

Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Von
Hans Winkler.

1. Die Generation F₂ der Pfropfbastarde.

Wie sich die erste durch Selbstbestäubung erzeugte Tochtergeneration, die Generation F₂, der Pfropfbastarde gestalten würde, darüber ließ sich mit Sicherheit nichts voraussagen. Es lagen nach den Erfahrungen über das Verhalten sexueller Bastarde in den folgenden Generationen theoretisch vier verschiedene Möglichkeiten vor: erstens konnte die Generation F₂ der Generation F₁ gleichen, der Pfropfbastard also konstant sein; zweitens konnte ein vollkommener Rückschlag zu einer der beiden Elterarten erfolgen; drittens konnte die Nachkommenschaft aus Individuen beider Elterarten gemischt sein; viertens konnten Spaltungen so auftreten, daß die Generation F₂ außer aus reinen Individuen der beiden Elterarten zum Teil aus Zwischenformen zwischen diesen bestünde, die dem Elterpfropfbastard gleichen, aber auch neue Kombinationen der elterlichen Eigenschaften darstellen konnten. Schließlich wäre auch denkbar gewesen, daß die einzelnen Pfropfbastarde sich in der Gestaltung ihrer Deszendenz verschieden verhielten, daß bei dem einen diese, bei dem andern jene der vier Möglichkeiten realisiert wäre. Alles das war nur durch die Beobachtung zu entscheiden.

Es haben sich nun wenigstens drei der von mir¹⁾ beschriebenen Pfropfbastarde zwischen *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* als fruchtbar bei Selbstbestäubung erwiesen, und bei der Aufzucht ihrer Deszendenz hat es sich herausgestellt, daß von den vier eben aufgezählten Möglichkeiten die zweite zutrifft. Das heißt, sämtliche Individuen der ersten sexuell durch Selbstbestäubung von den Pfropfbastarden erhaltenen Tochtergeneration schlagen ausnahmslos zu dem einen Elter zurück, so daß alle Exemplare der Generation F₂ unter sich und mit dem betreffenden Elter identisch sind.

Die drei Pfropfbastarde, von denen es mir bisher gelungen ist, die sexuelle Nachkommenschaft aufzuziehen, sind *Solanum tubingense*, *Solanum Gaertnerianum* und *Solanum proteus*. Für jeden von ihnen sollen im folgenden die Tatsachen kurz geschildert werden.

a) *Solanum tubingense*.

Von dem erstentstandenen Pfropfbastard *Solanum tubingense* habe ich jetzt fünf Individuen in Kultur, da meine diesjährigen Pfropfversuche drei neue *tubingense*-Exemplare geliefert haben, die den beiden früher beschriebenen durchaus gleichen. Näheres darüber wird später mitgeteilt werden, hier sei nur noch erwähnt, daß eins dieser neuen Individuen an einer Versuchspflanze von *Solanum nigrum* entstand, der ein *lycopersicum*-Blatt aufgepfropft war. Der Pfropfbastardierungsprozeß kann also, wie daraus hervorgeht, auch stattfinden zwischen Stengelzellen der einen und Blattzellen der andern Art.

Daß das *Solanum tubingense* außerordentlich fertil ist, wurde bereits früher (II, S. 316) mitgeteilt. Fast jede Blüte entwickelt sich infolge der unvermeidlichen Selbstbestäubung zur Frucht, und es empfiehlt sich daher bei der Kultur der Pflanze, die Mehrzahl der Blüten nach dem Verblühen abzuschneiden, weil sonst die Gefahr vorhanden ist, daß der Stock sich durch allzu reiches Fruchten zu sehr erschöpft. Ein nicht geringer Prozent-

¹⁾ Hans Winkler, *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 26a, 1908, S. 595—608. — Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschrift für Botanik. Bd. I, 1909, S. 315—345. — Die beiden Mitteilungen werden im Text einfach als I und II zitiert werden.

satz der Früchte ist parthenokarp, doch enthalten die meisten von ihnen reichlich Samen, die aber, wie ebenfalls schon angegeben wurde, nicht die Vollreife erreichen; auch nicht an ganz besonders kräftigen und unter den günstigsten Vegetationsbedingungen gedeihenden Exemplaren. Ich habe in diesem Sommer zwei Stecklinge auf den Komposthaufen verpflanzt, wo sie zu meterhohen Büschen mit 2 cm starker Hauptachse und vielen Tausenden von Früchten heranwuchsen; auch sie brachten nur Früchte, in denen die Samen noch fest an der Placenta saßen und sich nicht, wie das bei den reifen Nachtschatten-Früchten die Regel ist, von ihr loslösen, so daß sie beim leisesten Druck aus der geöffneten Beere hervorquellen.

Trotzdem aber sind fast alle Samen keimfähig, sorgfältige Behandlung während der ersten Keimungsstadien vorausgesetzt, und ich habe bisher gegen 1200 Individuen der Generation F₂ aufgezogen. Davon wurden allerdings nur 140 bis zur Blütezeit und Fruchtreife beobachtet, da sich die Zugehörigkeit der jungen Pflänzchen schon auf frühem Entwicklungsstadium mit voller Sicherheit feststellen läßt. Alle ohne Ausnahme waren reines *Solanum nigrum* und in keiner Hinsicht irgendwie von den typischen Exemplaren meiner reinen Nachtschatten-Linie zu unterscheiden.

Es tritt also in der sexuellen Deszendenz des *Solanum tubigense* rein und ausschließlich derjenige der beiden Eltern auf, dem der Bastard äußerlich in seinen morphologischen Eigenschaften am nächsten steht, zu dem allein bisher auch spontan oder bei Adventivsproßbildung vegetative Rückschläge aufgetreten sind. Trotzdem ich in diesem Jahre einige Hundert zum Teil reichverzweigte Büsche des Pfropfbastardes in Kultur gehabt habe, und obwohl in großer Zahl Adventivsprosse, die erfahrungsgemäß dazu neigen, zurückzuschlagen, an regenerierenden Stecklingen beobachtet worden sind, haben sich an *Solanum tubigense* niemals Rückschläge zu der Tomate gezeigt. Wie die Erfahrungen an anderen Pfropfbastarden zeigen, darf daraus freilich nicht geschlossen werden, daß ein solcher nicht noch einmal erscheinen könne. Dagegen waren Rückschläge zum Nachtschatten nicht selten, und zwar sowohl in der vegetativen wie in der floralen Region. So kamen z. B. mehrfach Blüten

zur Beobachtung, die zur Hälfte *tubingense*, zur Hälfte *nigrum*, oder auch zu etwa $\frac{4}{5}$ Bastard, zu etwa $\frac{1}{5}$ Elter waren. Die Grenze konnte dabei mitten durch ein Sepalum oder Petalum oder sogar durch eine Anthere hindurchgehen. Ähnlich also, wie es vom *Cytisus Adami* lange bekannt ist. —

Wenn nun auch äußerlich sämtliche Individuen der Generation F_2 von *Solanum tubingense* genau dem *Solanum nigrum* gleichen, so wäre es doch denkbar gewesen, daß die in dem Pfropfbastard vorhandenen Eigenschaften der anderen Elterart *Solanum lycopersicum* irgendwie auch in ihnen vorhanden wären. Dem ist aber nicht so. Denn die folgenden Generationen F_3 , F_4 usw. bestehen ebenfalls ganz ausschließlich aus durchaus typischen Nachschatten-Individuen. Selbstverständlich war jede folgende Generation immer durch Selbstbestäubung aus der vorhergehenden hervorgegangen. Ich habe gegenwärtig die Generation F_7 in Kultur und werde die Weiterzucht in mäßigem Umfange noch für eine weitere Reihe von Generationen durchführen.

Noch auf einem anderen Wege suchte ich die Reinheit der F_2 -Individuen festzustellen. Wie wir wissen, sind die Adventivsprosse, die an den Pfropfbastarden bei der Regeneration gebildet werden, zum großen Teil Rückschlagssprosse; diese repräsentieren bei *Solanum tubingense* nur den einen elterlichen Typus, bei anderen Pfropfbastarden aber, z. B. bei *Solanum proteus*, entstehen adventive Rückschläge zu beiden Elterarten. Worauf die große Neigung der Regenerationsknospen, zurückzuschlagen, beruht, soll jetzt nicht erörtert werden. Jedenfalls ergibt sich daraus die Schlußfolgerung, daß wir in der Adventivsproßbildung bis zu einem gewissen Grade ein Mittel in der Hand haben, eine hybride Form zu analysieren, herauszubekommen, was in ihr darin steckt. Inwieweit das auch für sexuell erzeugte Bastarde gilt, soll im kommenden Frühjahr u. a. an Bastarden zwischen der rot- und der schwarz-früchtigen Form von *Solanum nigrum* untersucht werden.

Auf Grund dieser Erwägung wurden nun Keimlinge der *tubingense*-Generation F_2 , die also in jeder Hinsicht *nigrum*-Keimlingen glichen, zur Adventivsproßbildung veranlaßt. Bei der Neigung der Adventivsprosse zum Zurückschlagen wäre es

denkbar gewesen, daß neben *nigrum*-Knospen nun hier gelegentlich umgekehrt *tubingense*-Triebe entstanden wären. Das war indessen niemals auch bei großer Ausdehnung der Versuche der Fall, alle Ersatzsprosse waren vielmehr reines *Solanum nigrum*. Auch die folgenden Generationen verhielten sich hierin ebenso.

Genau das gleiche gilt übrigens auch von den vegetativen Rückschlägen. Auch sie sind bei der Regeneration wie bei der Fortpflanzung durch Selbstbestäubung in den folgenden Generationen durchaus konstant. —

Ehe wir nun an die Erörterung der Frage gehen, wie dieses vollständige Zurückschlagen der F_2 -Generation des Pfropfbastardes zu dem einen Elter zu verstehen ist, seien noch in Kürze die für die anderen Formen bisher festgestellten Tatsachen angeführt.

b) *Solanum Gaertnerianum*.

Von *Solanum Gaertnerianum* konnten bisher die Blüten noch nicht genauer beschrieben werden, da bis zum Zeitpunkt der letzten Veröffentlichung (vgl. II, S. 340) noch keine zur vollen Ausbildung gekommen waren. Alle fielen unter Vergilbungserscheinungen vor der Entfaltung ab, und es kam infolgedessen auch nicht zur Fruchtentwicklung. Die damals ausgesprochene Hoffnung, daß mit der Besserung der Wachstumsbedingungen im Sommer vollentwickelte Blüten zur Ausbildung kommen würden, hat sich nun erfüllt. Eine genaue Beschreibung davon soll später an anderem Orte gegeben werden; an dieser Stelle sei nur erwähnt, daß die Blüten des Pfropfbastardes denen von *Solanum nigrum* erheblich näher stehen, als denen von *Solanum lycopersicum*, wie das ja auch nach der Gestaltung der vegetativen Teile der Pflanze von vornherein zu erwarten war. Ist doch das *Solanum Gaertnerianum* derjenige von allen bisher zwischen Tomate und Nachtschatten bekannten Pfropfhybriden, der der letztgenannten Elterart am nächsten steht. Dem entspricht auch das sehr häufige Erscheinen von Rückschlägen zu diesem Elter (und bisher nur zu ihm) an seinen Zweigen.

Während aber nun bei *Solanum tubingense* fast alle Blüten fertil sind, kommt es verhältnismäßig nur selten vor, daß sich

eine typische Gaertnerianum-Blüte durch Selbstbestäubung zur Frucht weiter entwickelt. Auch dann ist das nur ausnahmsweise der Fall, wenn die Blüte sorgfältig künstlich mit ihrem eigenen Pollen oder mit dem einer anderen typischen Gaertnerianum-Blüte bestäubt wird. Das Vermögen zu Parthenokarpie ist ebenfalls nicht oder nur ganz schwach vorhanden; wenn sich eine Frucht bis zur Reife entwickelt, dann ist sie auch samenhaltig. Darin verhalten sich alle Individuen von *Solanum Gaertnerianum* genau gleich, auch die drei in diesem Jahre neu entstandenen, von deren einem die Entstehungsgeschichte insofern sehr bemerkenswert ist, als es an einem ins Freie verpflanzten Steckling von *Solanum Darwinianum* als spontaner Adventivsproß auftrat.

Die Frucht ist etwas, aber nicht viel größer als die Nachtschattenbeere, hat im Stadium der Vollreife auch dieselbe schwarzblaue Färbung wie diese. Während des Farbumschlages von grün zu blauschwarz aber treten bei der Bastardfrucht vorübergehend gelbe Farbentöne auf, die beim Nachtschatten nicht vorkommen, wohl aber bei der Tomate, und die späterhin durch das dunkle Blau völlig überdeckt werden. Außerdem unterscheidet sich die Gaertnerianum-Beere von der des Nachtschattens noch dadurch, daß sie eine erheblich mächtiger entwickelte fleischige Placenta besitzt und häufig polymer ist. Überhaupt herrscht in allen Kreisen der Gaertnerianum-Blüte eine dem Nachtschatten durchaus fremde, von der Tomate überkommene Neigung zur Polymerie.

Die Samen gleichen äußerlich denen von *Solanum nigrum*, sind indessen manchmal etwas größer. Sie keimen leicht und ergeben eine Generation F_2 , die wiederum wie bei *Solanum tubingense* ausschließlich aus reinen *Solanum nigrum*-Individuen besteht. Die Generation F_3 kenne ich noch nicht; es ist aber nach den für *Solanum tubingense* vorliegenden Erfahrungen wohl als ganz sicher zu betrachten, daß auch diese Generation und die von ihr abstammenden *Solanum nigrum* bleiben werden.

Also auch hier wieder schlägt die durch Selbstbestäubung an dem Pfropfbastard entstandene Generation rein zu derjenigen Elterart zurück, der dieser am nächsten steht, und zu der er leicht vegetative Rückschläge liefert.

c) *Solanum proteus*.

Das *Solanum proteus*, das, wie früher geschildert wurde (II, S. 323 ff.), so auffällig wandelbar in der Form seiner Blätter ist, ist trotzdem durchaus konstant in der Gestaltung seiner Blüten. Es sei dafür hier auf die früher gegebene Beschreibung (II, S. 325) verwiesen. Fast jede Blüte entwickelt sich durch Selbstbestäubung zur Frucht, und diese unterscheidet sich von der Frucht der Tomatensorte »Gloire de Charpennes«, die den einen Elter des Pfropfbastards darstellt, konstant dadurch, daß sie nur etwa ein Drittel bis halb so groß wird als diese. Außerdem kommt in zahlreichen Zellen des Fruchtfleisches ein dunkelblauer Farbstoff zur Ausbildung, der bei der Tomate fehlt; dadurch erscheinen die Früchte oft von außen gesehen auf rotem Grunde blauschwarz gestreift oder punktiert. Die Samen ähneln sehr denen der Tomate, sind indessen oft kleiner als diese.

Ehe wir nun auf die Gestaltung der *proteus*-Generation F₂, die aus diesen Samen erwächst, eingehen, muß einiges über die an diesem Pfropfbastard auftretenden Rückschläge vorausgeschickt werden.

Nicht selten finden sich an dem *Solanum proteus*, das in diesem Sommer ebenfalls in einer größeren Anzahl von Exemplaren im Freien kultiviert worden ist, und das vielleicht bei den diesjährigen Pfropfversuchen ein zweites Mal aufgetreten ist (die Identität läßt sich bis heute noch nicht mit Bestimmtheit feststellen), spontane Rückschläge zu *Solanum lycopersicum*, also zu demjenigen Elter, dem der Bastard am nächsten steht. Zweimal haben sich Rückschlagssprosse zu *Solanum nigrum* gezeigt, von denen aber, als sie aufgefunden wurden, nicht mehr mit voller Bestimmtheit eruiert werden konnte, ob sie spontane oder nicht vielmehr regenerative Rückschläge waren.

Läßt man aber einen kräftigen *proteus*-Steckling nach Entknospung unter günstigen Vegetationsbedingungen regenerieren, so stellen die alsbald entstehenden Adventivsprosse ein buntes Gemisch der verschiedenartigsten Gestaltungen dar. Neben solchen, die *Solanum proteus* geblieben sind, erscheinen reine *lycopersicum*- und reine *nigrum*-Triebe. Nicht selten treten dabei Chimären auf, deren Komponenten *proteus* und *lycopersicum*, *proteus* und *nigrum* oder *lycopersicum* und *nigrum*

sein können. Ja es kamen sogar mehrfach Chimären zur Beobachtung, die aus allen drei Formen zusammengesetzt waren. Aber noch mehr. Auch Sprosse von *Koelreuterianum*, von *Gaertnerianum* können erscheinen; einmal wurde auch *Darwinianum* regeneriert, und zwar an einer Adventiv-Chimäre, die aus nicht weniger als fünf Komponenten bestand: aus *nigrum*, *lycopersicum*, *proteus*, *Koelreuterianum* und *Darwinianum*.

Nicht alle diese Bildungen erscheinen gleich häufig. Am häufigsten sind auffälligerweise die Rückschläge zu *Solanum nigrum*, also gerade zu dem Elter, von dem der Pfropfbastard in seiner ganzen Gestaltung sehr stark abweicht, und zu dem spontane Rückschläge, wenn überhaupt, dann jedenfalls sehr selten sich zeigen.

Aus verschiedenen Gründen besonders bemerkenswert erscheint bei diesen Regenerationsvorgängen der Umstand, daß aus dem einen Pfropfbastard drei verschieden gestaltete andere hervorgegangen sind (vgl. dazu II, S. 329 f.). Diese Tatsache ist mehrdeutig. Sie kann erstens besagen, daß die durch den einen Pfropfbastard repräsentierte Kombination der elterlichen Eigenschaften unmittelbar in eine andere umschlagen kann; das wäre ein außerordentlich merkwürdiger Vorgang. Es ist indessen noch eine zweite Auffassung möglich. Nach dieser würden die Rückschläge immer und ausschließlich nur nach der einen oder der anderen Elterart erfolgen; wenn trotzdem nun bei der Adventivsproßbildung aus *Solanum proteus* etwa *Solanum Koelreuterianum* wird, so wäre das so zu erklären, daß an der regenerierenden Stelle nebeneinander liegende Zellkomplexe teils rein zu *Solanum nigrum*, teils rein zu *Solanum lycopersicum* zurückgeschlagen wären. Zwischen diesen Zellen hätte dann wiederum der Pfropfbastardierungsprozeß stattgefunden, wie er an normalen Pfropfstellen vor sich geht, und die *Koelreuterianum*-Kombination der elterlichen Eigenschaften ergeben.

Eine endgiltige Entscheidung darüber, welche der beiden Annahmen der Wirklichkeit entspricht, läßt sich zur Zeit nicht fällen. Ich möchte vorläufig der zweiten Auffassung den Vorzug geben, da die spontanen Übergänge, soweit Beobachtungen darüber vorliegen, immer nur rein zu einer oder rein zur anderen Elterart erfolgen. Wie es sich mit dem schon früher (II, S. 330)

angeführten Fall eines Überganges des *Crataegomespilus Dardari* in den *Crataegomespilus Asnièresi* verhält, kann nur an Ort und Stelle entschieden werden. Doch scheint mir die Möglichkeit nicht gering zu sein, daß auch auf diesen Fall unsere zweite Auffassung anwendbar ist. Denn an einem im tübinger botanischen Garten seit mehreren Jahren kultivierten Exemplar des *Crataegomespilus Dardari* ist ebenfalls ein *Asnièresi*-Zweig aufgetreten. Und von diesem ist noch jetzt nachweisbar, daß er als Adventivsproß infolge einer Verwundung entstanden sein muß. Jedenfalls kommt auch in diesem Falle eine unmittelbare Umwandlung der einen Form in die andere nicht in Betracht.

Noch ein anderer Punkt hinsichtlich der Vielgestaltigkeit der Regenerationssprosse von *Solanum proteus* verdient besonders hervorgehoben zu werden. Bei aller Vielgestaltigkeit sind es doch immer wieder nur gewisse Formen, die neben den Elterarten dabei in Erscheinung treten. Nur ein einziges Mal erhielt ich unter den zahlreichen Adventivsprossen von *Solanum proteus*, die ich bisher beobachtet habe, eine Form, die vielleicht — Sicheres läßt sich bis heute noch nicht sagen — eine neue Zwischenform zwischen den beiden Elterarten darstellt, und zwar eine *nigrum*-ähnliche. Alle anderen waren, so weit sie nicht wieder *proteus*, *nigrum* oder *lycopersicum* waren, Vertreter schon bekannter Typen und glichen diesen an reinen *nigrum-lycopersicum*-Pfropfungen entstandenen durchaus. Daraus scheint hervorzugehen, daß zwischen den beiden Versuchsarten nur eine beschränkte Anzahl von Zwischenformen möglich ist. oder wenigstens, daß von den theoretisch denkbaren Zwischenstufen nicht alle gleich leicht entstehen.

Das erhellt auch daraus, daß bei meinen diesjährigen etwa im Umfange der vorjährigen angestellten Versuchen, abgesehen von zwei bis drei neuen Formen, wieder mehrere Individuen von *Solanum tubingense*, *Koelreuterianum* und *Gaertnerianum* entstanden sind. Die Kombinationen *tubingense* und *Koelreuterianum* kommen also sichtlich leichter zustande als die Kombinationen *proteus* und *Darwinianum*. Worauf das beruhen mag, muß vorerst unerörtert bleiben. —

Die Samen von *Solanum proteus* keimen sehr leicht. Die Generation F₂, die aus ihnen erwächst, besteht ausschließlich

aus reinen Individuen von *Solanum lycopersicum* in der Sorte »Gloire de Charpennes«. Nach dem, was wir über die Deszendenz von *Solanum tubingense* und *Gaertnerianum* bereits wissen, war das auch zu erwarten. Denn das *Solanum proteus* steht der Tomate näher als dem Nachtschatten und bringt spontane Rückschläge ausschließlich oder zum mindesten überwiegend zu dem erstgenannten Elter.

Auch bei den Tomatenindividuen der *proteus*-Generation F₂ wurde auf Reinheit geprüft durch Aufzucht weiterer Generationen und Erzwingung von Adventivsproßbildung. Ich habe jetzt die Generation F₅ in Kultur; F₃, F₄ und F₅ gleichen durchaus dem Elter *Solanum lycopersicum*. Auch bei der Ersatzsproßbildung, bei der *Solanum proteus* so außerordentlich Verschiedenes ergibt, lieferten alle daraufhin geprüften Exemplare der F₂-Generation ausschließlich Tomatensprosse. Daß auch für die vegetativen Rückschläge dasselbe gilt, bedarf kaum der Erwähnung.

d) *Solanum Darwinianum*.

Derjenige von den bisher hergestellten Pfropfbastarden, der der Kultur am meisten Schwierigkeiten bereitet, ist *Solanum Darwinianum*. Es ist, wie bereits (S. 8) kurz erwähnt wurde, in diesem Jahre ein zweites Mal aufgetreten, und zwar als Teil einer fünffachen Chimäre, die ihrerseits ein Adventivsproß von *Solanum proteus* war. Dieses zweite Exemplar hat sich indessen leider nicht erhalten lassen, da es, als Steckling behandelt, sich trotz sorgfältigster Pflege nicht bewurzeln wollte. Auch das im vorigen Jahre entstandene Individuum gedeiht nicht so recht (vgl. II, S. 334). Doch ist es jetzt wenigstens in einer genügenden Anzahl von Stecklingen vorhanden, so daß seine Erhaltung bis zum nächsten Jahre gesichert erscheint. Übrigens scheint auch eine der in diesem Jahre neuentstandenen Formen dem *Solanum Darwinianum* sehr nahe zu stehen.

In der ersten Beschreibung dieses Pfropfbastardes konnte noch nichts Näheres über seine Früchte mitgeteilt werden. Inzwischen ist deren eine große Anzahl (durch Selbstbestäubung entstanden) reif geworden. Sie werden nur wenig größer als die Beeren des Nachtschattens, gleichen diesen auch in der kugeligen Form, unterscheiden sich aber von ihnen wesentlich

durch die rote Färbung, die sich bei ganz reifen Früchten von dem Gelbrot der Tomatenmutter-sorten »Gloire de Charpennes« durch eine Beimengung von Blau unterscheidet. Allerdings pflegen die Beeren bereits abzufallen, ehe die endgiltige Färbung erreicht ist; sie sind dann blaßrot gefärbt, färben sich aber nach, wenn man sie lagern läßt.

Beim Öffnen ergibt sich, daß sie eine sehr stark entwickelte fleischige Placenta besitzen, sich also auch in ihrer inneren Ausbildung enger an *Solanum lycopersicum* als an *nigrum* anschließen. Niemals aber finden sich darin reife Samen. Zahlreiche Samenknospen haben zwar begonnen, sich weiter zu entwickeln, doch sind alle auf mehr oder weniger weit vorgeschrittenem Entwicklungsstadium stehen geblieben. Kein Same wird reif, die meisten enthalten nicht einmal einen Embryo. Aber auch diejenigen, die einen kleinen Keimling einschließen, sind nicht zur Keimung zu bringen. Es läßt sich daher bis jetzt noch nichts über die Generation F_2 angeben. Nimmt man an, daß *Solanum Darwinianum* sich wie die anderen Pfropfbastarde verhält, also in der Generation F_2 zu dem einem Elter zurückschlägt, dann ist es wahrscheinlicher, daß der Rückschlag zu *Solanum nigrum*, als daß er zu *Solanum lycopersicum* erfolgt. Und zwar deswegen, weil bisher an *Solanum Darwinianum* zwei spontane vegetative Rückschläge zu *Solanum nigrum* aufgetreten sind, noch keiner aber zu *Solanum lycopersicum*.

Wie der Bastard sich in dieser Hinsicht bei der Regeneration verhält, hat sich in Anbetracht der Schwierigkeiten, die seine Kultur bereitet, noch nicht feststellen lassen. Es ist aber wohl zu vermuten, daß die dann auftretenden Ersatzsprosse nicht ausschließlich Nachtschatten sein werden, da an einem ins Freie ausgepflanzten Steckling von *Solanum Darwinianum* in diesem Sommer zwei Adventivsprosse aufgetreten sind, von denen der eine dem *Solanum Gaertnerianum*, der andere dem *Solanum Koelreuterianum* gleicht.

e) *Solanum Koelreuterianum*.

Das *Solanum Koelreuterianum*, von dem ich bei meinen diesjährigen Pfropfversuchen fünf neue Individuen erhalten habe, gedeiht zwar außerordentlich üppig und blüht reichlich, setzt

aber niemals Frucht an. Die Blüten sind früher (II, S. 336) beschrieben worden. Ihre Antheren enthalten reichlichen und gut aussehenden Pollen, doch bleibt die stets eintretende Selbstbestäubung immer ohne Erfolg. Und auch künstliche Bestäubung, die sehr oft vorgenommen worden ist, hat keinen Fruchtansatz zur Folge. Nur ein einziges Mal entwickelte sich an einem ins Freie ausgepflanzten, sehr kräftigen, über mannhohen Stock eine Blüte weiter. Die Frucht fiel aber ab, als sie kaum Erbsengröße erreicht hatte, lange, bevor der Farbumschlag eintreten mußte. Ein halbreifer Same fand sich darin, der aber nicht zur Keimung zu bringen war. Es sind also von diesem Pfropfbastard die Frucht und damit natürlich auch die Generation F₂ noch unbekannt.

Spontane Rückschläge konnten an *Solanum Koelreuterianum* bisher noch nicht beobachtet werden, obwohl sehr zahlreiche Stecklinge von den neun bisher bekannten Individuen sich in Kultur befunden haben. Doch treten bei der regenerativen Adventivsproßbildung Rückschläge auf. Etwa die Hälfte der an regenerierenden Exemplaren erscheinenden Ersatzsprosse pflegt wieder *Solanum Koelreuterianum* zu sein, die andere Hälfte besteht in der Hauptsache aus *Solanum lycopersicum*, doch finden sich gelegentlich auch Triebe von *Solanum nigrum*. Die Tomatensprosse gehörten der Sorte »Gloire de Charpennes« oder »König Humbert gelbfrüchtig« an, je nachdem die eine oder die andere an der Entstehung des regenerierenden Pfropfbastard-Individuums beteiligt war. —

Es hat sich also ergeben, daß die Generation F₂ der *Solanum*-Pfropfbastarde in allen Individuen rein zu demjenigen Elter zurückschlägt, dem der Pfropfbastard in seinen morphologischen Eigenschaften am nächsten steht, und zu dem auch vegetative Rückschläge spontan auftreten.

Damit stimmt im wesentlichen überein, was wir bisher an Sicherem über die Nachkommen des *Cytisus Adami* und des *Crataegomespilus* von Bronvaux wissen. Das ist freilich nicht viel.

Sämlinge von *Cytisus Adami* hat erst kürzlich Hilde-

brand¹⁾ beschrieben. Bekanntlich pflegen die Blüten des *Cytisus Adami* völlig steril zu sein. An einem im Freiburger botanischen Garten kultivierten Exemplar fand aber Hildebrand im Jahre 1904 drei reife, zweifellos aus Bastardblüten hervorgegangene Früchte, von denen zwei je einen keimfähigen Samen enthielten. Die beiden aus ihnen entstandenen Sämlinge kamen 1908 zur Blüte und erwiesen sich als reines *Cytisus Laburnum*. Also auch hier erfolgt, vorausgesetzt, daß sich die Beobachtung Hildebrands verallgemeinern läßt, in der Generation F₂ ein vollkommener Rückschlag zu derjenigen Elterart, der der Bastard am ähnlichsten ist, und zu der vegetative Rückschläge besonders leicht erfolgen. Freilich ist in dem von Hildebrand beobachteten Falle nicht sicher, ob die Samen infolge von Selbstbestäubung der Blüten oder Belegung ihrer Narben mit Pollen anderer *Adami*-Blüten entstanden sind, oder ob eine Rückkreuzung mit *Cytisus Laburnum* vorliegt. Hildebrand vermutet Selbstbestäubung, da die *Adami*-Blüten nicht von Insekten aufgesucht würden.

Über die Nachkommen der *Crataegomespili* liegt bisher nur eine kurze von Noll²⁾ stammende Notiz vor, wonach sowohl *Crataegomespilus Dardari* als *Asnièresi* Früchte ansetzen, in denen sich auch Samen finden. Doch sind diese nur bei *Asnièresi* keimfähig gewesen, also bei derjenigen Form, die dem Weißdorn näher steht als der Mispel. Die Sämlinge, die freilich zur Zeit der Noll'schen Publikation noch nicht blühreif waren, glichen in ihren vegetativen Teilen durchaus der *Crataegus monogyna*. Ob sie völlig rein diesen Elter darstellen, muß natürlich noch durch weitere Beobachtung bis zur Blüte sichergestellt werden; überdies ist auch hier nicht bekannt, ob die Bestäubung durch Pollen des Bastards oder des *Crataegus*-Elters erfolgte. Nach dem aber, was wir über das Verhalten der *Solanum-Pfropfbastarde* wissen, kann man wohl annehmen, daß es sich hier wie bei dem von Hildebrand beobachteten

¹⁾ F. Hildebrand, Über Sämlinge von *Cytisus Adamii*. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft Bd. 26a. 1908, S. 590—595.

²⁾ F. Noll, Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzungsberichte der nieder-rheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 1905, S. A 20—A 53.

Cytisus Adami um Selbstbestäubung gehandelt hat, und wenn es sich bei kritischen Wiederholungen der Versuche herausstellen wird, daß alle Nachkommen des *Cytisus Adami* wieder *Cytisus Laburnum* und alle Nachkommen des *Crataegomespilus Asnièresi* wieder *Crataegus monogyna* ergeben, dann hätten wir auch bei diesen Pfropfbastarden die Erscheinung, daß die Individuen der Generation F_2 zu dem näherstehenden Elter zurückschlagen. —

Wie ist nun dieses totale Zurückschlagen der Generation F_2 zu dem einen Elter zu verstehen? Um für die Beantwortung dieser Frage Anhaltspunkte zu gewinnen, wurden in diesem Jahre zunächst einige Kreuzungsversuche gemacht, über die, soweit sie bisher Resultate ergeben haben, kurz berichtet werden soll.

Daß es durchaus unmöglich ist, den sexuellen Bastard zwischen den beiden Elterarten unserer Pfropfbastarde herzustellen, wurde bereits früher (I, S. 603) angegeben. Ich habe, da es natürlich sehr wünschenswert wäre, die Pfropfhybriden mit den sexuellen Bastarden vergleichen zu können, auch in diesem Jahre zahlreiche wechselseitige Bestäubungen zwischen *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* ausgeführt, immer mit dem Erfolg, daß nur eine nicht einmal sehr weit gehende Parthenokarpie eintrat. Die cytologische Untersuchung, die im Gange ist, wird vielleicht ergeben, worauf dies ständige Mißlingen beruht.

Bei dieser Sachlage und angesichts der Tatsache, daß die Pfropfbastarde bei Selbstbestäubung immer nur den einen Elter liefern, erschien ihre Rückkreuzung mit beiden Elterarten besonders wichtig. Diese ergab folgendes:

1. *Solanum tubingense*. Die Rückkreuzung dieses Pfropfbastardes mit dem Elter *Solanum nigrum* hat reichliche Samenbildung zur Folge, doch erreichen die Samen ebensowenig das Stadium der Vollreife wie die reinen *tubingense*-Samen. Auch die umgekehrte Kreuzung, die Bestäubung von *Solanum nigrum* mit dem Pollen von *Solanum tubingense* ist erfolgreich. Wie zu erwarten ist, besteht die aus den so erhaltenen Samen entstehende Generation F_2 ausschließlich aus reinen Nachschatten-Individuen. Die von ihnen durch Selbstbestäubung erhaltenen Generationen F_3 und F_4 bleiben reines *Solanum nigrum*.

Um zu prüfen, ob die Bestäubung mit dem *tubingense*-Pollen für *Solanum nigrum* eine ebenso reichliche Samenproduktion nach sich zieht wie die mit dem eignen Pollen, wurden die Samen gezählt in 50 nach Selbstbestäubung entstandenen Nachtschattenbeeren und in 50 solchen, die das Ergebnis der Bestäubung mit *Solanum tubingense* waren. Es ergab sich, daß die ersteren durchschnittlich je 39 Samen, die letzteren durchschnittlich nur je 32 Samen enthielten. Die Unterschiede sind nicht groß; vielleicht erklären sie sich damit, daß die künstliche Bestäubung eine weniger intensive Belegung der Narbe mit Pollen bewirkt als die Selbstbestäubung. Auch mag die Kastration schädigend gewirkt haben, die ja nur bei den zur Kreuzung verwendeten Blüten nötig war. Der Versuch soll daher wiederholt, und es sollen dabei zum Vergleich nur solche *nigrum*-Früchte herangezogen werden, die nach Kastration der Blüten und Belegung der Narben mit reinem Nachtschattenpollen entstanden sind.

Die Rückkreuzung mit *Solanum lycopersicum*, dem anderen Elter, ist dagegen erfolglos, und auch die Tomate erbringt nach Bestäubung mit *tubingense*-Pollen keine Samen. Doch tritt Parthenokarpie in beiden Fällen ein.

2. *Solanum Gaertnerianum*. Die Versuche, *Solanum Gaertnerianum* mit seinen beiden Elterarten rückzukreuzen, ergaben genau dasselbe Resultat wie die entsprechenden Versuche bei *Solanum tubingense*. Das heißt, die Kreuzung mit *nigrum* war erfolgreich und ergab eine reine *nigrum*-Generation F₂, die mit *lycopersicum* hatte lediglich Parthenokarpie zur Folge.

3. *Solanum Darwinianum*. Daß *Solanum Darwinianum* bei Selbstbestäubung nicht fertil ist, wurde bereits (S. 11) erwähnt. Auch nach Bestäubung mit dem Pollen einer der beiden Elterarten erfolgt keine Samenproduktion, wohl aber Parthenokarpie. Nur einmal fanden sich in einer Frucht nach Bestäubung mit *nigrum*-Pollen fünf anscheinend voll ausgebildete Samen, die sich aber nicht als keimfähig erwiesen haben. Der Befund deutet aber darauf hin, daß bei Wiederholung der Versuche in größerem Umfange sich doch vielleicht noch keimfähige Samen aus der Kreuzung mit *Solanum nigrum* werden erhalten lassen.

Die umgekehrte Kreuzung konnte bisher nur mit dem einen Elter *Solanum nigrum* durchgeführt werden. Dabei lieferte von

zwanzig kastrierten und mit Darwinianum-Pollen belegten nigrum-Blüten nur eine einzige eine samenhaltige Frucht, und auch diese enthielt nur neun Samen, während die typische nach Selbstbestäubung entstandene Beere meiner reinen Nachtschatten-Linie durchschnittlich gegen vierzig Samen liefert. Alle neun Samen keimten und ergaben reines *Solanum nigrum*.

4. *Solanum proteus*. Bei *Solanum proteus* stellte sich bei der Rückkreuzung mit den beiden Elterarten, wie zu erwarten war, Fertilität mit *Solanum lycopersicum*, Parthenokarpie mit *Solanum nigrum* heraus. Gleiches gilt für die reciproken Kreuzungen. Die Generation *proteus* $\times$ *lycopersicum* F₂ ist aus lauter reinen Tomaten-Individuen zusammengesetzt.

5. *Solanum Koelreuterianum*. Bei dem auch nach Selbstbestäubung immer sterilen *Solanum Koelreuterianum* hat auch die Bestäubung mit Pollen der beiden Elterarten nicht einmal Parthenokarpie, geschweige denn Samenbildung zur Folge. Und auch die Bestäubung der beiden Eltern mit *Koelreuterianum*-Pollen ist bisher immer erfolglos gewesen.

Von Kreuzungen der Pfropfbastarde unter sich wurden bisher nur die Kombinationen *tubingense* $\times$ *proteus*, *proteus* $\times$ *tubingense* und *Darwinianum* ♀ $\times$ *tubingense* ♂ hergestellt. Die beiden erstgenannten haben nur Parthenokarpie zur Folge, die letztgenannte Kreuzung blieb überhaupt gänzlich erfolglos.

Die Ergebnisse dieser Kreuzungsversuche lassen nun gewisse Schlußfolgerungen zu, die wir bei der Erörterung der Frage verwerten können, wie der Rückschlag zu dem einen Elter in der Generation F₂ der Pfropfbastarde aufzufassen ist.

Wenn wir uns die überhaupt denkbaren Erklärungsweisen des Vorganges vergegenwärtigen, so ergeben sich, so viel ich sehe, folgende Möglichkeiten:

Verhältnismäßig einfach erklärt sich das Zurückschlagen der Nachkommenschaft unsrer Pfropfbastarde für den, der in ihnen Periklinalchimären (vgl. E. Baur, Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 1, 1909, S. 344 und 401) oder Mosaikbildungen aus reinen elterlichen Zellen erblickt. Für ihn wäre nur die Hilfsannahme nötig, daß das sporogene Gewebe bei *Solanum tubingense* immer einer *nigrum*-Zelle, bei *Solanum proteus* immer einer *lycopersicum*-Zelle seinen Ursprung

verdanke. Nun stehen aber dieser Auffassungsweise der Pfropfbastarde, wie später ausführlich gezeigt werden soll¹⁾, gewisse Schwierigkeiten entgegen, die vorerst die Verschmelzungshypothese als wahrscheinlicher erscheinen lassen, so daß wir auch die angedeutete Erklärung für das Zurückschlagen der Generation F₂ vorläufig nicht heranziehen wollen.

Dann bleiben vier Auffassungsweisen von der Natur der Pfropfbastard-Keimzellen möglich, durch deren Verschmelzung die zurückgeschlagenen Individuen der Generation F₂ entstehen. Erstens könnten sie typische Pfropfbastardzellen sein, sich also von den somatischen Zellen des Pfropfbastardes hinsichtlich der in ihnen enthaltenen Anlagen ebensowenig unterscheiden, wie die Keimzellen der reinen Elterarten in dieser Hinsicht von ihren somatischen Zellen verschieden sind. Zweitens könnten sie lediglich die Anlagen des einen Elters besitzen, so daß sich die Keimzellen des Pfropfbastardes von denen desjenigen Elters, zu dem seine Nachkommenschaft zurückschlägt, in nichts unterscheiden. Drittens könnten die Keimzellen der Pfropfbastarde gemischt sein aus reinen Keimzellen beider Elterarten. Viertens könnten neben Keimzellen, die nur die Anlagen für die eine oder die andere Elterart erhalten hätten, solche gebildet werden, in denen die Anlagen beider Elterarten in verschiedenen Kombinationen durcheinandergemischt vorhanden wären.

Von diesen vier möglichen Annahmen über die Natur der Keimzellen, die von den Pfropfbastarden erzeugt werden, können wir wohl die letztgenannte ohne weiteres ausschließen. Man müßte, wenn sie zuträfe, unbedingt in der Generation F₂ eine gemischte Nachkommenschaft erwarten, in der alle möglichen Zwischenstufen zwischen *Solanum nigrum* und *lycopersicum* vorkommen müßten. Das ist aber eben nicht der Fall.

Die dritte Möglichkeit erscheint nach den Ergebnissen unsrer Kreuzungsversuche ausgeschlossen. An sich wäre es wohl denkbar, daß die Generation F₂ ausschließlich aus Individuen des einen Elters besteht, auch wenn der Pfropfbastard Keimzellen beider Elterarten ausbildete. Wir wollen uns das am Beispiel des *Solanum tubingense* klar machen.

¹⁾ Man vgl. dazu auch E. Strasburger, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. für wissenschaftliche Botanik, Bd. 44, 1907, S. 534 ff.

Dieser Pfropfbastard würde nach der dritten Annahme reine *nigrum*- und reine *lycopersicum*-Keimzellen bilden. Die Generation F 2 müßte demnach an sich bestehen zu 25 % aus reinem *Solanum nigrum*, zu 50 % aus dem sexuellen Bastard *nigrum-lycopersicum* und zu 25 % aus reinem *Solanum lycopersicum*, oder vielmehr, da, wie die vergeblichen Kreuzungsversuche zwischen den beiden Elterarten beweisen, der sexuelle Bastard *nigrum-lycopersicum* nicht entstehen kann, je zur Hälfte aus den beiden Eltern. Daß sie nun tatsächlich nur aus dem einen Elter *Solanum nigrum* besteht, könnte man sich durch die Annahme plausibel machen, daß die reinen *lycopersicum*-Samen in der *tubingense*-Frucht sich nicht entwickeln könnten, eine Annahme, die eine gewisse Stütze darin fände, daß ja selbst die reinen *nigrum*-Samen in ihr nicht bis zur Vollreife kommen.

Wenn dem so wäre, dann müßte aber die Bestäubung des Tomatenelters mit *tubingense*-Pollen Samenbildung in der Tomate zur Folge haben, da der Pollen des Pfropfbastardes zur Hälfte reiner *lycopersicum*-Pollen sein müßte. Nun ergibt aber dieser Kreuzungsversuch immer nur Parthenokarpie, und damit ist die ganze dritte Annahme ausgeschlossen. Selbstverständlich gilt für *Solanum proteus* dasselbe, da ja auch die Belegung der *nigrum*-Narben mit Pollen dieses Pfropfbastardes niemals zur Samenbildung führt.

Eine solche Abweisung der dritten Möglichkeit wird übrigens auch durch eine direkte Untersuchung der Mikrosporen nahe gelegt. Die Pollenkörner des Nachtschattens und der Tomate unterscheiden sich äußerlich zwar nicht in ihrer Gestaltung, wohl aber konstant und nicht unerheblich durch ihre Größe. Und zwar sind die *lycopersicum*-Pollenkörner kleiner als die *nigrum*-Pollenkörner. (Genaue Maßangaben werden später gegeben werden). Wenn nun die Keimzellen der Pfropfbastarde je zur Hälfte solche der beiden Eltern repräsentierten, dann wäre es zwar nicht unbedingt notwendig, aber zum mindesten äußerst wahrscheinlich, daß der Pfropfbastardpollen aus Körnern von zweierlei Größe bestünde. Das ist indessen nicht der Fall, sondern die Beobachtung ergibt, daß der Pollen von *Solanum tubingense* und *Gaertnerianum* in der Größe dem *nigrum*-Elter, der von *Solanum proteus* und *Koelreuterianum* dem *lyco-*

persicum-Elter folgt. Sichere Schlüsse über die Natur der Pollenkörner lassen sich freilich aus dieser Tatsache allein nicht ziehen.

So bleiben also als möglich nur noch die beiden ersten Auffassungsweisen übrig. Es scheint nun auf den ersten Blick, als ob die beobachtete Tatsache, daß die Individuen der Generation F_2 alle rein dem einen Elter gleichen, ohne weiteres entscheidend zugunsten der zweiten Auffassungsweise spräche, wonach der Pfropfbastard ausschließlich reine Keimzellen desjenigen Elters bildete, dem er äußerlich am nächsten steht.

Doch schließt die erwähnte Beobachtungstatsache die erste Möglichkeit nicht ohne weiteres aus, wonach die Keimzellen des Pfropfbastardes echte Pfropfbastardzellen in dem Sinne wären, daß auch sie wie seine somatischen Zellen die Anlagen für beide Elterarten enthielten. Denn es wäre denkbar, daß erst nach der Verschmelzung der Keimzellen in der befruchteten Eizelle oder in den ersten Entwicklungsstadien des bis dahin typischen Pfropfbastardkeimlings ein vegetativer Rückschlag regelmäßig einträte zu demjenigen Elter, zu dem auch sonst in der vegetativen Region spontane Rückschläge nicht selten sind.

Beide Annahmen sind an sich gleich wahrscheinlich. Denn wenn auch die erste Annahme, die also von der Pfropfbastardnatur der Keimzellen, die Hilfhypothese eines Rückschlages während oder nach der Befruchtung notwendig macht, so kommt doch auch die zweite Annahme, die von der reinelterlichen Natur der Keimzellen, nicht ohne die entsprechende Hilfhypothese eines Rückschlages während oder vor der Keimzellbildung aus.

Und auch die Ergebnisse der Kreuzungsversuche geben uns keine entscheidenden Argumente zugunsten der einen oder der anderen Annahme, obwohl sie zunächst für die zweite zu sprechen scheinen. Und zwar deswegen, weil die Tatsache, daß *Solanum tubingense*, um wieder auf dieses zu exemplifizieren, mit *Solanum nigrum* fertil, mit *Solanum lycopersicum* steril ist, sich bei der gegenseitigen Sterilität der beiden Elterarten ohne weiteres verstehen läßt, wenn man annimmt, die *tubingense*-Keimzellen seien mit *nigrum*-Keimzellen identisch, — während man denken sollte, auch die Kreuzung *tubingense* $\times$ *lycopersicum*

müsse erfolgreich sein, wenn in den tubingense-Keimzellen die Anlagen für beide Eltern darin wären.

Aber nähere Überlegung zeigt, daß doch auch die erste Annahme mit den Resultaten der Kreuzungsexperimente in Einklang zu bringen ist. Wir wissen vorerst nicht, worauf es beruht, daß die beiden Arten *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* mit einander auf sexuellem Wege nicht gekreuzt werden können. Sagen wir, um eine kurze Bezeichnungsweise zu haben, es beruht darauf, daß in den *nigrum*-Keimzellen eine »Anlage« oder ein »Anlagenkomplex« x vorhanden ist, auf dessen Anwesenheit es beruht, daß ihre erfolgreiche Verschmelzung mit *lycopersicum*-Keimzellen ausgeschlossen ist. In den Tomatenkeimzellen sei dann ein entsprechender Anlagenkomplex y vorhanden, der ihre erfolgreiche Kopulation mit Nachtschattenkeimzellen verhindert. Wenn nun die Pfropfbastardzellen und auch ihre Keimzellen sämtliche Anlagen der beiden Eltern besitzen, dann müßten sie auch die antagonistischen Anlagenkomplexe x und y führen, und es wäre dann sehr wohl denkbar, daß in denjenigen Pfropfbastarden, die dem *nigrum*-Elter näher stehen, x über y dominierte, während es bei den dem *lycopersicum*-Elter mehr ähnelnden Pfropfbastarden umgekehrt wäre. Dann aber wären die Ergebnisse der Kreuzungsversuche auch bei Zugrundelegung der ersten Auffassungsweise von der Natur der Pfropfbastardkeimzellen verständlich.

Um daher weitere Anhaltspunkte für die Beurteilung der Natur der Pfropfbastardkeimzellen zu gewinnen, mußten die cytologischen Verhältnisse in ihnen, speziell ihre Chromosomenzahlen untersucht und mit denen der Elterarten verglichen werden. Darüber soll im folgenden Abschnitte berichtet werden.

Vorher aber soll noch kurz zum Vergleich auf das Verhalten sexueller Bastarde in der zweiten Generation hingewiesen werden. Wir können dabei nur Artbastarde oder wenigstens Bastarde von einander ferner stehenden Formen berücksichtigen. Sehr ausgedehnte exakte Erfahrungen über die Gestaltung von deren F₂-Generation liegen freilich noch nicht vor (man vgl. darüber z. B. de Vries, *Die Mutationstheorie*, Bd. 2, 1903, S. 56 ff.; W. Johannsen, *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, 1909, S. 424).

Sehr häufig ist die F₁-Generation solcher Bastarde steril,

so daß sich über ihre Nachkommenschaft nichts aussagen läßt; so z. B. Rosenbergs interessante *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia*. Wenn sie fertil sind, dann gleicht in verhältnismäßig vielen Fällen die Generation F₂ der Generation F₁, der Bastard ist also konstant. Das gilt beispielsweise von Mendels *Hieracium*-Bastarden und, was für uns von besonderer Wichtigkeit ist, da es sich um einen sexuellen Bastard aus derselben Gattung handelt, der auch unsere Pfropfbastarde angehören, von Burbanks *Solanum Burbanki*¹⁾. Das ist ein sexueller Bastard von dem westafrikanischen *Solanum guineense* var. und dem chilenischen *Solanum villosum*; es ergab sich eine monotype F₁-Generation, die in den folgenden Generationen vollständig konstant blieb, wie durch die Aufzucht von fünf Generationen in mehr als 30000 Individuen sichergestellt wurde. Ich habe dieses *Solanum Burbanki* jetzt in Kultur und gedenke, es auf seine Konstanz bei der Adventivsproßbildung zu prüfen.

Andere sexuelle Bastarde dagegen sind nicht konstant, sondern spalten in der zweiten Generation auf. Es zeigt sich dabei im allgemeinen ein Schwanken zwischen den beiden elterlichen Extremen derart, daß neben beiden elterlichen Typen sich eine Reihe von Zwischenformen zwischen diesen einstellen, die keineswegs mit dem F₁-Typus identisch zu sein brauchen. So ist es z. B. nach Naudin bei dem Bastard *Lactuca virosa* $\times$ *sativa*.

Ein vollkommenes Zurückschlagen zu dem einen Elter in der F₂-Generation ist aber meines Wissens bei sexuellen Bastarden nie beobachtet worden, so daß die Pfropfbastarde hierin eine Ausnahmestellung einnehmen. Zwar führt Noll (a. a. O., S. 24) einen solchen Fall an. Es soll »bei dem sexuellen Bastard *Berberis stenophylla* (*B. Darwinii* $\times$ *B. empetrifolia*) in dem Kopenhagener Garten ein Rückschlag der Nachkommen in den einen Elter erfolgt sein (nach Mitteilung von Dr. Tischler)«. Wie mir Herr Professor Tischler freundlichst mitteilt, handelt es sich dabei darum, daß nach den Beobachtungen des damaligen Garteninspektors Herrn Friedrichsen von den Individuen der F₂-Generation dieses Bastardes nur ein kleiner Teil intermediär wie

¹⁾ L. Burbank, Experiments in plant development. Carnegie Institution Year Book No. 6, 1907, S. 176—177. — Another mode of species forming. American Breeders' Association. Vol. 5. 1908, S. 40—43.

der Elter gewesen sei; sehr viele seien deutlich nach *Berberis Darwinii* hin verschoben gewesen und andere hätten wie reine *Darwinii* ausgesehen. Gar nicht dagegen sei der *empetrifolia*-Elter aufgetreten. Also auch hier handelt es sich doch nicht um ein völliges Zurückschlagen in den einen Elter. Überdies liegt über denselben Bastard eine Untersuchung von Hurst vor (zitiert bei de Vries, a. a. O., S. 75), die zu anderen Resultaten kommt. Darnach waren von etwa 500 Exemplaren der Generation F₂ 90% wieder *Berberis stenophylla*, während die übrigen 10% zwischen dieser und den beiden Eltern in den verschiedensten Graden schwankten. Es ist also wohl möglich, daß in dem Kopenhagener Falle eine unbeabsichtigte Rückkreuzung mit *Berberis Darwinii* das andersartige Resultat veranlaßt hat.

2. Die Chromosomenzahlen in den Keimzellen der Pfropfbastarde.

Soweit man vor dem Erscheinen meiner ersten Mitteilung über *Solanum tubingense* überhaupt an die Existenzmöglichkeit von Pfropfhybriden glaubte, nahm man wegen der damit gegebenen Analogie zu dem Befruchtungsprozeß als wahrscheinlichste Entstehungsweise eine Zellverschmelzung an, die man sich so dachte, daß an der Verwachsungsstelle der Pfropfungsymbionten zwei vegetative Zellen, die eine der Unterlage, die andre dem aufgesetzten Reis zugehörend, miteinander kopulierten. Das Verschmelzungsprodukt wäre dann zur Mutterzelle des Pfropfbastard-Adventivsprosses geworden. A. Braun war wohl der erste, der nach dem Auftauchen des *Cytisus Adami* eine solche Hypothese aussprach (auf Seite XII der Vorrede zu den Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur 1850); näher begründet wurde sie dann von Strasburger (in den Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884 S. 169).

Diese Annahme konnte, nachdem die Regel von der Konstanz der Chromosomenzahlen aufgefunden worden war, bis zu einem gewissen Grade auf ihre Anwendbarkeit geprüft werden, worauf zuerst von Weismann (*Das Keimplasma*. 1892, S. 445 ff.)

hingewiesen wurde. Da nämlich die Kerne der somatischen Zellen, die miteinander verschmolzen sein sollten, vorher keine Reduktion der Chromosomenzahlen erlitten haben konnten, so mußte nach erfolgter Kopulation die Chromosomenzahl der Mutterzelle des Pfropfbastardes gleich sein der Summe, die sich ergibt, wenn man die Chromosomenzahl eines vegetativen Kernes vom einen Elter mit der eines entsprechenden Kernes vom andern Elter addiert.

Von Strasburger¹⁾ wurden die Kerne des *Cytisus Adami* nach diesen Gesichtspunkten untersucht. Er formuliert das Problem folgendermaßen (1905, S. 63): »Welche Erscheinungen wären bei *Cytisus Adami* zu erwarten, wenn er, der früher herrschenden, jetzt erschütterten Ansicht nach, ein Pfropfhybride sein sollte? Da hätte in dem Kallus, der dem hybriden Sproß, nach den Angaben des Gärtners Adam, den Ursprung gab, zum mindesten ein Protoplast des dem *Cytisus purpureus* entstammenden Pfropfreises mit einem Protoplasten des die Unterlage bildenden *Cytisus Laburnum* verschmelzen müssen. Die Kerne der beiden Zellen konnten dann in dem Symplasten entweder getrennt fortbestehen, oder sich vereinigen. Im ersteren Falle müßten die Nachkommen solcher Symplasten zweikernig sein, im letzteren größere Kerne aufweisen, als sie dem *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum* eigen sind. Sollte aus irgend welchem Grunde eine Verdichtung der Doppelkerne erfolgt sein und ihre Masse verhindert haben, so bliebe doch die Sicherstellung ihrer wirklichen Zusammensetzung während ihres Teilungsvorganges möglich. Denn einen teilweisen Schwund der ursprünglichen Chromosomen dürfen wir nicht annehmen, und das um so weniger, als sich in den hybriden Eigenschaften des Abkömmlings ihre beiderseitigen Eigenschaften äußern. Bei der Untersuchung der Vegetationskegel von *Cytisus Adami* waren also zu erwarten: entweder zweikernige Zellen, oder einkernige Zellen, oder Gewebeabschnitte mit zweikernigen und andere mit einkernigen Zellen; in den einkernigen Zellen eventuell größere Kerne als sie *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum* eigen sind, oder zum mindesten Kerne mit einer Chromosomen-

¹⁾ E. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 42. 1905, S. 1-82.

zahl, die der Summe der Chromosomen von *Cytisus purpureus* und *Cytisus Laburnum* entspräche«.

Die Untersuchung ergab, daß in *Cytisus Adami* nur einkernige Zellen vorkommen, und daß die Chromosomenzahl der Kerne von *Cytisus Laburnum*, *purpureus* und *Adami* gleichermaßen in den somatischen Zellen je 48, in den Keimzellen je 24 beträgt. Strasburger schloß aus diesem Befunde, daß der *Cytisus Adami* wahrscheinlich kein Pfropfbastard, sondern ein sexueller Bastard sei.

Nun hatte aber Němec¹⁾ angegeben, daß es durch bestimmte Behandlungsweisen gelänge, in den Keimwurzeln von *Pisum* solche Verschmelzungen von diploiden Kernen, wie sie für die Entstehung von Pfropfbastarden postuliert wurden, experimentell herbeizuführen; die so entstandenen tetraploiden Kerne sollten aber nach seinen Angaben autoregulativ durch typische Reduktionsteilung wieder die normale diploide Chromosomenzahl herstellen. Damit aber war Strasburgers Schluß, daß der *Cytisus Adami* deshalb, weil seine Kerne die normale diploide Chromosomenzahl der Eltern führen, kein Pfropfbastard sein könne, nicht mehr zwingend. Denn was bei *Pisum* möglich war, konnte auch bei *Cytisus* nicht als ausgeschlossen gelten; es konnten, wie Strasburger²⁾ selbst es ausdrückt, »ja auch die einfach diploiden Kerne, die in den für Pfropfhybriden gehaltenen Pflanzen nachgewiesen waren, autoregulativ aus einem syndiploiden Anfangsstadium zu diesem einfach diploiden Zustand gelangt sein.« Er nahm deshalb die Untersuchung wieder auf und stellte vor allem fest, daß solche typische Reduktionsteilungen, wie sie Němec für sein Objekt angegeben hatte, tatsächlich bei diesem nicht vorkommen; es sei daher auch höchst unwahrscheinlich, daß sie bei den für Pfropfhybriden gehaltenen Pflanzen stattgefunden hätten. Nach wie vor hält er deshalb den *Cytisus Adami*, für den er seine früheren Angaben über die Chromosomenzahlen bestätigt, für einen sexuellen Bastard, und möchte auch in den *Crataegomespilis* von

¹⁾ B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 39. 1904, S. 645—730.

²⁾ E. Strasburger, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 44. 1907, S. 482—555.

Bronvaux keine Pfropfhybriden sehen, zumal aus Nolls Untersuchungen über diese Pflanzen sich ergebe, »daß allem Anschein nach auch die Kerne in den Vegetationspunkten der aus Bronvaux stammenden Bastarde von *Mespilus monogyna* und *Mespilus germanica* »nicht doppelgehaltig« sind« (Noll, a. a. O., S. 37; Strasburger 1907, S. 532).

Nachdem es sich nun inzwischen herausgestellt hat, daß Pfropfbastarde doch möglich sind, sind wir in der Lage, durch die Untersuchung der Kernverhältnisse dieser Gewächse, deren Pfropfhybriden-Natur absolut sicher ist, die Frage vom anderen Ende anzufassen und zu entscheiden. Zur sicheren Entscheidung ist die genaue Feststellung der Chromosomenzahl nicht nur in den Kernen der Keimzellen, sondern auch in denen möglichst verschiedenartiger somatischer Zellen notwendig. Abgeschlossen sind vorerst nur die Untersuchungen über die Keimzellen, zumal die exakte Analyse der somatischen Mitosen auf sehr große Schwierigkeiten stößt. In der vorliegenden Mitteilung sollen daher nur die Chromosomenzahlen der Keimzellen mitgeteilt und die erhaltenen Resultate dazu benutzt werden, die im ersten Abschnitte aufgeworfene Frage nach der Natur der Keimzellen womöglich noch weiter einzuengen. Wir werden sehen, inwieweit uns die Kenntnis der Chromosomenzahlen der Keimzellen berechtigt, Rückschlüsse auf die Chromosomenzahlen der somatischen Kerne zu ziehen. —

Zunächst waren natürlich die Chromosomenzahlen in den Kernen der Elterarten *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* festzustellen.

Die Untersuchung ergab für *Solanum lycopersicum* die diploide Chromosomenzahl 24, die haploide 12. Das gilt jedenfalls für die Sorte »König Humbert, gelbfrüchtig«; es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, daß die Chromosomenzahlen bei anderen Tomatensorten abweichen, so daß wir vor allem auch für die Sorte »Gloire de Charpennes«, die mir bei meinen Versuchen ebenfalls als Objekt gedient hat, von der ich aber noch kein Präparat erhalten habe, das eine sichere Zählung der Chromosomen erlaubt hätte, die Giltigkeit der gleichen Zahlen voraussetzen können. Gezählt wurde die haploide Zahl am Diakinese-Stadium der Pollenmutterzellen

und vor allem an Polansichten von Äquatorialplatten bei der Pollenbildung; die Zahl 12 als reduzierte Chromosomenzahl ließ sich mit Sicherheit feststellen¹⁾. Daraus ergibt sich als diploide Zahl 24, und die direkte Untersuchung einer Reihe somatischer Karyokinesen in den Wurzelspitzen, den Ovulis, den Blüten- und den Kelchblättern ergab denn auch das tatsächliche Vorhandensein dieser Chromosomenzahl.

Bei dem anderen Elter unserer Pfropfbastarde, bei *Solanum nigrum*, ist die Chromosomenzahl wesentlich größer, was zur Folge hat, daß sichere Zählungen nur für die reduzierte Zahl vorgenommen werden konnten, und zwar wiederum vor allem an Polansichten der Äquatorialplatten bei der Mikrosporen-Entwicklung. Sehr zahlreiche Zählungen von Blüten verschiedener Individuen (die aber alle derselben reinen Linie entstammten wie die Eltern der Pfropfbastarde) ergaben hier 36 als die reduzierte Zahl. Gelegentlich wurden auch nur 34 oder 35 gezählt, aber wie immer in solchen Fällen muß die größere Zahl als die sicherste gelten, da es ja leicht vorkommen kann, daß einzelne Chromosomen sich ganz oder partiell überdecken und so den Eindruck nur eines Körpers machen. Und da 36 die sich weitaus am häufigsten ergebende Zahl war, da sie an einigen besonders günstigen Präparaten mit absoluter Sicherheit festgestellt werden konnte, und da sie ein Multiplum von 12, der haploiden Chromosomenzahl der verwandten Spezies *Solanum lycopersicum* darstellt, so kann es als sicher gelten, daß die Keimzellen des Nachschattens die Chromosomenzahl 36 besitzen.

Die diploide Chromosomenzahl in den somatischen Kernen des Nachschattens muß demnach 72 betragen. Es ist mir trotz zahlreicher Versuche noch nicht möglich gewesen, das wirkliche Vorhandensein von 72 Chromosomen in somatischen Mitosen mit Sicherheit festzustellen. Doch ergeben alle versuchten Zählungen und Schätzungen die Wahrscheinlichkeit des Vorhandenseins dieser Zahl und jedenfalls gar keine An-

¹⁾ Selbstverständlich werden der ausführlichen Darstellung meiner Pfropfbastardversuche Zeichnungen und Mikrophotographien als Beleg für diese und die im Folgenden noch zu machenden Angaben über die Chromosomenzahlen beigegeben werden.

haltungspunkte für die Annahme, daß die Zahl etwa nicht 72 sein könne, wie sie theoretisch für die somatischen Kerne zu fordern ist.

Es ist somit die Chromosomenzahl des Nachtschattens genau dreimal so groß wie die der Tomate. Ob es mit dieser starken Verschiedenheit der Chromosomenzahl zusammenhängt, daß die beiden Arten sich nicht sexuell miteinander kreuzen lassen, muß vorerst dahingestellt bleiben. Vielleicht wird die cytologische Untersuchung, die im Gange ist, Aufklärung darüber ergeben. Daß an sich Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl bei zwei Arten die Möglichkeit für sie, sich mit Erfolg sexuell zu kreuzen, nicht ausschließt, beweist besonders deutlich die von Rosenberg¹⁾ näher untersuchte *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia*, bei deren Eltern die diploiden Chromosomenzahlen 40 und 20 herrschen, während der Bastard selbst in seinen somatischen Kernteilungen 30 Chromosomen erkennen läßt. Freilich beträgt hier die Chromosomenzahl bei der einen Art nur das Doppelte, in unserem Falle das Dreifache von der der andern. —

Wenn nun die Annahme, daß als Ausgangspunkt der Pfropfbastardbildung die Verschmelzung zweier somatischer Zellen der Elterarten aufzufassen ist, den Tatsachen entspricht, dann muß in unserem Falle der Kern der Pfropfhybriden-Mutterzelle nach vollzogener Kernkopulation die Chromosomenzahl $24 + 72$, also 96 besessen haben. Wenn dann eine nachträgliche Herabsetzung der Chromosomenzahl durch eine Reduktionsteilung oder irgend einen anderen Vorgang nicht stattfindet, dann müssen alle somatischen Zellen der Pfropfbastarde die Chromosomenzahl 96 besitzen; findet aber doch eine Herabsetzung durch eine typische Reduktionsteilung statt²⁾, dann wäre die zu erwartende Chromosomenzahl 48. Je nachdem also die erste oder die zweite Möglichkeit zuträfe, müßten sich in den Keimzellen der Pfropfbastarde zwischen *Solanum nigrum* und *lycopersicum* die redu-

¹⁾ O. Rosenberg, Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia*. Kungl. svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 43, 1909, Nr. 11.

²⁾ In seiner letzten Publikation gibt Němec (Zur Mikrochemie der Chromosomen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. 27, 1909, S. 46) an, er habe sich von dem Vorhandensein vegetativer Chromosomenreduktionen trotz Strasburgers gegenteiliger Angaben überzeugen können.

zierte Chromosomenzahl 48 oder 24 vorfinden. Unter allen Umständen aber müßte die in den somatischen Karyokinesen zu postulierende Chromosomenzahl ziemlich hoch sein, so daß zuerst diejenige der Keimzellen untersucht wurden.

Die Resultate für die fünf bisher zu reichlicher Blütenbildung gekommenen Pfropfbastarde sind die folgenden:

Keiner der fünf Pfropfbastarde führt in seinen Keimzellkernen die Chromosomenzahl 48 oder 24. Sondern es fand sich in den Keimzellen von *Solanum tubingense*, *Darwinianum*¹⁾ und *Gaertnerianum* die Chromosomenzahl 36, in denen von *Solanum proteus* und *Koelreuterianum* die Chromosomenzahl 12. Das sind also wieder die elterlichen Zahlen, und zwar fällt es sofort auf, daß diejenigen drei Pfropfbastarde, die dem Nachtschatten näher stehen als der Tomate, und deren Deszendenz zu *Solanum nigrum* zurückschlägt, Keimzellen mit derselben Chromosomenzahl ausbilden wie diese Elterart, während die der Tomate näher stehenden *Solanum proteus* und *Koelreuterianum* auch in der Chromosomenzahl der Keimzellen von *Solanum nigrum* abweichen und mit *Solanum lycopersicum* übereinstimmen.

Ausdrücklich hervorheben möchte ich, daß das Vorhandensein der erwähnten Chromosomenzahlen ermittelt wurde durch das eingehende Studium der Mikrosporen-Entwicklung. Die entsprechende Untersuchung der Makrosporen-Entwicklung stößt vor allem wegen der regellosen Orientierung der Samenknospen auf große Schwierigkeiten. Nur für *Solanum proteus* konnte bisher sichergestellt werden, daß hier auch der Kern der Makrospore ebensoviel Chromosomen erhält, wie der der Mikrosporen, nämlich 12. Für die anderen vier Formen basiert daher vor der Hand die Annahme, daß sie in ihren Makrosporenkernen die gleiche Chromosomenzahl besitzen wie in den Pollenkernen,

¹⁾ Da das schwer zu kultivierende *Solanum Darwinianum* an sich nicht sehr reichlich blüht, und ich womöglich Samen von ihm ernten wollte, konnten noch nicht viele Blüten dieser Form der cytologischen Untersuchung geopfert werden. Ich erhielt bisher nur ein Präparat, das eine genaue Chromosomenzählung zuließ und verallgemeinere deren Ergebnis nur mit allem Vorbehalt. Denn es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich bei dem untersuchten Objekt um eine der bei *Darwinianum* nicht seltenen Rückschlagsblüten zu *nigrum* handelte, was am Querschnitt durch das im Knospenstadium fixierte Objekt kaum zu entscheiden ist. — Die Zahlenangaben für die anderen Formen stützen sich auf zahlreiche Zählungen.

nur auf einem Analogieschluß. Dieser ist aber wenigstens für *Solanum tubingense* und *Gaertnerianum* zwingend, da deren Generation F₂, wie ausdrücklich untersucht worden ist, wieder die haploide Chromosomenzahl 36, also die diploide 72 besitzt, und das ist nur dann möglich, wenn nicht nur die Mikrosporen-, sondern auch die Makrosporenkerne der F₁-Individuen je die Chromosomenzahl 36 führen. Bei *Solanum Koelreuterianum* dagegen könnte die zu beobachtende Sterilität unter Umständen darauf beruhen, daß neben Mikrosporen mit 12 Chromosomen, deren ausschließliches Vorhandensein konstatiert ist, Makrosporen mit 36 Chromosomen gebildet würden. Mutatis mutandis würde für das gleichfalls niemals fertile *Solanum Darwinianum* dasselbe gelten, und die Sterilität beider Formen wäre dann ebenso aufzufassen, wie die der beiden reinen Elterarten miteinander.

Besonders betont zu werden verdient ferner der Umstand, daß die Pollenentwicklung bei allen fünf Pfropfbastarden durchaus ohne sichtbare Störungen vor sich geht. Bei sexuellen Bastarden sind bekanntlich solche Störungen bei der Entwicklung der Keimzellen nichts seltenes, und sie können hier soweit gehen, daß dadurch die völlige Sterilität vieler sexueller Bastarde bis zu einem gewissen Grade verständlich wird¹⁾. In unserem Falle aber ist, auch bei dem sterilen Pfropfbastarde *Solanum Koelreuterianum*, nicht das geringste von derartigen Störungen zu bemerken; nur bei *Solanum Darwinianum* sind sterile Antheren nicht gerade selten. Auch der Prozentsatz von untauglichen Pollenkörnern ist im allgemeinen bei den Pfropfbastarden nicht größer als bei den Eltern, wenn auch gelegentlich einzelne Blüten mit schlechtem Pollen auftreten. Das ist aber als Ausnahmefall anzusehen; normalerweise entwickeln sich aus jeder Mikrosporen-Mutterzelle vier wohlausgebildete Pollenkörner mit gleichen Chromosomenzahlen.

Endlich soll, ehe wir kurz die Bedeutung der gefundenen Chromosomenzahlen erörtern, noch ein Einwand zurückgewiesen werden, der bereits früher mehrfach (I, S. 602; II, S. 342 f.) bekämpft wurde, und der sich auf Grund der inzwischen ge-

¹⁾ Man vergl. dazu G. Tischler, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv für Zellforschung, Bd. 1, 1908, S. 33—151, und die hier angeführte Literatur.

fundenen Tatsachen jetzt endgiltig widerlegen läßt. Der Einwand richtet sich gegen die Deutung unserer Objekte als Pfropfbastarde und gründet sich auf folgendes: Wenn wir die fünf von uns als Pfropfhybride bezeichneten Formen mit ihren Eltern in eine Reihe ordnen, derart, daß diese mit *Solanum nigrum* beginnt und mit *Solanum lycopersicum* aufhört, während die Zwischenglieder so aufeinander folgen, daß von links nach rechts die Ähnlichkeit mit *Solanum nigrum* ab-, die mit *Solanum lycopersicum* zunimmt, so erhalten wir die folgende ziemlich stetige Reihe: *Solanum nigrum*, *Solanum Gaertnerianum*, *Solanum Darwinianum*, *Solanum tubingense*, —|— *Solanum proteus*, *Solanum Koelreuterianum*, *Solanum lycopersicum*.

Links von dem trennenden Vertikalstrich herrscht in den Keimzellen die Chromosomenzahl 36, rechts die Chromosomenzahl 12; keine der linksstehenden Pflanzen läßt sich erfolgreich mit einer der rechtsstehenden geschlechtlich verbinden, während die auf einer Seite stehenden unter sich, soweit sie überhaupt fertil sind, kreuzungsfähig sind; spontane Rückschläge treten bei den linksstehenden Formen nur zum Anfangsglied, bei den rechtsstehenden nur zum Endglied der Reihe auf.

Angesichts dieser Tatsache könnte die Meinung aufkommen, es handle sich vielleicht doch bei den linksstehenden Formen nur um vegetative Mutationen von *Solanum nigrum*, bei den anderen beiden um solche von *Solanum lycopersicum*. Abgesehen aber von den Gegenbeweisen, die bereits früher an den eben zitierten Stellen gegen diese Deutung der von mir als echte Pfropfbastarde angesprochenen Pflanzen angeführt wurden, sei daran erinnert, daß Mutationen stets sofort und in vollem Umfange erblich sind. Unsere Objekte aber sind das gerade nicht. Dann aber und vor allem ist darauf hinzuweisen, daß bei *Solanum proteus* und *Koelreuterianum* Rückschlagssprosse zu beiden Elterarten aufgetreten sind. Das geht über die Leistungsfähigkeit einer jeden Mutation hinaus. Mindestens für diese beiden Formen ist also jede andere Auffassungsweise als die von uns vertretene von der Mitwirkung beider Arten bei der Entstehung unserer Pflanzen ausgeschlossen. Wenn sich nun aber damit die echte Pfropfbastardnatur dieser beiden Pflanzen schlechterdings nicht mehr in Frage stellen läßt, dann kann füglich

auch die der andern drei in gleicher Weise entstandenen nicht mehr ernstlich bezweifelt werden. —

Fragen wir uns nun, nachdem wir die Chromosomenzahlen in den Keimzellen der Pfropfbastarde kennen, zunächst, was uns diese Kenntnis zur Entscheidung der im ersten Abschnitte aufgeworfenen Frage nützt, ob den Pfropfhybridenkeimzellen reiner Elter- oder aber Pfropfbastardcharakter zukommt. Die Antwort muß lauten, daß wir auch jetzt die Frage noch nicht endgiltig entscheiden können.

Hätten wir in den Keimzellen etwa die Chromosomenzahl 24 oder 48 vorgefunden, so wäre damit die Entscheidung zugunsten der Annahme gefallen, nach der die Keimzellen der Pfropfbastarde nicht reinelterlicher Natur sein sollen. Nun spricht gewiß der Befund, daß ihnen diejenige Chromosomenzahl zukommt, die sich auch in den Keimzellen der nächstehenden Elterart nachweisen läßt, verbunden mit den uns schon bekannten Tatsachen, — daß nämlich aus der sexuellen Vereinigung der Pfropfbastardkeimzellen wieder rein der eine Elter entsteht, und daß die Pollenkörner der Pfropfbastarde je in Gestaltung und Größe denen desjenigen Elters gleichen, zu dem der Rückschlag in der F₂-Generation erfolgt, — zugunsten der anderen Annahme, nach der die Keimzellen des Pfropfbastardes mit denen des nächstehenden Elters identisch sind. Zwingende Beweiskraft wohnt aber dieser Schlußfolgerung nicht inne. Denn es könnte ja sein, — und das wäre sogar die nächstliegende Annahme — daß die Chromosomenzahlen, die wir in den Keimzellen der Pfropfhybriden gefunden haben, deren haploide Chromosomenzahlen darstellten, daß sich also in den somatischen Pfropfbastardzellen Kerne mit den doppelten Chromosomenzahlen fänden. Dann käme den nigrum-ähnlicheren Formen die diploide Chromosomenzahl 72, den lycopersicum-ähnlicheren die diploide Chromosomenzahl 24 zu, und es würden sich also auch in den somatischen Zellen die elterlichen Chromosomenzahlen wiederholen. Da nun aber die somatischen Teile der Pfropfhybriden, trotzdem sie dann dieselbe Chromosomenzahl in ihren Kernen aufweisen würden wie der eine Elter, ganz zweifellose Mischbildungen sind, so ließen sich auch aus dem Vorkommen der elterlichen Chromosomenzahl in den

Keimzellen der Pfropfbastarde keine bindenden Rückschlüsse auf deren reinelterlichen Charakter ziehen. Mit anderen Worten, wir müssen, ehe wir Sicheres aussagen können, die somatischen Chromosomenzahlen unserer Pfropfbastarde kennen. Da aber die Untersuchungen darüber noch nicht abgeschlossen sind, können wir vorläufig an dieser Stelle nur die vorhandenen Möglichkeiten und die Frage erörtern, inwieweit uns die Kenntnis der in den Keimzellen der Pfropfbastarde herrschenden Chromosomenzahlen Aufschluß zu bieten vermag über die entsprechenden Verhältnisse in den somatischen Zellen.

Am einfachsten würden sich natürlich die Chromosomenzahlen 12 und 36 in den Keimzellen der Pfropflybriden dann erklären, wenn wir annehmen könnten, daß ihre somatischen Chromosomenzahlen 24 und 72 seien. Wenn das zutrifft, dann wäre damit freilich die Hypothese von der Entstehung der Pfropfbastarde durch die Verschmelzung zweier somatischer Zellen der Eltern kaum oder wenigstens nur bei Heranziehung sehr komplizierter und unwahrscheinlicher Hilfhypothesen vereinbar. Näher läge dann etwa die Vorstellung, daß die nachtschattenähnlicheren Kombinationen aus Nachtschattenzellen, die tomatenähnlicheren aus Tomatenzellen hervorgegangen wären, die je durch benachbarte Zellen des anderen Elters, vielleicht durch Protoplasma-Übertritt, oder einen ähnlichen Vorgang, beeinflußt wären. Daraus ergäben sich dann Konsequenzen von großer Tragweite für die Lehre vom Monopol des Kerns für die Übertragung der erblichen Eigenschaften. Im übrigen würden in diesem Falle, wenn also auch in den Körperzellen des Pfropfbastardes die Chromosomenzahlen des näherstehenden Elters vorkämen, die spontanen Rückschläge zu diesem nicht mit einer Änderung der Chromosomenzahl verknüpft sein, wohl aber die besonders bei *Solanum proteus* so häufigen Rückschläge zu dem fernerstehenden Elter. Denn daß in den Keimzellen der an diesem Pfropfbastard auftretenden Rückschlagssprosse zu *Solanum nigrum* die Chromosomenzahl 36 vorhanden ist, während nach der diskutierten Annahme in den regenerierenden Körperzellen von *Solanum proteus* 24 Chromosomen vorkämen, habe ich ausdrücklich konstatiert.

Nun gilt zwar für alle keimzellbildenden Organismen,

auch für die sexuell erzeugten Bastarde, soweit sie bisher daraufhin untersucht worden sind, ausnahmslos¹⁾ die Regel, daß die in den Keimzellen auftretende »haploide« Chromosomenzahl genau gleich ist der Hälfte der in den somatischen Zellkernen vorhandenen »diploiden«. (Da es übrigens Organismen mit ungerader somatischer Chromosomenzahl gibt, wird diese Regel richtiger so formuliert: die Summe der Chromosomenzahlen der vier aus einer Mutterzelle hervorgehenden Keimzellen ist gleich der Summe der Chromosomenzahlen von zwei somatischen Kernen desselben Individuums. In dieser Fassung kommt ihr aber wohl Allgemeingiltigkeit zu.) Es wäre daher gewiß das Nächstliegende, die Giltigkeit dieser Regel auch für die Pfropfbastarde zu postulieren und also anzunehmen, daß auch sie in ihren Körperzellen Kerne mit doppelt so viel Chromosomen haben als in den Keimzellen. Nähere Überlegung aber zeigt, daß die erwähnte Regel nicht unbedingt auch für die Pfropfbastarde gelten muß.

Denn, abgesehen von der Möglichkeit, daß die Pfropfbastarde doch Mischungen reinelterlicher Zellen darstellen könnten, wäre es denkbar, daß kurz vor der Keimzellbildung ein vegetativer Rückschlag zu dem einen Elter analog den auch sonst zu beobachtenden spontanen Rückschlägen aufträte, ein Rückschlag, der mit einer Änderung der Chromosomenzahl verknüpft wäre. Das könnte auf alle Fälle erst kurz vor der Keimzellbildung vor sich gehen, etwa bei der Differenzierung des sporogenen Gewebes, da die Blüten selbst, ja noch die Antheren ohne Zweifel Bastardbildungen sind. Spätestens müßte die Reduzierung der Chromosomenzahl in den ersten Entwicklungsstadien der Sporenmutterzellen erfolgen, da deren Kern vom Diakinese-Stadium an sofort nur 12 resp. 36 Gemini erkennen läßt. So könnten die somatischen Zellen der Pfropfbastarde doch die Chromosomenzahl 96 in ihren Kernen besitzen, und es würde dann, um auf *Solanum proteus* zu exemplifizieren, im sporogenen Gewebe ein Rückschlag zu *Solanum lycopersicum* eintreten, der mit einer Reduktion der

¹⁾ Ich sehe dabei natürlich ab von apomiktischen Organismen, von gelegentlichen Schwankungen in der somatischen Chromosomenzahl und sonstigen Abnormalitäten.

Chromosomenzahl von 96 auf 24 verbunden wäre, sei es, daß die 72 *nigrum*-Chromosomen resorbiert würden, sei es, daß bei einer Zellteilung die eine, später das sporogene Gewebe liefernde Tochterzelle 24 *lycopersicum*-Chromosomen, die andere, zugrunde gehende oder vegetativ bleibende 72 *nigrum*-Chromosomen erhielte, oder wie man sich das sonst vorstellen wollte. Solche Änderungen in der Chromosomenzahl müßten auch bei jedem vegetativen Rückschlag, sei er spontan oder regenerativ, sei er zu *Solanum nigrum* oder zu *Solanum lycopersicum*, stattfinden.

Nun hat es gewiß etwas Mißliches, einen solchen Vorgang zu postulieren, für dessen tatsächliches Bestehen oder auch nur Möglichsein wir kaum Anhaltspunkte haben. Wenn man aber auf dem Boden der Verschmelzungshypothese bleiben will, dann kommt man ohne ihn auf keinen Fall aus. Denn dann muß der Kern der Ausgangszelle unbedingt 96 Chromosomen gehabt haben, und diese Zahl muß, selbst wenn sie sofort durch eine typische Reduktionsteilung halbiert wird, einmal auf irgend einem Entwicklungsstadium, sei es nun gleich bei Beginn der Adventivsproßbildung, sei es erst kurz vor der Keimzellerzeugung, zu 24 resp. 72 umgeändert werden. Jedenfalls erhellt aus diesen Überlegungen, daß wir sicheren Aufschluß über den Betrag der somatischen Chromosomenzahlen und damit über das eigentliche Wesen und die Entstehungsweise der Pfropfbastarde vermittelt der Kenntnis der in den Keimzellen vorhandenen Chromosomenzahlen nicht gewinnen können. Damit ergibt sich die Notwendigkeit, die somatischen Karyokinesen in den Körperzellen der Pfropfhybriden direkt zu untersuchen. Über die Ergebnisse dieser Untersuchung, die ich mir natürlich auch für das im September dieses Jahres an die botanischen Gärten verteilte *Solanum tubingense* vorbehalte, soll in einer weiteren Arbeit Bericht erstattet werden.

Tübingen, Botanisches Institut, November 1909.

Nachtrag.

Am Tage, nach dem das Manuskript zur vorstehenden Arbeit abgesandt worden war, erhielt ich das Oktoberheft der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, in dem sich eine Mitteilung von E. Strasburger befindet, betitelt: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Darnach hat Strasburger nach der von mir angegebenen Methode Keimlinge von *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* aufeinandergepfropft und später nach der Dekapitierung die Verwachsungsstellen cytologisch untersucht. Er fand keine Kernverschmelzungen und schließt daraus, daß zur Erklärung der von mir beobachteten Pfropfbastardbildung Kernverschmelzungen zwischen Reis und Unterlage nicht herangezogen werden könnten. Auf Grund jener Feststellung entwickelt er eine Theorie, wonach die Pfropfbastarde Sprosse seien, in denen die Vermischung der Gewebe der beiden Elterarten besonders weit gediehen sei, und die er als Hyperchimären bezeichnet.

Dazu seien mir einige kurze Bemerkungen vergönnt. Es ist jetzt, nachdem ich den Weg gezeigt und die geeigneten Objekte angegeben habe, nicht eben schwer, einzelne Teile des Problems herauszugreifen und die Ergebnisse der Untersuchung vor mir zu veröffentlichen und theoretisch zu verwerten. Die cytologische Durchforschung der Gewebeteile, aus denen die Pfropfbastarde entstehen, bilden selbstverständlich einen integrierenden Bestandteil meiner Untersuchungen, und wenn ich bisher darüber noch nichts mitgeteilt habe, so geschah das erstens deswegen, weil vorerst Wichtigeres zu publizieren war, zweitens weil sich bisher dabei noch nichts Positives für die Frage der Kernverschmelzung ergeben hat, drittens weil ich die Untersuchung noch nicht in genügend großem Umfange vornehmen konnte, und viertens weil ich nicht voraussetzen konnte, daß mir ein Anderer damit zuvorkommen würde. Da nun Strasburger, wie er S. 517 sagt, »durchaus nicht den Wunsch hat, etwaige

Ergebnisse seiner [Winklers] Untersuchung vorwegzunehmen«, so kann ich nur einen Grund dafür finden, daß er trotzdem kein Bedenken trägt, schon jetzt seine Resultate zu veröffentlichen: er ist offenbar der Ansicht, daß ich meinerseits ungebührlich lange mit der Veröffentlichung zögere. Darin liegt ein — unausgesprochener — Vorwurf gegen mich, gegen den ich mich mit einigen Worten verteidigen möchte.

Meine Pfropfbastardversuche gehen bis zum Jahr 1904 zurück. Seitdem habe ich, besonders seit dem Frühjahr 1907, alle meine Zeit, auch alle meine Ferienzeit, restlos diesen Untersuchungen gewidmet, bis sie vor reichlich einem Jahre zum gewünschten Endziel, damit aber auch zu erheblich vermehrter Arbeitslast führten. Ich habe dabei keine Hilfe irgend welcher Art gehabt und alle operativen, registrierenden, mikrotechnischen und gärtnerischen Arbeiten ganz allein durchführen müssen. Bei dem sehr großen Umfange, in dem die Versuche und Beobachtungen durchzuführen waren, war das keine kleine und keine leichte Aufgabe. So blieb für die Verarbeitung und Publikation der Ergebnisse nicht viel Zeit übrig. Trotzdem wurden die wichtigsten tatsächlichen Ergebnisse, sowie sie publikationsreif waren, mitgeteilt. Einen abschließenden Bericht aber, der auch alle Hilfsuntersuchungen mit umfaßt, kann ich freilich erst liefern, wenn die Untersuchungen selbst abgeschlossen sind. Und wenn das heute noch nicht der Fall ist, so liegt das teils in der Natur der Versuche selbst, die viel Zeit brauchen, teils an der Schwierigkeit der Untersuchung, die oft nur über Fehl- und Umwege zum Ziele führt, teils an den Verhältnissen, unter denen ich arbeiten muß, gewiß aber nicht an Saumseligkeit meinerseits. *Ultra posse nemo obligatur.*

Sachlich kann ich auf Strasburgers Deutung seiner Befunde und theoretische Vorstellungen hier natürlich nicht ausführlich eingehen. Nur kurz sei Folgendes bemerkt:

1. Strasburger gibt nicht an, wieviel Pfropfungen er untersucht hat. Wenn ich annehme, daß es 100 gewesen seien, so ist das wohl sicherlich nicht zu niedrig gegriffen. Nun ist aber klar, daß für die Entscheidung der Frage, ob der Entstehung von Pfropfbastarden Kernverschmelzungen vorausgehen, negative Befunde selbst in tausenden von Pfropfungen so gut wie

wertlos sind. Denn Pfropfbastarde bilden sich so selten, daß es nur durch einen sehr großen Zufall gelingen könnte, einen der sie nach der Verschmelzungshypothese veranlassenden Kernübertritte unter dem Mikroskop zu Gesichte zu bekommen. Auch ich habe bei meinen Objekten einen solchen nicht gefunden. Negative Befunde können daher — und zwar nur, wenn sie in sehr großem Umfange erzielt und an richtig behandeltem und im geeigneten Moment fixierten Material erhalten worden sind — im günstigsten Falle als Wahrscheinlichkeitsgrund gegen die Geltung der Verschmelzungshypothese, niemals aber als entscheidender Gegenbeweis verwendet werden. Es ist somit unzulässig, wenn Strasburger S. 517 behauptet, wir hätten durch seine Untersuchungen erfahren, daß bei unseren Objekten Kernverschmelzungen zwischen Reis und Unterlage nicht vorkämen.

2. Was die von ihm aufgestellte Theorie der Hyperchimären anbelangt, so liegt diese nahe genug. Strasburger wird sicherlich nicht der einzige Fachgenosse sein, der sich diese Erklärung der Pfropfbastarde zurecht gelegt hat, wenn er auch der Einzige ist, der die Theorie — auf durchaus unzureichenden Untersuchungen basierend und ohne Kenntnis aller einschlägigen Tatsachen — vor meiner Veröffentlichung über die Kernverhältnisse der Pfropfbastarde publiziert. Er meint S. 519, der Weg zu der jetzt von ihm gefundenen Theorie über das Wesen der Pfropfbastarde sei eigentlich schon gewiesen gewesen, als es mir gelungen sei, die erste Chimäre zwischen Tomate und Nachtschatten herzustellen. Leider war Strasburger am 13. September 1907 nicht in Dresden, als ich den dort versammelten Mitgliedern der deutschen botanischen Gesellschaft die erwähnte Chimäre demonstrierte. So blieb es ihm unbekannt, daß ich im Anschluß an die Demonstration die Hypothese entwickelte, der *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* von Bronvaux — die *Solanum-Pfropfbastarde* entstanden erst im Jahr darauf — seien besonders komplizierte Chimären, Mosaikbildungen reinelterlicher Zellen, — »Hyperchimären«, wie sie Strasburger heute nennt. Es waren damals vor allem Correns und E. Baur, die mit gewichtigen Gegengründen dagegen auftraten.

Es ist nun natürlich hier nicht der Ort, über die Zulässigkeit oder Unzulässigkeit dieser Hypothese zu diskutieren. Auf sicherer Basis über das Problem theoretisieren läßt sich ja doch erst dann, wenn die cytologischen und anatomischen Verhältnisse der Solanum-Pfropfbastarde genau untersucht sind. Ich bin mit diesen Untersuchungen beschäftigt, und die Ergebnisse, die ich in den letzten Wochen erhalten habe, lassen die Hoffnung zu, daß es in Bälde gelingen wird, das wahre Wesen der Pfropfbastarde endgiltig aufzuklären. Freilich werden noch Monate vergehen, ehe das Endresultat veröffentlicht werden kann. Denn es ist ebenso mühsam, das Problem durch langwierige Untersuchungen zu entscheiden, als es billig ist, Theorien darüber aufzustellen, die man, wenn sie sich dann als falsch erweisen, ja leichtlich zurückziehen kann, mit denen man aber, wenn man zufällig recht geraten hat, — der Erste war, der die richtige Lösung ausgesprochen hat. Sollte diese Erwägung es sein, auf Grund deren es Strasburger nicht über sich vermochte, uns noch länger über seine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde im Unklaren zu lassen?

Tübingen, Botanisches Institut. Dezember 1909.

•

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Winkler Hans

Artikel/Article: [Über die Nachkommenschaft der Solanum- Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. 1-38](#)