© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Über Erbträger außerhalb des Zellkerns

Vortrag, gehalten am 11. Dezember 1941
in der Festsitzung der Wissenschaftlichen Gesellschaft
zu Freiburg i. Br.

von
Friedrich Oehlkers

Der Satz, die erblichen Anlagen eines Menschen, eines Tieres oder einer Pflanze würden allein durch den Zellkern der Keimzellen auf die nachfolgenden Generationen übertragen, gilt in der neueren Erblichkeitsforschung als der bestbewiesene; man bezeichnet ihn in schärfster Formulierung auch als den Grundsatz vom „Kernmonopol der Vererbung" Demgegenüber enthält das Thema, das ich meinem heutigen Vortrag zugrunde legen will, eine etwas andere Auffassung; es ist darin ausgedrückt, daß der eben genannte Grundsatz zum mindesten in seiner extremsten Formulierung nicht zutreffen kann. Die außerhalb des Zellkerns liegenden Elemente sind danach als Erbträger nicht gleichgültig, vielmehr will ich zu zeigen versuchen, daß außer dem Kern auch noch die Plastiden und das Zytoplasma dafür in Frage kommen. Das klingt ein wenig revolutionär, und es besteht die Möglichkeit, daß Mißverständnisse entstehen, etwa der Art, als sollte durch die hier vorzubringenden Vorstellungen von den Erbträgern außerhalb des Zellkerns die Chromosomentheorie der Vererbung, das großartigste Gebäude der neueren Erblichkeitsforschung, in irgend einer Weise in Frage gestellt werden. Ja es liegt sogar noch ein besonderer Anlaß zu einem solchen Mißverständnis vor, wenn wir die Diskussion über die Bedeutung von Kern oder Plasma bei der Vererbung nur um rund 20 Jahre zurück verfolgen. Vor diesem Zeitraum waren zwar die grundsätzlichen Befunde für die Chromosomentheorie der Vererbung schon vorhanden, doch war im ganzen, verglichen mit heute, das Material noch recht gering. Man hatte damals gerade begonnen, die ersten

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Chromosomenkarten zu konstruieren, indem man die einzelnen Erbfaktoren, die man inzwischen kennen gelernt hatte, in Koppelungsversuchen auf ihre gegenseitigen Lagebeziehungen prüfte. Da anfänglich die Fragen nach der Lokalisation oder nach ihrer gegenseitigen Beziehung allein zur Diskussion standen, so achtete man nur wenig darauf, was die gefundenen Erbeinheiten in dem Organismus, mit dem man sich beschäftigte, eigentlich bewirkten. Das Haupterfordernis für ihre damalige Verwendung bestand in ihrer Auffälligkeit, besser gesagt, sicheren Erkennbarkeit; die zugehörigen Merkmale durften in den Versuchen keinesfalls übersehen werden. So hatten die ersten Chromosomenkarten ein etwas merkwürdiges Aussehen, wenn man ihren Inhalt auf seine Bedeutung für den betreffenden Organismus prüfte: Die Merkmalsentfaltung ihrer Gene scheint eine einzige Reihe schrecklicher Monstra, stummelflügelige, augenlose Drosophila; zerschlitzte, gestauchte, verkrümmte Antirrhinen! Damit wechselten Gene ab, die nahezu völlig belanglos waren: die Borstenhaltung oder -zahl, die Blütenfarben, die Augenfarbe und ähnliches beeinflußten. Es kann darum nicht weiter wundern, wenn die Systematiker und Evolutionstheoretiker über diese Leistungen des in der Mendelforschung aufgewiesenen Genotypus nur entsetzt waren und sich nicht weiter dafür interessierten.

So war es schon durchaus verständlich, wenn WINKLER 1923 in einem Vortrag die Vorstellung entwickelte: es zeige sich immer deutlicher, daß die mendelnden Gene im Kern entweder monströs oder gleichgültig seien, man müsse also den Ort der Grundstock-Gene in einem anderen Teil der Keimzellen suchen, also etwa im Zytoplasma. Aber diese Formulierung war eine rein theoretische, gewonnen aus der Unzulänglichkeit dessen, was man damals kannte. Inzwischen hat sich das Bild gründlich geändert. Die Fülle des uns heute bekannten Materials ist nun überreich geworden, und es hat sich mit Exaktheit zeigen lassen, daß es lebenswichtige Gene in mannigfaltigster Form im Kern gibt, daß es ferner artunterscheidende Merkmale von einschneidendem Charakter gibt, die genetisch nur mono- oder bifaktorielle Basis haben, endlich, daß es ganze Artunterschiede gibt, die in nichts anderem bestehen, als in einer Häufung von anscheinend im einzelnen belanglosen, in den Chromosomen lokalisierten Erbfaktoren. Daß alledem nicht so sei, war der Angelpunkt

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

der Winkler'schen Argumentationen gewesen. So haben sie also heute kein Gewicht mehr. Und darüber hinaus: es hat in der Naturwissenschaft immer etwas höchst mißliches, aus einem negativen Befund Schlüsse auf anderweitige positive zu ziehen. Entscheidend ist hier stets nur das Experiment.

Wenn wir also heute auf die von Winkler seinerzeit erörterte Frage nach der Bedeutung von Kern und Plasma für die Vererbung erneut wieder eingehen, so kann es sich nunmehr keinesfalls darum handeln, die inzwischen ganz festgefügte Chromosomentheorie der Vererbung anzugreifen, aufzuheben oder bei Seite zu schieben. Zunächst einmal ist endgültig Klarheit darüber zu schaffen, ob wirklich das „Kernmonopol der Vererbung" in völliger Ausschließlichkeit besteht. Das ist tatsächlich nicht der Fall, und es sind schon seit langem Untersuchungen bekannt geworden, die sich nicht anders deuten lassen, als durch eine Mitwirkung außerkaryotischer Elemente bei der Vererbung. Sind aber solche außerhalb des Zellkerns liegenden Erbträger nachgewiesen, dann erhebt sich sofort als zweite Frage: in welcher Beziehung stehen diese Erbeinheiten zu denen, die im Kern noch vorhanden sind? Mit anderen Worten, die Frage nach dem Zusammenwirken der verschiedenen genetischen Elemente im Vererbungsprozeß. Damit verlassen wir im übrigen die klassische Vererbungslehre, die sich ausschließlich mit den Fragen nach der Lokalisation des Erbmaterials in den Keimzellen befaßte, und wenden uns der Entwicklungsphysiologie zu, die die Fragen nach der Wirkungsweise, nach der Entfaltung der Gene enthält, ihre Bedeutung also im Entwicklungsgeschehen bearbeitet. Unsere Orientierung über die Erbträger außerhalb des Zellkerns soll also keinerlei Einschränkung unserer bisherigen Forschungsweise bedeuten, sie soll sie vielmehr in ganz bestimmter Richtung erweitern. Freilich ist alles, was ich über den zweiten Teil unserer Arbeit sagte, ein sehr weitgestecktes Programm. Ich werde Ihnen zwar heute schon über einige Erfolge berichten können, das Endziel ist aber noch weit entfernt, und seine Erreichung wird vermutlich erst wiederum unseren Nachfolgern beschieden sein.

Um Ihnen nun möglichst klar und deutlich zu zeigen, wie wir bei dieser Arbeitsweise vorgehen, muß ich mit den Grundlagen anfangen, und diese sind immer wieder die alten und wohlbekannten

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Mendelschen Gesetze. Unter diesen gibt es eines, das die Bedingungen dafür enthält, bei welchen Versuchen wir einen Einblick in die Wirkungsweise des Zellkerns allein zu erwarten haben. Ich meine damit das Gesetz der Uniformität. Freilich in einer bestimmten Erweiterung, die zwar nicht immer in die Formulierung dieses Gesetzes mit einbezogen, aber für den hier behandelten Zusammenhang notwendig ist. Das Gesetz der Uniformität sagt aus, daß nach einer Kreuzung zweier Organismen, die sich in ganz bestimmten Merkmalen von einander unterscheiden, die 1. Generation uniform ist, d. h. daß die Individuen, die aus einer solchen Kreuzung hervorgehen, alle untereinander völlig gleich sind. Sieht man sich nach den experimentellen Grundlagen für das Gesetz der Uniformität in den Schriften von MENDEL und den ersten Vererbungstheoretikern etwas genauer um, so erkennt man sofort, daß sie dieses Gesetz der Uniformität unter ausdrücklicher Einbeziehung auch reziproker Kreuzungen formuliert haben. Gerade das ist besonders wesentlich. Reziproke Kreuzungen lassen sich mit besonderer Exaktheit bei zwittrigen Pflanzen herstellen. Man geht dann so vor, daß man ein und dieselbe Pflanze sowohl als Vater wie als Mutter verwendet. Man bringt also einmal den Pollen der Pflanze, die — wie in CORRENS' *Mirabilis*-Versuch (1905) — weiße Blüten haben möge, auf die Narbe der Pflanze, die rote Blüten hat und das andere Mal den Pollen der Pflanze mit roten Blüten auf die Narbe der weißblühenden (vgl. Abb. 1a [1]). Die entstandenen Individuen bringen jeweils von der Mutter her durch die Eizelle eine vollständige Zelle mit Zytoplasma, Plastiden und Kern mit; von dem Pollenschlauch dagegen kommt lediglich der generative Kern, nichts sonst in das System hinein. Ist der Effekt beider Kreuzungen gleichförmig, liefert der Vater den gleichen Beitrag wie die Mutter, dann kann man daraus schließen, daß der Kern das Entscheidende sein muß und das übrige, was die Mutter noch hinzufügt, Plastiden und Plasma, für den Vererbungs

[1]) Die sämtlichen Abbildungen dieser Abhandlung sind von Hans DETTELBACHER, Freiburg/Br., entweder als Originale gezeichnet oder nach anderen Abbildung umgezeichnet oder kopiert worden. Abb. 1 lehnt sich an diejenige von CORRENS „Über Vererbungsgesetze" (Verhdlg. Ges. Dtsch. Naturforscher und Ärzte, 1905) an. Abb. 3, 5 und 12 sind aus KUEHN „Grundriß der Vererbungslehre" entnommen. Abb. 8, 9, 10, 11, 13, 14 und 15 sind aus OEHLKERS „Bastardierungsversuche in der Gattung Streptocarpus Lindley I. Plasmatische Vererbung und die Geschlechtsbestimmung von Zwitterpflanzen" (Zeitschrift für Botanik, 1938, **32**, 305—393). Die übrigen sind Originale.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

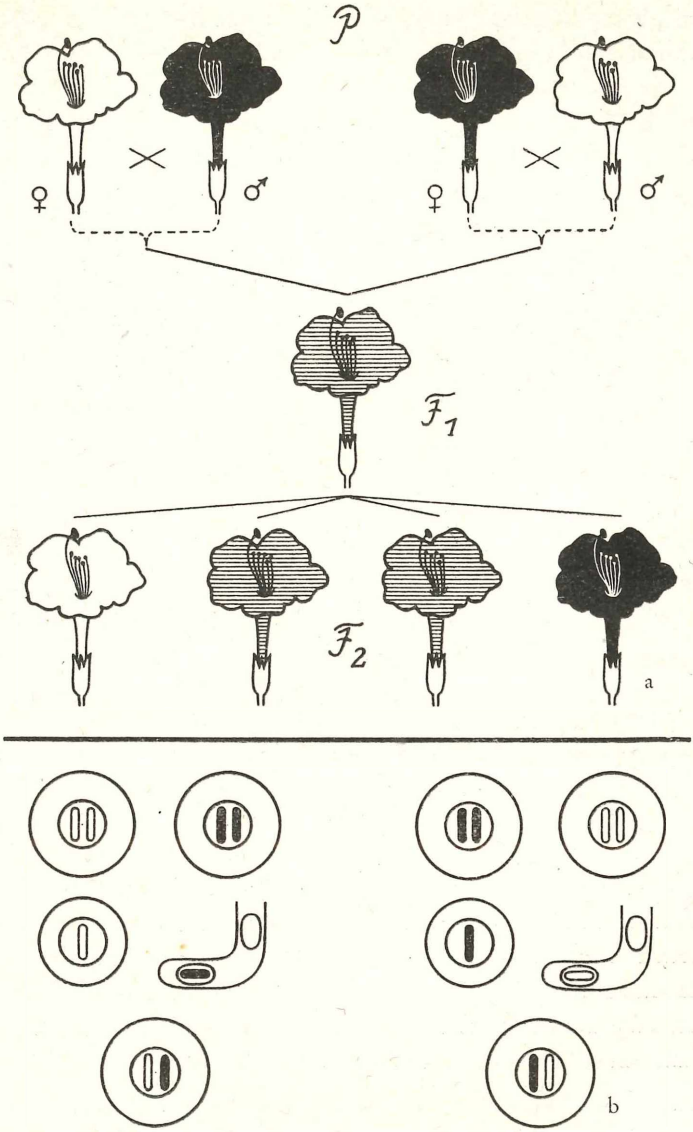


Abb. 1 a und b: Reziproke Kreuzung von *Mirabilis jalapa* rot und weiß. In beiden Fällen ist der Effekt derselbe. Abb. 1 b: Der daraus gezogene Schluß: Das Erbmaterial für die Vererbung der Blütenfarbe muß im Kern liegen. Zytoplasma und Plastiden der Eizelle haben keine Wirkung.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

prozeß gleichgültig ist. Tatsächlich ist das in den meisten Fällen so, man sah also anfänglich diese übrigen Zellbestandteile als bedeutungslos für den Vererbungsprozeß an (vgl. Abb. 1b).

Im Laufe der Zeit sind dann immer mehr und mehr Kreuzungen gefunden worden, bei denen sich reziproke Verschiedenheiten konstatieren ließen, Kreuzungen also, die eine Ausnahme von dem Gesetz

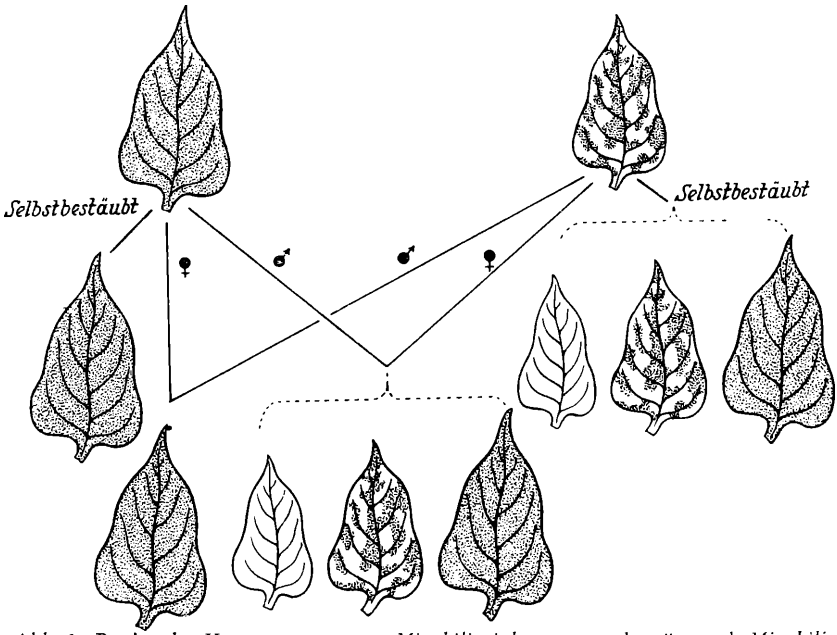


Abb. 2: Reziproke Kreuzungen unter *Mirabilis jalapa* normal grün und *Mirabilis jalapa forma albamaculata*. Der reziproke Effekt ist verschieden.

der Uniformität darstellen. Unter diesen finden sich auch solche [2]), bei denen die beiden anderen Zellbestandteile außer dem Kern, Plasma und Plastiden genetisch eine Rolle spielen. Im Folgenden will ich nun eine Reihe solcher Kreuzungen schildern und dann zeigen, was man daraus zu schließen vermag.

[2]) Man muß bei der Interpretation derartiger reziprok verschiedener Kreuzungen insofern etwas vosichtig sein, als in einigen davon die reziproken Verschiedenheiten durch Besonderheiten der im Kern lokalisierten Gene zustande kommen können. Wenn beispielsweise mit irgend einem Erbfaktor die Wirkung verbunden ist, das neu entstandene Pollenkorn oder Spermatozoid zum Absterben zu bringen, nicht aber ebenso auch die Eizelle, dann besteht die Möglichkeit, daß von ein und demselben Organismus durch seine beiden Geschlechtsorgane verschiedenartiges Erbgut übertragen wird. Wir kennen solche Fälle, haben sie besonders in der Gattung *Oenothera* aufgewiesen und wissen nun auch heute, wie wir uns vor den Täuschungen zu hüten haben, die durch derartige Sondereffekte der Kernvererbung herbeigeführt wurden.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Beschäftigen wir uns zunächst mit den Versuchen, bei denen sich die Differenz der beiden Gegenkreuzungen in der durch die Plastiden hervorgebrachten Blattfarbe findet. BAUR und CORRENS haben solche Kreuzungen studiert. Zunächst seien die Experimente von CORRENS (1909) geschildert. Er hat auch dabei wieder mit *Mirabilis Jalapa,* demselben Objekt, an dem er die normale Mendelspaltung der Blütenfarbe aufgewiesen hatte, gearbeitet. Unter seinen Kulturen fand er ein abweichendes Exemplar, das im Gegensatz zu allen anderen weißbuntscheckige Blätter besaß. Diese Form, als *Mirabilis Jalapa* forma *albumaculata* bezeichnet, verhielt sich bei Selbstbestäubung und in Kreuzungsversuchen folgendermaßen. Bei Selbstbestäubung erhielt CORRENS sowohl rein grüne Pflanzen als auch weißbunte als auch rein weiße Exemplare. Letztere sind nicht lebensfähig und sterben ab, wenn die Reservestoffe des Samenkornes verbraucht sind. Die weißbunten Exemplare jedoch entwickeln zuweilen rein weiße Äste, die nun von den übrigen, den grünen Farbstoff enthaltenden Teilen der Pflanze leben und Blüten und Früchte ansetzen können. Bei Kreuzungen zwischen weißbunten und grünen Pflanzen erhält man jeweils dann, wenn grün als Mutter und weißbunt als Vater verwendet wird, lediglich rein grüne Pflanzen. Umgekehrt: wird weißbunt als Mutter und rein grün als Vater in eine Kreuzung eingesetzt, so erhält man genau dieselbe Zusammensetzung wie dann, wenn die weißbunte Pflanze selbstbestäubt wird, nämlich normal rein-grüne, weißbunte und weiße Nachkommen (vgl. Abb. 2). Damit ist hier die Tatsache reziprok verschiedener Kreuzungserfolge gegeben, und die bedarf einer besonderen Erklärung [3]). Daraus, daß weißbunt als Vater mit grün als Mutter gekreuzt nur grüne Pflanzen ergibt, zeigt sich, daß der neue Charakter der Weißbuntheit durch das männliche Geschlecht nicht übertragen wird. Und da man für die männlichen Keimzellen nur einen Kern allein als Erbträger in Rechnung zu stellen hat, so ist anzunehmen, daß das Gen, das das Merkmal der Weißbuntheit steuert, nicht in dem im Kern lokalisierten Bestand an Erbeinheiten vorhanden ist. Es liegt aber hier auch kein Anlaß

Daß im übrigen, abgesehen von der Vererbung der Chloroplasten-Farbe, die normale Kernvererbung völlig intakt ist, hat CORRENS dadurch bewiesen, daß er, abgesehen von diesem Merkmal, auch noch eine Differenz in der Blütenfarbe, deren normal karyotischer Erbgang bekannt war, in das Kreuzungssystem hineinbrachte. Es zeigte sich, daß hierin normale reziprok gleichartige Vererbung erfolgte, unabhängig von der Blattfarbe.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

vor, anzunehmen, daß es in dem durch die weiblichen Keimzellen übertragenen Kernmaterial steckt; denn die Kerne einer Pflanze sind ja identisch und absterbende Keimzellen kommen hier nicht vor. Abgesehen davon enthalten die Eizellen ja auch noch die Plastiden; eben die Träger der grünen Farbe. Die Weißbuntheit kommt dadurch zustande, daß in den betreffenden Pflanzen sowohl normale, grünwerdende Chlorophyllkörner vorhanden sind als auch solche, die nicht zu ergrünen vermögen, also von den normalen abweichen. Nun wissen wir aus der Entwicklungsgeschichte, daß die Plastiden selbständige Elemente der Zelle sind. Sie können nie neugebildet werden, sondern entstehen nur durch Teilung von ihresgleichen. Geht man nun einen Schritt weiter und nimmt gleichzeitig an, daß mit dieser Teilung auch der besondere Charakter des Plastiden-Elters auf die Plastiden Nachkommen übertragen wird, daß also aus grünen Plastiden immer nur grüne, aus nichtergrünungsfähigen immer nur ebensolche entstehen, dann ist der Erbgang der weißbunten Pflanzen schon völlig erklärbar. Wir stellen uns vor, daß eine grüne Pflanze aus Eizellen entsteht, die nur normale, ergrünende, eine weiße aus solchen, die lediglich nichtergrünugsfähige und endlich weißbunte Pflanzen, die aus Eizellen entstanden sind, die beide Sorten von Plastiden enthalten, also gemischt sind. Im Laufe der Entwicklungsgeschichte können nun sowohl Zellgruppen entstehen, die die rein

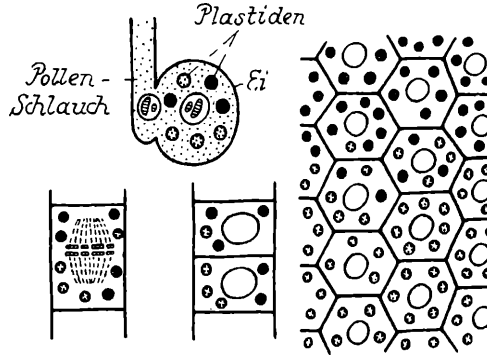


Abb. 3: (Aus KUEHN „Grundriß der Vererbungslehre", S. 72, Abb. 59.) Schema zur Erklärung der Vererbung der mosaikartigen Buntblättrigkeit durch eine Ergrünungsunfähigkeit der Plastiden. a Befruchtung einer Eizelle, die teils normale, teils ergrünungsunfähige (mutierte) Plastiden enthält. b, c Verteilung der beiden Plastidensorten bei der Zellteilung. d Zellen im Pflanzengewebe auf einem Übergangsgebiet zwischen einem rein grünen und einem nicht ergrünten (weißen) Stück. Die Chromosomen sind geschrafft, die normalen Plastiden schwarz, die mutierten punktiert gezeichnet.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

grünen, als auch andere, die die abweichenden Plastiden enthalten. So kommen die größeren oder geringeren Scheckungsflecken an den Pflanzen oder gar schließlich die rein grünen oder weißen Äste zustande (vgl. Abb. 3). Das Merkmal „weiße Blattfarbe" als isolierter Fleck oder an einer ganzen Pflanze wird also durch die Nichtergrünungsfähigkeit von bestimmten Plastiden veranlaßt, die als solche eine Veränderung, eine „Mutation" erfahren haben. In der Übertragung dieses mutativ-abweichenden Charakters sind sie hier unabhängig von dem übrigen genetischen Gefüge der betreffenden Pflanze. Kommt ein Kern von einer weißbunten Pflanze in eine mit normalen Plastiden versehene Eizelle hinein, so ist alles in Ordnung, die Nachkommen werden rein grün; umgekehrt, kommt ein Kern von einer grünen Pflanze in eine Eizelle hinein, die teilweise oder vollständig abweichende Plastiden enthält, so kann auch er nichts an dem Zustand der Plastiden ändern, die Pflanze wird weißbunt oder weiß.

Im Laufe der Zeit sind eine große Anzahl ähnlicher Fälle bei verschiedenen Pflanzen gefunden worden, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, daß in bestimmten Fällen die Plastiden als Erbträger neben dem Kern angesehen werden müssen. Freilich bezieht sich der Charakter der Chlorophyllkörner als Erbträger nur auf ihren eigenen Zustand, auf ihre Fähigkeit, Chlorophyll zu entwickeln oder nicht. Diese Fähigkeit ist freilich für die gesamte Lebenstätigkeit der Pflanze von größter Bedeutung. Die Chloroplasten sind die Organe des Kohlehydrataufbaus, von ihrer Funktion, die direkt proportional dem Gehalt an Farbstoff ist, hängt ein wesentlicher Teil des Nahrungsumsatzes der Pflanze ab. So wird also bessere oder schlechtere Funktion der Chlorophyllkörner mit dem gesamten Lebensgetriebe der Pflanze in engstem Zusammenhang stehen. Insofern haben die Plastiden zwar nur sekundäre, immerhin außerordentlich einschneidende Wirkung auf den Gesamtzustand der Pflanze. Doch ist zu betonen, daß ihnen in den allermeisten der bisher untersuchten Fällen keine direkt determinierende formative Wirkung über ihren eigenen Bereich hinaus zukommt. Darin scheint vorläufig ein entscheidender Unterschied zwischen dem Kern und den Plastiden als Erbträgern zu bestehen.

Diese hier geschilderten Untersuchungen scheinen nun zu zeigen, daß die Plastiden einer Pflanze in der Vererbung der Chlorophyll-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

bildung gänzlich selbständig und von dem Genom, d. h. den im Kern lokalisierten genetischen Elementen unabhängig sind. Eine solche Vorstellung würde nun aber einer großen Reihe wohlbekannter Befunde widersprechen, nach denen die Chorophyllbildung gerade nach den Mendelschen Regeln, also den Gesetzen karyotisch lokalisierter Gene vererbt wird. So gehört es zu den geläufigsten Demonstrations-Versuchen im Laboratorium, die Samen aus der Selbstbestäubung einer in der Hinsicht heterozygoten *Mais*pflanze aufzuziehen und zu

Abb. 4: *Oenothera Hookeri.*

Abb. 5: *Oenothera Lamarckiana.*

zeigen, daß sich unter den Keimlingen eine Spaltung nach grün : weiß wie 3 : 1 findet. Und wenn man die Liste der bisher analysierten Gene beim *Mais* durchmustert, so findet man darunter nicht weniger als 84, die die Chloroplasten-Ausfärbung in den Blättern beeinflussen. Danach sind die Plastiden doch vom Kern in ihrer Ausfärbung abhängig. Wie stimmt das mit der genetischen Selbständigkeit dieser Organe überein? Wie sind danach die oben geschilderten Versuche zu verstehen?

Experimente von RENNER (1922 und später) in der Gattung *Oenothera* werden zum mindesten den Weg zeigen, den man bei

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

einer Interpretation zu gehen hat. Es handelt sich bei diesen Versuchen um die *biennis*-Gruppe in der Gattung *Oenothera*, d. h. um unsere einheimischen bzw. die in Nordamerika verbreiteten Nachtkerzen. Es ist für die Genetik dieser Form äußerst bedeutungsvoll, daß man alle Arten dieser Gruppe untereinander kreuzen kann. Geschieht das mit der *Oe. Lamarckiana* und der *Oe. Hookeri*, so bekommt man in beiden Richtungen sogenannte „Zwillingsbastarde", d. h. zwei ganz bestimmte Typen nebeneinander, annähernd im Verhältnis 1 1. Das hängt damit zusammen, daß von den beiden Kreuzungspartnern nur die *Oe. Hookeri* (vgl. Abb. 4) eine normale einförmige Pflanze ist, nicht aber die *Oe. Lamarckiana* (vgl. Abb. 5). Letztere ist vielmehr ein konstanter Bastard, der sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht ständig zweierlei Keimzellen bildet und bei Selbstbestäubung stets nur sich selbst, d. h. die Heterozygote reproduziert und nicht die Homozygoten. In den meisten Kreuzungen sind diese Zwillingsbastarde, die nach den alten Bezeichnungen von de Vries als *velutina* und *laeta* bezeichnet werden, reziprok vollkommen gleichartig. Allein bei der Kreuzung mit der *Oe. Hookeri* finden wir reziproke Verschiedenheiten; überall dort, wo die *Oe. Lamarckiana* Mutter war, ist der eine der beiden Zwillinge, die *velutina*, gelbbunt, mit mangelhaft ergrünten Plastiden, und nur sehr schwer hochzubringen. Ist die *Oe. Hookeri* Mutter, so ist alles in Ordnung; die *velutina* ist rein grün. Der andere der beiden Zwillinge dagegen, die *laeta*, ist stets völlig grün und kräftig (vgl. Abb. 6). Nun besteht darüber kein Zweifel, daß *Oe. Lamarckiana*, die als Mutter die Plastiden in die abweichende Kreuzung bringt, selbst völlig einheitliche und tadellos ergrünende Chloroplasten besitzt. So ist das eigentümliche Verhalten der Kreuzung nur so zu erklären, daß die *Lamarckiana*-Plastiden sich mit der spezifischen Erbträger-Kombination, die durch die Zusammenstellung von *Hookeri* und der einen Kernkomponente von *Lamarckiana* entstehen, nicht vertragen und dabei ihre Ergrünungsfähigkeit einbüßen, in anderen Bastardverbindungen bleiben sie unangerührt. Typisch ist weiterhin, daß nach den Befunden von Renner auch diese Eigenschaft unverändert durch viele Generationen festgehalten wird und sich im Laufe des Zusammenlebens mit der spezifischen Kernkombination auch in mehreren Generationen nicht verändert.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Aus diesen Befunden ist folgendes zu schließen: einmal, es gibt auch bei *Oenothera* spezifisch verschiedene Sorten von Plastiden, die diese ihre Eigenschaft unabhängig von den jeweils gegebenen Kernkombinationen beibehalten. Zum anderen, die Ergrünungsfähigkeit der Plastiden hängt ebenso wie von ihrer spezifischen Struktur, so

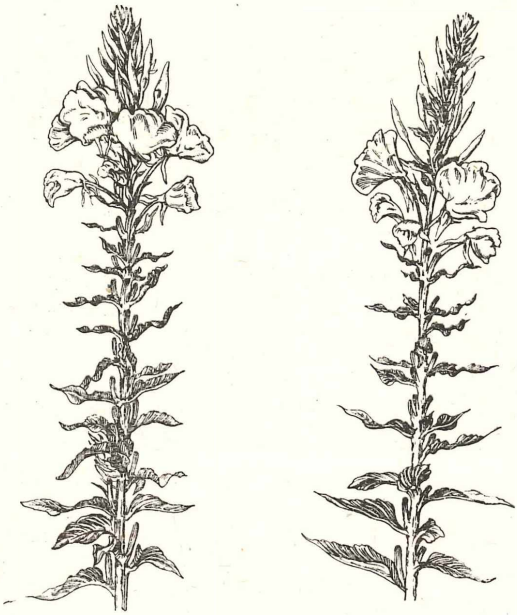
Abb. 6 a: *Oe. (Hookeri × Lamarckiana) velutina,* normal grün.
b: *Oe. (Lamarckiana × Hookeri) velutina,* gelbbunt und schwächlich.

auch von der gegebenen Kernkombination ab, unter deren Einfluß sich die Plastiden befinden. Mit diesen Versuchen von RENNER ist die Brücke zwischen denjenigen von CORRENS an *Mirabilis* und damit zunächst anscheinend so unvereinbaren am *Mais* und vielen anderen Pflanzen geschlagen. Das Merkmal „Blattgrün" wird im spezifischen Zusammenwirken von erblich selbständigen Plastiden und ganz bestimmten Kombinationen im Kerne vererbt. Ändert sich das eine oder

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

das andere der beiden genetisch selbständigen Elemente, dann muß auch — oftmals ganz in demselben Sinne — das zugehörige Merkmal der Blattfarbe davon betroffen werden.

Ich breche hier ab, obwohl sich sowohl an CORRENS' wie an RENNERS erste Untersuchungen bis zur Gegenwart eine ganz außerordentliche Fülle von Einzelanalysen angeschlossen hat. Es kommt mir hier nur auf die Linie der grundsätzlichen Versuche an. Auf die



c d

Abb. 6c: *Oe. (Hookeri × Lamarckiana) laeta,* normal grün.
d: *Oe. (Lamarckiana × Hookeri) laeta,* normal grün.

weitere Ausarbeitung aller Untersuchungen kann ich nicht eingehen, auch nicht auf andere Deutungen bestimmter Einzelheiten, wie sie z. B. K. L. NOACK (1922—24) vertritt. Die Spezifität der Plastiden im genetischen Sinne, deren Bedeutung in unserem Zusammenhang ausschlaggebend ist, kann heute nicht mehr bezweifelt werden.

Neuerdings hat SCHWEMMLE (1940) umfangreiche Versuchsreihen an der Gruppe der *Eu-Oenotheren,* insbesondere mit den beiden

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Arten *Oenothera Berteriana* und *odorata*, durchgeführt. Auch diese Formen sind Komplexheterozygoten von ähnlicher, wenn auch etwas komplizierteren Struktur, als die *biennis*-Gruppe der *Oenotheren*. Vergleicht man nun die realisierbaren Komplexverbindungen aus den Kreuzungen zwischen *Berteriana* und *odorata*, so zeigen sich dabei auch reziproke Unterschiede, die beispielsweise darin bestehen können, das die *odorata*-Plastiden mit der Komplexkombination 1 v (1 aus *Oe. Berteriana* und v aus *Oe. odorata)* nicht oder nur schlecht zu ergrünen vermögen. Die Pflanzen sind also bleich und schwächlich. Soweit besteht durchaus eine Analogie mit der *biennis*-Gruppe der *Oenotheren*. Gleichzeitig zeigen diese Pflanzen aber noch andere charakteristische Merkmale. Sie sind im Gegensatz zu der reziproken Form mit den Plastiden der *Oe. Berteriana* in der Reduktionsteilung schwer gestört und in der Blattform metroklin, d. h. jeweils die Blattform der Mutter ähnlich (letzteres vor allem bei einer anderen Komplexkombination). Werden nun durch bestimmte Kreuzungen wieder *Berteriana*-Plastiden in das vorher mit den *odorata*-Plastiden mangelhaft funktionierende System hineingebracht, so erfolgt normale Ergrünung, aber außerdem noch etwas anderes, es verschwindet nämlich ebensowohl die Störung der Reduktionsteilung als auch die Metroklinie der Blattform. Damit ist nachgewiesen, daß von den Plastiden auch ein Einfluß ausgehen kann, der sich auf andere Merkmale bezieht als nur auf die Blattfarbe selbst. Zwar wird es nicht ganz einfach sein, mit Genauigkeit festzustellen, wie weit dieser Einfluß über die assimilatorische Funktion der Plastiden geht und also nicht ein eigentlich genetischer sein kann. Immerhin ist es recht unwahrscheinlich, daß die Bestimmung der Blattform diese Bahn einschlägt, und der von SCHWEMMLE gelieferte Nachweis über die so viel weiterreichende Wirkung der Plastiden rundet das Bild, welches wir nach den älteren Befunden von CORRENS, RENNER und manchen anderen über die genetische Bedeutung der Plastiden besitzen, auf das beste ab.

Eine Reihe von Ergebnissen an reziprok verschiedenen Bastarden haben sich nicht mehr durch das spezifische Verhalten der Chlorophyllkörner erklären lassen, sondern deuten darauf hin, daß noch ein weiteres Element aus der Zelle als Erbträger in Frage kommt, nämlich das Zytoplasma (vgl. Abb. 7). Die ersten Versuche, die nicht nur gelegentlich reziprok verschiedene Bastarde konstatierten, was schon

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

häufiger geschehen war, sondern den ganzen Komplex eingehender zu analysieren strebten, waren diejenigen von Lehmann (1928), Schwemmle (1927) und später von Michaelis (1929) an *Epilobium* und von Wettstein (1926 und später) an Moosen. Gerade die Moos-Versuche wurden sehr bedeutungsvoll. Hier hat sich der Anschluß an die alte, vormendelistische Genetik auffinden lassen, worin schon zuweilen „Metroklinie" konstatiert worden war. Darunter versteht man die Tatsache, daß bei reziproken Kreuzungen, besonders unter Artbastarden, die jeweiligen Eigenschaften der Mutter stärker zutage treten als die Merkmale des Vaters. Ganz besonders gut ließ sich diese Ausprägungsweise in den Versuchen v. Wettsteins bei der Kreuzung *Funaria hygrometrica* × *mediterranea* an der Vererbung des Verhältnisses von Blattlänge und Länge der Blattspitze der Moosblättchen zeigen. Die F_1-Gametophyten der Moose zeigen ja bekanntlich eine Haplontenspaltung, und wenn man nun die eben genannten Größenverhältnisse in den beiden reziproken Nachkommenschaften ausrechnet, so findet man in der Verteilung der Werte für die Relation zwischen der Länge der Blätter und der Länge der Blattspitzen eine so überaus tiefgreifende Differenz, daß sie zu dem eindrucksvollsten zu zählen ist, was überhaupt an Metroklinie bekannt ist. Nach v. Wettsteins Angaben beträgt der Mittelwert für die reinen

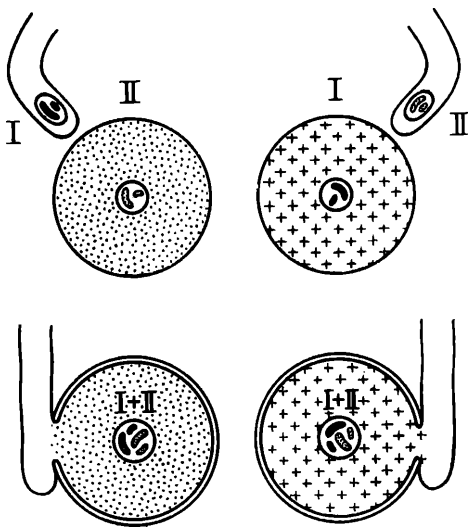


Abb. 7: Schema der Befruchtung bei Kreuzung zweier Arten oder Rassen, I und II, zwischen denen die reziproke Verschiedenheit auf Plasma-Unterschiede hindeuten. Das Schema ist gegenüber demjenigen von Kuehn verändert, um die charakteristische Befruchtungsweise bei den Pflanzen zwischen Eizelle und generativem Kern des Pollenschlauchs darzustellen.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Formen, *F. hygrometrica* 27,72, für *F. mediterranea* dagegen 2,47. Die Haplontenaufspaltung der beiden reziproken Bastarde zeigt bezüglich dieses Verhältnisses eine Variantenverteilung, wie sie in der nebenstehenden Tabelle (v. WETTSTEIN (1926)) zusammengestellt ist.

Es sind danach die Werte des Bastardes *F. hygrometrica* × *mediterranea* von denen des Vaters durch einen Abstand von 5 Klassen getrennt. Bei der reziproken *F. mediterranea* × *hygrometrica* ist der Zustand der Blätter noch wesentlich extremer: ein Abstand von 20 Klassen trennt die extremsten Plusvarianten von denen des zugehörigen Vaters. Der Autor bespricht nun in eingehender Weise alle Möglichkeiten einer Interpretation und kann zeigen, daß nichts anderes als die Einwirkung des Plasmas auf die väterlichen Gene übrig bleibt. So ist schon aus diesen Versuchen zu schließen, daß die jeweilige Merkmalsausbildung von spezifischen, karyotisch lokalisierten Genen bedingt wird und — wie sich CORRENS einmal ausgedrückt hat — einem Entfaltungsmechanismus der im Zytoplasma vorhanden ist.

Es fragt sich nun weiter, wie dieser Entfaltungsmechanismus eigentlich funktioniert. Gerade die Kreuzungen innerhalb der Gattung *Epilobium* haben immer wieder eine Deutung der Befunde hervorgerufen, wonach eine mehr oder weniger starke Hemmung, die von dem Zytoplasma auf bestimmte Gene ausgehen kann, das eigentlich Entscheidende ist. Für *Epilobium* scheint das zunächst zuzutreffen; denn auffällig gehemmtes Wachstum einseitig in reziproken Kreuzungen ist hier häufig zu finden. Es wäre aber bedenklich, wollte man diese Anschauungsweise, der man die Voreingenommenheit durch die Theorie von dem Kernmonopol bei der Vererbung deutlich anmerkt, verallgemeinern. Dadurch würde die aufweisbare Zytoplasmawirkung

Verteilung von (Hy × Me) F_1																1	4	4	1	3	1	1	11			1	4	6	0
Verteilung von (Hy × Me) F_1	5	24	62	82	33	36	15	6	2	2		1	1	..	1	2	4		4	6	1	4							
Klassengrenzen	1		3		4		5		6		7		8		9		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

zu gering eingeschätzt. Die genetische Initiative bleibt durchaus dem karyotischen Element vorbehalten, das Plasma kann sozusagen zuweilen einen unerwünschten Hemmschuh darstellen, viel mehr eigentlich nicht. Um das in Frage stehende Phänomen wirklich zu erfassen, ist es notwendig, den Blick etwas genauer auf den jeweils entgegengesetzten Zustand zu richten. Das Fehlen der „Hemmung" bedeutet bei einem Entwicklungsprozeß eine gegenseitige Abstimmung der beiden genetischen Einzelelemente, ein Moment, das zweifellos mehr ist als die bloße Ausschaltung eines Negativmus. Zwar ist das schon durch die Moosversuche unterstrichen, doch gibt es gerade bei den Blütenpflanzen eine Reihe seit langem bekannter reziproker Differenzen, die anscheinend eine besonders gute Illustration zu dieser Hemmungstheorie bieten. Eigene Versuche von mir in der Gattung *Streptocarpus* (Oehlkers (1938)) lassen aber eindeutig erkennen, daß sie anders interpetiert werden können, nämlich durch eine eigentümlich gegenseitige Abstimmung der karyotischen und plasmatischen Elemente. Es kommt hinzu, daß die *Streptocarpus*versuche sich durch besondere Anschaulichkeit anszeichnen und das ist der Grund, weswegen ich im folgenden diese *Streptocarpus*versuche eingehend besprechen werde.

Abb. 8: *Streptocarpus Rexii,* eine rosulate Pflanze. Sie bildet eine Rosette von Blättern, in deren Achseln Infloreszenzen mit 1 oder höchstens 2 Blüten stehen.

Die Gattung *Streptocarpus,* südafrikanische Pflanzen, die bei uns vielfach in Gewächshäusern kultiviert werden, gehört zu der größeren Gruppe der *Tubifloren,* zu denen von unseren einheimischen Pflanzen die Lippenblütler zu zählen sind. Sie sind sehr eigentümlich

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

und zeigen verschiedene morphologische Merkwürdigkeiten. So gibt es unter ihnen dem Wuchstypus nach drei verschiedene Gruppen, zunächst caulescente Arten, solche die normale Stengel, normale Sproße bilden wie andere Pflanzen auch; zum anderen die rosulaten; sie bilden keine Sproße, dafür eine fest dem Boden anliegende Rosette von Blättern, und haben gewöhnlich in den Achseln der Rosettenblätter Blütenstände mit ein oder höchstens zwei meist sehr großen und farbenfreudigen Blüten (vgl. Abb. 8). Endlich findet sich noch eine dritte Gruppe, die unifoliaten, die ganz abweichend ist und bei der die ganzen Pflanzen nur aus einem einzigen, dafür aber riesigen Blatt bestehen. Dieses eine Blatt ist aus dem einen der beiden Keimblätter herangewachsen und kann bei einzelnen Arten bis zu 1 m lang werden. Zur Reifezeit entwickeln sich in der Achsel dieses Blattes eine Reihe von Blütenständen, die zahlreiche Blüten besitzen (vgl. Abb. 9). Der Name *Streptocarpus* für die ganze Gattung ist darum gewählt, weil die Früchte sich beim Heranreifen eigentümlich spiralig drehen. Mit diesen Pflanzen habe ich genetische Versuche angestellt, hauptsächlich mit der Gruppe der rosulaten und unifoliaten. Alle Arten, soweit ich sie bis jetzt in der Hand gehabt habe, lassen sich untereinander kreuzen und ergeben zum Teil durchaus fertile Bastarde. Bei bestimmten Kreuzungen finden sich

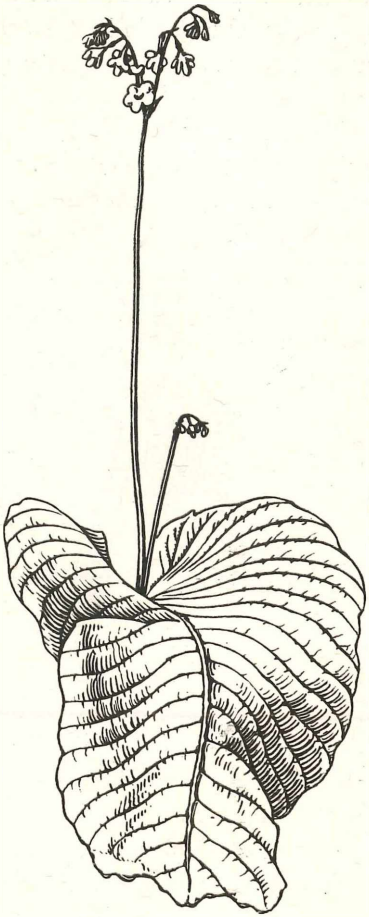


Abb. 9: *Streptocarpus Wendlandii*, eine unifoliate Pflanze. Die ganze Pflanze besteht nur aus einem einzigen, sehr großen Kotyledon, in dessen Achseln reichblütige Infloreszenzen stehen.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

reziproke Verschiedenheiten, die auffälligsten davon beziehen sich auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane in den Blüten.

Der Geschlechtszustand der Ausgangspflanzen d. h. der reinen Arten, ist überall gleich: es sind stets völlig normale Zwitterpflanzen. Sie besitzen in ihren Blüten zwei an der Antherenspitze miteinander verwachsene Staubblätter und einen zweiblättrigen Fruchtknoten. *Streptocarpus* ist also vom genetischen Standpunkt aus angesehen gemischtgeschlechtig, alle Arten müssen im Besitz der Anlagen für beide Geschlechter sein, die sich nebeneinander im gleichen Individuum und in derselben Blüte entfalten. Kreuzt man derartige Formen untereinander, so gibt es hierin merkwürdige Abweichungen, freilich nicht überall. Ich greife für die weitere Schilderung zwei Arten heraus, bei denen die reziproken Differenzen besonders stark sind (vgl. Abb. 8); *Str. Rexii* und *Str. Wendlandii* sind zwei Typen, die in ihrem Gesamthabitus ungemein verschieden sind. *Str. Rexii* ist rosulat mit einblütigen Infloreszenzen, *Str. Wendlandii* eine unifoliate mit riesigen, äußerst reichblütigen Blütenständen (vgl. Abb. 9). Die F_1 zwischen beiden ist annähernd intermediär, doch läßt sich in zweierlei Hinsicht eine reziproke Verschiedenheit konstatieren: *Rexii* × *Wendlandii* hat beide Geschlechtsorgane und große Blüten, *Wendlandii* × *Rexii* hat keine

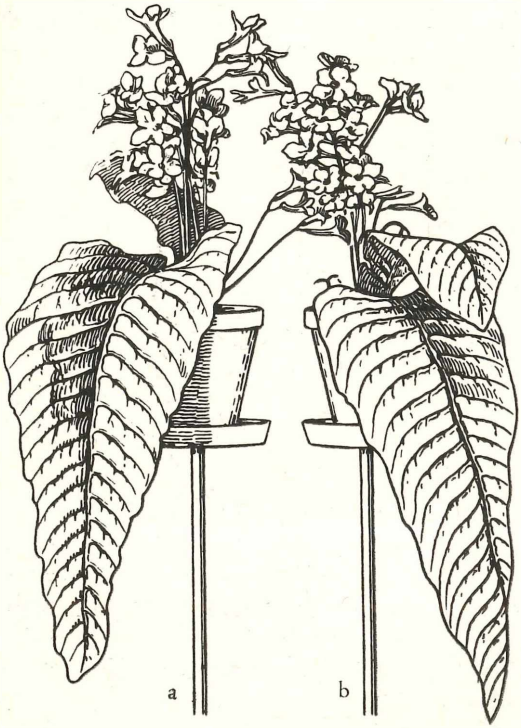
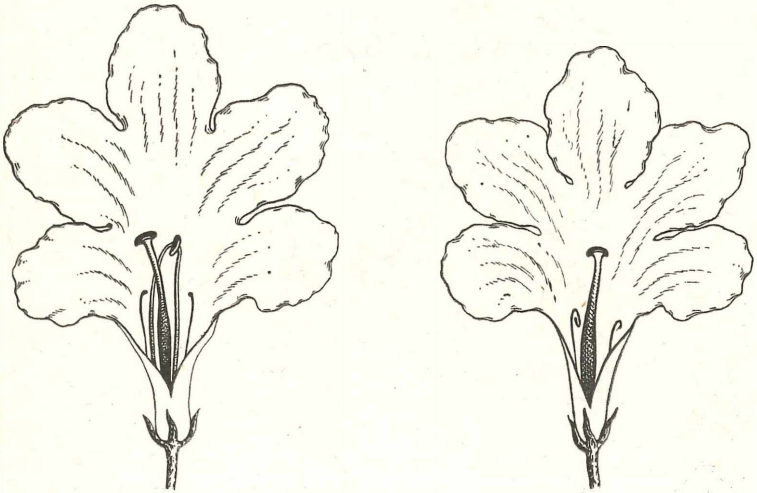


Abb. 10 a: *Streptocarpus (Rexii × Wendlandii).*
b: *Streptocarpus (Wendlandii × Rexii).*

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Staubblätter, sondern nur Staminodien und kleinere Blüten (vgl. Abb. 10 a und b). Als erstes Resultat fanden wir also, daß die reziproke Verschiedenheit sehr eingreifend ist. Wenn *Str. Wendlandii* Mutter ist, entstehen statt der Zwitterpflanzen rein weibliche, in der anderen Richtung schien die Zwitterblüte normal zu sein. Genauere Untersuchungen ergaben freilich, daß die Fertilität des weiblichen Geschlechts hier zwar nicht völlig aufgehoben, aber doch



a b

Abb. 11 a: *Streptocarpus (Rexii* Gartenform weiß × *Wendlandii).* Normale Blüte, Kronröhre aufgeschnitten, natürliche Größe.
b: *Streptocarpus (Wendlandii* × *Rexii).* Im männlichen Geschlecht sterile Blüte, Staubblätter nur als Staminodien. Kronröhre aufgeschnitten, natürliche Größe.

wenigstens stark eingeschränkt ist; völlig normal ist allein der Staubblattkreis. So ist also bei dem letzten Bastard eine Verschiebung nach der Richtung einer rein männlichen Ausbildung zu konstatieren (vgl. Abb. 11a u. b).

Um das Wesen dieser reziproken Differenzen genauer erklären zu können, wurde in den folgenden Jahren die Methode der Rückkreuzung mit dem jeweiligen Vater durchgeführt [1]). Bei der reichen

[1]) Von MICHAELIS mit besonderem Erfolg bei der Kreuzung Epilobium luteum × hirsutum durchgeführt.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Spaltung, die zwischen zwei Arten möglich ist, zeigt sich dabei für alle Erbfaktoren, in denen der Vater rezessiv ist, eine 1 1 Spaltung. Fährt man damit jahrelang fort und sucht man sich für die Fort-

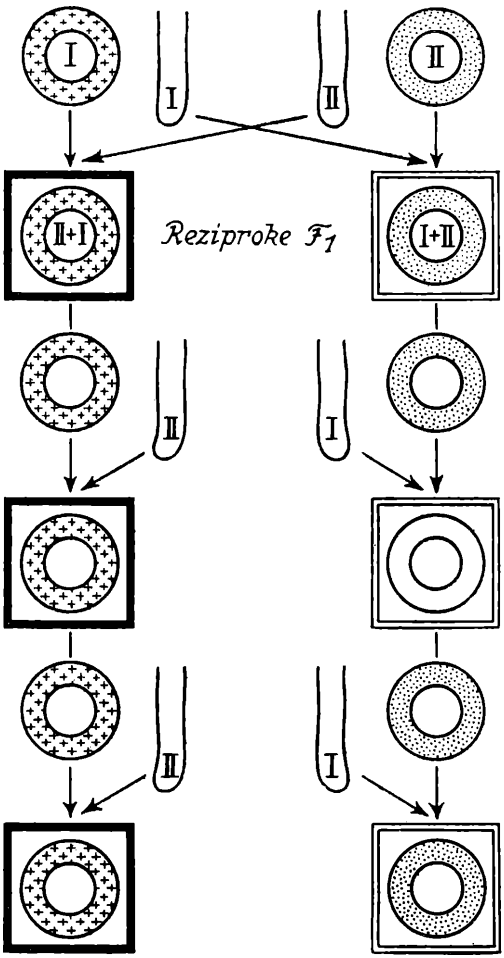


Abb. 12:
(Aus KUEHN „Grundriß der Vererbungslehre", Seite 70, Abb. 48.) Schema der Vererbung des Plasmotyps bei ständiger Rückkreuzung mit dem jeweiligen Vater, Plasmabeschaffenheit der Art oder Rasse I durch Kreuze, die von II durch Punkte angedeutet. Die zugehörige Merkmalsausbildung des Individuums zu Plasmotypus I als schwarz ausgefüllte rechteckige Umrahmung, die zu II als helle Umrahmung gezeichnet. Das Schema von KUEHN ist wiederum zur Kennzeichnung der Verhältnisse bei den Pflanzen und ihrer Befruchtungsweise nach Eizelle und Pollenschlauch verändert.

pflanzung unter den Kreuzungsnachkommen immer möglichst vaterähnliche Pflanzen aus, dann muß man schließlich nach einer Reihe von Jahren die ursprünglich väterliche Kernkombination in dem ursprünglich mütterlichen Plasma erhalten (vgl. Abb. 12).

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Der Erfolg der ersten Rückkreuzung des Bastardes *Str. (Wendlandii × Rexii) × Rexii* ergab eine erstaunliche Überraschung. Die Pflanzen, die wir bekamen, ließen sich nach der Ausbildung der Geschlechtsorgane in zwei Gruppen sondern, einmal in solche, die der F_1 glichen, also anstelle der Staubblätter nur Fäden besaßen, Staminodien, wie wir sie nennen. Zum anderen aber solche, bei denen der ganze Staubblattkreis weiblich ausgebildet wird. Es ist also bei diesen Pflanzen in der Blüte der zwittrige Geschlechtszustand völlig verschoben; da sogar die eigentlich männlichen Organe weiblich gestaltet werden. Diese Ausbildung ist freilich ungemein variabel und oftmals in den verschiedenen Blüten ein und derselben Pflanze nicht gleichförmig. Doch stimmen alle die verschiedenen Ausbildungsweisen in einem stets miteinander überein: immer finden sich spezifisch weibliche Organe des Fruchtknotens oder Griffels an den Staminodien, die in der F_1 als Reste der Staubblätter übrig geblieben sind. In schwächster weiblicher Ausbildung finden sich vorne an der Spitze dieser Fäden lediglich Griffelpapillen; ist die Ausbildung etwas stärker, dann sind vorne Griffelpapillen und weiter hinten Samenanlagen; in extremster Ausgestaltung findet sich anstelle jeden Staubblattes ein Fruchtknoten. Bis zu fünf solcher Nebenfruchtknoten — wie ich sie nenne — pro Blüte habe ich beobachtet. Seltsam, aber wiederum durchaus charakteristisch für die merkwürdige Entstehungsweise ist folgendes: alle diese aus einem Staubblatt entstehenden Fruchtknoten

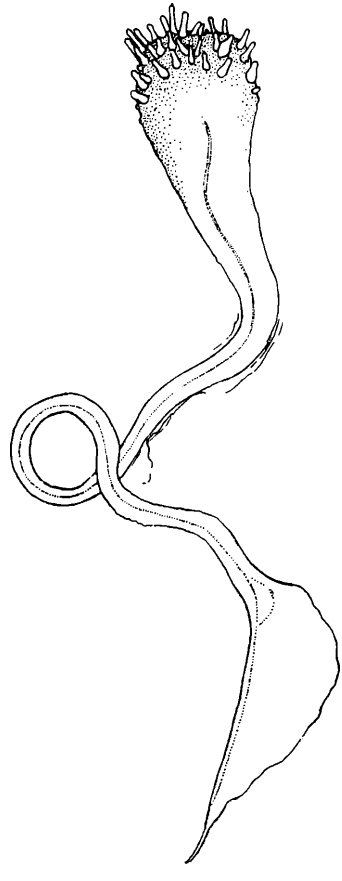


Abb. 13a: Staminodien mit Griffelpapillen. 7mal vergrößert.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

sind halbierte Gebilde: d. h. sie zeigen auf einer Seite die normale Außenwand eines Fruchtknotens, auf der anderen dagegen die offenliegende Innenausbildung eines solchen, nämlich eine Plazenta mit Samenanlagen. Das ist folgendermaßen zu verstehen: Die

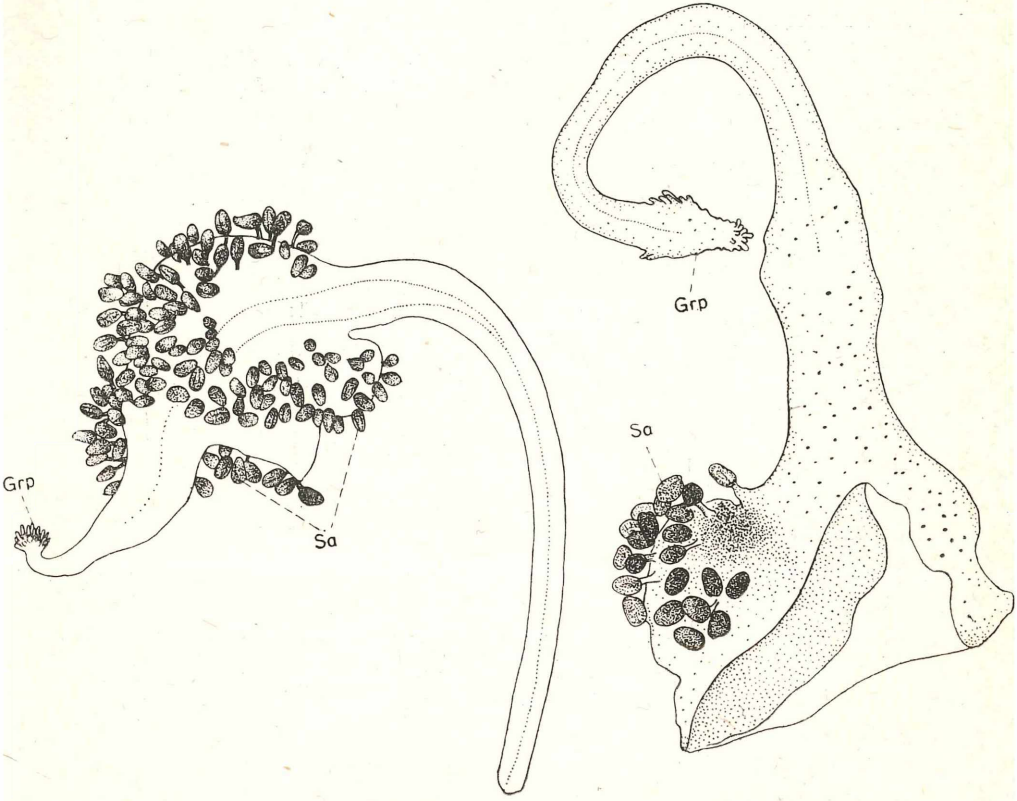


Abb. 13 b: Staminodien mit Griffelpapillen und Samenanlagen, 5mal vergößert.

Staubblätter entstehen bei diesen Pflanzen entwicklungsgeschichtlich aus einer Blattanlage, der Fruchtknoten dagegen setzt sich stets aus zwei Blättern zusammen, von denen also jedes einen halben Fruchtknoten produziert. Diese können nur dadurch zu einem gemeinsamen Fruchtknoten zusammenwachsen, weil sie unmittelbar nebeneinander stehen. Die ursprünglichen Staubblätter, die aber hier zu Fruchtblättern umgebildet sind, stehen einzeln, in einiger Ent-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

fernung voneinander, so daß sie bei Umwandlung des Geschlechts nun auch nur je einen halben Fruchtknoten ausbilden und nicht je zwei und zwei zu einem ganzen miteinander verwachsen können (vgl. Abb. 13 a — d). So bekommen wir also in 50 Prozent der Pflanzen in der Rückkreuzungsgeneration nicht allein weibliche Pflanzen — das sind ja schon die anderen 50 Prozent, denen die Antheren fehlen —, sondern wir erhalten sozusagen „Überweibchen, bei denen die männlichen Organe nicht nur unterdrückt, sondern darüber hinaus sogar noch weiblich ausgebildet sind.

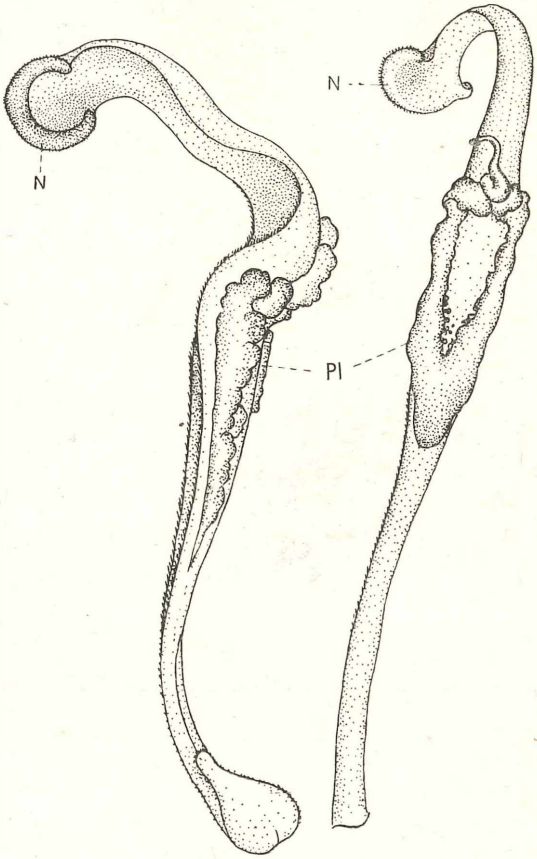


Abb. 13 c: Fruchtknoten an Stelle der Staubblätter. 5mal vergrößert.

Betrachten wir nun im Vergleich dazu die andere Rückkreuzung *(Rexii × Wendlandii) × Wendlandii,* dann ergibt sich vor allem, daß die eben geschilderte Spaltung dort n i c h t auftritt, dafür aber eine andere. Es finden sich hier auch wieder ungefähr in dem Zahlenverhältnis von 1 : 1 zwei Gruppen von Pflanzen, eine bei denen wie in der F_1 noch beide Geschlechter funktionieren — wenn auch eingeschränkt und nicht sehr fertil im weiblichen Geschlecht — und eine zweite, bei denen der Fruchtknoten zwar noch morphologisch vorhanden ist, aber nicht mehr funktioniert. 50% der Pflanzen sind

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

dadurch im Gegensatz zu der reziproken Rückkreuzung rein männlich geworden. Wir konstatieren hier also wiederum eine Verschiebung des Geschlechtes, doch nun nicht nach der weiblichen, sondern nach der männlichen Seite. Freilich ist die Verschiebung hier nicht so stark wie die entgegengesetzte; denn der Fruchtknoten ist nicht morphologisch in das entgegengesetze Geschlecht umgewandelt, wie das mit den Staubblättern im *Wendlandii*-Plasma der Fall ist.

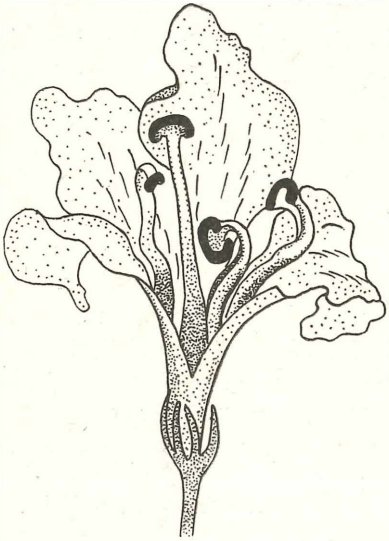


Abb. 13 d: Blüte mit mehreren Nebenfruchtknoten, die sich aus Staubblättern entwickelt haben, natürliche Größe.

Ich kann nicht auf die zahlreichen weiteren Kreuzungen eingehen, die notwendig waren, um alle Einzelheiten dieses Phänomens aufzuklären. Nur auf die Resultate der ständigen Rückkreuzungen mit dem Vater will ich noch hinweisen, die nunmehr 6 Generationen umfassen. Allerdings lassen sich auf die Dauer lediglich mit dem Bastard *Wendlandii* × *Rexii* durchführen, weil in der Folge der Kreuzung *Rexii* × *Wendlandii* schon in der nächsten Generation weiblich sterile Pflanzen entstehen, die nicht als Mütter verwendbar sind. Diese Rückkreuzungsgenerationen haben gezeigt, daß die in der ersten Generation gefundenen Phänomene n i c h t abklingen oder auf die Dauer irgendwie zurückgehen, sondern sie bleiben so erhalten, wie sie in der ersten Rückkreuzung waren. Einige neue kommen noch hinzu: eingeschränktes Wachstum, Monstrosität der Blüte, aber auf keinen Fall findet sich eine Rückregulation. Das ist ein Zeichen dafür, daß die Konstitution der genetischen Elemente bei ihrem Zusammenwirken konstant erhalten bleibt.

Wir müssen nun eine Deutung für diese Erscheinung finden. Daß das Geschlecht durch bestimmte Erbfaktoren vererbt wird, ist erstmals von Correns bei den Pflanzen festgestellt worden. Für die

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Zwitterpflanzen konnte zunächst nur ganz allgemein angenommen werden, daß Anlagen für beide Geschlechter, als A für das männliche und G für das weibliche Geschlecht bezeichnet, in ihnen vorhanden sind und nebeneinander zum Ausdruck kommen. Das wiederholt sich im allgemeinen bei Kreuzungen unter Zwittern: Zwitter × Zwitter ergeben Zwitter. Hier jedoch in diesen Versuchen entstehen ein geschlechtige Pflanzen aus normalen Zwittern aus Ausgangsformen. Sehen wir zunächst die Zahlenverhältnisse an, dann findet sich in beiden Richtungen eine gewöhnliche Mendelspaltung. So müssen wir also annehmen, daß die Kerne mit ihren Chromosomen an diesem Erbgang beteiligt sind. Dabei muß die Ausprägungsstärke des A, der männlichen Tendenz, und des G, der weiblichen Tendenz, bei Zwitterpflanzen ein ganz bestimmtes Balance-Verhältnis haben, eben gerade so, daß beide Geschlechtsmerkmale nebeneinander im gleichen Individuum erscheinen. Wenn wir nun die Annahme des karyotisch gebundenen AG-Komplexes auf *Streptocarpus* übertragen, dann müssen wir sie zugleich um zwei Sonderannahmen erweitern: einmal, daß das Stärkeverhältnis von A gegenüber G in den verschiedenen zu Kreuzungen verwendeten Formen verschieden ist, und zum anderen, daß die Balance, die das Auftreten beider Geschlechtsmerkmale in den zwittrigen Ausgangsformen möglich macht, durch die Einwirkung des Cytoplasmas herbeigeführt wird. Wir nennen in unserem Schema diese Einwirkungsweise des Cytoplasmas auch AG, meinen damit dann aber die Reaktionsbasis für den im Kern lokalisierten AG-Komplex. Nehmen wir für

Str. Rexii

AA schwach
GG stark } im Kern an, und

für die Reaktionsbasis im Cytoplasma { A stark, G schwach

so muß sich beides ausgleichen und wir bekommen beim Vorhandensein zweier *Rexii*-Genome im *Rexii*-Plasma normale Zwitter. Dieselbe Annahme, nur umgekehrt formuliert, ergibt für

Str. Wendlandii

AA stark
GG schwach } in beiden Genomen

A schwach
G stark } im Plasmon

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

Gen und Reaktionsbasis bringen gemeinsam auch hier wieder den Ausgleich zu normalen Zwittern hervor. Diese zunächst hypothetisch angenommene Konstitution der beiden Zwitterpflanzen läßt erkennen, daß sie bei der Nachzucht stets Zwitter bleiben müssen: Die Genome sind identisch, eine Mendelspaltung ist also ausgeschlossen. Freilich muß weiter vorausgesetzt werden, daß mindestens in den Ausgangspflanzen ein verändernder Einfluß vom Genom auf das Plasmon und umgekehrt nicht statt hat.

Wie die folgende schematische Klarlegung zeigt, kann die hier angenommene Konstitution die bei den Kreuzungen erzielten Ergebnisse nun auch ohne weiteres verständlich machen. Werden nun die Genome durch Kreuzung ausgetauscht, so muß sich das Balance-Verhältnis grundsätzlich ändern. Wir führen das hier nur für die *Wendlandii* × *Rexii*-Kreuzung aus. Bei dieser Kreuzung kommen

die Genome	A stark G schwach	+	A schwach G stark
in das Plasmon	A schwach G stark	hinein.	

Damit sind nicht mehr b e i d e Genome unter sich gleich, aber zum Plasma gegensinnig, sondern jeweils ein Genom wirkt mit dem Plasmon gleichsinnig. So wird die Balance um einen Schritt nach dem Überwiegen der Weiblichkeit hin verschoben: im Phänotypus stellen wir fest, daß die Antheren in den Blüten ausfallen, letztere wird weiblich. Kommt bei der Weiterkreuzung mit dem Vater noch ein zweites *Rexii*-Genom dazu, dann findet sich

Genom:	A schwach G stark	+	A schwach G stark
Plasma:	A schwach G stark		

In dieser Kombination wirken sowohl beide Genome wie auch das Plasmon gleichsinnig. So kommt als weiterer Schritt auch noch die Verweiblichung des Androezeums hinzu. Genau dasselbe aber in umgekehrter Richtung muß in der reziproken Reihe mit dem *Rexii*-Plasma vor sich gehen. Hier erfolgt die Verschiebung in der Richtung nach der Männlichkeit. So können wir also durch diese Interpretation sowohl das Vorhandensein von Zwittrigkeit in den Ausgangsformen

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

als auch die einseitig eingeschlechtige Ausbildung bei den Kreuzungsprodukten erklären. Doch wie oben schon gesagt: die Hypothese fordert ein selbständiges genetisches Element im Plasma, läßt sie sich endgültig beweisen, so ist auch bei dieser Pflanzengruppe ein Beweis für das „Plasmon" gegeben.

Ich kann hier die vielen Kreuzungsversuche im einzelnen nicht aufführen, die für eine solche Beweisführung nötig sind; nur auf einige sei kurz hingewiesen. Schon oben zeigte ich, daß die sexuell abweichenden Formen durch ständige Rückkreuzung mit dem jeweiligen Vater erhalten werden können. Derartige Serien ziehe ich nunmehr schon sechs Jahre lang hintereinander (vgl. Abb. 12). Bei diesen Formen verlangt die oben formulierte Hypothese nun folgendes: einmal, daß der nach der ersten Rückkreuzung des Bastardes gegebene Zustand konstant bleibt, und zwar in jeder Hinsicht. Es darf also die Geschlechtsverschiebung gegenüber der ersten Rückkreuzungsgeneration weder intensiver noch schwächer werden. Das ist tatsächlich der Fall. Gerade hierdurch charakterisiert sich die Plasma-Einwirkung als ein besonderer g e n e t i s c h e r Bestandteil. Wäre die Plasmawirkung — wie man das besonders von zoologischer Seite häufig versucht — als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen, die ihrerseits wieder auf Kernwirkungen zurückgeht, dann könnte sie nicht über zahlreiche Generationen auch unter bzw. sogar g e g e n die Wirkung anderer, fremder Kerne erhalten bleiben. Weiterhin fordert die Hypothese von der Plasmawirkung bei der Geschlechtsbestimmung, daß — wie lange auch die Generationen in fremdem Plasma erzogen — der Effekt jeweils in zwei Generationsschritten durch Rückkreuzung mit der ursprünglichen Mutter, nunmehr also Vater, wieder vollkommen rückgängig gemacht werden kann. Das trifft nun tatsächlich auch zu. Kreuzt man in die Rückkreuzung *Str. (Wendlandii* × *Rexii)* × *Rexii* × *Rexii* wieder mit *Wendlandii* als Vater zurück, dann bekommt man zunächst den Geschlechtszustand der ursprünglichen F_1, nämlich Blüten mit fehlenden Antheren, und beim nächsten Schritt wieder vollfertile Zwitter [1]). Damit

[1]) Etwas schwierig ist für die Beurteilung dieser Phänomene die stets wiederholte Beobachtung, daß die Merkmalsausprägung überall dort, wo plasmatische Differenzen im Spiel sind, eine ganz wesentlich erhöhte Variabilität zeigt. So bedarf es stets sehr umfangreicher Kulturen, um genaue Werte zu bekommen. Hier in diesem Vortrag sind die Verhältnisse etwas schematisiert dargestellt.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

erweist sich das Plasma also als unverändert gegenüber seinem vorhergehenden Zustand und die Annahme eines „Plasmons" im Sinne v. WETTSTEINS wird auch für *Streptocarpus* unabweislich.

Soweit die empirischen Befunde an *Streptocarpus* und ihre Deutung, die wir nach der eben gegebenen Erörterung als zutreffend ansehen können. Damit ergibt sich nun sogleich die neue Frage, ob wir die hier gewonnenen Einsichten lediglich als Einmaligkeiten und Ausnahmeerscheinungen zu werten haben, oder ob ihnen allgemeinere Bedeutung zukommt.

Bleiben wir dabei zunächst innerhalb des gleichen Merkmalsgefüges, mit dem wir uns zuletzt beschäftigten und fragen wir uns, was nun daraus für unsere Kenntnis über die Realisation des Geschlechtsverhaltens folgt. Dabei möge als erstes ein Hinweis auf eine ganz andere Organismengruppe gegeben sein, bei der sich gerade in dieser Hinsicht eine bemerkenswerte Parallele zu unseren Versuchen findet. Gemeint sind GOLDSCHMIDTS schon lange zurückliegende wohlbekannte Kreuzungen mit dem Schmetterling *Lymantria dispar,* dem Schwammspinner. Dabei hat sich eine ganz ähnliche Abstufung intersexueller Typen gezeigt, wie sie bei *Streptocarpus* gefunden sind. Der Unterschied zwischen beiden Reihen besteht lediglich darin, daß die Ausgangsformen bei *Lymantria* nicht zwittrig, sondern getrenntgeschlechtig waren; Zwitter in verschiedenster Abstufung entstehen erst durch die Kreuzungen. Würde man bei *Streptocarpus* von den durch Kreuzung hervorgebrachten eingeschlechtigen Formen ausgehen und durch rückwärtige Kreuzungen normale Zwitter wieder herstellen, dann läge exakt der gleiche Fall vor. GOLDSCHMIDT (1920) hat die bei *Lymantria* gefundenen Tatsachen ebenfalls durch die Einwirkung des Plasmas zu erklären versucht, doch hat sich die zoologische Genetik dem bis heute nicht völlig anschließen können. Bei *Lymantria* sind Geschlechtschromosomen vorhanden, also faktisch ein nach den beiden Geschlechtern verschiedenes karyotisches System, und damit besteht tatsächlich auch noch die Möglichkeit einer anderen Interpretation. Kein Zweifel, daß die plasmatische Interpretation durch die Parallele von *Streptocarpus*, wobei die chromosomale Deutung ausgeschlossen ist, sehr weitgehend gestützt wird. Weiterhin verdanken wir den *Streptocarpus*-Versuchen einen ersten Einblick in die Geschlechsbestimmung reiner Zwitterpflan-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

z e n. Hier hatten bisher die experimentellen Möglichkeiten gefehlt; denn Zwitterpflanzen mit Zwittern gekreuzt ergeben stets wieder Zwitter. So bleibt die Zwittrigkeit als solche unzugänglich. Hier ist es anders, und es fragt sich nun, was unsere Versuche vorerst über die ganze Gattung *Streptocarpus* aussagen. Das Resultat der Kreuzungen aller *Streptocarpus*-Arten untereinander, deren ich habhaft werden konnte, entspricht durchaus den Erwartungen, die aus den oben angegebenen Versuchen hergeleitet werden konnten. Es finden sich sowohl Formen, die dem Typus von *Str. Wendlandii* entsprechen, also in Kreuzungen mit dieser Form vollfertile Zwitter in beiden Richtungen ergeben, als auch solche, die dasselbe Verhalten gegenüber *Str. Rexii* aufweisen. Kreuzt man nun aber die zu *Wendlandii* und die zu *Rexii* gehörigen Formen ihrerseits untereinander, so ergeben sich genau dieselben Erscheinungen wie bei den *Wendlandii*-*Rexii*-Kreuzungen.

Aber nicht nur das hat sich finden lassen, sondern auch noch Formen, die entweder nach noch stärkerem Extrem abwichen wie *Rexii* von *Wendlandii*, also schon in der F_1-Generation Blüten mit Nebenfruchtknoten hervorbrachten, und vor allem — was besonders wichtig ist —, es fand sich auch eine Art, *Str. polyanthus*, die zwischen *Rexii* und *Wendlandii* in der Mitte steht. Hier gibt es in der F_1 der Kreuzung mit *Wendlandii* in jeder Richtung völlig ununterscheidbare uniforme, fertile, zwittrige Bastarde. Macht man jedoch nach beiden Richtungen die entsprechenden Rückkreuzungen, dann findet man in diesen Kombinationen die Erscheinungen, die man bei der *Rexii*-*Wendlandii*-Kreuzung in der F_1 findet. Um bei den Umwandlungen der Staubblätter zu bleiben: in 25 % der F_2-Pflanzen bzw. 50 % der Rückkreuzungspflanzen aus der Kreuzung *Wendlandii* × *polyanthus* fehlen die Antheren. Diesen Befund kann man bei *Streptocarpus* einordnen: man versteht ihn als einen ersten Schritt auf dem Wege der Geschlechtsumbildung, wir wissen, daß er durch das Balance-Verhältnis zwischen Kern und Plasma zustande kommt, das nur dann zu erklären ist, wenn man der ursprünglichen Zwittrigkeit der Ausgangspflanze ein AG-System im Kern und eine entsprechende ausgleichende Reaktionsbasis im Plasma unterlegt. Je nachdem wie stark die Differenzen sind, werden wir dann auch verschieden starke phänotypische Auswirkungen zu erwarten haben. Bei schwachen

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

solche, die in der F_1 nicht zu finden sind, wohl aber als ein einfacher Schritt in der F_2, worin Homozygotie in den Faktoren zustande gekommen ist. Bei stärkeren Differenzen findet sich schon der erste Schritt, fehlende Antheren, in der F_1 und in der F_2 verweiblichtes Androezeum, endlich bei noch stärkeren schon in der F_1 verweiblichtes Androezeum.

Dieser in den *Wendlandii-polyanthus*-Kreuzungen gegebene Befund, Zwittrigkeit als Ausgangszustand und in der F_1 fehlende Antheren als Kreuzungsfolge in der F_2, ist früher schon mehrfach bei anderen Kreuzungen beobachtet worden. Doch mußte die Deutung ohne die *Streptocarpus*-Reihe nur unbefriedigend bleiben. Bateson und Gairdner (1921) kreuzten zwei Rassen von *Linum usitatissimum* miteinander, von denen die eine normal hochwüchsig ist, die andere, *L. us. procumbens*, niederliegend. Sie erhielten zunächst eine normale F_1 nach jeder Richtung. Die F_2 jedoch ist abweichend, $(n \times p)$ hat völlig normale Blüten, $(p \times n)F_2$ dagegen zeigt eine Spaltung nach 25% Pflanzen, deren Blüten die Antheren fehlen. Weitere Rückkreuzung $(p \times n) \times n$ reproduzierten ständig wieder die antherenlosen Blüten. Dasselbe fand neuerdings Sansome (1936) bei *Geranium*-Artbastarden. Bei der Kreuzung zwischen *Geranium Endressi* × *striatum* finden sich jedesmal, wenn das *Endressi*-Plasma anwesend ist, in der F_2 oder der Rückkreuzung Pflanzen, in deren Blüten die Antheren fehlen. In dem *striatum*-Plasma kommt das nicht vor. Man hat diese beiden Fälle gleichmäßig erklärt. Für den *Linum*-Fall stammt die Interpretation von v. Wettstein (1924), sowie Chittenden und Pellew (1927). Es wird angenommen, daß der Faktor für normale Antherenbildung aus dem normalen Lein sich in dem Plasma der *procumbens*-Rasse von *Linum* nicht zu entfalten vermöchte, wohl aber umgekehrt. Die gleiche Deutung hat Sansome seinen *Geranium*-Kreuzungen zugeschrieben. Eine einfache Hemmungswirkung wird also als Ursache des Antheren-Verlustes angesehen. Das *procumbens*- bzw. *Endressi*-Plasma läßt die im Kern gelegenen Faktoren für die Entwicklung und Ausbildung der Antheren nicht zur Auswirkung kommen. Heute werden wir geneigt sein, im Anschluß an *Streptocarpus* anders zu formulieren und die Erscheinung als einen ersten Schritt auf dem Wege zur Umschaltung der Geschlechtsverhältnisse anzusehen. Ich habe das in einer neueren Arbeit (1941) folgendermaßen formuliert:

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

„Mit dem Fehlen der Antheren ist die erste Stufe in dem Weiblicherwerden der Blüte erreicht. Hierin liegt das Primäre. Das soll heißen, es wird die Blüte nicht dadurch zufällig weiblich, weil die Faktoren für die Antherenbildung in ihrer Wirkung gehindert werden, sondern umgekehrt, weil eine Gesamtverschiebung in der Richtung der weiblichen Geschlechtsausbildung erfolgt ist, können die Antheren nicht ausgebildet werden."

Die Übertragung dieser Deutung auf andere Formen als *Streptocarpus* bedeutet nun aber gleichzeitig auch, daß wir diesen die gleiche Grundkonstitution der Zwittrigkeit zuschreiben, wie sie bei *Streptocarpus* vorliegt, d. h. also, um es zu wiederholen: die Verlagerung der an der Geschlechtsbestimmung beteiligten genetischen Elemente in Kern und Plasma. Dabei muß man im Auge behalten, daß eine derartige Grundkonstitution sehr viel weiter verbreitet sein kann, als sie sich möglicherweise in Kreuzungsexperimenten aufweisen läßt. Um auf das *Streptocarpus*-Beispiel zurückzugreifen: kreuzt man zwei Formen miteinander, die, wie etwa *Str. Rexii* und *grandis*, dieselbe Konstitution von Kern und Plasma haben, so kommen im Kreuzungserfolge keine Differenzen zutage. Erst diejenige mit *Str. Wendlandii* zeigt uns, daß bei beiden Typen Kern und Plasma beteiligt sein müssen.

Daß man trotz dieser Schwierigkeit berechtigt ist, die Interpretation des Verhaltens von *Streptocarpus* als weit verbreitet anzusehen, zeigen nun auch im Zusammenhang damit die alten, so sorgfältig von CORRENS durchgeführten Versuche mit *Satureja hortensis*, dem bekannten Küchenkraut, der Kölle. Diese Labiate gehört zu den gynodiözischen Pflanzen, d. h. zu solchen, bei denen sich die Art in zwei verschiedene Geschlechtstypen gliedern läßt; in Pflanzen mit Zwitterblüten und in Pflanzen mit weiblichen Blüten. CORRENS hat nun die Nachkommenschaft solcher Pflanzen untersucht, er fand, daß die Zwitter stets wieder Zwitter hervorbringen und die weiblichen Pflanzen stets wieder Weibchen. Dabei ist nun bedeutungsvoll, daß eine Befruchtung der Weibchen ja nur mit dem Pollen von Zwitterblüten möglich ist und auch in der Natur nur so zustande kommen kann. VON WETTSTEIN hat später diese Tatsachen durch die Mitwirkung des Plasmas bei der Geschlechtsbestimmung interpretiert und es ist darauf hinzuweisen, daß diese Auffassung auf

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

das beste mit den *Streptocarpus*-Versuchen übereinstimmt. Wenn wir uns nun aber noch dazu klarmachen, daß die *Gesneriaceen,* zu denen *Streptocarpus* gehört, mit den *Labiaten* in der Verwandtschaftsgruppe der *Tubifloren* zusammengehören, ferner, daß *Linum* und *Geranium,* zu den *Gruinales* gehörig, die nächste Verwandtschaftsgruppe unter den *Dialypetalen* sind, von der sich die *Tubifloren* ableiten, und wenn wir ferner beachten, daß sich gerade auch unter den *Gruinales* eine ganze Reihe von polyözischen Formen finden, so scheint es nicht zuviel, wenn wir der Ausgestaltung der Zwittrigkeit mindestens in dieser Verwandtschaftsgruppe von Pflanzen die gleiche Konstitution zuschreiben, wie wir sie bei *Streptocarpus* abgeleitet haben.

Sehen wir nun von einer weiteren Erörterung der Geschlechtsverhältnisse ab, so können wir die Frage nach der Reichweite der plasmatischen Beeinflussung des Vererbungsgeschehens noch von einem anderen Blickpunkt aus stellen. Wir können uns darüber zu orientieren versuchen, wie weit die im Kern vorhandenen Gene bei ein und demselben Objekt auch außerhalb der Geschlechtsfaktoren von den verschiedenartigen Plasmen beeinflußt werden. Darüber geben uns wiederum die *Streptocarpus*-Kreuzungen Auskunft.

Wir können nämlich feststellen, daß ein Teil der Spaltungen nach normalen mendelnden Genen reziprok gleichartig abläuft, ein anderer Teil dagegen verschiedenartig. Es gibt also offenbar Gene in den *Wendlandii-* und *Rexii-Genomen,* die von der plasmatischen Differenz berührt wurden und solche, bei denen das nicht geschieht. Diejenigen, die auf die Plasmaverschiedenheit ansprechen, können nun wiederum in zwei Gruppen getrennt werden. Einmal in solche, deren Realisation durchgreifend beeinflußt wird, soweit unter Umständen, daß man in einem Plasma eine umfassende Manifestation erkennt und in dem anderen überhaupt keine, und zum anderen solche, die zwar mit beiden unterschiedlichen Plasmen qualitativ dieselben Merkmale entwickeln, doch mehr oder weniger starke quantitative Verschiedenheiten dabei erkennen lassen.

Zu der ersten Gruppe von Genen gehört außer den Geschlechtsfaktoren noch ein Gen, das eine eigenartige Schlitzung der Blüte veranlaßt — wir nennen es schiz — so daß in extremer Ausbildung die 5 Blütenblätter der sympetalen *Streptocarpus*-Blätter völlig frei

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

voneinander sein können. Dieses Gen ist in dem Genom von *Str.Rexii* homozygotisch enthalten, kann aber hier nie zur Manifestation kommen, weil es durch das *Rexii*-Plasma daran gehindert wird. Umgekehrt verhält sich *Str. Wendlandii.* Hier befindet sich im Genom das normale Allel des spaltungbewirkenden Faktors schiz$^+$ im Genom ebenfalls in Homozygotie. Dafür ist das *Wendlandii*-Plasma so konstruiert, daß es dem abweichenden Allel schiz die Möglichkeit zur Manifestation gibt. So sind die beiden Ausgangsformen konstant normalblütig. Der Bastard ist ebenfalls in beiden Richtungen normalblütig; denn der Faktor schiz ist rezessiv zu schiz$^+$ Die Spaltungen

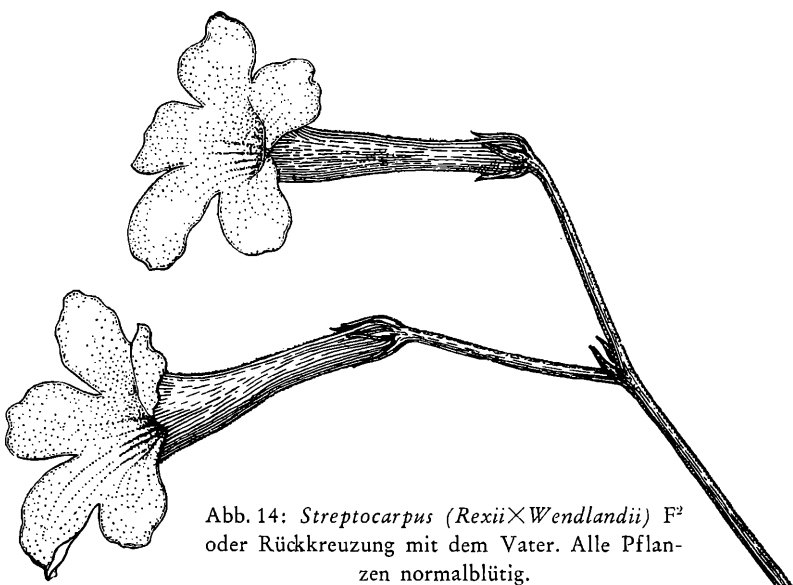


Abb. 14: *Streptocarpus (Rexii×Wendlandii)* F^2 oder Rückkreuzung mit dem Vater. Alle Pflanzen normalblütig.

der Bastarde sind jedoch reziprok verschieden: im *Rexii*-Plasma sind alle Blüten normalblütig (vgl. Abb. 14); im *Wendlandii*-Plasma gibt es eine Spaltung 3 normale : 1 schlitzblütige bzw. bei Rückkreuzung mit dem Vater 1 : 1 (vgl. Abb. 15). So zu verstehen, daß schiz schiz im *Wendlandii*-Plasma eine Manifestationsmöglichkeit hat, im *Rexii*-Plasma dagegen nicht. Diese schlitzblütigen Pflanzen sind homozygotisch und bleiben in nachfolgenden Generationen auch so. Ähnlich verhält sich ein Faktor aus der Gartenform *Str. Rexii,* der den Gesamthabitus beeinflußt und in diesem Plasma bedeutungslos ist,

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

in demjenigen von *Str. Wendlandii* dagegen eine solche Reduktion des Wuchses herbeiführt, daß nur noch einige verkrümmte kleine Blätter der Bosette entstehen, aber keinerlei Infloreszenzen oder Blüten mehr. Diese hier geschilderten Erbfaktoren verhalten sich genau so tiefgreifend beeinflußbar durch das Plasma wie die Geschlechtsfaktoren.

Wir finden nun aber noch eine zweite Gruppe — bei genauerer Analyse vermutlich in gradweisen Übergängen mit der anderen verbunden —, bei welcher der Einfluß keineswegs mehr alles oder nichts

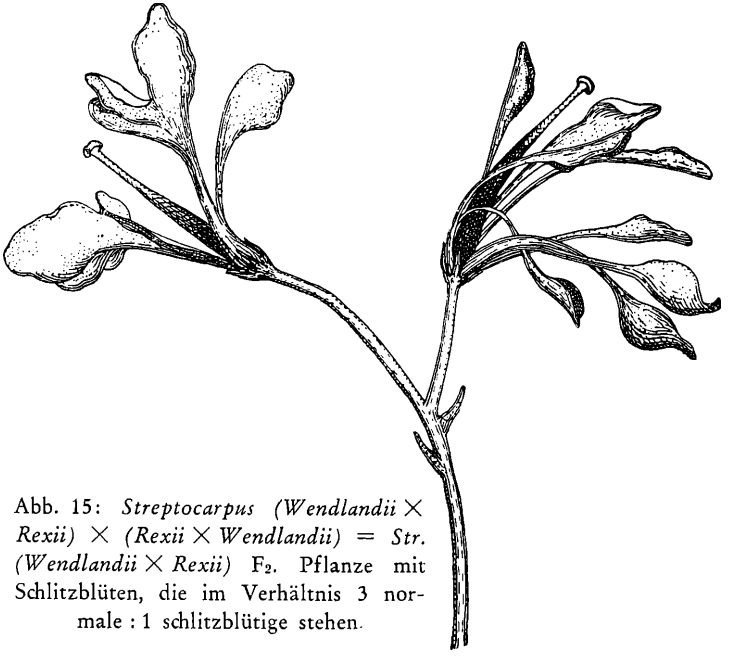


Abb. 15: *Streptocarpus (Wendlandii × Rexii) × (Rexii × Wendlandii) = Str. (Wendlandii × Rexii)* F_2. Pflanze mit Schlitzblüten, die im Verhältnis 3 normale : 1 schlitzblütige stehen.

bedeutet wie bei den eben genannten, sondern lediglich quantitative Differenzen, d. h. eine geringe Abschwächung oder Verstärkung ihrer Wirkung. Dahin sind eine Reihe von Faktoren zu rechnen, die normalerweise schon quantitative Merkmale beeinflussen. So finden wir, daß die Faktoren, die die Blütengröße beeinflussen, die Blüten im *Rexii*-Plasma größer ausgestalten als im *Wendlandii*-Plasma. Umgekehrt, die Erbfaktoren, die die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussen und in Bastarden durch ihre Zusammenstellung die Ursache der Heterosis sein können, wirken — mindestens was die damit zu-

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

sammenhängende Regenerationsfähigkeit anlangt — im *Wendlandii*-Plasma stärker als in jenem von *Rexii*. Unter den zahlreichen Blütenfarbfaktoren findet sich ein solcher, der in der Mitte der Kronröhre einen gelben Fleck erzeugt. Die Ausprägung dieses Fleckens ist im *Wendlandii*-Plasma jeweils erheblich schwächer als in jenem von *Rexii*. So werden sich vermutlich noch mehr Beispiele bei eingehenderer Analyse finden lassen. Und es verwundert weiter nicht, wenn wir nun noch zum Schluß von einer Klasse von Erbfaktoren zu berichten haben, bei denen mindestens in den beiden am nachdrücklichsten untersuchten Plasmen von *Wendlandii* und *Rexii* bis jetzt keine Differenzen in der Ausprägung gefunden werden können. Dazu gehören vor allem die meisten Blütenfarbfaktoren, ferner diejenigen, die Gestalt und Form der Blätter beeinflussen und andere mehr. Kurz sei darauf hingewiesen, daß sich ähnliche Abstufungen früher schon bei VON WETTSTEINS Moos-Bastardierungen haben auffinden lassen. In der Gattung *Epilobium* ist die rein genetische Analyse schwieriger, besonders bemerkenswert ist jedoch der Befund, daß hier auch unter verschiedenen Rassen derselben Arten tiefgreifende plasmatische Differenzen vorhanden sind.

Auch diese Überlegungen leiten nun wieder zu einer neuen hin. Wenn hier, wie geschildert, das Plasma an den genetischen Differenzen, die die einzelnen Arten voneinander trennen, beteiligt ist, dann müssen letztere auch ebenso wie die karyotisch, also im Kern gebundenen Differenzen im Laufe der Phylogenie entstanden sein. Wie sich die Entstehung solcher genischer Unterschiede abgespielt haben mag, ist uns heute aus der Kenntnis der Mutationsvorgänge heraus geläufig geworden. So ist im Zusammenhang damit die Frage geboten: wie steht es in dieser Beziehung mit dem Plasmon? Gibt es in diesem genetischen Bezirk Mutationen? Daß mutative Änderungen in den Plastiden zuweilen auftreten, ist wohl sicher, und auch in der Entstehung von spontanen Rassen mit abweichender Plastidenfarbe beobachtet. Anders ist es mit den plasmatischen Differenzen. Hier sind uns noch keine in den Versuchen auftretende Mutationen, also erbliche Änderungen bekannt geworden. Und die Tatsache, daß es so sehr selten gelingt, derartige plasmatische Unterschiede im Experiment einzufangen, muß wohl so interpretiert werden, daß das Plasma als Bestandteil des Genotypus das stabilere Element gegenüber dem Kern

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

darstellt, und nur außerordentlich selten, verglichen mit den genetischen Elementen des Kernes, eine Änderung seines Zustandes eintreten läßt. Für die Erhöhung der Mutationsrate im Kern steht die spezifische Einwirkung kurzwelliger Strahlen, besonders der Röntgenstrahlen, zur Verfügung. Eine irgendwie ähnliche Einwirkung auf das Plasma ist noch nicht gefunden. Daß sich aber Kern und Plasma hinsichtlich der Reaktion auf die Strahlung spezifisch unterscheiden kann, zeigt die Tatsache, daß der Kern einer Zelle durch eine sehr viel geringere Strahlendosis getötet werden kann als das Plasma; um letzteres zu bewerkstelligen, bedarf es der 20—50fachen Dosis. So zeigen also auch diese Experimente das Plasma als das stabilere Element an.

Wir fassen zum Schluß zusammen. Die genetische Arbeit der letzten beiden Jahrzehnte hat gezeigt, daß neben den nun wohlbekannten genetischen Elementen in den Zellkernen noch solche in den Plastiden und im Plasma anzunehmen sind. Also neben dem Genom noch das Plastidom und Plasmon. Die darin enthaltenen Erbeinheiten stehen in typischer Wechselwirkung mit den Genen im Genom, insbesondere das Plasmon stellt in vielem die Reaktionsbasis dar, wodurch die Entfaltungsweise der Gene entscheidend beeinflußt, ja, sogar völlig unterdrückt oder überhaupt erst möglich gemacht werden kann.

Schrifttum

BATESON, W. und GAIRDNER, A. E., 1921: Male sterility in flax, subject to two types of segregation. Journ. of Genet. **11**: 269.

CHITTENDEN, R. J. und PELLEW, 1927: A suggested interpretation in certain cases of anisogeny. Nature, Jan. 1.

CORRENS, C., 1905: Über Vererbungsgesetze. Verhdl. Ges. dtsch. Naturforscher u. Ärzte (Ges. Abhdl. S. 464).

— 1909: Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis, Urtica und Lunaria. Z. f. ind. Abstl. **1**: 291—329 (Ges. Abhdl. S. 613).

— 1928: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbgsw. Liefg. 3 (II,C).

GOLDSCHMIDT, R., 1919: Untersuchungen über Intersexualität. Z. f. ind. Abstl. **23**: 1—199.

KUEHN, A., 1939: Grundriß der Vererbungslehre. Quelle und Meyer, Leipzig.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

LEHMANN, E., 1925: Die Gattung Epilobium. Bibl. Genetica.

— 1928: Reziprok verschiedene Bastarde in ihrer Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Tübg. Naturw. Abhdl. H. 11.

— 1936: Versuche zur Klärung der reziproken Verschiedenheiten von Epilobium-Bastarden. I. Der Tatbestand und die Möglichkeit seiner Klärung durch differente Wuchsstoffbildung. Jb. wiss. Bot. **82**: 657—668.

— 1941: Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung Epilobium. IV. Das „Plasmon" in der Gattung Epilobium. B. Die Analyse. Jb. wiss. Bot. **90**: 49—98 (mit umfangreichem Literaturverzeichnis).

LEHMANN und SCHWEMMLE, 1927: Genetische Untersuchungen in der Gattung Epilobium. Bibl. Bot. H. **95**.

MENDEL, G., 1913: Versuche über Pflanzenhybriden (1866/70). Herausgegeben v. Tschermak, Leipzig.

MICHAELIS, P., 1929: Über den Einfluß von Kern und Plasma auf die Vererbung. Biol. Centralbl. **49**: 302—316.

— 1931: Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität reziprok verschiedener Epilobium-Bastarde. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **49**: (96)—(104).

— 1932: Über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma bei den reziprok verschiedenen Epilobium-Bastarden. Ber. 9. Jahresvers. Dtsch. Ges. Vererbgsw. S. 276 und Z. f. ind. Abstl. **62**: 95—102.

— 1933: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an Epilobium. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des Epilobium luteum-hirsutum-Bastardes. 1. Teil. Z. f. ind. Abstl. **65**: 1—71.

— 1933: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an Epilobium. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des Epilobium luteum-hirsutum-Bastardes. 2. Teil. Z. f. ind. Abstl. **65**: 353—411.

— 1938: Über die Konstanz des Plasmons. Z. f. ind. Abstl. **74**: 435—459.

NOACK, K. L., 1922: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jb. wiss. Bot. **61**: 459—534.

— 1924: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verhdl. phys.-med. Ges. Würzbg. N. F. **40**.

— 1925: Weitere Untersuchungen über das Wesen der Buntblättrigkeit bei Pelargonien. Ebenda Nd. **50**.

OEHLKERS, F., 1938: Bastardierungsversuche in der Gattung Streptocarpus Lindl. I. Plasmatische Vererbung und die Geschlechtsbestimmung von Zwitterpflanzen. Z. f. Bot. **32**: 305—393.

— 1940: Bastardierungsversuche in der Gattung Streptocarpus Lindl. III. Neue Ergebnisse über die Genetik von Wuchsgestalt und Geschlechtsbestimmung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **58**: 76—91.

— 1941: Bastardierungsversuche in der Gattung Streptocarpus Lindl. IV. Weitere Untersuchungen über Plasmavererbung und Geschlechtsbestimmung. Z. f. Bot. **37**: 158—182.

© Naturforschende Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau c/o Institut für Geo- und Umweltnaturwissenschaften; download www.zobodat.at

RENNER, O., 1922: Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Z. f. ind. Abstl. **27**: 236.

— 1924: Vererbung bei Artbastarden. Z. f. ind. Abstl. **33**: 81

— 1924: Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biol. Zentralbl. **44**: 309.

SANSOME, F. W., 1936: Some experiments with Geranium Species. Journ. of Genet. **33**: 359.

SCHWEMMLE, J., 1940: Plastidenmutationen bei Eu-Oenotheren. Z. f. ind. Abstl. **79**: 171—187.

— 1941: Weitere Untersuchungen an Eu-Oenotheren über die genetische Bedeutung des Plasmas und der Plastiden. Z. f. ind. Abstl. **79**: 321—335.

— und Mitarbeiter, 1938: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren, Z. f. ind. Abstl. **75**: 358.

WETTSTEIN, F., 1924: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwiss. 12.

1926: Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, mathem.-phys. Kl.

— 1927: Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders Pflanzenreich. Ergebn. d. Biol. 2. Bd.

— 1928: Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken Genen und Plasma. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **46**: (32)—(49).

— 1928: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, I u. II. Bibl. Genetica, Bd. 10.

WINKLER, 1924: Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Ber. üb. d. 3. Vers. d. dtsch. Ges. f. Vererbungslehre **33**.

Die Schriftenzusammenstellung ist keineswegs vollständig, doch lassen sich an der Hand der aufgeführten Schriften leicht die übrigen einsehen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Oehlers Friedrich

Artikel/Article: Über Erbträger außerhalb des Zellkerns 83-121