

Über muttergleiche Scheinbastarde (hybridogene Parthenogenesis).

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

Es ist zwar bereits seit KÖLREUTER und GÄRTNER wohlbekannt, daß die Erzeugung von Bastarden um so schwieriger wird, je weiter die Arten oder gar Gattungen, welche man zu vereinigen strebt, voneinander abstehen. Mehrfach gelingt aber unter besonders günstigen Bedingungen eine solche trotzdem und liefert, allgemein gesprochen, Bastarde, welche im allgemeinen eine Mittelstellung einnehmen, obzwar im einzelnen der Mutterart oder der Vaterart nahestehen, und zwar oft steril bleiben, jedoch in bestimmten Fällen nach Überwindung gewisser Anfangsschwierigkeiten mehr oder weniger fruchtbar werden. Diese *intermediär-konstante* Vererbungsweise, welche sich vom sog. Mendeln, d. h. von der gesetzmäßigen Spaltung, wie sie die Rassenbastarde typisch zeigen, wesentlich unterscheidet, ist, wie wir heute wissen, auf das austauschlose Nebeneinanderverhalten des Kernschleifensatzes der Eizelle und jenes der artfremden Pollenzelle zurückzuführen. Die Folge dieser „*Chromosomenaddition*“ (1) ist es, daß die „di-haploide“ F_1 ihre Gameten *ohne Reduktion*, also wieder dihaploid bilden muß und erst die aus deren Vereinigung entstehenden F_2 -Zygoten di-diploid werden. Die aus diesen erwachsenden F_2 -Pflanzen können ihre Gameten wieder nach Austausch zwischen den gedoppelten Kernschleifen jeder einzelnen Garnitur unter Reduktion, also auf normalem Wege bilden und nun wieder di-diploide Nachkommen liefern. Damit ist die wichtigste Voraussetzung für ein Fruchtbarwerden solcher additiver bzw. intermediär-konstanter Bastarde erfüllt. Infolge der Doppelvertretung jeder Kernschleifengarnitur (Di-diploidie) erwecken dieselben bei zufälliger Übereinstimmung der Stammarten in der Kernschleifenanzahl den trügerischen Anschein von Polyploidie, und zwar von Vervierfachung der (haploiden) Grundzahl in den somatischen, von Verdoppelung in den reifen Sexualzellen. Echte Bastarde solcher Art von voller Konstanz und erheblicher Fruchtbarkeit stellen mein *Aegilotriticum* ($14 + 14/14 + 14$), mein *Haynaldtricum* ($14 + 7/14 + 7$), auch das erstmalig von RIM-

PAU erzeugte, von mir und anderen erneuerte *Secalotriticum* ($21 + 7/21 + 7$) sowie das mehrfach seit 4 Jahren auch von mir gewonnene *Agrotiticum* ($21 + 14/21 + 14$) dar.

Darüber hinaus ist nun — als Grenzfall vor dem Mißerfolg vollen Versagens fremdartiger Bestäubung — durch Kreuzung erheblich differenter Arten und Gattungen doch nicht selten Frucht- und Samenansatz erzielt worden, welcher aber keine echten Bastarde, sondern *Scheinbastarde* ergibt. Dieselben erweisen sich als völlig übereinstimmend mit der der Fremdbestäubung unterworfenen Mutterart und als völlig fruchtbar wie diese selbst. Nachdem ich seit mehreren Jahren an Leguminosen, Rhododendraceen, Matthiolen, Clivien und anderen Pflanzen durch Bestäubung mit fremdartigem Pollen gelegentlichen Fruchtansatz beobachtet hatte, unternahm ich eine erste Reihe planmäßiger Versuche an Leguminosen, über die ich an dieser Stelle (Züchter 7, 137) bereits 1935 berichtet habe. Dieselbe hatte betroffen Kreuzungsfälle von *Pisum arvense* oder *sativum* \times *Vicia sativa* und reziprok, ferner *Pisum arvense* \times *Vicia Ervilia*, sodann Erbse \times Linse sowie Wicke \times Linse, Erve \times Linse und reziprok, endlich Erve \times *Vicia sativa*.

Die zweite Reihe, über welche ich auch (2) hier kurzen Bericht erstatten will, betrifft Fälle von künstlicher Kreuzung zwischen verschiedenen Arten, ja Gattungen von Getreide.

A. Zunächst waren es Winterweizen und Wintergerste, welche, nach sorgfältiger Kastration mit Pollen von Gras-(Unkraut-)arten bestäubt und zuverlässig gegen sonstige Bestäubung geschützt, in nicht wenigen Fällen Fruchtansatz zeigten und mitunter reife Samenkörner erbrachten, die mit Erfolg weitergebaut wurden. So erhielt ich

1. im Jahre 1938 von Winterweizen \times *Lolium italicum* 5 Korn, welche 1939 angebaut reinen muttergleichen Winterweizen produzierten. Von im Jahre 1939 ausgeführten Kreuzungen Winterweizen \times *Lolium italicum* 4 Korn, Sommerweizen \times *Lolium italicum* 5 Korn. Ein Gleiches galt

2. von der gleichfalls im Jahre 1938 aus-

geführten Kreuzung Winterweizen \times *Festuca pratensis*: Ergebnis 3 Korn, die 1939 muttergleiche Produkte ergaben. Andererseits lieferte die Kreuzung:

3. (WG₅ und WG₆) Wintergerste \times *Hordeum bulbosum* 1938 in dem einen Falle 1, in dem anderen 6 Korn, welche durchwegs 1939 reine Wintergerste lieferten.

B. Andererseits wurden Rassenbastarde von Gerste durch Kreuzung mit fremden Arten zu Fruchtansatz und Produktion keimfähiger Samen gebracht. Als solche Beispiele seien angeführt:

4. (Beet 5/1—3) Wintergerstenbastard \times Roggen: gleichfalls 1 Korn (1939).

C. Endlich habe ich Rassenbastarde von Gerste mit dem Pollen andersartiger Rassenbastarde bestäubt und gleichfalls in gewissen Fällen Fruchtansatz erhalten. Als solche Beispiele seien zitiert:

5. u. 6. (WG₁). Ein Wintergerstenbastard wurde 1937 mit einem Winterweizenbastard gekreuzt. Ergebnis 5 Korn; cytologisch reine Gerste. Aus diesen entstanden 1938 wieder reine Wintergerstenpflanzen. Eine neuerliche Bastardierung einer Ähre mit *Hordeum murinum* ergab 1939 3 Korn.

7. (WG₂). Ein Wintergerstenbastard wurde 1938 mit einem Winterweizenbastard gekreuzt. Ergebnis 1 Korn. Aussehen 1939 wieder wie Wintergerste.

8. (WG₃). Ein Wintergerstenbastard mit einem Winterweizen gekreuzt ergab 1938 1 Korn. Aussehen 1939 wieder wie Wintergerste.

9. (WG₄). Ein Wintergerstenbastard mit einem Winterweizenbastard 1938 gekreuzt ergab 2 Korn. Aussehen 1939 wieder wie Wintergerste.

10. u. 11. (Beet 1, Zeile 1—3). Ein Wintergerstenbastard ergab mit Roggen gekreuzt 1939 3 Korn, mit einem Winterweizenbastard (1939) 1 Korn.

Einen interessanten Extremfall stellt endlich die erfolgreiche Bestäubung eines Sommerweizens durch Pollen von *Lilium candidum* dar (3 Korn).

Bei der besonderen Sorgfalt, welche ich gerade in diesen Versuchsreihen auf das frühe Entfernen der Staubbeutel der Mutterart, Aufbringen des Pollens der fernstehenden Vaterart und Schutz vor sonstiger Bestäubung verwendete, darf ich angesichts der bereits stattlichen Zahl solcher muttergleicher Scheinbastarde eine Täuschung für ausgeschlossen erachten.

Es handelt sich in diesen Fällen offenbar zu-

nächst um ein tatsächliches Zustandekommen des ersten Befruchtungsaktes, nämlich um erfolgreiches Auswachsen des Pollenschlauches und Einbringen des Kernes der Pollenzelle in die Samenknope bzw. in die Eizelle, welche dadurch in Reaktion versetzt wird. Einen solchen Ansatz zur Embryobildung, jedoch mit baldigem Absterben vermochte THOMPSON (3) in etwa 90% der Fälle von versuchter Artbastardierung bei *Hordeum* \times *Secale* mikroskopisch festzustellen.

Die Reaktion besteht in einer Art von Entwicklungserregung, führt jedoch gleichzeitig statt zur Koordination von Pollenkern und Eikern zum Untergange des Pollenkernes (Karyophthise) in dem fremdartigen Plasma der Eizelle und damit zur sekundären Ausschaltung der Erbmasse der Vaterart. [Ein solches Verhalten konnte bereits JÖRGENSEN (4) an seinen Präparaten von der Kreuzung *Solanum nigrum* \times *S. luteum* nachweisen.]

Die von mir erschlossene Art der Entwicklungserregung [im Sinne des allgemein gefaßten Begriffes nach J. LOEB (5)] besitzt die Besonderheit, daß ein biologisches Moment, nämlich die eingeleitete Plasmogamie von Pollen- und Eizelle ohne folgende Kernkoordination und die im Gegenteil dazu eintretende Karyophthise des Pollenkernes, den Anstoß zur Entwicklung gibt, welche günstigenfalls zu einem vollwertigen Embryo bzw. einem keimfähigen Samen führt. Mangels eines Zuwachses von väterlicher Kern- bzw. Erbmasse ist natürlich rein mütterliche Natur der Nachkommen („F₁“) zu erwarten, die sich auch in den folgenden Generationen („F₂“ usw.) erhält. An den muttergleichen Scheinbastarden erster Generation ist zunächst Einfachbesitz des rein mütterlichen Kernschleifensatzes, also Haploidie der Körperzellen und folgemäßig Bildung von gleichfalls haploiden Geschlechtszellen ohne Reduktion zu erwarten, was wieder eine gewisse Schwierigkeit bedeuten mag. Hingegen ist diese mit der Bildung der F₂-Zygoten, also angefangen von der zweiten Generation der Scheinbastarde überwunden, da diese normal diploid sind und auf normalem Wege unter Reduktion ihre Gameten bilden. — Allerdings ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die zunächst angenommene Haploidie von „F₁“ früher oder später durch Ausbleiben einer Zellteilung nach erfolgter Kernteilung zur normalen Diploidie aufreguliert wird (wie dies J. LOEB an tierischen Keimen, wenigstens an gewissen Körperstellen, feststellen konnte). Jedenfalls lassen sich die Fälle meiner beiden Beobachtungsreihen betrachten als Produkte

einer besonderen Art von Pseudogamie, die als „hybridogene Pseudoparthenogenesis“ bezeichnet sei. Die kurz geschilderten Beobachtungen gestatten aber auch eine praktisch-züchterische Nutzanwendung, nämlich die eventuelle Möglichkeit, einen an sich pollensterilen intermediären Artbastard mit normal entwickelten Samenknospen fortzuerhalten und diesen vielleicht gar zu einem gewissen Grad von Selbstfruchtbarkeit (oder wenigstens von Empfänglichkeit für den Elternpollen) zu bringen. Das Mittel dazu gibt eben die Bestäubung mit einem geeigneten fremdartigen Pollen ab, der zwar nichts an Erbmasse beiträgt, jedoch wenigstens die Eizellen des echten F_1 -Bastardes zur Entwicklung anregt. Die so gewonnenen Produkte werden natürlich (grundsätzlich!) ebenso diploid, d. h. im Besitz der einfachen Kernschleifensätze beider Elternarten sein wie die F_1 -Bastarde selbst.

Mit den obigen Ausführungen über rein muttergleiche „Scheinbastarde“ sei aber die Möglichkeit der Erzeugung rein vatergleicher solcher, wie sie MILLARDET und ISHIJIMA (6) bei Kreuzung verschiedener Erdbeerarten erhalten haben durchaus nicht bestritten. In solchen Fällen ist eben anzunehmen, daß der Eikern infolge des Eindringens des fremdartigen Plasmas und des fremdartigen Pollenkerns der Karyophthise anheimfällt, hingegen der Pollenkern unter Nutzung der Reservestoffe von Eizelle (und Embryosack) die Produktion eines Embryos veranlaßt.

Zum Schlusse sei noch besonders das Verhalten bei Pflanzen mit echtem Endosperm, also mit doppelter Befruchtung, so bei den Getreidearten behandelt. Hier dringt nach NAWASCHIN und GUIGNARD der eine, der *generative* Kern des Pollenschlauches in die Eizelle ein und gelangt unter Plasmogamie zur Befruchtung, d. h. zur wirksamen Koordination mit dem Eikern, während der zweite, der *vegetative* Kern den Endospermsack bzw. den *sekundären* Embryosackern befruchtet (vgl. die Detailfigur in der Mitte der oberen Reihe der nachfolgenden Abbildung).

Hingegen fehlt bei den Pflanzenarten ohne echtes Endosperm, wie bei den Leguminosen, der zweite Vorgang, und beschränkt sich die Befruchtung auf die Eizelle, aus welcher als Endospermersatz, jedoch als rein embryogenes Produkt das Speichergewebe hervorgeht. (Dieser Fall ist in der linken Detailfigur der oberen Reihe auf der nachfolgenden Abbildung dargestellt, wobei nur der Analogie wegen ein bedeutungsloser zweiter Pollenkern gezeichnet erscheint — gleichgültig, wie das cytologische Verhalten tatsächlich ist).

Dementsprechend wird bei hybridogener Parthenogenesis in einem solchen Falle der eindringende Pollenkern die Eizelle zwar zur Entwicklung und damit auch zur Bildung eines rein embryogenen Speichergewebes anregen, jedoch selbst ohne Erbwirkung zugrunde gehen. (Eine Illustration dieses Verhaltens bietet die rechte Detailfigur der oberen Reihe auf der nachfolgenden Abbildung.) Hier gleicht der ganze Samen, und zwar sowohl der Embryo wie auch das die Kotyledonen liefernde Speichergewebe und der daraus erwachsende Scheinbastard rein der Mutterart; ein gleiches gilt von der ganzen Nachkommenschaft des Scheinbastards. Dieser Fall erscheint in meinen Fällen von hybridogener Parthenogenesis an Leguminosen verwirklicht.

Im Gegensatz zu diesem einfachen „Entweder-Oder“ bei Pflanzenarten mit einfacher Befruchtung ergeben sich für jene mit doppelter Befruchtung drei Möglichkeiten von hybridogener Parthenogenesis, nämlich

1. eine solche nur der Eizelle bei typischer Befruchtung des Embryosackes, was sich in Muttergleichheit des Scheinbastards selbst bei individueller, nicht erblicher Bastardnatur des ihm beigegebenen Endosperms äußert (vgl. linke Detailfigur der unteren Reihe auf nachfolgender Abbildung, wobei der Untergang des einen Pollenkerns durch Zertrennung in zwei eckige Stücke angedeutet sei);

2. eine typische Befruchtung der Eizelle bei bloßer hybridogener Entwicklungserregung des Embryosackes, was sich in echter, grundsätzlich erblicher Bastardnatur des Embryos, jedoch rein mütterlichem Charakter des ihm angeschlossenen Endosperms verrät (vgl. mittlere Detailfigur der unteren Reihe auf nachfolgender Abbildung);

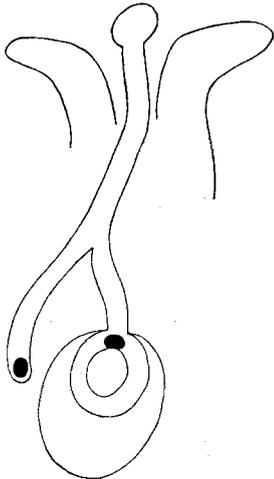
3. eine hybridogene Parthenogenesis sowohl der Eizelle wie des Embryosackes mit der Folge von rein mütterlichem Charakter sowohl des Embryos als des ihm beigegebenen Endosperms (vgl. die rechte Detailfigur der unteren Reihe auf nachfolgender Abbildung).

Während der letzte (3.) Fall in meinen oben angeführten Beobachtungen von hybridogener Pseudoparthenogenesis an Getreidearten verwirklicht erscheint, glaube ich auch bereits über einen Fall der erstgeschilderten Art mit Muttergleichheit der Scheinbastardpflanze, jedoch patrokliner Färbung des Endosperms, das also wirklich befruchtet wurde, zu verfügen. Es handelt sich um den Versuch einer Kreuzung von blaukörnigem Weizen mit gelbkörnigem *Lolium italicum*, wobei in der ersten Samengeneration ein Korn mit blauem (recessiv) und

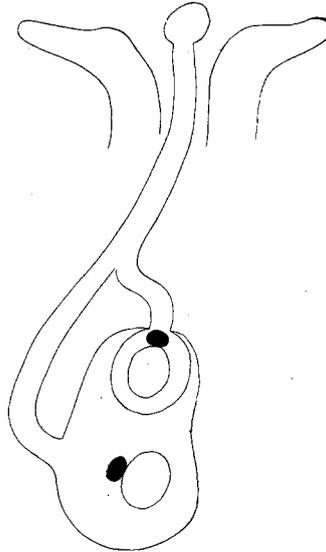
ein Korn mit gelbem (dominant) Endosperm erhalten wurden. Ich erwarte auch aus dem gelben Korn Hervorgehen eines muttergleichen, also rein

Ist auch die züchterische Ausbeute meiner Studien über hybridogene Pseudoparthenogenesis nur eine bescheidene, so darf doch der

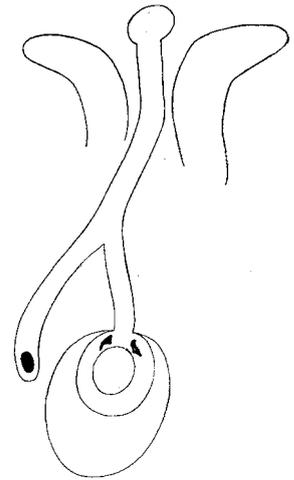
Abb. 1.



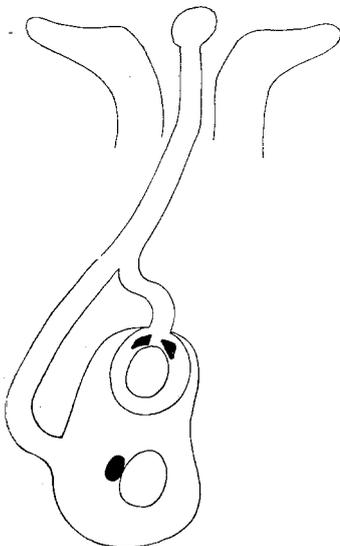
Einfache Befruchtung ohne Endosperm. (Dafür: Embryogenes Speichergewebe = Kotyledonen.) Typischer Fall, so bei Leguminosen.



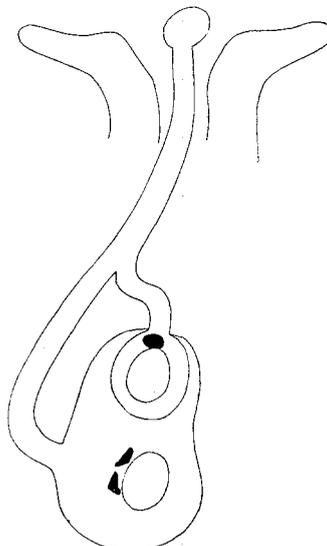
Doppelte Befruchtung mit Endosperm (Kotyledonen). Typischer Fall, so bei Cerealien.



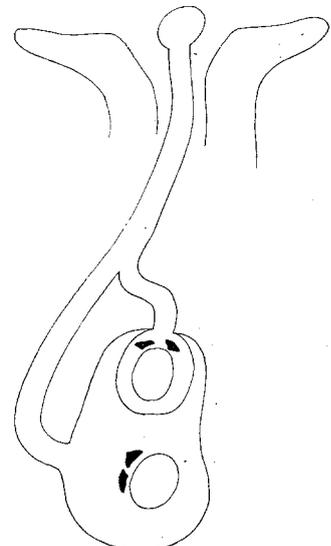
Einfache Befruchtung ohne Endosperm. Atypischer Fall mit hybridogener Parthenogenesis der Eizelle.



Doppelte Befruchtung. I. atypischer Fall mit hybridogener Parthenogenesis der Eizelle und wirksamer Befruchtung (Kernkoordination) des Embryosacks bzw. Endosperms.



Doppelte Befruchtung. II. atypischer Fall mit Befruchtung (Kernkoordination) der Eizelle und hybridogener Parthenogenesis oder Nichtentwicklung des Endosperms. (Letzterenfalls Atrophie des Embryos.)



Doppelte Befruchtung. III. atypischer Fall mit hybridogener Parthenogenesis von Eizelle und Embryosack bzw. Endosperm.

blaukörnigen Scheinbastards, so daß die Gelbfarbe des Kreuzungssamens nur eine rein individuelle Abänderung ohne Erbwert sein wird.

Anregungswert und die Eignung solcher Versuche als experimentelles Prüfmittel für die neueren Anschauungen über Bastardierung und Vererbung nicht verkannt werden.

Literatur.

1. Vgl. E. v. TSCHERMAK-SEYSENEGGs Veröffentlichungen über Chromosomenaddition bzw. intermediär-konstante oder additive Bastarde: Ber. dtsh. bot Ges. **47**, 253 (1929) und **48**, 400 (1930); (mit H. BLEIER) ebenda **44**, 110 (1926); RÜMKER-Festschrift, Berlin, Parey 1929; Anz. d. Wiener Akad. d. Wiss. **1933** Nr. 19; Forsch. u. Fortschr. **1934** Nr. 4; Z. Abstammgslehre **56**, 180 (1933); Cytologia, Fuiji — Festband S. 1003, 1937 — Z. Pflanzenzüchtg **22**, 397 (1938). Vgl. auch G. KATTERMANN betr. Weizenroggenbastarde, Z. Pflanzenzüchtg **23**, 179 (1939); Z. Abstammgslehre **64**, 1 (1937) und **64**, 354 (1938).

2. Vgl. E. v. TSCHERMAK-SEYSENEGGs Veröffentlichungen: Anz. d. Wiener Akad. d. Wiss. **24**, Jan. 1935 und 26. Okt. 1939; Züchter **7**, 137 (1935); Mitt. auf dem Internat. Genetikerkongreß Edinburgh 1939; Forsch. u. Fortschr. **1939**.

3. JÖRGENSEN, C. A.: J. Genet. **19**, 133 (1928).

4. THOMPSON, W. P.: Mitt. auf dem Internat. Genetikerkongreß Edinburgh 1939.

5. LOEB, J.: Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **4**, 60 (1918); J. gen. Physiol. **3**, 539 (1921).

6. ISHIJIMA, K.: Z. Abstammgslehre **55**, 300 (1930).

(Aus dem königlichen Pflanzenzüchtungsamt Larissa, Griechenland.)

Fünf Jahre Pflanzenzüchtung in Griechenland.

Von **Dem. Athan. Panos.**

1. Seit dem Jahre 1933 wird in Griechenland eine systematische Futterpflanzen- und Leguminosenzüchtung betrieben. Der Zweck der Arbeiten ist, für die Verhältnisse Griechenlands geeignete Sorten zu züchten, um auf diese Weise einen rationellen Futterpflanzenbau entwickeln zu können. Der Futterpflanzenbau ist nicht nur zur Verbesserung der Fruchtfolge und zur Erhaltung und Vergrößerung der Bodenfruchtbarkeits Griechenlands unentbehrlich, sondern auch notwendig für die Erhaltung und Vergrößerung des Viehbestandes, da nur so der Bedarf an tierischen Produkten in Griechenland selbst gedeckt werden kann, denn durch die Einfuhr lebensnotwendiger Waren entsteht für Griechenland ein jährliches Bilanzdefizit von ungefähr einer Billion Drachmen.

Durch die Züchtung ertragreicher Futterpflanzensorten kann die bis heute in Griechenland fehlende Verbindung zwischen Ackerbau und Viehzucht hergestellt und die wirtschaftliche Lage der Bauern von Grund auf verbessert und gesichert werden. Durch die Möglichkeit der Zufuhr organischer Substanz wird die Bodenfeuchtigkeit erhalten, die Erträge von Getreide und anderen Früchten werden erhöht und gesichert.

Im allgemeinen, und zwar im Osten von Thessalien, ist die gebräuchlichste Fruchtfolge die der jahrhundertealten griechischen Ackerwirtschaft, d. h. die alte Dreifelderwirtschaft mit Brache. Sie ist zur Getreide- oder Weizenfelderwirtschaft oder Weizenmonokultur umgewandelt worden. Die Brache wird bis zum Frühjahr als Brachweide genutzt, von März bis Mai umgebrochen und dann brachemäßig kultiviert. Es sind jedoch auch kleinere, lokale Ab-

weichungen vorhanden, z. B. der teilweise Ersatz der Brache durch Hackfrüchte (Tabak und Baumwolle) und Leguminosen (Linsen, Bohnen, Ervum, Cicer, Platterbsen). Zur Erreichung einer besseren und regelmäßigen Fruchtfolge sind sie aber ohne Bedeutung geblieben. Die Folgen derartiger Fruchtfolgen sind bekannt, d. h. die ungenügende Bearbeitung des Bodens und die damit verbundene Vernachlässigung seines Wasserhaltungsvermögens, welches letzteres gerade bei dem heißen, griechischen Klima von besonderer Wichtigkeit ist; ferner die Unmöglichkeit der Erhaltung einer rationellen Viehwirtschaft, die allmähliche und sehr konstant sinkende Bodenfeuchtigkeit infolge der raschen Humuszersetzung durch die hohen Temperaturen. Diese Tatsache konnte mehrfach durch chemische Bodenanalysen festgestellt werden. Die Anwendung der künstlichen Düngung, die oftmals zur Steigerung der Bodenfruchtbarkeit versucht wurde, bleibt bei den humusarmen Böden Griechenlands ebenfalls erfolglos, wie das langjährige experimentelle und praktische Versuche gezeigt haben. Daher ist die Rentabilität einer künstlichen Düngung in den meisten Fällen nicht gegeben. Die Absorptionskraft des Bodens wird durch die übliche Fruchtfolge verschlechtert, dadurch sinken die Erträge ab, und die Verdienste der Betriebe werden ungenügend; ferner sind die Folgen, daß die Viehwirtschaft aus Mangel an Futter schwer leidet, und daß bei kalten Wintern und trockenen Sommern Verluste bis zu 40% der Tiere eintreten können. Die Viehwirtschaft Griechenlands ist ebenfalls außerordentlich extensiv. Der Viehbestand umfaßt z. B. 93% Kleinvieh, und zwar Schafe und Ziegen, und nur 7% Rindvieh, während ver-