

eingegangen werden kann, ist gewiß sehr geistreich und verdient im einzelnen für die Biologie Beachtung und weiteren Ausbau. Man wird sich aber kaum entschließen können, die Schlußfolgerungen anzuerkennen. Stammesgeschichtlich betrachtet sind die im Norden vorkommenden *elongatae*-Formen vielmehr als jüngste Entwicklungsstadien aufzufassen, denen die im Sinne der Arterhaltung unzweckmäßige hohe einstenglige Wuchsform und Samenarmut eben durch das Klima aufgezwungen wurde; sie haben sich notgedrungen aus den reicher verzweigten kürzeren und samenreicheren Formen des Südens entwickelt. Den umgekehrten Entwicklungsgang anzunehmen würde mit unseren sonstigen Erfahrungen nicht in Einklang stehen, indem phylogenetische, morphologische und kulturhistorische Bedenken dagegen sprechen.

Als Zusammenfassung älterer und neuerer Untersuchungen ergibt sich, daß nach unserem heutigen Wissen der Kulturlein mit aller Wahrscheinlichkeit in Südwestasien und Nordafrika beheimatet ist und daß als seine Stammpflanze *L. angustifolium* anzusehen ist.

#### Literatur.

- ASCHERSON-GRAEBNER: Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig u. Berlin 1914, Lief. 84/85, S. 216.
- BRAULIK, A.: Altägyptische Gewebe. Stuttgart 1900.
- CANDOLLE, A. DE: L'Origine des plantes cultivées. 1886. S. 95—103.
- ELLADI, C.: Flax with dehiscent capsules. Bull. appl. Bot. 22, 454—471 (1929).
- EMME, H., u. H. SCHEPELJEWA: Versuch einer karyologischen Artanalyse von *Linum usitatissimum*. Bull. appl. Bot. 17, 265—272 (1927).
- GENTNER, G.: Pfahlbauten- und Winterlein. Faserforschg 3, 277—300 (1923).

HEER, O.: Über den Flachs und die Flachskultur im Alterthum. Neujahrsblatt d. Naturforsch. Gesellschaft Zürich 74, 1—26 (1872).

HEHN, V.: Kulturpflanzen und Haustiere. 8. Aufl. Berlin 1911.

IVANOW, S.: Die Klimaten des Erdballs und die chemische Tätigkeit der Pflanzen. Fortschr. naturwiss. Forschg. Neue Folge. H. 5. Berlin 1929, 1—39.

KREMER, E.: Beiträge zur Kenntnis des Winterleins. Faserforschg 3, 181—217 (1923).

LAIBACH, J.: Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht für absterbende Bastardembryonen. Z. Bot. 17, 417—459 (1925).

MARTZENITZINA, K.: Die Chromosomen einiger Spezies der Gattung *Linum*. Bull. appl. Bot. 17, 253—264 (1927).

NEUWEILER, E.: Die prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas. Zürich 1905.

REIJNDERS, A.: De morphologische onderscheidbare kernsubstanties en hare wederzydsche verdeling in de kern bij de hoogere planten. Diss. Groningen 1926.

SCHILLING, E.: Botanik und Kultur des Flachses. Berlin 1930. Bd V, 1,1, S. 49—212 der Technologie der Textilfasern.

Ders.: Über die verschiedenen Formen des Flachses. Der dtische Leinenindustrielle 48, Nr 10 u. 11 (1930).

SIMONET, M.: Etude cytologique de *Linum usitatissimum* et *Linum angustifolium* Huds. Arch. d'Anat. microsc. 25, 372—381 (1929).

TAMMES, T.: Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. Trav. bot. néerl. 8, 201—288 (1911).

Dies.: Das genotypische Verhältnis zwischen den wilden *Linum angustifolium* und dem Kulturlein, *Linum usitatissimum*. Genetica 5, 61—76 (1923).

Dies.: The genetics of the genus *Linum*. Bibliogr. genetica 4, 1—36 (1928).

VAVILOV, N.: Studies on the origin of cultivated plants. Bull. appl. Bot. 16, 1—248 (1926).

WETTSTEIN, R. v.: In Wiesner, Rohstoffe, 3. Aufl. 1914. S. 277.

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg i. M.)

## Pfropfbastarde.

(Sammelreferat.)

Von C. F. Rudloff.

Die wichtigsten Untersuchungen über die Pfropfbastarde liegen um zwei Jahrzehnte zurück. Die meisten Fragen, welche die Genetik an diesem Problem interessieren, wurden gelöst. Unentschieden bleibt bis heute allerdings ein sehr wesentlicher Punkt: Die Frage nach der Existenz von Verschmelzungspfropfbastarden oder Burdonen im Sinne WINKLERS. — Da nun neben der Genetik auch die Pflanzenzüchtung an

dem Problem der Pfropfbastarde interessiert ist, soll an dieser Stelle versucht werden, einen Überblick über seine Bearbeitung zu geben und kurz die Fragen zu erörtern, welche die Pflanzenzüchtung speziell berühren.

### I.

Zur fruchtbaren Stellungnahme gegenüber einem jeden Problem ist eine klare Begriffs-

fassung eine notwendige Voraussetzung. Deshalb scheint es angebracht, den Terminus „Pfropfbastard“ zunächst einmal genauer zu definieren.

In der modernen Erblchkeitsforschung bezeichnet man als *Bastarde solche Lebewesen, welche der Verschmelzung zweier im Genotyp voneinander abweichenden Geschlechtszellen ihre Entstehung verdanken*. Ein Bastard ist somit heterozygotisch. JOHANNSEN (19) definiert in umgekehrter Reihenfolge: „Ein heterozygoter Orga-

(von nepos = Enkel) vorgeschlagen. Diese Bezeichnung hat sich jedoch nicht durchgesetzt. Seine Definition: „Bastarde sind Organismen, deren Eltern verschiedenen systematischen Einheiten angehören“, ist nicht mehr üblich, vielleicht seitdem wir wissen, daß Gene abändern = mutieren können und daß man deshalb sehr wohl innerhalb dessen, was man als eine systematische Einheit anspricht, im Experiment komplizierte Bastarde erzielen kann. Außerdem bezeichnet man heute auch die heterozygotischen Nachkommen aus Selbstbestäubung, also mit nur einem Elter, als Bastarde.

*Unter Pfropfung versteht man die künstliche Vereinigung zweier Pflanzenteile von gleichem oder verschiedenem Genotypus zu einer auf wechselseitiger Ergänzung beruhenden Lebensgemeinschaft.* — Bei der Pfropfung wird ein Zweigstück = Reis einer Pflanze auf das bewurzelte oder

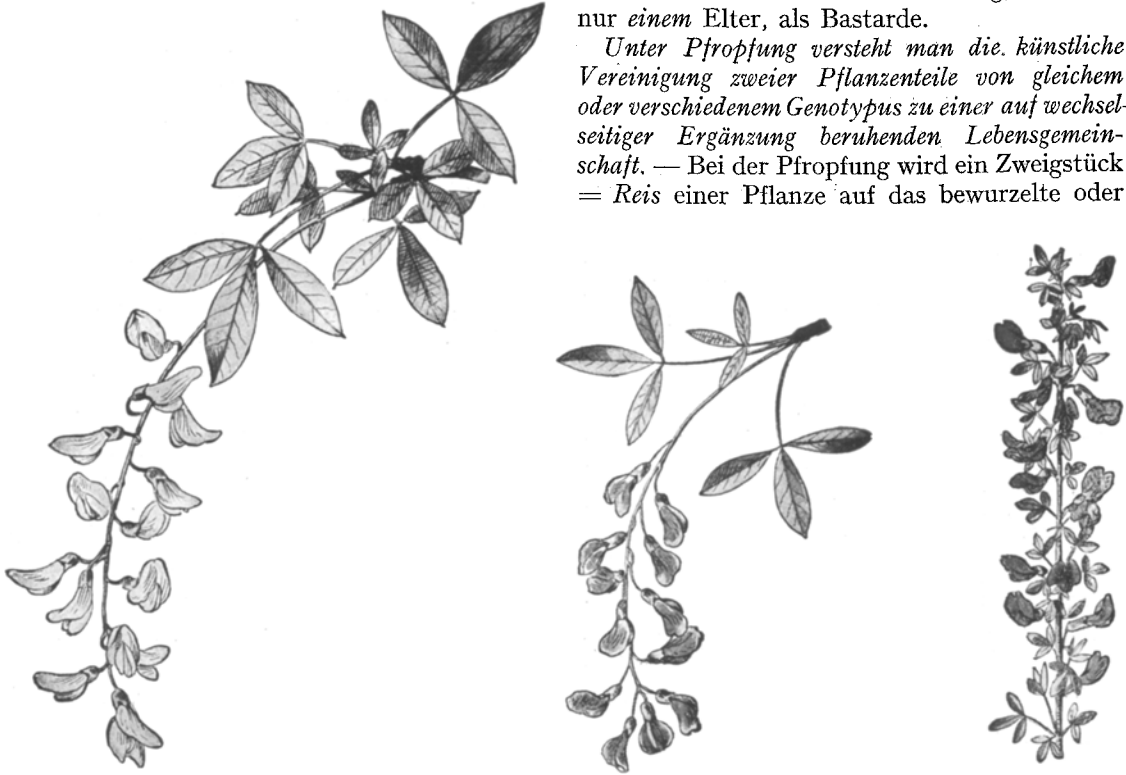


Abb. 1. Blütenstände von: *Laburnum vulgare* (gelbe Blüten), *Laburnum Adami* (schmutziggelbe Blüten) und *Cytisus purpureus* (rote Blüten). (Aus BAUR 1930.)

nismus wird aus Gameten produziert, welche genotypisch nicht identisch waren. Ein solcher Organismus hat Bastardnatur.“ Bei Neukombinationen auftretende neue Homozygoten fallen, genetisch betrachtet, somit nicht unter diesen Begriff. Trotzdem wird in der Genetik auch heute noch gar nicht selten kollektiv von  $F_2$ - bzw.  $F_n$ -Bastarden statt von *Individuen* gesprochen. Wir wissen aber, daß schon von  $F_2$  an homozygotische Kombinationen entstehen. WINKLER (49) hat, allerdings aus der Erwägung heraus, daß Bastarde zwei Eltern haben müssen und demnach nur  $F_1$ -Individuen als Bastarde anzusprechen sind, für die Angehörigen der  $F_2$ - bis  $F_n$ -Generationen den Terminus „Nepoten“

noch zu bewurzelnde einer anderen Pflanze, der *Unterlage*, zwecks Verwachsung aufgesetzt. Die Pfropfung spielt neben anderen Transplantationen wie Okulation und Ablaktieren in der gärtnerischen Praxis, besonders bei der vegetativen Vermehrung von Gehölzen, aber auch von anderen gärtnerischen Kulturpflanzen, seit Jahrhunderten eine große Rolle. Es sei noch daran erinnert, daß es Pfropfungen gibt, bei denen mehr als zwei Partner zu einer Lebensgemeinschaft zusammengebracht werden. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die sog. „Zwischenveredlungen“ beim Obst.

Konsequenterweise wird man somit als *Pfropfbastarde solche heterozygotischen Lebewesen an-*

sprechen, welche aus Organen hervorgehen, in denen erbliche Eigenschaften der an ihrer Entstehung beteiligten Pfropfpartner sich vereinnigt haben.

Die alten „Pfropfbastarde“.

Unter der Bezeichnung *Cytisus* oder *Laburnum Adami* kennt man den zuerst und viel untersuchten „Pfropfbastard“. Er wurde 1825 in der Baumschule von Adam in Vitry bei Paris ge-

In der Blütenfarbe hält *Laburnum Adami* mit seinem schmutzigen Gelbrot ungefähr die Mitte zwischen den purpurroten *Cytisus purpureus* und dem gelben *Laburnum vulgare*. Sein Blütenstand und andere Eigenschaften erinnern sehr an den Goldregen, weshalb man wohl die Bezeichnung *Laburnum* vorziehen kann. Nicht selten zeigt er vegetative Rückschläge nach den beiden Ausgangsarten, wobei es vorkommt, daß einzelne



Abb. 2. Fruchtstände und Schnitte mit den äußeren Zellschichten der Früchte von: *Crataegus monogyna*, *Crataegomespilus Asniensis* und *Mespilus germanica*. (Aus BAUR 1930.)

funden. Sicher ist, daß er einer Transplantation von *Cytisus purpureus* auf *Laburnum vulgare* seine Entstehung verdankt; ob er, wie das MOLISCH (27) angibt, durch Pfropfung oder wie BAUR (4) vermutet, daß er „direkt“ entstanden sei „dadurch, daß beim Okulieren . . . die Knospe selbst verletzt, ausgehöhlt“ worden war und daß der Kallus der Unterlage in diese Höhlung hinein wucherte“, läßt sich heute nicht mehr nachweisen. Man könnte nur aus einem Experiment rückschließen. Es ist aber bisher noch nicht gelungen, einen zweiten *Laburnum Adami* herzustellen.

Der Züchter, 3. Jahrg.

Blüten wie Blätter je zur Hälfte *C. purpureus* und *L. vulgare* sind. Weiter ist *L. Adami* fast völlig steril, und die wenigen bisher gewonnenen Samen lieferten ausnahmslos *L. vulgare*-Keimlinge (HILDEBRANDT) (18). Als interessantes biologisches Objekt wurde *L. Adami* sehr stark vermehrt und man findet ihn heute fast in jedem botanischen Garten und in vielen Gehölzsammlungen.

Die *Crataegomespili* oder *Weißdornmispeln*, die zweite Kategorie der „Pfropfbastarde“, mußten wohl die meisten Untersuchungen über sich ergehen lassen, und ihre wahre Natur blieb bis vor

kurzem noch ernstlich umstritten. Erst die vor wenigen Monaten erschienenen gründlichen anatomischen Studien von HABERLANDT haben hier Klarheit gebracht.

Die ersten *Crataegomespili* fand man im Jahre 1900 an einer etwa 100 Jahre alten Pfropfstelle von der Mispel *Mespilus germanica* auf *Crataegus monogyna*, dem Weißdorn im DARDARSCHEN Garten zu Bronvaux bei Metz. An der Verbindungsstelle von Reis und Unterlage traten zwei Ästchen auf, von denen das eine mehr der Mispel glich und *Crataegomespilus Dardari* genannt, das andere mit mehr Weißdorncharakter als *Crataegomespilus Asnieresii* bezeichnet wurde. 1909 beschreibt DANIEL einen ähnlichen Fund (*Cm. Bonnierii* und *Cm. Brunii*), der von Kapitän

Blüten findet man *Bizzarria*-Früchte von Zitronen in Apfelsinenschalen und umgekehrt. Nicht selten soll auch das Fruchtfleisch in seinen „Fächern“ sektorial in Apfelsinen- und Zitronenpartien geteilt sein. Solche Angaben werden allerdings von TANAKA (51) angezweifelt. Nach seinen Untersuchungen ist *Bizzarria* eine typische *Periklinalchimäre*.

## II.

Nach der gegebenen Definition können vegetative Bastarde bei Transplantationen nur dann entstehen, wenn Zellen zweier Transplantationspartner miteinander verschmelzen und wenn die Verschmelzungsprodukte danach die Möglichkeit haben, sich zu Organen zu entwickeln oder sich

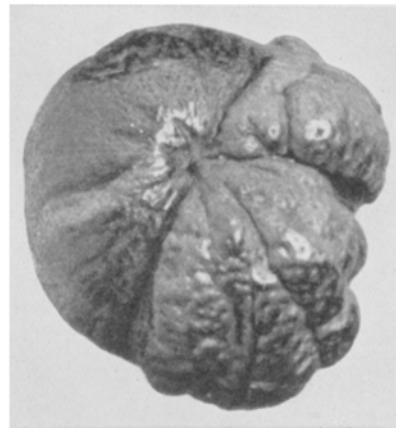


Abb. 3. Früchte der *Bizzarria* mit Zitronen-Fruchtfleisch und Orangen-Schale. Die Orangen-Schale ist auf einer Seite so von Zitronen-Elementen durchdrungen, daß sektoriale Anordnung vorgetäuscht wird. (Aus TANAKA 1927.)

BRUN 1906 in *Saujon* entdeckt wurde, und zuletzt berichtet SEELIGER (37) über solche „Pfropfbastarde“ aus Anzig. *Cm. Dardari* ist vollkommen steril. Aus Samen, die durch Selbstbestäubung von *Cm. Asnieresii* gewonnen wurden, hat BAUR (4) häufig Sämlinge erhalten. HABERLANDT (15) hat erst kürzlich selbstgewonnene Sämlinge anatomisch untersucht. Über die Entstehungsweise aller dieser Weißdornmispeln wissen wir genau so wenig wie von denjenigen von *L. Adami*. „Trotz vieler Versuche ist es nie gelungen, die *Crataegomespili* oder den *Cytisus Adami* im Experiment neu herzustellen“ (BAUR 4).

Die *Bizzarria*, der letzte in der Reihe der alten „Pfropfbastarde“, entstand nach Ermittlungen von PENZIG (zit. nach MOLISCH (27) 1640 in einem Garten zu Florenz und zwar „gelegentlich einer Pfropfung zwischen Orange und Zitrone“. Neben den Mittelbildungen an Blättern und

aber bei deren Bildung zu beteiligen. Solche echten Pfropfbastarde oder *Burdonen* (nach WINKLER [48]) kennt man bis heute noch nicht. Problematisch ist auch wohl noch die Natur des WINKLERSCHEN *Solanum Darwinianum*, dessen subepidermale Zellschicht mit  $2n = 48$  Chromosomen nach WINKLER (46) auf eine Verschmelzung einer Tomaten- ( $2n = 24$ ) mit einer Nachtschattenzelle ( $2n = 72$ ) mit nachfolgender Reduktion von 96 auf 48 Chromosomen zurückzuführen ist. Später (1916) erörtert WINKLER zwar die Möglichkeit, daß hier eine tetraploide Schicht der Tomate vorliegen könne; er hält dieses aber nicht für zutreffend. Demgegenüber neigt BAUR (4) zu der Annahme, daß die Tetraploidie zumindest die gleiche Wahrscheinlichkeit hat wie die Deutung von WINKLER. Eine Entscheidung ist meines Wissens bis heute noch nicht gefallen.

Es hat sich gezeigt, daß die durch Transplan-

tation hervorgebrachten Veränderungen an Organen und auch die Mittelbildungen zwischen zwei Pfropfpartnern in allen bisher bekannten Fällen mit vegetativer Bastardierung, im genetischen Sinne, nichts zu tun haben. Vielmehr steht fest, daß unter dem Begriff „Pfropfbastarde“ drei einander wesensfremde Erscheinungen zusammengebracht worden waren: *Chimären*, *ernährungsphysiologisch bedingte Modifikationen* und *phaenotypische Änderungen pathologischer Natur* (infektiöse Chlorose).

#### Chimären.

Es ist das Verdienst WINKLERS, zuerst Pfropfvarianten experimentell hergestellt zu haben.

auf der anderen aber Tomaten waren, und zwar entwickelten sich solche Triebe dort, wo in der Wunde Tomaten- und Nachtschattengewebe einander berührten. Diese Gebilde nannte WINKLER (43) „*Chimären*“. Schließlich sind dann an solchen Stellen auch wirkliche Mittelbildungen zwischen Nachtschatten und Tomaten entstanden, und zwar in einer Reihe phänotypisch deutlich voneinander verschiedenen Formen. Unter den Namen *Solanum tubingense*, *proteus*, *Gaertnerianum*, *Koelreuterianum* und *Darwinianum* sind sie heute jedem Biologen geläufig. Anfänglich glaubte WINKLER in ihnen nun wirklich echte Pfropfbastarde vor sich zu haben. BAUR (2) hat dann als erster klar die

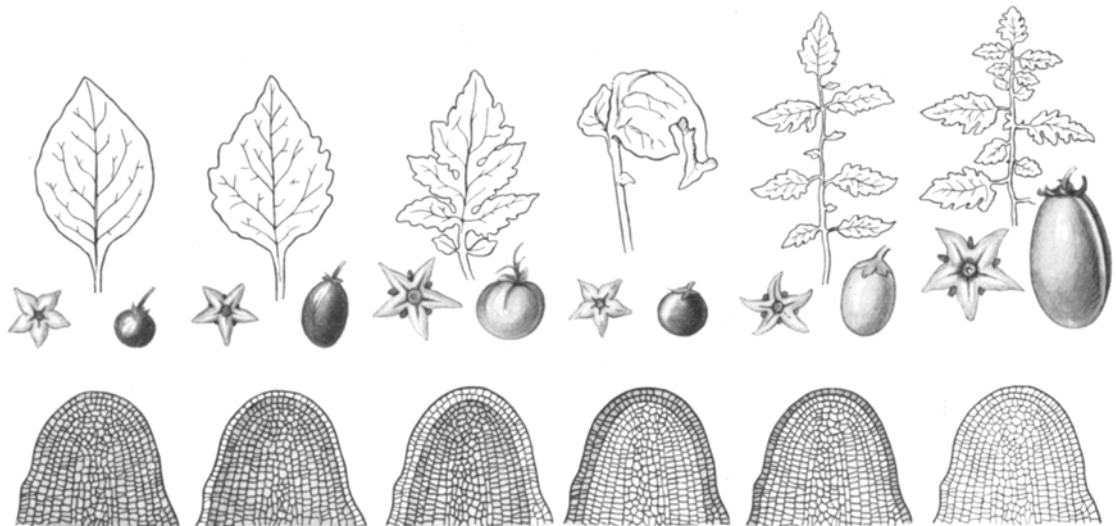


Abb. 4. Blätter, Blüten, Früchte und Vegetationskegel von *Solanum nigrum*, den Periklinalchimären: *Solanum tubingense*, *Solanum proteus*, *Solanum Gaertnerianum* und *Solanum Koelreuterianum* sowie von *Solanum Lycopersicum*. (N. Original von H. WINKLER aus BENECKE-JOST 1923.) Die Vegetationskegel der Periklinalchimären lassen deutlich die Beteiligung der beiden Pfropfpartner an ihrem Aufbau erkennen.

In seinen groß angelegten klassischen Versuchen (43, 44, 45) hat er „Reiser“ von *Solanum nigrum*, dem Nachtschatten, auf Tomatenunterlagen aufgepfropft. Nach erfolgter Verwachsung wurden dann mit einem Schnitt durch die Verwachsungsstelle die Reiser entfernt. Die Wunden verheilten und die stark ausgeprägte Regenerationsfähigkeit der Pfropfpartner ließ auf dem Wundkallus Adventivknospen entstehen, die sich in den weitaus meisten Fällen entweder zu echten Nachtschattensprossen oder zu echten Tomatentrieben entwickelten und zwar je nachdem ob die Adventivknospen aus dem Nachtschatten- oder aus dem Tomatengewebe des Wundkallus hervorgegangen waren. In einigen wenigen Fällen unter mehreren Tausend wurden aber Sprosse gebildet, die auf der einen Seite Nachtschatten

Vermutung ausgesprochen, daß sie *Chimären* seien, und WINKLER, der zunächst gegen diese Anschauung Front machte, hat später selbst den anatomischen und cytologischen Beweis hierfür erbracht (vgl. auch MAYER-ALBERTI [25]). — Umstritten blieb, wie schon erwähnt, einzig die Natur von *Solanum Darwinianum*. — Mit aller Entschiedenheit sprach sich BAUR (2) zu gleicher Zeit auch für die Chimärennatur der alten Pfropfbastarde aus.

Zu seiner Annahme kam BAUR auf Grund seiner anatomischen und Erblichkeitsstudien an weißbunten *Pelargonium zonale* (1). „WeiBrand“-Sippen dieser Species ergaben selbstbestäubt stets reinweiße, also chlorophyllose Sämlinge. An solchen „WeiBrand“-Pflanzen traten hin und wieder auch reingrüne und reinweiße Sprosse

auf. Reziprok miteinander gekreuzt (rein grün  $\times$  reinweiß) lieferten solche Zweige rein grüne, grünweiß gescheckte und fast reinweiße Nachkommen. Die weißen Sämlinge dieser Kombinationen erwiesen sich bei genauerer Untersuchung auch als schwach gescheckt, so daß in Wirklichkeit nur Schecken und rein grüne Pflanzen zu trennen blieben. Die Schecken entwickelten ganz verschiedene Sprosse. Je nachdem nämlich die Vegetationskegel in farblosen oder in grünen Geweben entstanden, waren sie reinweiß oder grün; beteiligten sich aber grüne wie weiße Zellschichten an ihrem Aufbau, konnten je nach dem Anteil solcher Gewebe Sprosse entstehen, die auf der einen Seite farblos, auf der anderen aber grün waren. Ganz analog

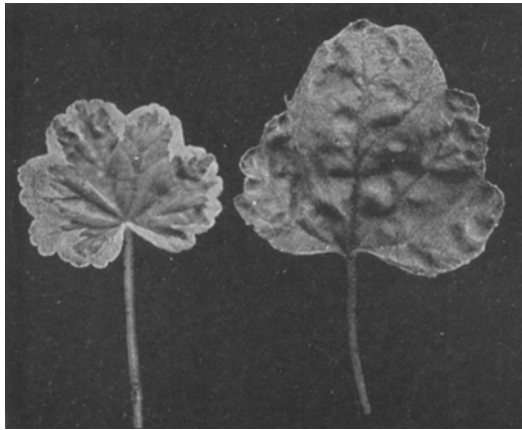


Abb. 5. Blätter von Periklinalchimären von *Pelargonium zonale*: Links von einer Pflanze mit zwei weißen peripheren Zellschichten, rechts von einer Pflanze mit nur einer weißen peripheren Zellschicht. (Aus BAUR 1930.)

entwickelten sich natürlich auch die Blätter, und es entstanden Gebilde, die den WINKLERschen *Solanum-Chimären* im Wesen glichen. BAUR (1) nannte sie *Sektorialchimären*, weil sie sich aus zwei verschieden gearteten Gewebesektoren zusammensetzten.

Die anatomische Untersuchung an „Weißrand“-Pflanzen hat nun ergeben, daß der „Weißrand“ der Blätter sich aus Zellen mit farblosen Chromatophoren zusammensetzt, und daß die grüne Partie eines Blattes sich aus normalen chlorophyllhaltigen Zellen aufbaut, die von einer oder einigen farblosen subepidermalen Zellschichten umschlossen werden. Die Abgrenzung ist nach BAUR (1) sehr scharf. Die ganze Pflanze steckt, um mit BAUR zu sprechen, „in einer farblosen Haut“. Sie ist eine Mantel- oder *Periklinalchimäre*. BAUR beschreibt auch „umgekehrte“ Periklinalchimären, d. h. solche mit einem

grünen Mantel um ein farbloses Innengewebe. Bemerkenswert ist noch, daß aus Sektorialchimären Periklinalchimären entstehen können und umgekehrt, was man aus den anatomischen Befunden auch erwarten konnte.

Die Befunde BAURS blieben jedoch nicht unangefochten. Besonders NOACK (29, 30) kommt nach eingehenden Untersuchungen über den Aufbau der Vegetationskegel und der Entwicklungsmechanik der Blätter zu anderen Schlußfolgerungen. Nach ihm (30) entstehen sämtliche Gewebeschichten der Blätter von randpanaschierten *Pelargionen* aus einer und zwar der subepidermalen Zellschicht des Vegetationskegels, und danach müßten alle seine Zellen beide Anlagen, sowohl die für farblose als auch die für grüne Plastiden in sich vereinigen. Die Differenzierung in der sog. kritischen Phase ent-

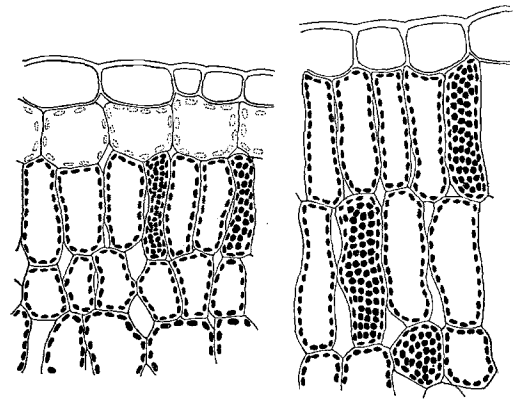


Abb. 6. Querschnitte aus dem Blattrand einer Periklinalchimäre und dem einer normalen grünen Pflanze von *Pelargonium zonale*. (Aus BAUR 1930.) (Die subepidermale Zellschicht der Periklinalchimäre hat farblose Chromatophoren.)

scheide dann viel später über den endgültigen Zustand der Schichten. Er meint, man habe es hier nicht mit einer echten Vererbung der Anlagen für farblose bzw. ergrünungsfähige Plastiden zu tun, vielmehr beruhen die Erscheinungen auf „Anomalien im Stoffwechselgetriebe der meristematischen Zellen“. Man vermißt bei NOACK, und darauf macht ROTH schon aufmerksam, „die scharfe Trennung zwischen den Entstehungsursachen gescheckter Bastarde einerseits und randpanaschierten Formen andererseits“. KRUMBHOLZ (23) hat dann später feststellen können, daß „außer der subepidermalen Schicht auch Zentralgewebe in den Blatthöcker eintritt“, und er bestätigt damit die BAURsche Auffassung. Auch die Arbeit von ROTH (35) bringt ihr eine wesentliche Stütze.

Es ist nun bekannt, daß bei Phanerogamen die Geschlechtszellen der subepidermalen Zellschicht

des Vegetationspunktes entstammen. Daraus erklärt sich, daß aus der Kombination „Weißrand“  $\times$  „Weißrand“ nur farblose Sämlinge hervorgehen. Bei den reziproken Verbindungen „Weißrand“  $\times$  „grün“ aber wurden einmal der Eizelle mit farblosen Plastiden normale grüne durch den Pollenschlauch zugeführt, und umgekehrt erhielt die Eizelle mit ergrünungsfähigen Chromatophoren Zuwachs von farblos bleibenden Plastiden. Während der Zellteilungen innerhalb der Zygote entstanden dann, je nach der Verteilung dieser beiden Komponenten, regellos die grünen und farblosen Zellkomplexe der Sämlinge (vgl. auch RENNER 34 und SCHERZ 39).

Als wesentlich für die Schlußfolgerung von BAUR, daß die alten Pfropfbastarde Periklinalchimären seien, lassen sich die folgenden Berührungspunkte hervorheben:

1. Bei WINKLER wie bei BAUR entstanden, prinzipiell in gleicher Weise, Sektoralchimären.

2. Bei *Pelargonium zonale* können aus Sektoralchimären Periklinalchimären hervorgehen und für *Laburnum Adami* sind sektorial „aufgespaltene“ Organe schon seit langem bekannt.

3. Die Periklinalchimären von *Pelargonium* zeigen gelegentlich Rückschläge nach ihren Komponenten. In ähnlicher Weise „spalten“ die alten Pfropfbastarde nach den an ihrem Aufbau beteiligten Arten auf.

4. Die Nachkommen der „Weißrand“-Periklinalchimären von *Pelargonium* sind farblos. *Laburnum Adami* liefert nur reine *Laburnum vulgare*- und *Crataegomespilus Asnieresii* echte Weißdornsämlinge. Das entspricht:

5. den anatomischen Befunden BAURS, wonach die subepidermale Schicht, welche ja die Geschlechtszellen liefert, bei den Weißrand-Pelargonien farblos ist und wonach *Crataegomespilus Asnieresii* nur die Epidermis von der Mispel und *Laburnum Adami* in Übereinstimmung mit BUDERS (5) Befunden die Epidermis von *Cytisus purpureus* hat. Das übrige Gewebe gehört bei dem ersteren dem Weißdorn, bei den letzteren der Mispel.

Für *Laburnum Adami* findet sich BAUR in Übereinstimmung mit der Annahme von MACFARLANE (zit. nach BAUR [2]), und die Vermutung, daß hier eine Chimäre vorliege, spricht schon STRASBURGER aus, wenn er über deren Natur auch andere Anschauungen entwickelt.

Heute ist man wohl allgemein überzeugt, daß *Laburnum Adami* eine „Periklinalchimäre“ ist, zu deren Aufbau *Cytisus purpureus* die Epidermis und *Laburnum vulgare* die übrigen Gewebe liefert haben. *Periklinalchimären* sind auch die *Solanum*-„Pfropfbastarde“. Die verschiedenen

Typen, welche WINKLER hier erhalten hat, sind auf die verschieden geartete Beteiligung der beiden Pfropfpartner am Aufbau der Vegetationskegel zurückzuführen (vgl. WINKLER [47] und MAYER-ALBERTI [25]). Eine Bestätigung für die Vermutung BAURS, daß auch die *Bizzarria* eine Chimäre sei, ist inzwischen auch erbracht worden (51). Der Streit um die Natur der *Crataegomespili* wurde erst kürzlich durch HABERLANDT zugunsten der Periklinalchimärentheorie entschieden. Doch dieser Fall soll uns im folgenden noch mehr beschäftigen.

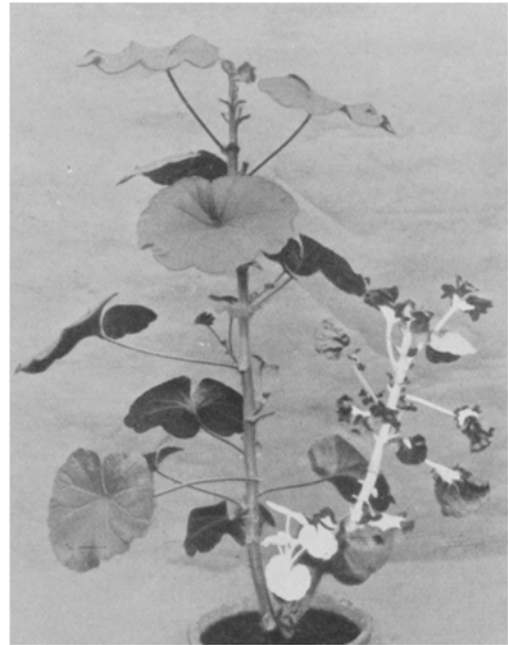


Abb. 7. Die Chimäre *Pelargonium zonale* „Freak of Nature“ mit einem grünen und einem weißen „Rückschlag“.  
(Aus CHITTENDEN 1926.)

Schon NOLL (32) hat sich, auf Grund seiner Studien, entschieden für den *Burdonen*-Charakter der „Pfropfbastarde“ von BRONVAUX ausgesprochen. Wichtig ist, daß er die Verschiedenheit zwischen *Cm. Dardari* und *Cm. Asnieresii* auf den verschieden gearteten formativen Einfluß der Verschmelzungskerne zurückzuführen sucht. Beim Verschmelzungsprozeß sollen diese ungleich verletzt worden sein, und der Grad der Verletzung führte entweder zum *Dardari*- oder zum *Asnieresii*-Typus. Auch DANIEL hält die *Crataegomespili* für echte Pfropfbastarde. Bei JOH. MEYER (26) gilt als wesentliches Kriterium die Morphologie der Chromosomen. *Mespilus* und *Crataegus* haben zwar die gleiche Chromosomenzahl ( $2n = 32$ ), doch sollen die Weißdorn-

Chromosomen kürzer und gedrungener sein als die der Mispel. MEYER untersucht auch die Zellformen, und zwar wie seine Vorgänger, in der Seitenansicht. Er findet die Ansicht BAURS, wonach die *Crataegomespili* in einer Mispelhaut stecken, bestätigt. Im einzelnen sind seine Befunde von denjenigen HABERLANDTS abweichend.

Die Untersuchungen von HABERLANDT (14) und übereinstimmend damit die Befunde von WEISS (40) brachten wichtige Argumente gegen die Chimärenhypothese. Neben anderen Kriterien, welche deutlich machen, daß die *Crataegomespili* im anatomischen Bau „teils mosaikartige Kombinationen der elterlichen Merkmale“ auf-

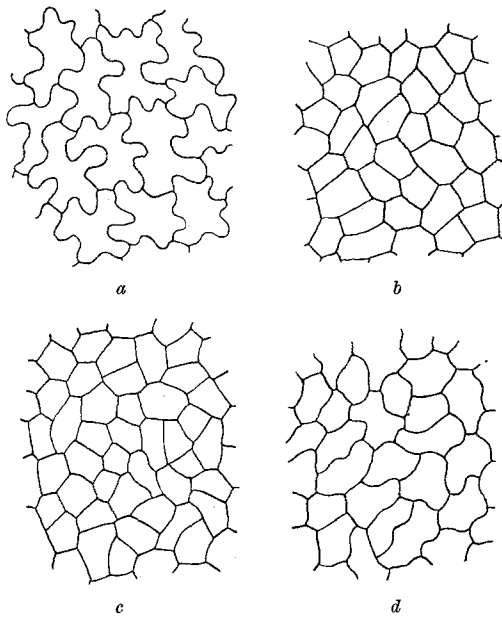


Abb. 8. Obere Blattepidermis (Flächenansicht) von: a) *Mespilus germanica*, b) *Crataegus monogyna*, c) *Crataegomespilus Asnieresii* und d) *Crataegomespilus Dardari*. (Aus HABERLANDT 1927.)

weisen, wird das Studium der Oberflächenansicht der Epidermiszellen von weittragender Bedeutung. Übereinstimmend für die Befunde beider Autoren sind die Seitenwände der Epidermis bei *Mespilus* auf der Ober- und Unterseite der Blätter stark gewellt, bei *Crataegus* sind sie auf der Oberseite gerade und auf der Unterseite nur hier und da schwach gewellt. *Cm. Asnieresii* repräsentiert in dem gleichen Merkmal nicht, wie man für die Chimärentheorie annehmen müßte, den *Mespilus*-Typus, er hat vielmehr auf der Oberseite polygonale Zellen wie *Crataegus*, und nur auf der Unterseite des Blattes sind die Seitenwände gewellt. *Cm. Dardari* endlich steht hinsichtlich des geprüften Merkmals in der Mitte zwischen den beiden Pflanzpartnern. Phäno-

typisch sind damit die *Crataegomespili* „bestimmt keine Periklinalchimären“. Und daran hält HABERLANDT (15) auch in seiner letzten, entscheidenden Publikation fest. Was HABERLANDT und WEISS für die *Crataegomespili* von BRONVAUX feststellen, findet WEISS (41) auch bei denen von SAUJON.

Eine Erklärung für diese seltsamen anatomischen Befunde bringt die schon öfter erwähnte Arbeit von HABERLANDT (15).

Die äußerst lehrreichen, entwicklungsmechanisch-anatomischen Paralleluntersuchungen an Sämlingen von *M. germanica*, *Cr. monogyna* und *Cm. Asnieresii* lieferten folgende interessanten Ergebnisse: Halten wir uns wieder an die Befunde über die Gestalt der Epidermiswände. Hier findet HABERLANDT, daß sie übereinstimmend für die *Crataegus*- und die *Crataegomespili*-Sämlinge, ähnlich wie bei *Mespilus*, gewellt sind. Erst nach den jüngeren Blättern hin tritt diese Eigenschaft allmählich zurück und die Zellen werden polygonal wie bei den Blättern der älteren *Crataegus*-Pflanzen. Bei der Mispel hingegen waren die Seitenwände der Epidermis wie bei älteren Pflanzen auch schon bei den Sämlingen gewellt. In ähnlicher Weise verhielt sich die Entwicklung anderer Merkmale. Die Sämlinge von den *Crataegomespili* sind somit — wie es die Chimären-Hypothese verlangt — reine Weißdorn-Pflanzen und genotypisch sicher Periklinalchimären. HABERLANDT bemerkt dazu: „Die zunächst überraschende Tatsache, daß die obere Epidermis der ersten Sämlingsblätter von *Cr. Asnieresii* mit ihren gewellten Seitenwänden einer typischen *Mespilus*-Epidermis gleicht, findet ihre Erklärung durch die Tatsache, daß dieses Merkmal auch für die Epidermis der ersten Sämlingsblätter von *Crataegus monogyna* gilt. Betreffs der Spaltöffnungen, der Haare und des ausnahmsweisen Bündelverlaufes im Blattstiel verhält sich die Sache ganz analog. Daraus geht mit Bestimmtheit hervor, daß das Auftreten dieser *Mespilus*-Merkmale bei den Sämlingen nicht etwa auf der Burdonennatur der *Crataegomespili* beruht, sondern vielmehr darauf, daß hier das sogenannte biogenetische Grundgesetz sich äußert, daß nämlich die Gattung *Crataegus* von Vorfahren abstammt, die *Mespilus*-ähnlich gewesen sind“.

Daß die *Crataegomespili* in ihrem Bau soviel Anklänge an sexuelle Bastarde aufweisen, mag daran liegen, daß die beiden Protoplasten ihrer Komponenten auf die ihnen fremden Gewebe einen formativen Einfluß ausüben. Über das Agens solcher Einflüsse lassen sich, nach dem heutigen Stand der Forschung, nur Vermutungen



aussprechen (siehe darüber HABERLANDT 1930, S. 21 ff.).

In den letzten Jahren sind eine Menge von Chimären bekannt geworden. Fast an jedem pflanzlichen Versuchsobjekt, wenn man es länger zu züchterischen oder Erblichkeitszwecken in Kultur hält, kann man gelegentlich solche Abänderungen in irgendeiner Form auftreten sehen. Häufig handelt es sich dabei zweifellos um somatische Mutationen, welche in den Initialen der Vegetationskegel wirksam werden, nicht selten sind die Chimären aber auch als indirekte Folgen von Kreuzungen aufzufassen. So kennen wir z. B. *Oenothera*, deren Plastiden nicht in allen Plasmen enger Verwandtschafts-

hat KRENKE (24) allerdings widerlegen können. Die Arbeiten dieses russischen Forschers, die mir leider nur in einer sehr kurzen Mitteilung zugänglich sind, scheinen zu bedeutenden Ergebnissen anzusetzen. Durch eine sehr verfeinerte Pfropftechnik, mit deren Hilfe es gelang, den Prozentsatz der Chimären beträchtlich (bis auf 35%) zu erhöhen, wurden *S. lycopersicum* und *Saracha umbellata* miteinander vereinigt. Beide Arten sind stark regenerationsfähig. Weiter unterscheiden sie sich nicht nur beträchtlich in ihrer Morphologie, sondern auch in der Chromosomenzahl (*Saracha umbellata* hat  $2n = 48$ ) und, was äußerst wichtig ist, in der Morphologie der Chromosomen, denn damit ist die Möglichkeit

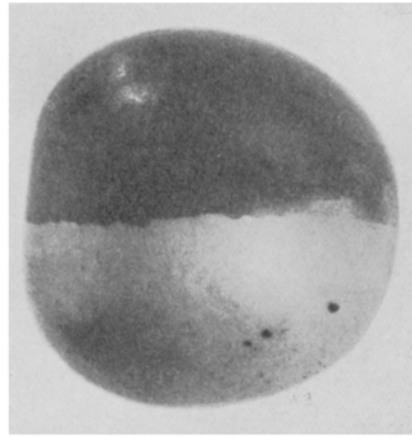
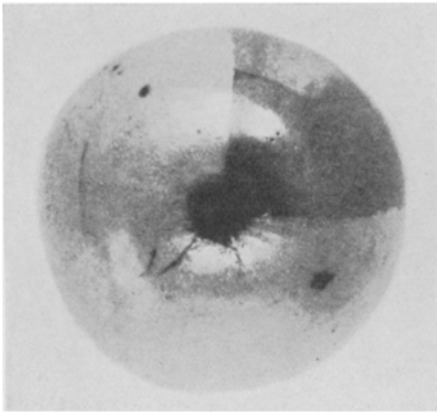


Abb. 9. Sektorialchimäre vom *Vitgylingapfel* (Virginischer Rosenapfel) von der „Blume“ und von der Seite gesehen, (Aus DAHLGREN 1927.)

gruppen ergrünungsfähig sind (Näheres bei RENNERT [34], KRUMBHOLZ [23] und RUDLOFF [36]) und die dann bei Kreuzungen Schecken ergeben, die sich ähnlich verhalten wie *Pelargonium zonale* bei BAUR.

Auch *Solanum*-Chimären sind nach den WINKLERSchen Versuchen von anderen Forschern hergestellt worden. So erwähnt HEUER (17), wie an einer sektorialen Chimäre von *Solanum nigrum* auf *Solanum lycopersicum* plötzlich die Periklinalchimäre *S. Koelreuterianum* auftrat und daß später der Hauptvegetationskegel derselben Pflanze in *S. Gaertnerianum* überging. Außerdem gelang ihm eine Periklinalchimäre von *S. Melongena* auf *S. lycopersicum*. Es sei dann noch auf die Arbeiten von JØRGENSEN und CRANE (21) hingewiesen, welche zu den beiden bekannten Typen der *meriklinalen* hinzufügen (vgl. Abb. 10), aus dem erst die Periklinalchimären sich entwickeln sollen. Diese Anschauung

geboten, Burdonen, wenn diese auftreten sollten, sicher zu erkennen. KRENKE betont, daß die Morphologie der Zellen bei Chimären nur in speziellen Fällen eine Orientierung über deren Wesen erlauben; es sollen in der Regel nur die Chromosomenunterschiede sichere Schlüsse für die Architektur der Chimären zulassen. Weiter wird das Vorhandensein „eines wesentlichen und durchaus nicht rein mechanischen Einflusses der Chimärenkomponenten“ aufeinander beobachtet. Der modifikative Charakter solcher Einflüsse wird jedoch ausdrücklich betont. — Die Bildung der Adventivsprosse wird hier zum ersten Male bei ihrer Entstehung aus dem Wundkallus studiert. Dieser Weg scheint dem Verf. als der richtigste, denn „hier werden wir uns über Chimären-Kallusse klar, die sich öfters als sektorial, manchmal aber auch als periklinal erweisen. Hier finden wir die Anlage von Meristemen als Resultat von unmittelbarer Verwundung, wie

auch als Resultat der Einwirkung von Produkten der Zellen, welche sich erst umwandeln und dann zerfallen (die Betätigung von HABERLANDTS Lehre und derjenigen seiner Nachfolger). Schließlich ist es hier allein, wo man nach dem Bildungsprozeß von tetraploiden Sprossen suchen kann (JØRGENSEN) oder *Burdons* (WINKLER, HABERLANDT), wenn solche wirklich möglich sind.“

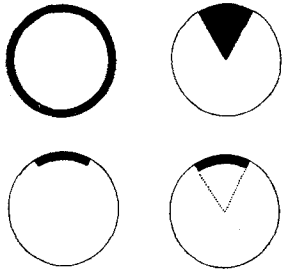


Abb. 10. Schematische Stammquerschnitte von verschiedenen Chimären-Typen. Oben: periklinal u. sektorial, unten: meriklinal.  
(Aus JØRGENSEN und CRANE 1927.)

Als originellster Fall wird eine Chimäre beschrieben, die sich plötzlich in den oberen Blättern eines reinen Saracha-Regenerats zeigte, welches aus dem Wundkallus einer Pfropfung hervorgegangen war. Wie das Tomatengewebe in diese Blätter hineingelangte, ist vorläufig rätselhaft.

KRENKE vermutet u. a., daß einige Tomatenzellen bei der mannigfachen Zellverschiebung während des Wachstumsprozesses in die blattbildenden Schichten geraten seien. Ob sich diese Auffassung einmal beweisen läßt, ist fraglich. Einem ausführlichen Bericht über weitere Ergebnisse von KRENKES Arbeiten darf man gespannt entgensehen.

#### Ernährungsphysiologisch bedingte Modifikationen.

Der Frage nach der Möglichkeit einer erblichen Abänderung von Pfropfpartnern durch ihre gegenseitige Beeinflussung hat WINKLER sehr eingehend nachgespürt. Daß ein Pfropfpartner in Symbiose mit einem anderen in seinem ursprünglichen Aussehen häufig sogar stark abgeändert werden kann, ist eine altbekannte Tatsache. Namentlich in der gärtnerischen Praxis kennt man viele solcher Fälle und speziell im Obstbau spielen sie eine bedeutende Rolle. Einerseits ist die Anzucht von Zwergobstbäumen lediglich durch solche Einflüsse möglich, andererseits sieht sich aber der Obstbau im allgemeinen und die Obstzüchtung im besonderen durch sie vor eine ihrer schwierigsten Aufgaben gestellt.

Die Abänderung des Reises durch die Unterlage und umgekehrt kann sich je nach der Beschaffenheit der beiden Komponenten in sehr verschiedener Weise ausdrücken. So kann die Wachstumsenergie des Reises erheblich über ihr natürliches Maß hinaus durch die Unterlage gefördert und auch gehemmt werden. Das gleiche gilt für die Fruchtbarkeit, für die Periodizität

und viele andere Eigenschaften. Umgekehrt kann das Wurzelsystem der Unterlage von seinem ursprünglichen Charakter durch das Reis abgebracht werden. Alle solche Abänderungen werden aber rückgängig, sobald die natürlichen Bedingungen etwa durch Rückpfropfung auf den homologen Partner oder, wo das möglich ist, durch Bewurzelung des abgetrennten Reises hergestellt werden. Das beweist deutlich, daß solche Abänderungen das Erbgut des durch sie betroffenen Organes nicht berührt haben.

Die Wissenschaft hat sich sehr eingehend mit dieser Frage der Übertragung von Eigenschaften und der gegenseitigen Beeinflussung von Transplantationspartnern beschäftigt. Vor allem sind es DANIEL und seine Schule, die sich auch bis heute noch für die Möglichkeit einer spezifischen Beeinflussung immer wieder aussprechen. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Jedenfalls steht fest, daß die Deutungen von DANIEL einer kritischen Prüfung meist nicht standhalten. Zum Teil wurden sie experimentell widerlegt, zumindest lassen sie aber die Möglichkeit einer anderen Deutung als derjenigen von DANIEL zu. — WINKLER (48) kommt auf Grund seiner eingehenden kritischen Auseinandersetzung mit der Literatur über dieses Thema zu dem Schluß: „Daß bisher kein einziger Fall bekannt geworden ist, der es bewiese oder auch nur wahrscheinlich machte, daß bei Pfropfsymbiose der eine Partner in seinen spezifischen Eigenschaften durch den Einfluß des anderen selbst oder in seiner Nachkommenschaft auch nur im geringsten verändert wird. Und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß eine solche direkte spezifische Beeinflussung durch die Pfropfung überhaupt nicht erzielbar ist. Mit anderen Worten: *Modifikations- oder Beeinflussungs-Pfropfbastarde sind faktisch unmöglich*, so wie sie nach unseren eingangs gegebenen Begriffsbestimmungen (vgl. S. 11 und 16) definitionsgemäß unmöglich sind. Der tiefere Grund dafür liegt offenbar darin, daß sich die genotypische Grundlage der Organismen, die spezifische Struktur ihres Protoplasmas den äußeren Faktoren gegenüber — jedenfalls denen gegenüber, die bei der Pfropfung in Betracht kommen — als eine Einheit von außerordentlich festem, unerschütterlichem Gefüge darstellt. Insbesondere erweisen sich die Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinne als machtlos, diese Grundlage irgendwie zu verändern.“

#### Infektiöse Chlorose.

Im Gegensatz zu den erwähnten ernährungsphysiologischen Abänderungen läßt sich die

infektiöse Chlorose tatsächlich durch Pffropfung übertragen und sie läßt sich auch auf vegetativen Wege, d. h. durch Stecklinge, unter geeigneten Lichtverhältnissen erhalten. Auch bei ihr handelt es sich aber nicht um eine, den Genotypus der Pflanze verändernde Erscheinung, vielmehr um eine pathologische Modifizierung der Ergrünungsfähigkeit, die sich unter geeigneten Kulturbedingungen wieder rückgängig machen läßt. Die infektiöse Chlorose wird von der Mutterpflanze nicht auf den Keimling übertragen, und offenbar gelangt das Virus auch nicht in die Geschlechtszellen der befallenen Pflanzen. In dieser Zeitschrift (39) ist kürzlich eine zusammenfassende Darstellung der bisherigen Befunde über diese Krankheit gebracht worden, aus der man das Nähere ersehen kann.

### III.

Ogleich vegetative Bastardierung, nach allem was wir bisher darüber wissen, praktisch in keinem Falle bestätigt wurde, dürfte doch die Möglichkeit künstlich, durch das Mittel der Pffropfung, Chimären herzustellen, insbesondere aber die Tatsache der modifizierenden gegenseitigen Beeinflussung von Pffropfpartnern, für den Pflanzenbau wie für die Pflanzenzüchtung nicht ganz ohne Belang sein. WINKLER (49) hat schon vor Jahren angedeutet, in welcher Weise sich die Erfahrungen, insbesondere auf dem Gebiet der Chimärenforschung, in den Dienst der Pflanzenzüchtung stellen lassen. Er weist an Hand einiger treffender Beispiele darauf hin, wie sich einmal die Möglichkeit einer Erweiterung der Variationsbreite für die Zierpflanzenzucht auftut und dann auch, wie sich der Züchtung von Nutzpflanzen neue Perspektiven eröffnen.

Darüber, ob die gärtnerische Zierpflanzenzüchtung durch Herstellung von Chimären wesentlich zu fördern ist, kann man geteilter Meinung sein. — Chimärenbildung ist für praktische Zwecke immer nur da von Bedeutung, wo die Möglichkeit vegetativer Vermehrung durch Stecklinge, Transplantation, Sproßknollen, Zwiebel usw. gegeben ist. Wurzelschnittlinge schalten aus, da sie ja, infolge der endogenen Entstehung der Seitenwurzeln, nur die innere Komponente der Chimäre hervorbringen. — Nun sind aber die meisten gärtnerischen Kulturgewächse, welche sich vegetativ vermehren lassen, mehr oder weniger hochkomplizierte Bastarde. Die sexuelle Vermehrung muß also in den meisten Fällen eine Fülle von Selektionsmaterial ergeben, und kommt dann noch eine zielbewußte Kombinationszüchtung hinzu, sind

wohl die größten Chancen gegeben, brauchbare Neuheiten zu gewinnen. Der Chimärenbildung bliebe hier nur übrig, Kuriositäten wie *Laburnum Adami* zu schaffen. — Kombinationszüchtung ist nach meiner Ansicht jedenfalls für die gärtnerische Zierpflanzenzüchtung rentabler, zumal dort, wo vegetative Vermehrung möglich ist, denn einmal treten hier neue Kombinationen, nach eigenen Erfahrungen, meist in Fülle auf, und jeder Sämling repräsentiert ja eine neue Sorte. Es braucht hier nur eine mit Verständnis für die Zierwertbelange durchgeführte Selektion einzusetzen und über die Brauchbarkeit und über die Vermehrung der neu gewonnenen Typen zu entscheiden.

Wichtiger scheint mir der zweite Punkt der WINKLERSchen Ausblicke: Die Nutzpflanzenzüchtung mit Hilfe der Chimärenbildung und hier ganz besonders die Immunitätszüchtung. — Bei der Widerstandsfähigkeit gegen einzelne tierische und pflanzliche Parasiten spielt die Epidermis, wie WINKLER (49) bereits betont, eine bedeutende Rolle. Wenn nun die anfällige Oberhaut von Kulturpflanzen auf dem Wege über die Pffropfung durch eine widerstandsfähige ersetzt werden könnte, ohne daß der Kulturwert und die Rentabilität der betreffenden Pflanze dadurch herabgesetzt würde, wäre der Züchtung und dem Pflanzenbau in manchen Fällen sicher zu dienen. WINKLER hat z. B. darauf hingewiesen, wie dankbar es wäre, der Reblausplage durch eine Chimärenkombination von anfälligen Europäer-Reben mit reblausfesten „Amerikanern“ abzuhelfen. Die Idealrebe, welche gleichzeitig ein Direktträger sein sollte, müßte, wegen der Anfälligkeit der Europäer-Wurzeln im Kern ein Amerikaner-Typus und in den zwei bis drei äußeren Schichten eine Europäer-Rebe sein, damit wäre gleichzeitig der Fuchsgeschmack, als Nachteil der „Amerikaner“ beseitigt, weil die Fruchtschale, die ihn trägt, dann vom Europäer-Typus geliefert würde. Durch WINKLER angeregt, hat RASMUSON (33) dann auch versucht, solche Chimären herzustellen, allerdings ohne Erfolg, da die Regenerationsfähigkeit der Rebe sich als äußerst schwach herausstellte. Vielleicht waren auch bei diesen Versuchen die für die Regeneration speziell der Rebe nötigen Bedingungen noch nicht erfüllt. Soviel ich ersehe, sind später derartige Versuche nicht wieder angestellt worden, was hinsichtlich der Bedeutung der Reblausplage sehr zu bedauern ist. Es wäre nicht ohne Bedeutung, einmal nach den Bedingungen zu forschen, welche die Regeneration und damit die Chimärenbildung von *Vitis* ermöglichen. Was die Versuchstechnik aus-

machen kann, erhellt sehr deutlich aus den Arbeiten von KRENKE, dem es gelang, bei *Solanum* die Chimärenbildung auf 35% heraufzusetzen. WINKLER erhielt nur einige 0/100.

Ob den WINKLERSchen Anregungen für die Immunitätszüchtung Bedeutung zukommt, lassen die Arbeiten von KLEBAHN (22) allerdings offen. KLEBAHN infizierte Pfropfbastarde von WINKLER mit *Septoria lycopersici* und *Cladopermium fulgum*, mit Pilzen, welche die Tomate sehr leicht befallen. Dabei ergab sich, daß „die Chimäre nicht gegen Infektion ge-

lungen ist. Er hofft aber, die richtigen Bedingungen noch zu finden, die eine genügende Regenerationsfähigkeit der Kartoffel gewährleisten.

Zum Schluß sei schließlich noch auf die praktische Bedeutung der modifizierenden gegenseitigen Beeinflussung von Pfropfpartnern hingewiesen. — Wie schon erwähnt, ist diese Frage ganz besonders für den Obstbau bedeutungsvoll. — Es ist allgemein bekannt, daß man Busch- und Zwergobst vorwiegend dadurch erzielt, daß man das Edelreis oder -Auge auf eine schwach-

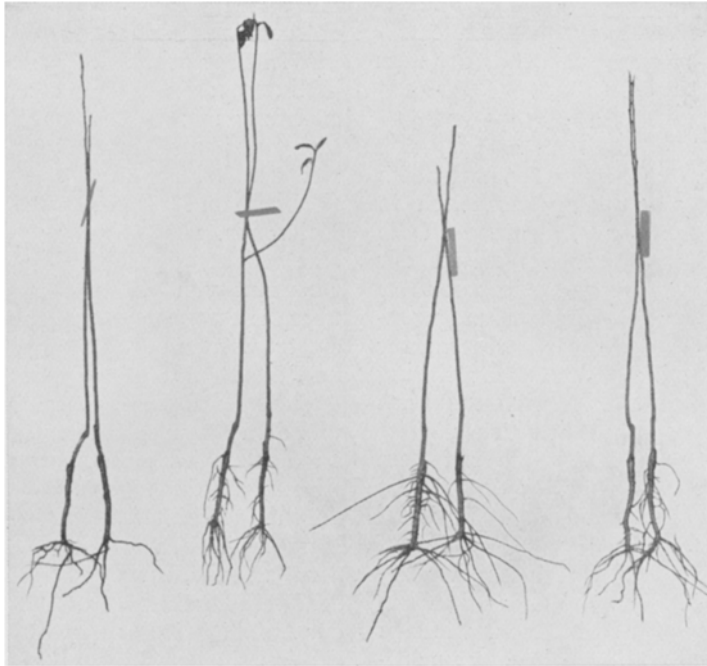


Abb. 11. Einfluß des Reises auf die Unterlage. — In einem bestimmten Okulationsbereich nimmt hier die Unterlage den für das Reis charakteristischen Wurzeltypus an. — Die Sorten: *Wealthy*, *Fameuse* (Snow), *Whitney* und *Winesap* auf „French seedling“ (piece roots). (Aus ROBERTS 1929.)

schützt ist, wenn sie als Außenschicht nur die *Epidermis* der unempfindlichen Pflanze hat“. Bei *S. Gaertnerianum* mit zwei Schichten von *S. nigrum*, war eine Infektion kaum erfolgt. Daraus geht hervor, daß mindestens zwei Schichten des immunen Partners nötig sind, um einen nennenswerten Erfolg zu sichern.

Für die Kartoffel schlägt WINKLER vor, daß man sie gegen *Phytophthora infestans* mit einer Tomatenhaut überziehen könne, denn die Tomate werde von diesem Pilz nicht befallen (?). JØRGENSEN hat nun versucht, entsprechende Chimären mit der Kartoffel als Kern herzustellen, was ihm aber, wie er betont, vielleicht als Folge einer nicht genügend spezialisierten Technik, nicht

wüchsige Unterlage setzt. Die dadurch bewirkte Stauung der Assimilate führt meist zu einer früheren Fruchtbarkeit; das Reis wächst weniger stark und dadurch wird gleichzeitig eine Platzersparnis erzielt. Gewöhnlich ist auch die Lebensdauer bei einer solchen Symbiose herabgesetzt.

Nun sind die als Unterlagen verwendeten Arten und „Sorten“ in sich zunächst heterogene Gemische der verschiedensten Typen, welche in ihrer Leistungsfähigkeit ganz beträchtlich voneinander abweichen können. In erhöhtem Maße trifft dieses für die sog. „Wildlinge“ zu, die man zur Erzielung von Hoch- und Halbstämmen benutzt. Daß ein solches in wichtigen Merk-

malen uneinheitliches Unterlagenmaterial sich auf die Rentabilität von Obstanlagen beträchtlich auswirken kann, ist, nachdem, was wir darüber wissen, einleuchtend. Man ist daher seit langem bestrebt, diesem Übel abzuweichen, und die Unterlagenfrage dürfte wohl augenblicklich eines der dringendsten Probleme des Obstbaues, insbesondere der Obstzüchtung sein. Das Ausland, vor allem England und Amerika, hat die Dringlichkeit der Lösung dieser Frage am ehesten erkannt und Forschungsinstitute errichtet, in denen mit allem Nachdruck lediglich an der Lösung der Unterlagenfrage gearbeitet wird. In Deutschland wird in dieser Hinsicht seit kurzem vor allem von GLEISBERG und SCHINDLER auch schon gearbeitet, doch läßt hier die Unterstützung durch den Staat noch viel zu wünschen übrig.

Im wesentlichen kommt es bei der Unterlagenfrage darauf an, für die besten Marktobstsorten und -Sorten die spezifischen Unterlagenpartner zu finden. Dazu ist zunächst erforderlich, daß man sich in exakten Versuchen genau über die Beziehungen von Reis und Unterlage unterrichtet. Daraus ergeben sich dann die Gesichtspunkte, nach denen eine sorgfältige Selektion, insbesondere der Wuchstypen, aus den vorhandenen Gemischen einsetzen kann. Reichen die vorhandenen Gemische nicht aus, lassen sie sich durch neue Kombinationen auf dem Wege über Kreuzungen bequem erweitern. Die gewonnenen Typen, die auf ihre Brauchbarkeit sowohl baumschulmäßig wie auch obstbaulich zu prüfen sind, werden dann vegetativ vermehrt und nach bekannten Prinzipien der Klonauslese rein und leistungsfähig erhalten. (Genauer über dieses Thema und über die einschlägige Literatur siehe bei GLEISBERG [II, I2]).

Auch die infektiösen Chlorosen lassen sich in den Dienst der Züchtung stellen. Buntblättrige Gehölze sind beliebte Zierpflanzen, und BAUR (4) hat schon darauf hingewiesen, daß die Buntblättrigkeit häufiger als man allgemein annimmt, auf infektiöser Chlorose beruht. Läßt sie sich einmal an einer Pflanze nachweisen, so läßt sie sich auch meist auf Angehörige der engeren Verwandtschaft durch Pfropfung übertragen, und die neu gewonnenen Typen sind dann durch Stecklinge zu vermehren.

#### Literatur.

1. BAUR, E.: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albo-marginatae“ hort. von *Pelargonium zonale*. Z. Abstammungslehre 1, 330 (1909).
2. BAUR, E.: Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. dtsh. bot. Ges. 27, 603 (1909).
3. BAUR, E.: Pfropfbastarde. Biol. Zbl. 30, 497 (1910).
4. BAUR, E.: Einführung in die Vererbungslehre. 7.—II. Aufl. 1930.
5. BUDER, J.: Studium an *Laburnum Adami*. Ber. dtsh. bot. Ges. 28, 188 (1910).
6. CHITTENDEN, R. J.: Studies in variegation. II. Hydrangea and Pelargonium. With notes on certain chimeral arrangements which involve sterility. J. Genet. 16, 43 (1926).
7. DAHLGREEN, O.: Eine Sektorialchimäre vom Apfel. Hereditas 9, 335 (1927).
8. DANIEL, L.: Sur la stabilité et l'hérédité des Crataegomespili et des Pirocydonia (1919).
9. DANIEL, L.: Sur les variations de la descendance des tobinambours greffés. C. r. Acad. Sci. Paris 185, 16 (1927).
10. FRANQUET, R.: Formation de tubercules aeriens de Topinambours sans greffage. C. r. Acad. Sc. Paris 185, 793 (1927).
11. GLEISBERG, W.: Die Obstunterlagenselektion. Züchter 2, 6 (1930).
12. GLEISBERG, W.: Obstunterlagenselektion nach Bewurzelung und Wundverwachsung. Züchter 2, 8 (1930).
13. HABERLANDT, R.: Über den Blattbau der Crataegomespili von Bronvaux und ihrer Eltern. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 17 (1926).
14. HABERLANDT, R.: Sind die Crataegomespili von Bronvaux Verschmelzungspfropfbastarde oder Periklinalchimären? Biol. Zbl. 47, 3 (1927).
15. HABERLANDT, R.: Das Wesen der Crataegomespili. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 20 (1930).
16. HERTSCH, W.: Infektiöse Chlorosen (Sammelreferat). Züchter 2, 7 (1930).
17. HEUER, W.: Pfropfbastarde. Gartenflora 59, 434 (1910).
18. HILDEBRANDT, F.: Über Sämlinge von *C. Adami*. Ber. dtsh. bot. Ges. 26a, 590 (1908).
19. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. (1926).
20. JØRGENSEN, C. A.: A periklinal Tomato-Potato chimära. Hereditas 10, 293 (1927/28).
21. JØRGENSEN, C. A., and M. B. CRANE: Formation and morphology of Solanum chimeras. J. Genet. 18, 247 (1927).
22. KLEBAHN, H.: Impfversuche mit Pfropfbastarden. Flora 111/112, 418 (1918).
23. KRUMBHOLZ, G.: Untersuchungen über die Scheckungen der Oenotherabastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jena. Z. Naturwiss. 62, 187 (1925).
24. KRENKE, N. P.: Über neue Chimären. Kurze Mitteilung zum allrussischen Kongreß für Genetik-, Tier- und Pflanzenzüchtung. Leningrad 1929.
25. MAYER-ALBERTI, M.: Vergleichende Untersuchungen über den Blattbau einiger Solanum-Pfropfbastarde. Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg 6 (1924).
26. MEYER, J.: Die Crataegomespili von Bronvaux. Z. Abstammungslehre 13, 193 (1915).
27. MOLISCH, H.: Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 6. Aufl. 1930.
28. NOACK, K. L.: Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Z. Bot. 12 (1917).
29. NOACK, K. L.: Weitere Untersuchungen über

das Wesen der Buntblättrigkeit. Ver. Phys. Med. Ges. Würzburg 50, 47 (1917a).

30. NOACK, K. L.: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jb. Bot. 61, 409 (1922).

31. NOACK, K. L.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Pelargonien. Ver. Phys. Med. Ges. Würzburg 49, 45 (1924).

32. NOLL, F.: Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzsber. Niederrhein. Ges. Nat.- u. Heilk. A 38 (1905).

33. RASMUSON: Über die Möglichkeit von Chimärenbildung bei Reben. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft. 16, 1.

34. RENNER, O.: Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Z. Abstammungslehre 27, 235 (1922).

35. ROTH, L.: Untersuchungen über den periklinal bunten Rassen von *Pelargonium zonale*. Z. Abstammungslehre 45, 125 (1927).

36. RUDLOFF, C. F.: Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* Klebahn und *Oenothera rubricaulis* Klebahn. Z. Abstammungslehre 52, 191 (1929).

37. SEELIGER, R.: Die Weißdornmispel von Anzig. Ber. dtsh. bot. Ges. 44, 506 (1926).

38. STRASBURGER, E.: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. dtsh. bot. Ges. 27, 511 (1909).

39. SCHERZ, W.: Beiträge zur Genetik der Buntblättrigkeit. Z. Abstammungslehre 45, 1 (1927).

40. WEISS, F. E.: On the leaf-tissues of the graft

*Crataegomespilus Asnieresii* and *Crataegomespilus Dardari*. Mem. Manc. Lit. a. Phil. Soc. 69, 73 (1925).

41. WEISS, F. E.: Note on the *Crataegomespilus* of Saujon. Mem. Manc. Lit. a. Phil. Soc. 47, 89 (1930).

42. WEISS, F. E.: The problem of graft hybrids and chimeras. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 3, 232 (1930).

43. WINKLER, H.: Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. dtsh. bot. Ges. 25, 568 (1907).

44. WINKLER, H.: *Solanum tubingenense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. dtsh. bot. Ges. 26, 595 (1908).

45. WINKLER, H.: Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Z. Bot. 1, 342 (1909).

46. WINKLER, H.: Über die Nachkommenschaften der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Z. Bot. 2, 1 (1910).

47. WINKLER, H.: Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. dtsh. bot. Ges. 28, 116 (1910).

48. WINKLER, H.: Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten. Jena 1912.

49. WINKLER, H.: Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzsber. physik.-med. Ges. Würzburg 95, 119 (1913).

50. WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417 (1916).

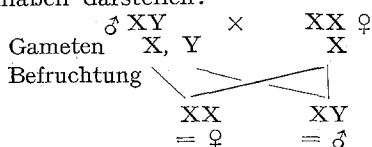
51. TYÖZYMBURÖ, TANAKA: Bizzarria-a clear case of periclinal-chimera. J. Genet. 18, 77 (1927).

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster i. W.)

## Syn-, pro- und metagame Geschlechtsbestimmung im Tierreich.

Von **Carl Koswig**.

In einem an dieser Stelle erschienenen Aufsatz über die Bedeutung des Y-Chromosoms im Tierreich sagten wir, die Mehrzahl der Tiere sei getrenntgeschlechtig, d. h. von jeder Art gibt es männliche und weibliche Individuen. Die etwa gleiche Zahl, in der Männchen und Weibchen auftreten, hängt meist mit der Existenz eines Geschlechtschromosomenmechanismus zusammen: Das eine Geschlecht ist heterogametisch, es besitzt ein X- und ein Y-Chromosom und bildet daher zwei Sorten von Keimzellen: solche in denen das X-Chromosom und ebenso viele, in denen das Y-Chromosom enthalten ist. Das andere Geschlecht ist homogametisch, es besitzt zwei X-Chromosomen und bildet nur eine Sorte von Keimzellen, die alle ein X-Chromosom enthalten. Schematisch kann man daher die Paarung von Männchen und Weibchen einer Art, bei der die Geschlechtsbestimmung durch einen Heterochromosomenmechanismus erfolgt, folgendermaßen darstellen:



Wir haben stillschweigend in unserem Schema das Männchen als heterogametisch angesehen, wie es ja tatsächlich in der Mehrzahl der bisher analysierten Fälle auch ist. Das Weibchen bildet lauter X-Eier, die Entscheidung darüber, ob sich aus einem von ihnen ein männlicher oder ein weiblicher Nachkomme entwickelt, wird erst in dem Moment gefällt, in dem sich der weibliche Vorkern mit seinem einen X-Chromosom mit dem vom väterlichen Spermium mitgebrachten männlichen Vorkern, der in 50% der Fälle ein X-, in 50% ein Y-Chromosom enthält, vereinigt. Im ersteren Fall entsteht eine XX-Zygote, also von weiblicher Konstitution, im letzteren Fall entwickelt sich das befruchtete Ei mit der männlichen Chromosomengarnitur XY. In allen Fällen, in denen die eine Sorte von Eiern, die ein homogametes Weibchen erzeugt, von zwei Sorten von Spermien des heterogameten Männchens befruchtet werden, wird im Moment der Befruchtung über das Geschlecht der Zygote entschieden. Wenigstens gilt das für den Normalfall, wenn die Entwicklung des unreifen Eies, seine Befruchtung und die Embryogenese unter den für die betreffende Art normalen Verhält-