; vielmehr sei auf KRENKEs Bemerkungen über diese Frage hingewiesen (S. 149/150).

Viele der Fragen, deren Lösung wir von der Entstehung der WINKLERSchen Burdonen erhoffen, werden erst ihre Lösung finden können, nachdem der Aufbau einer ganzen Pflanze aus Burdonengewebe oder mindestens einer diplochlamyden Chimäre mit zwei Burdoschichten

gelingen sein wird, einer Chimäre also, von der wir Sexualzellen des Burdo erwarten können.

So sei hier nur auf einige der interessantesten von WINKLER angeschnittenen Fragen hingewiesen, wie z. B. auf diejenige, inwieweit außer dem Kern noch Plasma und Plastiden beider „Eltern“ an dem Aufbau der Burdonenzelle teilnahmen. WINKLER lehnt jedenfalls die Vermischbarkeit artfremder Plasmen bis auf weiteres ab. Damit nehmen dann auch wohl die BURGEFFSchen Mixochimären eine Sonderstellung ein, die sie von den Burdonen zu trennen scheint. Andere interessante Hinweise WINKLERs beziehen sich auf die Möglichkeit, aus dem Verhalten von Burdonen auf Dominanz- und auf Koppelungsverhältnisse schließen zu können. Für alle diese Probleme sei auf WINKLERs Arbeit hingewiesen, ohne zu ihnen hier im einzelnen Stellung zu nehmen. Ebenso soll die WINKLERsche Behandlung des *Crataegomespilus*problems nur weiter unten kurz Erwähnung finden unter Betonung der grundsätzlichen Übereinstimmung zwischen WINKLER und KRENKE, hinsichtlich der Ablehnung der sogenannten „spezifischen Beeinflussung“ der Chimärenepidermis durch das darunterliegende Gewebe.

Danach handelt es sich heute bei den Burdonen schon nicht mehr, wie noch BAUR (1930) in seiner Einführung in die Vererbungslehre sagt, um „rein hypothetische Gebilde“.

Es ist keine Frage, daß der hiermit gekennzeichnete Stand des Burdonenproblems für die praktische sowohl wie für die theoretische Genetik von höchster Wichtigkeit ist. Gelingt es tatsächlich, durch die Einflüsse chirurgischer Eingriffe in das Pflanzenleben derartige Bastarde mit einiger Regelmäßigkeit zu erzeugen, so würde man auf einem direkteren Wege als bisher zu neuen Genom- und Plasmonkombinationen bei Pflanzen gelangen können. Eine so erzeugte „F₁“ würde sofort das fertige Resultat darstellen können. Methodische Voraussetzung ist in jedem Falle das Bestehen einer Pfropfung, also die Möglichkeit ihrer Herstellung. Doch ist die Pfropfung nicht nur in dieser Hinsicht züchterisch von Interesse.

Das Pfropfverhältnis stellt nicht nur methodisch die Vorbedingung zur Herstellung gewisser Chimärenformen dar, die allgemein als solche anerkannt sind, sondern letztlich kann jedes beliebige Pfropfverhältnis geradezu als ein Sonderfall einer künstlich herbeigeführten Chimärosymbiose angesehen werden. Es steht nichts im Wege — abgesehen von dem praktischen Bedürfnis einer Klassifizierung —, jede Okulation z. B. als eine künstlich hergestellte

Sectorialchimäre zu betrachten. Auch hier also sind die Übergänge gleitend. Dadurch werden Ergebnisse, die hinsichtlich des Pfropfverhältnisses gültig sind, auf das Chimärenverhältnis übertragen werden können und umgekehrt, wenn auch mit Vorbehalten, da der Kontakt der Symbionten bei einer Chimäre eben doch außerordentlich viel enger ist als bei den meisten einfachen Pfropfsymbiosen, welche gewöhnlich als solche, nicht als Chimärosymbiose, bezeichnet werden.

Dem Genetiker liegt hier die Frage am nächsten, wieviel von den stets wieder auftauchenden Angaben zu halten sei, daß die Partner eines Pfropfverhältnisses einander in ihrem Erbverhalten beeinflussen. Eine derartige Behauptung geht dahin, daß die Nachkommen eines Pfropfreises der Unterlage ähnlicher seien, als die Nachkommen desselben Reises wären, wenn es als selbständige Pflanze gezogen wurde (s. insbesondere die Arbeiten von DANIEL). Eine andere Behauptung besteht darin, daß das Reis selber unter der Einwirkung der Unterlage sich in seinem morphologischen Verhalten dieser nähere oder umgekehrt. KRENKE betont mit Recht, unter Bestätigung der von RUDLOFF referierten Bedenken WINKLERS, daß alle bisher dahingehenden Angaben der nötigen Kontrollexperimente als Stützen ermangeln. Insbesondere ist zu berücksichtigen, daß die Pfropfpartner einander verwandtschaftlich verhältnismäßig nahestehen. Sie zeigen also die sogenannte Parallelvariation, für welche KRENKE folgende Regel (sein „Gesetz der verwandten Abweichungen“) aufgestellt hat:

„Allgemein kann (nicht „muß“) jedes Individuum einer natürlichen systematischen Einheit in seiner individuellen, modifikativen und mutativen Variabilität eins oder mehrere Merkmale aufweisen, welche die gegebene Einheit nicht charakterisieren, zugleich aber für andere verwandte systematische Einheiten derselben oder sogar einer höheren systematischen Ordnung spezifisch sind. Diese Erscheinung beruht auf der gemeinschaftlichen Abstammung der untersuchten Einheiten. Ein höherer Verwandtschaftsgrad zweier verschiedener Einheiten trägt zu der erwähnten Transgression ihrer Merkmale bei.

Dies gilt: 1. Für Rassen einer Art;

2. für Arten einer Gattung;

3. für Gattungen einer Familie;

4. für Familien einer Reihe.“ (KRENKE S. 498.)

Wird die in dieser Regel ausgedrückte Tatsache ähnlicher modifikativer und mutativer Abweichungen bei verwandten Pflanzen bei der Auswertung von Pfropfexperimenten über unser Problem nicht berücksichtigt, so ist es klar, daß Fehlschlüsse unterlaufen können. Man kann

daher mit KRENKE einig gehen, wenn er sagt (KRENKE, S. 501):

„Die Übertragung genotypischer Eigenschaften von der Unterlage auf das Reis und umgekehrt, sowie auch irgendwelche spezifische gegenseitige Beeinflussung zwischen ihnen ist weder bewiesen noch wahrscheinlich. Wenn einige latente Eigenschaften des Reises gerade auf der bestimmten Unterlage hervortreten, so ist das in gutem Einklang mit unserer Vorstellung von der Variabilität der Pflanzen und damit auch des Reises einer Pfropfung. Wenn auch tatsächlich bisher eine bestimmte Variation an einem Reis nur auf einer bestimmten Unterlage erhalten werden kann, so ist es theoretisch als möglich anzusehen, daß derselbe Bedingungskomplex auch unabhängig von der Unterlage synthetisch hergestellt werden kann („Pseudospezifischer“ Einfluß der Unterlage).“

Und weiter unten:

„Eine bestimmte, ihrem Wesen nach jedoch nicht klare Kombination von Bedingungen ruft die Auslösung der möglichen Variationen hervor.“

Damit ist zugleich gesagt, daß selbstverständlich die Partner einer Pfropfung einander beeinflussen, daß für jeden Partner die Umwelt in einem Pfropfverhältnis gegenüber dem Leben ohne Pfropfpartner eine andere wird. Abgelehnt wird dagegen nicht nur die direkte spezifische Veränderung der Nachkommenschaft des Reises in Richtung einer Angleichung an den Typus der Unterlage, sondern auch eine solche direkte spezifische Beeinflussung des Reises selber, eine notwendige Erwerbung von Eigenschaften des anderen Pfropfpartners also. Ehe nun die Frage behandelt wird, welcher Art die besonderen Beziehungen der Pfropfsymbionten zueinander sind, ist zu klären, ob das in jedem Fall engere Abhängigkeitsverhältnis der Chimärenpartner bis zu der für die einfache Pfropfung abgelehnten direkten spezifischen Bewirkung modifikativer oder mutativer Natur führen kann.

Der bekannte *Crataegomespilus Asnieresii* z. B. wurde eine Zeitlang u. a. von HABERLANDT für einen Burdo gehalten. BAUR hatte behauptet, daß *Crataegomespilus asnieresii* eine Periklinalchimäre darstelle, bei der die Epidermis von *Mespilus germanica*, das Innere von *Crataegus monogyna* geliefert würde. Nun wurde gefunden, daß die morphologischen Merkmale der Epidermis z. T. mit denen der angenommenen inneren Komponente im nichtchimären Zustande übereinstimmen, was zunächst für den Burdonencharakter spricht. Dann stellte sich aber heraus, daß die Sämlinge der fraglichen Form reine *Crataegus monogyna* waren und daß „die Epidermis von *Crataegus monogyna* einfach eine Altersvariabilität hat, und daß eine der Varianten dieselbe Form darstellt, welche wir im allgemeinen bei erwachsenen *Mespilus germanica*

finden". (KRENKE, S. 664.) Auch hier gibt es also einen Formparallelismus, der zu berücksichtigen ist. Trotzdem bleibt das Auftreten von *Crataegus-monogyna*-Merkmalen in der *Mespilus*-Epidermis der Chimäre ein Problem, das noch zu erklären ist. HABERLANDT stellte u. a. den Standpunkt, daß spezifische Stoffwechselprodukte die histologische Entwicklung direkt beeinflussen können, derart, daß in den Geweben jeden Partners latente Merkmale geweckt würden, die in dem beeinflussenden Partner normalerweise zur Ausbildung kämen, als möglich hin. KRENKE erscheint diese Deutung nur als „mehr oder weniger“ annehmbar. Er ist höchstens geneigt, eine „pseudospezifische“ Beeinflussung für möglich zu halten, und aus seinen eigenen Arbeiten über die Epidermisvariabilität bei *Solanumchimären* ist wohl der Schluß zu ziehen, daß zwar eine Abhängigkeit der Variabilität (besser der Variationsbreite) der Epidermis von der Natur der anliegenden Schichten besteht, aber keine unbedingte Abhängigkeit der Form der Epidermiszellen im Sinne direkter spezifischer Beeinflussung mit eindeutiger Notwendigkeit des Erfolgs. Vielmehr hat man zu berücksichtigen, daß die endgültig entstehende Form das Resultat des entwicklungsmechanischen Zusammenwirkens der beiden Komponenten ist. Daß hierbei eine Mitwirkung von chemischen Einflüssen nicht ausgeschlossen ist, ist klar. Auch WINKLER weist in seiner oben zitierten neuen Burdonenarbeit darauf hin, lehnt aber ebenfalls eine spezifische Beeinflussung im Sinne einer Übertragung von Merkmalen des einen Partners auf den anderen offensichtlich ab.

Unberührt von dieser Ablehnung einer direkten, man könnte sagen, „gleichrichtenden“ spezifischen Beeinflussung der Pfropfpartner und Chimärenpartner durcheinander bleibt die Möglichkeit, daß das Sexualgeschehen in einem der beiden Symbionten durch die Gegenwart des anderen beeinflußt werden könnte. KRENKE selbst empfiehlt z. B. die Angaben des russischen Züchters MITSCHURIN dringend einer ernsthaften Nachprüfung. Gedacht ist hierbei vor allen Dingen an die MITSCHURINSche Methode der „vegetativen Annäherung“. Nach dieser Methode soll die Kreuzbarkeit sonst schwer oder nicht kreuzbarer Arten oder Sorten erzielt werden können, wenn man zunächst den einen gewünschten Elter mit einer beliebigen andern Rasse genetisch verbindet, um „den normalen Aufbau seines Organismus zu erschüttern“ (nach GORSCHKOW, einem Schüler MITSCHURINS). Der erhaltene Zwischenbastard wird auf den anderen

gewünschten Elter gepfropft. Das vegetative Zusammenleben beider zu kreuzenden Organismen soll die spätere Bastardierung ermöglichen helfen. MITSCHURIN habe auf diesem Wege einen Bastard *Sorbus aria* mal *Pirus communis* erhalten und hoffe so auch zu einem Bastard *Pirus malus* mal *Pirus communis* zu gelangen.

KRENKE stellt mit Recht die Möglichkeit einer günstigen Beeinflussung des Kreuzungsexperimentes durch diese Methode als eine Möglichkeit unter vielen hin, die sich daraus ergeben, daß eben der Organismus im Pfropf- oder Chimärenverhältnis Varianten seines Verhaltens zeigen könne, welche ohne die Pfropfung uns unbekannt bleiben würden. Der an sich möglichen Beeinflussung der Blütezeit wird hier ein wesentlicher Einfluß einzuräumen sein. Und zweifellos stellt sie eine Änderung im generativen Geschehen der Pflanze dar, welche für die Bastardierung von ausschlaggebender Bedeutung sein kann.

Wesentlich weitergehend als die Angaben und Schlüsse MITSCHURINS über die Pfropfung in ihrer Auswirkung auf die Fortpflanzungsbiologie der Pflanze sind diejenigen KOSTOFFS, welche KRENKE kritisch referiert.

Nach KOSTOFF ergeben sich bei der Reduktionsteilung z. B. von *Nicotiana rustica* und *Nicotiana Langsdorffii* auf *Solanum nigrum* und von *Nicotiana Tabacum* auf *Datura Wrightii* gepfropft, Unregelmäßigkeiten, die Abweichungen in der Ausbildung der Pollen und also evtl. der aus der Befruchtung entstehenden Nachkommenschaft zur Folge haben. KOSTOFF stellt sich die Störung der Reduktionsteilung im Reise so vor: Spezifische Antisubstanzen der Pfropfkomponenten bedingen eine Erhöhung der Plasmaviscosität in den beiden Komponenten. Unter solchen Bedingungen verzögert sich das Auseinanderweichen der Chromosomen zur Zeit der Anaphase, denn sie müssen in einem zäheren Milieu als bei normalen Bedingungen sich bewegen, während die Telophase, Chromatolysis und die Bildung der Kernhülle unabhängig vom Auseinanderweichen der Chromosomen im Gebiete der erhöhten Viscosität nach der Prophase im gleichen Zeitabschnitt wie bei normalen Bedingungen verlaufen. Auf diese Weise schließen die sich bildenden Kerne die Chromosomen in dem Zustand ein, in welchen sie sich gerade in dem Moment befanden. Dadurch kommt es zu einer Reihe karyologischer Abweichungen. Im Jahre 1929, S. 66, schreibt KOSTOFF, daß „about the nature of the antigens and antibodies in the plant one can say very little“ (KRENKE S. 535). KRENKE weist darauf hin, daß KOSTOFF

selbst an anderer Stelle angibt, Störungen der Meiosis mit Hilfe von Düngungs- und Beleuchtungsmaßnahmen erhalten zu haben, daß auch also offenbar höchst „unspezifische“ Einwirkungen den gleichen Erfolg zeitigen können, für den im Falle der Pfropfung eine „spezifische“ Ursache gefordert wird. Wie dem auch sei, jedenfalls handelt es sich auch hier keineswegs um spezifische Erwerbung der Eigenschaften der Unterlage durch das Pfropfreis oder umgekehrt im Sinne einer direkten Übertragung.

Mit der Frage aber, ob KOSTOFFS Deutung der Tatsachen anderweitig experimentell unterbaut ist, begeben wir uns in das wichtigste Gebiet der stoffwechselphysiologischen Beziehungen zwischen Transplanto- und Chimärosymbionten, ein Gebiet, das auch den Genetiker stark interessieren kann, da kein Hinderungsgrund besteht, hier Beziehungen zu sehen zu den eigentümlichen Erscheinungen der Stoffwechselbeziehungen zwischen einem Bastardembryo und seiner Mutterpflanze. Prinzipiell kann hier von einer Art vorübergehender Chimärosymbiose gesprochen werden. Und es liegt nahe, bei Fällen von Unverträglichkeit (s. die LAIBACHSchen Leinkreuzungen) eine stoffwechselbiologische Grundlage anzunehmen, wenngleich auch hier (s. oben) eine rein entwicklungsmechanische Wechselwirkung im günstigen oder ungünstigen Sinne nicht ausgeschlossen werden kann¹. KOSTOFF selbst weist auf die Beziehungen zwischen Pfropfsymbiose und dem Verhältnis Bastardembryo zu Bastardmutter hin und erklärt Störungen in der Entwicklung eines Bastardembryo ähnlich wie Störungen in der Reduktionsteilung in einem auf eine fremde, spezifisch ungeeignete Unterlage gepfropften Reise².

Welches sind also die Grundlagen der KOSTOFFSchen Angaben, welches die Ergebnisse der Nachuntersuchungen oder Paralleluntersuchungen des Problems? Es sind hier außer der KRENKESchen Kritik³ vor allen Dingen, außer den Arbeiten KOSTOFFS selber, diejenigen SILBERSCHMIDTS⁴, CHESTERS⁵, WILHELMS⁶ und eine kleine Mitteilung des Verfassers dieser Darstellung⁷ zu nennen.

Wenn das Reis unter dem Einflusse der Unterlage Antikörper gegen dieses, oder die Unterlage

gegen das Reis Antikörper bildete, welche dann Unregelmäßigkeiten im vegetativen oder generativen Geschehen bewirken, so würde dies eine Analogie zu dem Verhalten des Tierkörpers darstellen, die von höchstem Interesse wäre. Tatsächlich sind in anderem Zusammenhang Gründe für die Möglichkeit einer solchen Annahme beigebracht worden¹. Ob aber wirklich eine völlig hinreichende Analogie mit den tierischen Immunitätsvorgängen vorliegt, kann noch nicht entschieden werden. Im Falle des Pfropfverhältnisses müßten aus dem einen Partner in den anderen spezifische Stoffe übertreten („Antigene“), am ehesten Eiweißkörper. Der die Antigene empfangende Partner müßte gegen diese spezifische Antikörper bilden. Die Reaktion der Antigene, die neu einwandern, mit den gebildeten Antikörpern — oder die Reaktion der z. B. in der Unterlage gegen Reisantigene gebildeten Antikörper, die ins Reis eingewandert sind, mit den dort reichlich vorhandenen Antigenen — müßte auf das Zellgeschehen in der vegetativen oder generativen Phase verändernd eingreifen. Außerdem aber müßten Reis und Unterlage hinreichend voneinander eiweißchemisch unterschieden sein; denn nach den tierphysiologischen Untersuchungen wird ein Körper nur auf fremde Antigene mit Antikörperbildung reagieren (im allgemeinen, von speziellen Fällen, wie z. B. der Syphilisdiagnose, möglicherweise abgesehen).

Diese Voraussetzungen sind also zu klären: 1. die hinreichende Antigenverschiedenheit der Partner, 2. die Wanderungsfähigkeit der Antigene, 3. die reaktive Verarbeitung etwa eingewandelter Antigene im Sinne einer Antikörperbildung, 4. die physiologische Bedeutsamkeit einer Einwirkung von Antigen-Antikörperreaktionen auf das pflanzliche Zellgeschehen.

Was zunächst die erste Voraussetzung angeht, so ist sie meines Wissens bisher von denjenigen, die über das Problem der „Pfropfimmunität“ Arbeiten veröffentlicht haben, nicht berücksichtigt worden. Die Voraussetzung wäre mit serologischen Methoden zu prüfen und kann im allgemeinen als erfüllt gelten, wenn die Pfropfsymbionten verschiedenen systematischen Gattungen angehören. Sie wurde in einer jedoch vorläufig abgebrochenen Arbeit einer Schülerin des Verfassers über Cucurbitaceenpfropfungen untersucht.

Über die Wanderungsfähigkeit hochmolekularer Stoffe im Pflanzenkörper, insbesondere von Zelle zu Zelle, wissen wir bislang sehr wenig.

¹ S. bei FISCHER u. GÄUMANN und den übrigen bei KRENKE für diese Frage zitierten Autoren.

¹ Vergl. MÜNTZINGS Betrachtungen anlässlich seiner Galeopsisuntersuchungen. *Hereditas* 14 (1930).

² S. KRENKE S. 581.

³ S. KRENKE S. 847/48.

⁴ S. die bei KRENKE zitierten Arbeiten u. *Planta* 22 (1934).

⁵ S. bei MORITZ in KRENKE 1933.

⁶ WILHELM: *Bact. Centr.-blatt* Abt. 2, 89 (1933).

⁷ Zitiert im Anhang zum KRENKESchen Werk.

Ich selber habe¹ wahrscheinlich gemacht, daß Eiereiweiß durch die unverletzte Wurzel von *Vicia Faba*-Pflanzen aufgenommen und in die Blätter transportiert wurde. Außerdem haben noch EAST und WHITE² über ein ähnliches Problem an *Halicystis*- und *Valoniazel* gearbeitet. Im übrigen sind wir auf indirekte Beweise angewiesen. COCA³ wies die Durchdringung tierischer Membranen, von Pergament und Kollodiumhäuten durch Eiweißkörper nach. MACHEBOEUF und SØRENSEN⁴ haben bei Elektrodialyseversuchen das Durchdringen von Eieralbumin durch Collodiummembranen beobachtet. HÖBER⁵ hat die Aufnahme normalerweise nichtpermeierender Stoffe in die Pflanzenzelle unter der Einwirkung elektrischer Ströme erzwungen. LIESEGANG und MASTBAUM⁶ haben das Eindringen von Hämoglobin in Gelatinehäute gefunden. Unabhängig davon fand MORITZ die Permeation von Eieralbumin durch Gelatinemembranen, wie sie RUHLAND als Modelle des semipermeablen Systems der Pflanzenzelle verwendet hat⁷. Galten diese Angaben insbesondere für Eiweißkörper, so ist weiter zu erwähnen, daß KRENKE (S. 698ff.) den hochbedeutsamen Nachweis führte, daß Anthocyan oder Anthocyanvorstufen aus den Geweben eines Chimärenpartners (*Solanum memphiticum*) in Zellen des anderen Chimäresymbionten (*Solanum lycopersicum*) übertreten können. Ferner ist zu erwähnen, daß KRENKE in einigen seiner Pfropfungen den anatomischen Nachweis direkter Siebröhrenverbindung zwischen den Pfropfpartnern führte. Findet aber überhaupt eine Massenströmung gelöster Eiweißkörper in der Pflanze statt, so dürften Siebröhren der Ort der Wanderung sein. Überblicken wir das Gesagte, so will es erscheinen, als ob unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete der zu fordernden Voraussetzung günstig seien.

Die Behandlung der dritten Voraussetzung bedeutet eine Aufrollung der gesamten Frage der Antikörperbildung bei Pflanzen, also der Existenz einer erworbenen pflanzlichen Immunität im Sinne der Tierpathologie. Abgesehen von mehr parasitologisch ausgerichteten Arbeiten (s. oben) kommen hier vor allen Dingen die Untersuchungen KOSTOFFs und seiner Kritiker in Frage. KOSTOFF fand, daß nach verschieden-

artiger Gewinnung und Vorbehandlung Preßsäfte und Extrakte aus einem Pfropfpartner vermischt mit den Extrakten von Individuen der Art, die den andern Pfropfpartner lieferte, die jedoch auf eigenen Wurzeln wuchsen, eine Fällung ergeben, die ausbleibt oder weniger stark ist, wenn die spezifisch miteinander reagierenden Pflanzen nie in einem Pfropfverhältnis zueinander gestanden haben. Eine solche Fällung (Präcipitation) ist jedoch eine der wichtigsten Nachweismethoden tierischer Antikörper in der Tierpathologie. KOSTOFF zog nun den Schluß, daß auch er Antikörperreaktionen, und zwar pflanzliche, beobachtet habe. KRENKE (S. 848) macht wahrscheinlich, daß die beobachteten Fällungen bei KOSTOFF innerhalb der normalen Variationsbreite dieser Erscheinung bleiben. SILBERSCHMIDT¹ findet ebenfalls Fällungen, vermag die Deutung der Erscheinungen als Antikörperreaktionen jedoch nicht sich zu eigen zu machen, ohne sie zunächst völlig abzulehnen. CHESTER² findet Fällungen, nimmt sie zunächst auch als Immunitätsreaktionen an, muß sie dann aber als Calciumoxalatfällungen erkennen. WILHELM³ kann ebenso wenig wie die übrigen Nachuntersucher das Vorkommen von Fällungen unter den von KOSTOFF beschriebenen Verhältnissen in Abrede stellen; doch seine gründliche Untersuchung führt ihn zur Ablehnung der von KOSTOFF gezogenen Schlüsse. Ich selbst habe in Voruntersuchungen an Cucurbitaceenpfropfungen (s. oben) keinerlei Fällungen überhaupt wahrnehmen können, obgleich die Voraussetzung der hinreichenden Antigenverschiedenheit mit positivem Erfolg geprüft war. Danach scheint die Frage, ob das Pfropfverhältnis zu Antigen-Antikörperreaktionen führe, bisher jedenfalls nicht im positiven Sinne entschieden zu sein. Doch deutet SILBERSCHMIDT⁴ in seiner letzterschienenen Arbeit einen Weg an, der vielleicht noch zu erfreulichen Ergebnissen führt: die fermentchemische Untersuchung der Pfropfstelle, insbesondere die vergleichende Feststellung der proteolytischen Tätigkeit der Verwachsungsgewebe bei Pfropfungen näher und entfernter verwandter Partner vermag uns allerdings vielleicht weiterzubringen.

Nach diesem verhältnismäßig unbefriedigenden Ausklang unserer Betrachtungen über pflanzliche Antikörperbildung überhaupt können wir uns bezüglich der vierten Voraussetzung

¹ S. KRENKE S. 871ff. oder Dtsch. Botan. Gesellschaft 1931.

² EAST u. WHITE: J. gen. Physiol. 16 (1933).

³ COCA: J. of Immun. 19 (1930).

⁴ S. KRENKE S. 877.

⁵ S. MORITZ in KRENKE S. 871ff.

⁶ Nach K. STERN, Pflanzenthermodynamik 1933.

⁷ S. MORITZ in KRENKE S. 877.

¹ S. bei MORITZ in KRENKE 1933, S. 871ff.

² S. bei MORITZ in KRENKE 1933.

³ WILHELM: Zbl. Bakter. 2, 89, (1933)

⁴ SILBERSCHMIDT: Planta 22 (1934).

kurz fassen: Wir wissen über die Aufnahme von Antikörpern (jetzt: von Tieren gebildeten) in die Pflanzenzelle so gut wie nichts, ebensowenig über die Reaktionen der Pflanzenzelle auf Antikörper, die gegen tierische Eiweißkörper gerichtet sind. Eigene Versuche ergaben bisher durchaus zweifelhafte Resultate. Grundsätzlich ist jedoch eine Aufnahme von Antikörpern, ihre Einwirkung auf das Pflanzenleben nicht ausgeschlossen. In der generativen Sphäre, die den Genetiker ja insbesondere interessiert, könnte man dann vielleicht mit ähnlichen Ausfalls-

KRENKE zählt nicht weniger als 20 verschiedene praktische Ziele auf, die auf dem Wege der Pfropfung angestrebt und erreicht werden können. Kaum eines von diesen Zielen dürfte für den Pflanzenzüchter vollkommen bedeutungslos sein. Nur wenige Beispiele sollen hier genannt werden. Allgemein bekannt ist die Art, wie der Winzer sich von der Anfälligkeit der Reben gegen *Phylloxera* relativ unabhängig

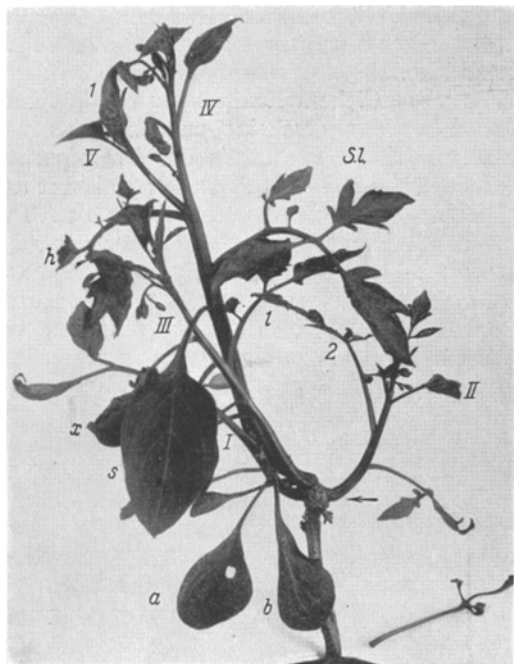


Abb. 1. Dichlamyde Chimäre aus *Solanum memotiticum* (außen) und *Sol. lycopersicum* (innen) vor der Frosteinwirkung. Bei *S. lycopersicum* freies Tomatenblatt.

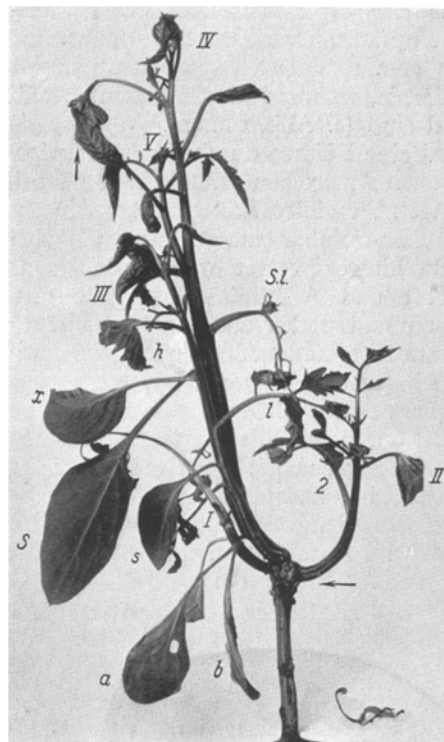


Abb. 2. Siehe Abb. 1. Nach der Frosteinwirkung. Tomatenblatt *S. lycopersicum* erfroren.

erfolgen rechnen, wie sie nach GUYER und SMITH¹ angeblich bei Kaninchen erhalten werden infolge Injektion von bestimmten Antiorganseren.

Wie wir sehen werden, ist mit den bisher behandelten Problemen die direkte Bedeutung unseres Gebietes für die Genetik nicht erschöpft. Mittelbare Bedeutung haben Pfropfungen und Chimärenherstellung insofern, als sie Hilfsmethoden darstellen, die gelegentlich gestatten, ein in mancher Hinsicht züchterisch wertvolles Produkt, das jedoch Mängel aufweist, die züchterisch noch nicht behoben sind — vielleicht auch nicht behoben werden können —, dennoch verwertbar zu machen.

¹ GUYER u. SMITH: J. of exper. Zool. 1920.

macht, indem er Kulturreben auf unanfällige Unterlagen pfpft, dem genetischen Mangel seiner Rebensorten also durch diese Maßnahme — mag sie immerhin züchterisch gesehen ein Provisorium darstellen — abhilft. Aber wie Krankheitsanfälligkeit auf verschiedenen Böden verschieden ist, ist sie anders bei gepfropften als bei ungepfropften Pflanzen. Die Pfropfung stellt eine neue ausnutzbare Standortsbedingung dar. Verlockend erscheint der Weg, eine gegen eine bestimmte Pilzart anfällige Pflanze durch Umgebung mit einer unanfälligen Epidermis (Überführung in eine Chimäre also) Schutz zu verleihen¹. KRENKE weist mit Recht darauf hin, daß das häufige Durchbrechen der inneren

¹ Vergl. hierzu auch RUDLOFFS Sammelreferat.

Chimärenkomponente nach außen diesen Bestrebungen eine Grenze setzt (S. 680). Der Schädigung durch Krankheit können wir die durch Frost anreihen. Die im Pfropf- oder Chimärenverhältnis möglicherweise gegebene Änderung der osmotischen Werte kann eine frostempfindliche Pflanze unempfindlich machen¹. KRENKE führt ferner ein außerordentlich ein-drucksvolles Beispiel für seine Chimäre *Solanum memphiticum-lycopersicum* an: Die Chimäre mit *memphiticum*-Epidermis überdauert Frost, der Tomatenpflanzen vernichtet, ein freies Blatt der reinen Tomate, das sich an der Chimäre bildete, ist erfroren, während die Chimärenblätter noch gesund sind (s. Abb. 1 u. 2).

Wird eine Pflanze durch ihren Pfropfpartner am frühen Austreiben gehindert, so kann ihr so eine Art „Pseudofrostfestigkeit“ verliehen werden, indem sie über eine gefährliche Nachtfrostperiode hinweggerettet wird². Bodeneinflüsse (Acidität und Alkalinität usw.) können den Anbau irgendwelcher Kulturpflanzen unmöglich machen. Pfropfung auf eine unempfindliche aber kulturell sonst minderwertige Rasse vermag den Anbau zu ermöglichen³.

Es ist unmöglich, hier für jeden einzelnen Fall der Pfropfung als Hilfs- und Ergänzungsmethode der Züchtung Beispiele anzuführen. Es mag genug sein, jene Aufzählung anzufügen, die KRENKE im Anschluß an das 1810 erschienene Werk von THOUIN gibt:

„1. Die Wurzel einer Art oder Rasse durch die Wurzel einer beliebigen andern Art oder Rasse zu ersetzen, so daß das Reis auf diese Art Bedingungen überstehen kann, welche es auf eigenen Wurzeln nicht überstehen können würde.

2. Zum Zwecke der Beeinflussung des Wurzelsystems der Unterlage.

3. Zum Zwecke einer Bewurzelung von Sprossen, welche sich normalerweise schlecht bewurzeln.

4. Zum Zwecke der Fortpflanzung aufspaltender hybrider Rassen ohne weitere Mendelspaltung.

5. Zur Vermehrung solcher Sorten, welche durch Knospenmutation entstanden sind.

6. Veränderung der Nachkommenschaft des Reises.

7. Beschleunigung oder Verzögerung des Anfangs des Blühens und des Fruchtwachstums.

8. Veränderung der Lebensdauer beim Reis.

9. Veränderung des vegetativen Charakters des Reises.

10. Um einen Kreuzungserfolg in speziellen Fällen sicher zu stellen.

11. Zwecks Veränderung anatomischer Strukturen von Reis und Unterlage.

12. Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen parasitäre und nicht parasitäre Krankheiten.

13. Verbesserung bestimmter Eigenschaften der Früchte des Reises.

14. Erhöhung der Frostwiderstandsfähigkeit des Reises.

15. Umwandlung von Dioicae in Monoicae.

16. Restauration der Krone des Reises.

17. Schaffung einer dekorativen Krone.

18. Verstärkung der Ernährung einzelner Früchte.

19. Rettung schwacher Sämlinge oder einzelner Zweige.

20. Gewinnung von Chimären.“

Ob dabei diese Aufzählung auch nur annähernd alle Möglichkeiten erschöpft, bleibe dahingestellt.

Haben also Chimären und Pfropfungen eine teils mittelbare teils unmittelbare Bedeutung für die Genetik, so dürfte hier auch die Frage, unter welchen Bedingungen ein solches Verhältnis zustandekommt, kurz behandelt sein.

Von wesentlichem Einfluß für das Gelingen einer Pfropfung erscheint zunächst das verwandtschaftliche Verhältnis der Pfropfpartner zueinander¹. Dieses ist allgemein anerkannt und vielleicht allgemeiner anerkannt als den Tatsachen entspricht. Denn die Pfropfung zeigt nach den neuen Untersuchungen, die KRENKE veröffentlicht, alles andere als eine eindeutige Verwandtschaftsreaktion zu sein. SIMON war wohl der erste, der eine Pfropfung von Angehörigen verschiedener systematischer Familien genauer durchuntersuchte und bei seiner Pfropfung *Solanum melongena* auf *Iresine Lindeni* anatomisch tracheidale Verbindung nachweisen konnte. KRENKE² führt eine Liste von nicht weniger als 15 interfamiliären Pfropfungen an, die GLADKOW, ein Mitarbeiter seines Laboratoriums, erhalten hat. Und KRENKE hat bei einer der Pfropfungen (*Artemisia absinthium* auf *Lycopersicum esculentum*) „einwandfreie Gefäßverbindung durch neugebildete Anastomosen festgestellt“. Er führt aus, daß wir mit Recht solche Pflanzen als verwandt ansehen, bei denen sich im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung eine größere Anzahl der von uns betrachteten Merkmale parallel entwickelt haben. Diese Parallelentwicklung braucht aber nicht für alle Merkmale gleichmäßig stattzufinden. Und es bleibt dem Zufall überlassen, ob diejenigen Eigenschaften, welche für den Verwachsungserfolg maßgebend sind, ebenso wie die übrigen Merkmale parallel entwickelt wurden. Andererseits kann, gemeinschaftliche Abstammung zweier Arten auch hier vorausgesetzt, die Entwicklung der sichtbaren morphologischen Merkmale gänzlich verschiedene Wege gegangen sein, während diejenigen Eigenschaften, auf die der Pfropferfolg sich gründete, wenig verändert

¹ Beispiele s. KRENKE S. 521 ff.

² S. KRENKE S. 579.

³ Beispiele für die Gattung *Prunus* s. KRENKE S. 558.

¹ KRENKE S. 581 ff.

² KRENKE S. 585—587.

wurden, womit dieser dann noch eintreten könnte. Jedenfalls mahnen solche Überlegungen, die in ähnlicher Weise auch für die Kreuzung angestellt werden können, zur Vorsicht und fordern dazu auf, die maßgebenden physiologischen Faktoren aufzusuchen. Statt weiterer textlicher Darstellung sei hier nur noch ein besonders eindrucksvolles Bild aus dem KRENKEschen Werke angefügt (s. Abb. 3).

Mit den systematisch verwandtschaftlichen Beziehungen der Pfropfpartner betrachtet man also nur eine Seite der die Pfropfung ermöglichenden Faktoren. Außer diesem Faktor sind andere, wie z. B. der ontogenetische Zustand der zu pflanzenden Organe, die Ernährungsverhältnisse, unter denen sie gestanden haben, die Art und Weise der Ausführung der Pfropfoperation, die Behandlung der Pfropfung nach Ausführung der Operation und vieles andere von entscheidendem Einflusse darauf, wie die verschiedenen Phasen des Verwachsungsprozesses durchgeführt werden. KRENKE unterscheidet drei verschiedene Hauptabschnitte bis zur Herstellung der endgültigen Pfropfverbindung. Die erste Phase, von ihm als Bildung der „Isolierschicht“ bezeichnet, beginnt mit dem Augenblick, wo die beiden miteinander zu pflanzenden Organe oder Gewebe aus ihrem natürlichen Verbands durch den Schnitt herausgerissen werden. Der Schnitt verursacht das Absterben vieler Zellen, die in unmittelbarer Nähe der Schnittstelle liegen. Ein Teil von ihnen wird selbst durchgeschnitten und dadurch getötet. Infolge der sich jetzt ergebenden postmortalen Veränderungen bilden diese abgestorbenen Zellen eine Schicht, welche die unmittelbare Berührung der Gewebe, die miteinander verwachsen sollen, verhindert. KRENKE nennt sie daher treffend Isolierschicht. Aber eben mit der Bildung der Isolierschicht geht die Auslösung der zweiten Phase der Verwachsungsvorgänge einher. Wir wissen durch HABERLANDT, daß sich bei Verwundung eigentümliche Stoffe bilden, die auf die benachbarten Zellen als Reiz zur Auslösung von Zellteilungen wirken, und daher als Wundhormone bezeichnet werden. In unserem Falle wird also eine ganze Schicht von Zellen in der Nähe des Schnittes zu Teilungen angeregt. Es beginnt die zweite Phase: die Bildung des sogenannten „intermediären Gewebes“. Dieses intermediäre Gewebe hat nun zweierlei wesentliche Funktionen zu erfüllen: Zunächst ist die gebildete Isolierschicht zu durchbrechen, wodurch es zu einem unmittelbaren Kontakt zwischen den Geweben der beiden Pfropfpartner kommt. Dabei wirken nebeneinander rein mechanische Faktoren

(Durchbrechung der Isolierschicht oder Durchstoßung der Isolierschicht) sowie außerdem chemische, fermentative Faktoren (Auflösung der Isolierschicht und Resorption der Isolierschicht). Ist danach der unmittelbare Kontakt der Gewebe beider Pfropfsymbionten gegeben, so kann der dritte Hauptabschnitt des Verwachsungsvorganges einsetzen: Die Herstellung einer Verbindung der Leitgewebe beider Partner (sowohl Tracheen und Tracheiden wie Siebröhren), womit dann endgültig die beiden Symbionten ein Ganzes gebildet haben. Zwei dem KRENKE-

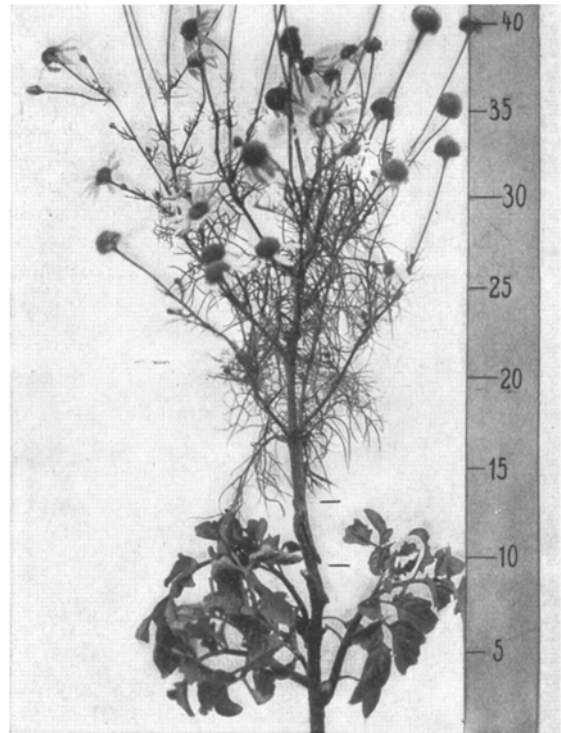


Abb. 3. *Chrysanthemum annuum* auf *Solanum lycopersicum* gepfropft. Alter der Pfropfung 3 Monate. Gesamte erreichte Lebensdauer etwa 6 Monate.

schen Werke entnommene anatomische Abbildungen mögen die hier vorliegenden Verhältnisse besser erläutern, als eine umfangreiche Darstellung der Einzelheiten, für die auf KRENKEs Werk selbst hingewiesen sei (s. Abb. 4 u. 5).

Uns interessiert vor allen Dingen eine Nebenerscheinung, die im Gefolge mancher Pfropfoperation schon sich gezeigt hat, und die grundsätzlich bei der Verwundung und jedem einer Verwundung ähnlichen Eingriff in das Pflanzenleben sich zeigen kann. Schon oben wurde hingewiesen auf die Bildung von Burdonen durch vegetative Verschmelzung, offensichtlich im

Gefolge der Verwundung, die bei der Herstellung einer Pfropfchimäre unerläßliche Vorbedingung ist.

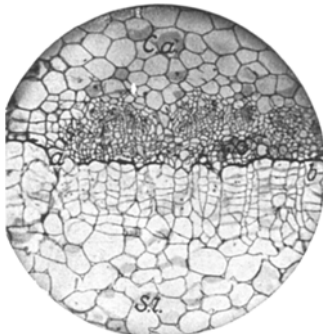


Abb. 4. *Capsicum annuum* auf *Solanum lycopersicum* gepfropft. Querschnitt, der die Isolierschicht und die Bildung intermediären Gewebes (besonders im Tomatengewebe gegenüber dem Leitgewebe von *Caps. annuum*) zeigt.

Die Verwundung und ihre Folgeerscheinungen geben uns also die Möglichkeit, genotypisch neue Gewebe oder Individuen zu erzeugen. Die Epidermis von WINKLERs *Solanum Darwinianum* stellte höchstwahrscheinlich nichts weiter dar als eine tetraploide (48chromosomige) Tomate. Auch

sonst sind bei den WINKLERschen Pfropfungen sowie in den Pfropfungs- und Chimärenbildungsversuchen anderer Forscher tetraploide Formen

der Ausgangsrassen gelegentlich entstanden. Solche Gigasrassen kennen wir von den *Solanum*-arten, von *Cleome* u. a. KRENKE nennt die Herstellung chromosomal abweichender Individuen durch Verwundung: die Methode von NEMEC-WINKLER - JØRGENSEN. Es erhebt sich nun die Frage, ob man bei solchen Arten, die im allgemeinen nur schwierig infolge von Verwundung Adventivsprosse geben (Sprosse, die ohne daß eine bereits vorhandene Knospenanlage zur Entwicklung gelangt, direkt aus dem Wundgewebe entstehen), auf diese zweifellos genetisch und züchterisch wichtige und sehr fruchtbare Methode verzichten muß. KRENKE

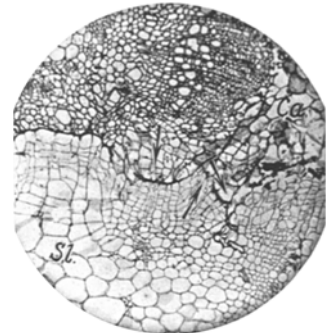


Abb. 5. *Capsicum annuum* auf *Solanum lycopersicum*. Beginnende Durchbrechung der Isolierschicht.

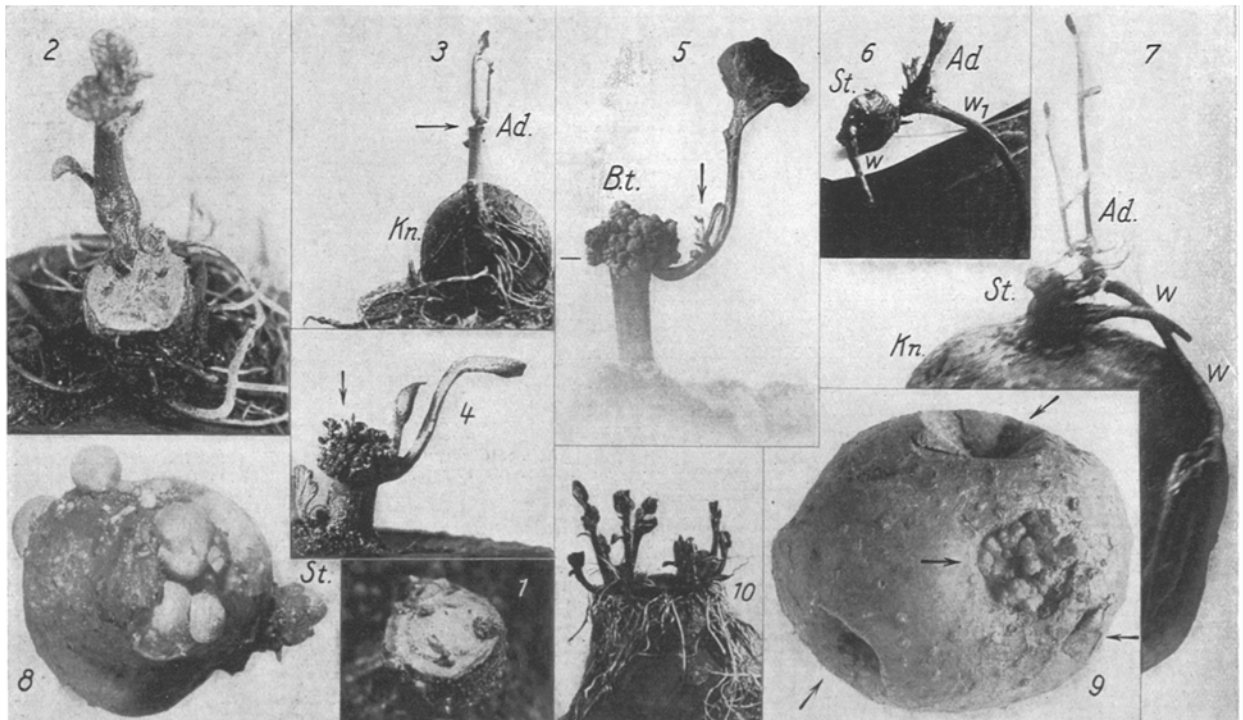


Abb. 6. Adventive Bildungen an Kartoffelknollen. 1 Drei restituierte Sproßanlagen auf der Schnittfläche eines an dem Muttersproß experimentell metamorphosierten knollenähnlichen Sprosses. 2 Ähnlicher junger Sproß, an seiner Basis: Spalte im Periderm, durch welche endogene restituierte Sproßanlage hervorbricht. 3 Ähnlicher Restitutionsproß von der Schnittfläche eines normalen knollenbürtigen Sprosses. Beim Pfeil: Schnittstelle. 4 Junge Adventivsprosse (beim Pfeil) aus einer Tumefaciens-Geschwulst — an der Schnittfläche eines normalen Sprosses. 5 Bact. tumefaciens-Geschwulst, beim Pfeil Adventivproß von einer Bakteriengeschwulst am Blattstiel (Experiment von T. M. Belskaja). 6—7 Adventivproß von Wurzeln, die sich aus dem Stumpfe eines von der Mutterknolle abgeschnittenen Sprosses bildeten. a b Adventivproß. St Stumpf. W Wurzeln aus dem Stumpf. Kn Mutterknolle. Auf Abb. 6 entstammt der Adventivproß der bezeichneten Stelle der Wurzelwundfläche. In der Schnittfläche des Stumpfes ebenfalls die Anlage von Adventivsprossen. 8 Außenansicht von Durchbrechungen einer Mutterknolle durch Knollen endogener Sprosse. 9 Noch ununtersuchte Geschwulst von der Abschnittstelle eines Auges der Mutterknolle (Pfeil). 10 Adventivsprosse von der Schnittfläche zweier Augen der Mutterknolle. 1, 6, 7 „Silesia“. 2, 3, 4, 5, 10 „Marownaja“. 8, 9 „Mindalmij“.

zeigte, daß es unter Umständen nur von der Behandlungsweise des Materials abhängt, ob Adventivprosse entstehen, oder nicht, ob also auch die Entwicklung tetraploider oder in anderer Weise abweichender Formen erwartet werden kann oder nicht. Seine und seiner Mitarbeiter Untersuchungen bezogen sich vor allen Dingen auf die Kartoffel, die schwierig Adventivprosse bildet, und bei der naturgemäß die Herstellung neuer Formen von außerordentlicher praktischer Wichtigkeit sein kann. Es ergab sich, daß tatsächlich unter Zuhilfenahme derjenigen wachstumsanregenden Stoffe, welche *Bacterium tumefaciens*, der Erreger mancher Pflanzenkrebse ausscheidet, die Kartoffel zur Bildung von Adventivprossen gezwungen werden kann. Außerdem gelingt diese Erzwingung von Adventivprossen noch auf anderen Wegen, z. B. durch Unterdrückung der Ausbildung aller Augen der Kartoffel. Ein dem KRENKEschen Werke entnommenes Bild (s. Abb. 6) stellt das Ergebnis solcher Versuche dar. Die Tatsache, daß WINGE in Zellen von *tumefaciens*-Geschwüren an Pflanzen tetraploide Chromosomensätze gefunden hat, ermutigt auch KRENKE zu der Hoffnung, auf solchem Wege neue und vielleicht wichtige Formen zu erzielen. Ob alle bei der Wundregeneration auftretenden abweichenden Organformen sich durch chromosomale Abweichungen erklären lassen, bleibe dahingestellt. Tatsache ist jedenfalls, daß sehr weitgehende Abweichungen (als Beispiel s. Abb. 7) erhalten werden können.

So ergibt sich also, daß das hier besprochene Gebiet in sehr engen Beziehungen zu den verschiedensten Gebieten der wissenschaftlichen Botanik steht. Auf die im KRENKEschen Werke ausführlich dargestellten Beziehungen zur gesamten Hormonfrage, zur allgemeinen Formbildungslehre usw. kann hier nur hingewiesen werden. Jedenfalls aber ergeben sich sehr weitgehende Beziehungen zur Genetik und

praktischen Züchtung. Und es scheint sich außerdem zu ergeben, wie außerordentlich eng hier Theorie und Praxis zusammenhängen, die man — von beiden Seiten — oft als Gegensätze hingestellt findet. Sie stehen vielmehr, um mit einem Bilde aus dem hier behandelten Gebiete zu schließen,



Abb. 7. Anormal geformte restitutive Bildungen aus Tomatenkallus. Daneben ebensolche aus Kallus von *Solanum membrticum*.

im Verhältnis der beiden Komponenten einer besonderen Art von indirekt erblicher Chimäre, deren jede, will man sie rein kultivieren, mit Notwendigkeit früher oder später zur anderen Komponente teilweise mutiert. Und das heißt wohl, daß sie ein organisches Ganzes bilden.

Chromosomenstruktur VI. Ein Ausschnitt.

Von **B. R. Nebel**, Geneva N.Y., U. S. A.

(Schluß.)

Das funktionelle Verhalten der Chromosomen groß- und kleinchromosomiger Arten ist identisch. Vier-, 8-, und bei den Speichromosomen anscheinend noch höhere Anzahlen von Chromonemen können unabhängig von einem allgemein gültigen Zahlgesetz zu funktionellen Einheiten

zusammengehalten werden. Es bedeutet keine gedankliche Unmöglichkeit, die Anwesenheit von 8 oder 16 Genonemen in jedem Univalent des Diplotän anzunehmen, solange man sich dessen bewußt bleibt, daß diese Genonemen während der Vorgänge des crossing-over als 2 Einheiten