

Mittheilungen.

26. E. Tschermak: Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*¹⁾.

Eingegangen am 2. Juni 1900.

Angeregt durch die Versuche DARWIN's über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche, begann ich im Jahre 1898 an *Pisum sativum* Kreuzungsversuche anzustellen, weil mich besonders die Ausnahmefälle von dem allgemein ausgesprochenen Satze über den Nutzeffect der Kreuzung verschiedener Individuen und verschiedener Varietäten gegenüber der Selbstbefruchtung interessirten, eine Gruppe, in welche auch *Pisum sativum* gehört. Während bei den meisten Species, mit welchen DARWIN operirte (57 gegen 26 bzw. 12), die Sämlinge aus einer Kreuzung zwischen Individuen derselben Species beinahe immer die durch Selbstbefruchtung erzeugten Concurrenten an Höhe, Gewicht, Wuchs, häufig auch an Fruchtbarkeit übertrafen, verhielt sich bei der Erbse die Höhe der aus der Kreuzung stammenden Pflanzen zu jener der Erzeugnisse von Selbstbefruchtung wie 100 : 115. DARWIN erblickte den Grund dieses Verhaltens in der durch viele Generationen sich wiederholenden Selbstbefruchtung der Erbse in den nördlichen Ländern. In Anbetracht des geringen Beobachtungsmateriales bei DARWIN (es wurden nur vier Erbsenpaare gemessen und verglichen) erschien es mir, zumal DARWIN die Blüthen nie castrirte, angezeigt, diese Versuche in grösserem Massstabe und mit grösserer Genauigkeit zu wiederholen.

Auch führte ich künstliche Kreuzungen zwischen verschiedenen Varietäten von *Pisum sativum* aus, welche den Zweck hatten, den unmittelbaren Einfluss des fremden Pollens auf die Beschaffenheit (Form und Farbe) der durch ihn erzeugten Samen zu studiren, sowie die Vererbung constant differirender Merkmale der beiden zur Kreuzung benutzten Elternsorten in den nächsten Generationen der Mischlinge zu verfolgen. Im zweiten Versuchsjahre wurde auch das Verhalten der Mischlinge in Bezug auf ihr Wachsthum (speciell auf ihre

1) Die ausführliche Abhandlung wird in der Zeitschrift für das landwirthschaftliche Versuchswesen in Oesterreich, 5. Heft, 1900, erscheinen.

Höhe), auf ihre Samenproduction und ihre Aenderung an Farbe und Form der Samen und Hülsen in Vergleich gestellt mit den correspondirenden Eigenschaften der aus Selbstbefruchtung der Eltern gewonnenen Descendenten. Bestäubungen mit zwei verschiedenen Pollenarten (sogenannte Doppelbestäubungen) wurden an mehreren Blüthen vorgenommen, um die gleichzeitige Wirkung beider oder die eventuelle Prävalenz der einen zu prüfen. Kreuzungen der Mischlinge mit ihren Elternsorten oder reiner Sorten mit Mischlingen ergaben gesetzmässige Resultate. Schliesslich gestatteten die nothwendigen zahlreichen Gewichtsbestimmungen der einzelnen Erbsen Schlüsse zu ziehen auf den Sitz des schwersten Kornes in der Hülse.

Methodik.

Die Blüthen der Versuchspflanzen wurden im frühen Knospenzustande mit einer schmalen Lancette geöffnet und die Antheren mit Hülfe einer knieförmig gebogenen Pincette extrahirt. Als Bestäuber benutzte ich gewöhnliche Schreibfedern. Der Vortheil gegenüber der sonst üblichen Benutzung von feinen Haarpinseln besteht darin, dass der in der Federspitze zusammengeballte Pollen sich mit viel grösserer Sicherheit auf die Narbe vertheilen lässt, was ich besonders bei meinen Doppelbestäubungen erprobt habe. Es kann ferner nach jeder Bestäubung die Feder mit einem Lappen rasch und vollständig gereinigt werden. Die Umhüllung der Blüthen zum Schutze gegen ungewollte Fremdbestäubung ist, wie die Resultate meiner Versuche zeigten, gar nicht nöthig, weil Flügel, Fahne und Schiffchen auch nach erfolgter Castration so fest zusammenschliessen, dass sie eine natürliche Schutzhülle gegen das Eindringen grösserer Insecten bilden. Trotzdem habe ich aus Vorsicht viele Blüthen, vor Allem aber sämtliche, an welchen Döppelbestäubungsversuche angestellt wurden, jede einzeln durch kleine, engmaschige Tüllsäckchen geschützt, deren Ränder umgeschlagen und vernäht waren und deren Oeffnung sich durch einen Zug leicht zuziehen und wieder aufmachen liess. Die Versuche im Jahre 1898 verfolgten in erster Linie den Zweck Material an Erzeugnissen von Selbstbefruchtung und Kreuzung zu gewinnen, um im nächsten Jahre die besprochenen Concurrencyversuche DARWIN's wiederholen zu können.

Die Pflanzen wuchsen in Töpfen in einem geschlossenen Raume unter möglichst gleichmässigen Bedingungen heran. Im Jahre 1899 wurden die Concurrenten aus gleich schweren Samen gleichfalls in Töpfen unter einer gedeckten Stellage herangezogen, doch wurden auch Parallelversuche im Freilande angestellt. An neun verschiedenen Erbsenvarietäten wurden Kreuzungen ausgeführt zwischen Blüthen derselben Pflanze (Geitonogamie), zwischen Blüthen derselben Varietät,

aber von anderen Individuen (isomorphe Xenogamie) und zwischen Blüthen verschiedener Varietäten, deren Samen sich entweder durch ihre Form oder Farbe oder durch beide Merkmale von einander unterschieden (heteromorphe Xenogamie).

Resultate.

Die verschiedenen Bestäubungsarten liessen keinen durchgreifenden Unterschied in Bezug auf die absolute Zahl der entwickelten Samen oder in Bezug auf das Verhältniss der entwickelten Samen zu der Anzahl der Samenknospenansätze überhaupt erkennen. Eben so wenig war ein zweifelloser Einfluss der Kreuzung gegenüber der Selbstbefruchtung in Bezug auf das Gewicht der Erbsen zu constatiren. Das Höhenverhältniss bei den Descendenten aus Selbstbefruchtung und aus Geitonogamie war im Gesamtdurchschnitt 94 : 100, bei den Concurrenten aus Selbstbefruchtung und aus isomorpher Xenogamie 95 : 100.

Dieses Ergebniss stimmt demnach mit jenem der Versuche DARWIN's überein. Bei den Concurrentenversuchen zwischen Abkömmlingen aus Selbstbefruchtung und solchen aus heteromorpher Xenogamie (Mischlingen) wiesen nur gewisse Mischlingsformen einen Höhenüberschuss gegenüber ihren Concurrenten auf. Bei anderen Combinationen hingegen fehlte ein solcher „Vortheil“ der Kreuzung gegenüber der Selbstbefruchtung, und es ist ein bezügliches Plus des Mischlings gegenüber der selbstbefruchteten Muttersorte, z. B. bei einem Mischlinge aus einer relativ niedrigen Sorte mit einer relativ hohen, zunächst wohl einfach als „Erbtheil“ vom Vater aufzufassen und nicht als „Vortheil“ aus der Kreuzung an sich gegenüber der Selbstbefruchtung zu deuten. Zu einer Auslegung im letzteren Sinne berechtigen nur solche Fälle, in denen ein Mischling die Abkömmlinge aus Selbstbefruchtung sowohl der Muttersorte als auch der Vatersorte an Höhe übertrifft. Der höhere Typus hat immer den grösseren Einfluss, gleichgültig, ob er der Mutter- oder der Vatersorte zukommt. Die Abkömmlinge einer relativ niedrigen Sorte erscheinen nach Bestäubung mit dem Pollen einer relativ hohen, wie bereits ANDREW KNIGHT beobachtet hat, relativ stark erhöht; im umgekehrten Falle sind die Mischlinge, wenn überhaupt, so nur wenig erniedrigt.

In gewissen Fällen von künstlicher Kreuzung verschiedener Erbsenvarietäten konnte ein directer Einfluss des fremden Pollens auf die Samen festgestellt werden. Zu diesem Effecte führten mit Regelmässigkeit ganz bestimmte Combinationen. Die Merkmale, welche zur Erkennung eines solchen Einflusses in Betracht gezogen wurden, betrafen die Form der Samen und die Farbe des Speicher-

gewebes. Die Erbsen der benützten Varietäten waren entweder rund, dabei glatt oder nur zart gerunzelt, oder sie waren mehr oder weniger cubisch (*Pisum quadratum*) und dabei tief gerunzelt. Die Farbe des Speichergewebes war entweder gelb oder grün in mannigfachen Nuancen. Meine Versuche ergaben, dass sich die angeführten Verschiedenheiten desselben Gebildes, also die charakteristischen „Merkmale“ der einzelnen Varietäten in Bezug auf ihre Vererbung als nicht gleichwerthig erweisen. Regelmässig kommt ausschliesslich das eine bezügliche Merkmal der Vater- oder Mutterpflanze zur Ausbildung (dominirendes Merkmal nach MENDEL), im Gegensatze zu dem recessiven Merkmale der anderen Stammpflanze, welches jedoch in den Samen der Mischlingspflanzen zum Theil wieder zu Tage zu treten pflegt. Als dominirend erwies sich in Uebereinstimmung mit den Angaben MENDEL's¹⁾ die runde, glatte Form gegenüber der cubischen, tief gerunzelten, die Gelbfärbung des Speichergewebes gegenüber der Grünfärbung und zwar gleichgiltig, ob die Samen oder die Pollenpflanze dieses Merkmal besass (ebenso MENDEL). Das Auftreten des dominirenden und des recessiven Merkmales ist nicht ein rein exclusives. In einzelnen Fällen konnte ich vielmehr ein gleichzeitiges Auftreten beider, also „Uebergänge“ mit Sicherheit feststellen. Der von dem genannten Forscher begründete Satz von der gesetzmässigen Ungleichwerthigkeit der Merkmale für die Vererbung erfährt durch meine Versuche an *Pisum sativum* ebenso wie durch die Beobachtungen von KÖRNICKE, CORRENS und DE VRIES an *Zea Mays*, ferner von DE VRIES an seinen Artkreuzungen²⁾ volle Bestätigung und erweist sich als höchst bedeutsam für die Vererbungslehre überhaupt. Eine eventuelle Beeinflussung auch der Samenschale im Sinne der Pollenpflanze in Folge der Kreuzung wäre ganz anders zu beurtheilen als eine Abänderung des Speichergewebes bzw. des Endosperms. Die Samenschale ist ja ein rein mütterliches Erzeugniss, das Endosperm nach den Untersuchungen von NAWASCHIN und GUIGNARD ein Derivat des durch die (heteromorphe) Pollenzelle befruchteten Embryosackes, bzw. ein Product der Verschmelzung des zweiten im Pollenschlauche enthaltenen Kernes mit dem sogenannten Embryosackkerne oder Endospermdoppelkerne, das Speichergewebe hingegen wohl ein Product der Eizelle selbst. Während in den beiden letzteren Fällen ein einfacher Mischungs- oder Kreuzungseffect vorliegt, würde es sich im ersteren um eine Abänderung eines Productes bzw. Theiles des mütterlichen Organismus in Folge Rückwirkung der „bastardirten“ Eizelle, um einen indirecten Effect des heteromorphen Pollens handeln. Nur auf diesem Wege wären eventuelle Wirkungen auf die

1) G. MENDEL in Verhandl. des naturf. Ver. Brünn 1865, IV. Bd., S. 1 ff.

2) Heft 3, 1900 dieser Berichte.

Samenschale, weiterhin die Hülse und den weiteren Mutterorganismus — ich bezeichne solche Fälle als Xeniodochien — heutzutage überhaupt verständlich; die Annahme einer directen, den Typus verändernden Einwirkung von Pollenzellen auf somatische Zellen der Mutterpflanze, ohne das Mittelglied einer bastardirten Eizelle (bzw. eines Embryosackes), die ja eventuell sehr frühzeitig absterben könnte, erscheint mir nicht haltbar¹⁾. Hingegen ist die Möglichkeit einer directen Reizwirkung seitens der Pollenzelle auf die somatischen Zellen, speciell der Narbe, im Sinne einer Auslösung der Weiterentwicklung des Fruchtknotens in typischer Richtung recht wohl discutabel.

In gewissen Fällen von Form- (und zum Theile Farben-)verschiedenheit der Elternsorten und von angedeuteter Merkmalmischung an den Producten zeigte jede der Elternsorten relativ mehr Einfluss auf die Beschaffenheit (speciell Form) des Kreuzungsproductes, wenn sie die Samenknospe, als wenn sie den Pollen lieferte.

An den aus Selbstbefruchtung erhaltenen Samen der Mischlinge (in erster Generation) erwiesen sich, gerade so wie an den fremdbestäubten Samen der Mutterpflanze, die Merkmale gelb und glatt als von höherer Werthigkeit oder Vererbungspotenz wie die Merkmale grün und runzelig. Während aber bei der künstlichen Erzeugung von Producten heteromorpher Xenogamie die erstgenannten Merkmale fast ausnahmslos dominirend sind, die letzteren „recessiven“ nur in Einzelfällen rein oder als Beimischung zu Tage treten, gelangen jene Merkmale an den Samen der ersten Mischlingsgeneration nur in der Mehrzahl rein zur Ausbildung, in der Minderzahl treten die „recessiven“ Merkmale rein hervor. Im ersteren Falle besteht also eine fast absolute Dominanz, im zweiten eine blosse Prävalenz (in bestimmtem Verhältnisse). Mischungen beider Merkmalgruppen sind auch hier selten, doch vielleicht weniger selten als dort. Es verhält sich die Zahl der Träger des dominirenden bzw. prävalirenden Merkmals zu jener der Träger des recessiven etwa wie **3:1**. Der Vergleich der Abkömmlinge aus reciproker Kreuzung verschiedener Varietäten zeigte analog dem oben für die Producte reciproker Bestäubung mitgetheilten Resultate, dass in bestimmten Versuchsfällen die Eizelle eine wirksamere Ueberträgerin des dominirenden Farbenmerkmals zu sein scheint, als die Pollenzelle. Doch bedarf es zur Aufstellung einer bezüglichen These weiterer Versuche. Die Combination zweier dominirender oder recessiver Merkmale in der einen Elternform bringt dasselbe Verhalten in der Samenproduction der Mischlinge mit sich, wie es die bezüglichen Merkmale isolirt thun. Eine Aenderung der Werthigkeit, etwa eine Steigerung der Prävalenz, tritt dadurch nicht ein.

1) Gegenüber DARWIN, Variiren I, Cap. 11.

Interessante Ergebnisse von durchgreifender Gesetzmässigkeit lieferte die Bestäubung castrirter Mischlinge durch Elternpollen. Die Bestäubung eines Mischlings durch eine Elternsorte mit dominirendem Merkmal ergiebt, gleichgültig, ob dies die Vater- oder Muttersorte ist, ausschliesslich Samen mit dominirendem Merkmale; für die Elternsorte mit recessivem Merkmale ergiebt sich Steigerung der Zahl der Träger des recessiven Merkmales gegenüber der bei Selbstbestäubung des Mischlings resultirenden Anzahl. Der Einfluss des Merkmales „gelb“ in den Samen des Mischlings wurde dabei um 57 pCt., jener des Merkmales grün um 43,5 pCt. herabgedrückt.

Es wurden ferner Blüthen reiner Sorten mit Mischlingspollen bestäubt. Hatten erstere ein recessives Samenmerkmal, so trat stets Mischsamigkeit ein, hatten sie aber ein sogenanntes dominirendes Samenmerkmal, so änderte die Bestäubung mit Mischlingspollen nichts an der typischen Gleichsamigkeit mit dominirendem Merkmale. Es sind demnach die Zeugungsproducte des Mischlingspollens mit reinen recessivmerkmaligen Sorten ebenso vielgestaltig wie jene des Pollens der reinen recessivmerkmaligen Elternsorten mit einem Mischling. Es ist dies nicht verwunderlich, da es sich ja nur um Producte reciproker Kreuzung handelt.

Um den Effect von Doppelbestäubung mit dem eigenen Pollen und dem einer anderen Varietät an den Samen selbst zu studiren, musste eine Varietät mit sog. recessivem Merkmale als Mutterpflanze gewählt werden und der Pollen zur heteromorphen Xenogamie einer Varietät mit dominirendem Merkmal entnommen werden. Es wurden mehrere Hülsen mit verschiedenfarbigen Samen, gelben und grünen, geerntet, sowie solche, deren Samen alle entweder das recessive oder dominirende Merkmal aufwiesen. Die Samen mit recessivem Merkmale können mit grosser Wahrscheinlichkeit auf Selbstbefruchtung, jene mit dominirendem Merkmale mit Sicherheit auf Fremdbefruchtung bezogen werden. Etwaige Ausnahmefälle unter der ersteren Gruppe, in denen trotz Fremdbefruchtung durch eine Varietät mit dominirendem Merkmal doch das recessive Merkmal der Mutterpflanze zur Ausbildung gekommen wäre, könnten natürlich an den aus den Samen erwachsenden und der Selbstbestäubung überlassenen Pflanzen erkannt werden; eine Abänderung des Wuchses gegenüber der Mutterform (im Falle von abweichendem Wuchse des Vaters), sowie das Entstehen verschieden gefärbter oder geformter Samen, zumal in einer und derselben Hülse, würde in einem solchen Falle den Mischlingscharakter enthüllen und die Herkunft des angebauten Samens aus Selbstbefruchtung ausschliessen. Ist hingegen das gewonnene Product durch Selbstbefruchtung entstanden, so wird natürlich die aus dem angebauten Samen erwachsende Pflanze an Wuchs und an Beschaffenheit der bei Selbstbestäubung producirtten Samen den Muttertypus

genau wiedergeben. In dem Falle, dass alle Samen das recessive Merkmal zeigten, ist demnach ausschliessliche Wirkung der Selbstbestäubung höchst wahrscheinlich. Im Falle von Verschiedenheit (dominirendem und recessivem Merkmal) der Samen in derselben Hülse — ein Fall, der bei heteromorpher Xenogamie castrirter Blüten ausserordentlich selten vorkam — ist die theilweise Wirksamkeit des fremden Pollens sicher, die der Selbstbestäubung höchst wahrscheinlich. Jedenfalls lässt sich nach meinen Versuchen in Übereinstimmung mit den Resultaten von FRITZ MÜLLER¹⁾ an *Ruellia silvicola* und *formosa* der von DARWIN²⁾ sowie später von SACHS³⁾ allgemein ausgesprochene und in viele Lehrbücher übergegangene Satz, dass bei gleichzeitiger Auftragung zweier verschiedener Arten von Pollen auf dieselbe Narbe nur die eine befruchtend wirkt, wenigstens für Bestäubungen unter Varietäten einer Art, nicht aufrecht halten.

Auch bei Doppelbestäubungen an Mischlingen mit eigenem oder gleichgeartetem Pollen und mit Pollen einer Elternsorte können beide zur Wirkung kommen; keinesfalls schliesst die eine Pollenart die andere von der Befruchtung aus oder prävalirt ihr gegenüber in gesetzmässiger Weise. Durchaus Gleiches gilt für Doppelbestäubung einer Elternsorte mit eigenem und Mischlingspollen.

Eine regelmässige Beziehung zwischen dem absoluten Gewichte der einzelnen Erbsen und ihrer Anordnung in den Hülsen wurde von einigen Beobachtern⁴⁾ in Abrede gestellt. Beide Autoren haben auf die abortirten Samenknospen keine Rücksicht genommen und hiedurch ist wohl ihr Ergebniss eines „regellosen Wechsels im Sitze des schwersten Kornes“ bedingt. Meine zahlreichen Wägungen ergaben das Resultat, dass bei unvollzähligen Hülsen das schwerste Korn durchschnittlich so ziemlich in der Mitte liegt. Addirt man in meinen Tabellen die Zahl der Samenansätze und dividirt sie durch die Summe der jeweiligen Nummer (nach Samenansätzen gezählt!) des schwersten Kornes, so erhält man die Verhältnisszahl 1,7 (159 : 94), nicht 2, was die Mitte des Samenansatzes bedeuten würde. Da diese Rechnung bei vollzähligen, ganz intacten Hülsen dieselbe Verhältnisszahl ergiebt, glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Sitz des schwersten Kornes nicht wesentlich abhängig ist von der Zahl und Anordnung der ausgebildeten oder ab-

1) Abhandlungen des naturf. Ver. zu Bremen, XII. Bd. pag. 379.

2) Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung pag. 382: „Es ist eine viel merkwürdigere Thatsache, dass „Pollen von einem anderen Individuum der nämlichen Varietät über den eigenen Pollen einer Pflanze überwiegt . . .“.

3) Pflanzenphysiologie 1882, S. 957.

4) FRUWIRTH, Über den Sitz des schwersten Kornes in den Fruchtständen bei Getreide und in den Früchten der Hülsenfrüchte in WOLLNY's Forschungen, 15. Bd., S. 49, und FELDMANN, Beiträge zur Kenntniss der Individualität des Saatkornes. 1897.

ortirten Samenansätze, vielmehr in erster Linie bereits vor der weiteren Ausbildung der Samenknospen und zwar im Allgemeinen etwas oberhalb der Mitte in deren Reihe bestimmt ist.

Nachschrift.

Die soeben veröffentlichten Versuche von CORRENS¹⁾, welche gleichfalls künstliche Kreuzung verschiedener Varietäten von *Pisum sativum* und Beobachtungen der der Selbstbefruchtung überlassenen Mischlinge in mehreren Generationen betreffen, bestätigen ebenso wie die meinigen die MENDEL'sche Lehre. Die gleichzeitige „Entdeckung“ MENDEL's durch CORRENS, DE VRIES²⁾ und mich erscheint mir besonders erfreulich. Auch ich dachte noch im zweiten Versuchsjahre etwas ganz Neues gefunden zu haben.

27. M. Foslie: Die Systematik der Melobesieae.

Eine Berichtigung.

Eingegangen am 11. Juni 1900.

In seiner systematischen Skizze fossiler Melobesieae (siehe diese Berichte XVIII, S. 79) hat HEYDRICH eine unrichtige Darstellung meines Systems geliefert, die ich hier berichtigen möchte.

Eine systematische Eintheilung der fossilen Melobesien habe ich nicht aufgestellt, wohl aber der recenten³⁾. Dass dies nach dem Vorschlage von ROTHPLETZ geschehen sei, ist auch nicht correct. Die Arbeit von ROTHPLETZ⁴⁾ war mir noch völlig unbekannt, als ich mein System schon ausgearbeitet hatte; bei der Veröffentlichung desselben nahm ich indessen die von ROTHPLETZ *Archaeolithothamnion* benannte Gruppe als ein besonderes Geschlecht auf, indem mir seine

1) G. MENDEL's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Heft 4, S. 158, 1900.

2) Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch. Heft 3, S. 83, 1900.

3) FOSLIE, Systematical Survey of the Lithothamnia. 1898.

4) ROTHPLETZ, Fossile Kalkalgen. Zeitschr. der Deutschen Geol. Ges., Bd. 43 1891, S. 295.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Tschermak Erich von

Artikel/Article: [Ueber künstliche Kreuzung bei Pisum sativum 232-239](#)