

DER ZÜCHTER

4. JAHRGANG

JUNI 1932

HEFT 6

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin, Berlin-Dahlem.)

Hyazinthen und Tulpen.

(Sammelreferat¹.)

Von **Friedrich Brieger.**

Bei den Zwiebelgewächsen ist eine Anwendung der sonst üblichen genetischen Untersuchungen kaum ausführbar. Eine mendelistische Analyse stößt schon aus dem einfachen Grunde auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten, daß zur Aufzucht einer Generation vom Samen bis zur Blüte ein Zeitraum von zu etwa 7 Jahren erforderlich ist. Eine gründliche Untersuchung, die bis zur F_3 durchgeführt werden soll, verlangt also bereits den Zeitraum eines Menschenalters. Deswegen müssen bei der wissenschaftlichen Untersuchung und bei ihrer züchterischen Auswertung andere Wege eingeschlagen werden.

Besonders die cytologischen Untersuchungsmethoden haben hier sehr gute Dienste geleistet. Wir wissen jetzt, daß eine große Anzahl der heute kultivierten Hyazinthen nicht die normale diploide Chromosomenzahl (16 Chromosomen) besitzen, sondern polyploid sind. Diese polyploiden Formen verdrängen in steigendem Maße die alten, meist kleineren diploiden Ausgangsformen. Bei der Tulpe kennt man triploide Formen, wenn diese auch noch weniger verbreitet sind als die meist kultivierten diploiden Sorten.

Ein besonderes Problem für den Praktiker stellt die zunächst anscheinend recht strenge Periodizität der Zwiebelgewächse dar. Hier ist es durch Anwendung rein physiologischer Forschungsmethoden gelungen, den Ablauf des Entwicklungsganges so kennenzulernen, daß es auch dem Praktiker möglich ist, die Entwicklungsdauer der Hyazinthen oder Tulpen bis zur Blüte entsprechend seinen Wünschen weitgehend zu ändern, zu verlängern oder zu verkürzen.

Selbstparasterilität.

Die Vermehrung der Hyazinthen erfolgt vor allem auf ungeschlechtlichem Wege. Dies hat nicht nur darin seinen Grund, daß, wie schon erwähnt, die Aufzucht von Samen zu zeitraubend ist. Es kommt noch hinzu, daß alle bisher genauer untersuchten Hyazinthen niemals nach einer Selbstbestäubung Samen ansetzen, sondern nur nach Kreuzungen. Hierüber hat DE MOL

(1923) Untersuchungen angestellt. Der Unterschied zwischen einer Selbstbestäubung und einer Kreuzung ist immer ganz eindeutig. Nie fanden sich bei jenen gute keimfähige Samen.

Von Wichtigkeit für Theoretiker und Praktiker ist auch die Tatsache, daß die Knospensvarietäten, die durch einen Mutationsvorgang aus einer Stammform hervorgegangen sind und dann meist als besondere Sorten kultiviert werden, untereinander und mit ihren Stammformen ebenfalls kreuzungssteril sind. Die Mutation hat sich in diesen Fällen nur auf die morphologischen Merkmale wie Form der Zwiebel, Farbe der Blüten usw. oder auf die Anzahl der Chromosomen erstreckt, aber nicht auf die physiologischen Grundlagen der Selbstparasterilität.

DE MOL untersuchte ferner Kreuzungen zwischen diploiden und polyploiden Formen. Wie Abb. 1 zeigt, ist auch hier der Ansatz durchaus befriedigend. Es ist hierbei gleichgültig, ob die diploiden oder die polyploiden Individuen als Pollenlieferanten benutzt wurden. In diesem Punkte weichen die Hyazinthen von den meisten anderen Pflanzen ab, bei denen zwischen polyploiden Nachkommen und diploiden Stammeltern komplizierte Sterilitätsbeziehungen bestehen (vgl. BRIEGER 1930, S. 240—250).

Eine Entwicklung von Samen ohne jede vorausgegangene Befruchtung scheint bei den Hyazinthen und den diploiden Tulpen nicht vorzukommen. Eine Ausnahme macht nach DE MOL (1928) nur die triploide Tulpensorte *Pink Beauty*, bei der unter dem Einfluß ziemlich schwerer Eingriffe zur Erzielung einer frühen Blüte 25 mal Kapseln ohne jede Befruchtung auftraten. Die Samen schienen normal und waren keimfähig.

Verbreitung der Polyploidie.

Die Grundzahl beträgt bei den Hyazinthen 8 Chromosomen, von denen immer 2 sehr kurz sind, 2 mittellang und 4 sehr lang, wie von verschiedenen Autoren festgestellt wurde. Die diploiden Sorten enthalten also immer je zwei dieser Chromosomen, im ganzen also 4 kurze — 4 mittlere — 8 sehr lange. Hierher gehören

¹ Unter Benützung eigener unveröffentlichter cytologischer Beobachtungen.

von den holländischen untersuchten Sorten: *Homerus*, *Baron van Tyll*, *l'Amie du Coeur*, drei Sorten, die schon seit 1846 nachweislich in Kultur sind, und unter den neueren Formen *Veronica*, *Albion*, *Prolifera Monstrosa*, *Uncle Tom*, *Othello*, *Maria Catharina* syn. mit *Robert Steiger*, *Roi des Belges*, *General Pelissier*, *Flevo*, *Gertude*, *Yellow Hammer*, *Marchioness of Lorne*, *Daylight*, *Flora*, *King Hakon* (vgl. DE MOL 1921, S. 91).

Hypotriploide Formen:

	Chromosomen	Davon sind:		
		kurze	mittlere	lange
<i>Van Speyk</i> . . .	21	5	6	10
<i>Nimrod</i>	19	4	6	9
<i>Rosea maxima</i> . .	20	5	5	10
<i>L'Ordre Parfait</i> .	22	5	6	11
<i>City of Harlem</i> . .	23	5	5	13

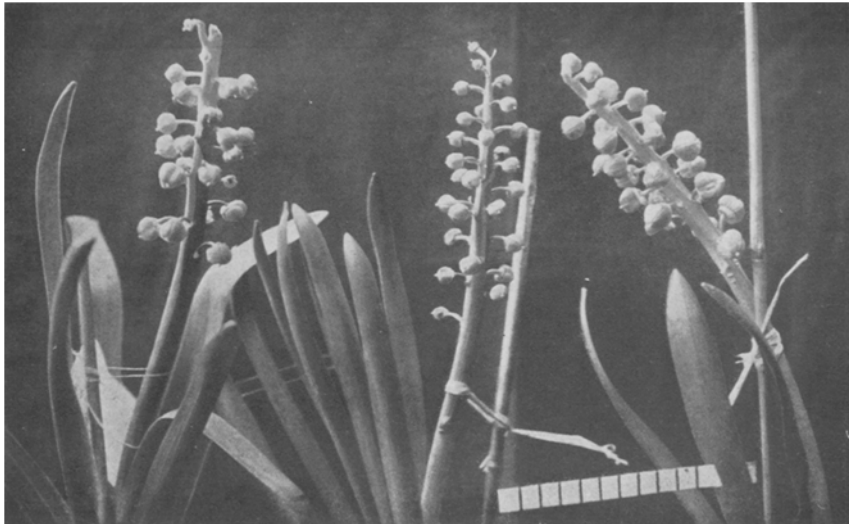


Abb. 1. Fruchtstand der Hyazinthen *L'Innocence* (27 Chromosomen, links), *Generaal de Wet* (24 Chromosomen, Mitte) und *Blancheur à Merveille* (rechts), alle bestäubt mit Pollen von *Général Pelissier* (16 Chromosomen) (nach DE MOL 1923).

Triploid sind die folgenden Sorten: *Gigantea rose*, *King of the Blues*, *Lady Derby*. Hier ist der haploide Satz also dreimal vorhanden: 6 kurz — 6 mittel — 12 lang.

Hypertriploide Formen:

	Chromosomen	Davon sind:		
		kurze	mittlere	lange
<i>L'Innocence</i> . . .	27	8	8	11
<i>Cardinal Wiseman</i>	27	7	8	12
<i>Garrik</i>	28	7	6	15
<i>La Grandesse</i> . . .	28	7	6	15
<i>Totila</i>	30	7	8	15

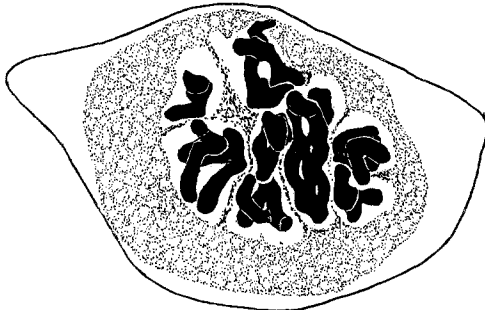


Abb. 2. Metaphase der I. Reifeteilung einer Pollenmutterzelle der triploiden Hyazinthe *King of the Blues* (Original).

Eine größere Sortenzahl zeigt schließlich gebrochene Vielfache der Grundzahl, und zwar handelt es sich hierbei sowohl um hypotriploide als auch um hypertriploide Zahlen, wie die folgende Zusammenstellung nach DE MOL (1921, S. 92) zeigt:

Danach kommen die Zahlen bis dicht an die tetraploide heran ($8_k + 8_m + 16_l = 32$), ohne diese zu erreichen.

Der Nachweis, daß es sich bei diesen Formen wirklich um echte polyploide Formen handelt, läßt sich auf zwei Wegen erbringen, durch Beachtung der Form und Länge der Chromosomen und ferner durch das Studium der Paarungsverhältnisse in den Reifeteilungen.

An sich wäre es denkbar, daß eine Vermehrung der Chromosomenzahl durch Fragmentation, d. h. also durch ein Zerbrechen der einzelnen Chromosomen des haploiden Satzes zustande gekommen wäre. Dann müßten aber die Chromosomen um so kleiner werden, je zahl-

reicher sie sind. Das ist aber nicht der Fall. Wie die Untersuchungen immer wieder gezeigt haben, wiederholen sich bei den diploiden und triploiden Formen die drei Chromosomentypen kurz, mittel und lang mit der erwarteten Häufigkeit. Auch bei den aneuploiden Sorten treten diese Grundformen wieder auf, wenn auch hier die Zahl schwankt. Bei dieser Sortengruppe wäre also eine Fragmentation denkbar, etwa daß aus einem langen Chromosom ein mittleres und ein kurzes entstanden wäre. Die Vermehrung der Anzahl der langen Chromosomen über die diploide hinaus zeigt aber, daß zum mindesten bei diesen echte Polyploidie vorliegt.

Der ganz eindeutige Nachweis der Polyploidie läßt sich aber nur durch das Studium der Reifeteilungen erbringen. Hier paaren sich ja in der Regel homologe Chromosomen. In der Meiose der diploiden Sorten finden wir daher immer 8 Paare oder Gemini. Bei den höher chromosomen Formen müssen dann auch Gruppen mit mehr als drei Chromosomen auftreten. Das ist auch der Fall, wie die Untersuchungen einer Reihe von Forschern gezeigt haben (BELLING, NEWTON & DARLINGTON, BRIEGER unveröffentlicht). Abb. 2 zeigt das charakteristische Bild der Metaphyse der ersten Reifeteilung der Pollenmutterzellen der triploiden *King of the Blues*. Das Bild läßt auch erkennen, daß — wie ja allgemein bei allen Pflanzen — niemals mehr als 2 Chromosomen auf einmal an einer Stelle miteinander in Verbindung treten können. Man sieht zunächst die 8 Gruppen

gepaarter Chromosomen verschiedener Größe. In jeder Gruppe sind 3 Chromosomen vereint, wenn sie auch infolge von Überlagerungen nicht alle immer deutlich zu sehen sind, da sie sich oft überlagern. Die einzelnen Chromosomen sind

umeinander gewunden, wobei immer nur je 2 Chromosomen einer Gruppe auf einmal miteinander in Berührung treten.

Die Verteilung der Chromosomen in der Re-

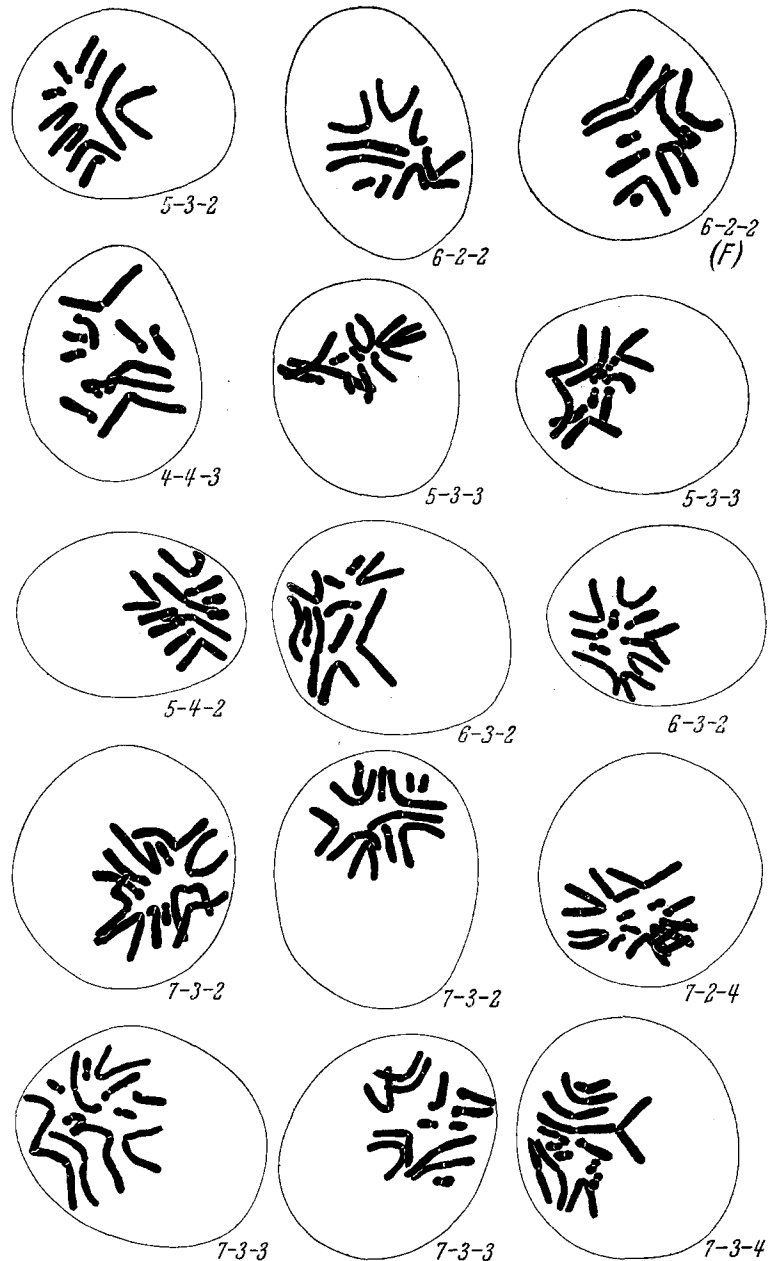


Abb. 3. Fünfzehn Pollenkörner der triploiden Hyazinthe *Lady Derby*. Metaphasen der ersten Teilung des Pollenkernes. Neben jedem Bild die Anzahl der langen, mittleren und kurzen Chromosomen. Bei dem dritten Pollenkern ist außerdem ein Fragment (F) vorhanden (nach BELLING 1924).

duktionsteilung ist bei den diploiden Formen immer normal, so daß 4 Tochterzellen mit je 8 Chromosomen entstehen. Bei allen anderen Formen kommen dagegen unregelmäßige Zahlen zustande. Bei den polyvalenten Chromosomen-

gruppen, wie sie hier vorliegen, geht ja immer je ein Chromosom nach dem einen Spindelpol, ein zweites nach dem anderen, während die übrigen dem Zufall gemäß verteilt werden. Deshalb schwanken die Chromosomenzahlen der Geschlechtszellen in weiten Grenzen. Gehen bei einer Triploiden alle diese überzähligen Chromosomen zufällig nach dem einen Pol und keines nach dem anderen, so resultiert auf der einen Seite eine Tochterzelle mit der haploiden Chromosomenzahl 8, auf der anderen eine solche mit der diploiden 16. BELLING (1924) fand in 15 Pollenkörnern die folgenden Chromosomenzahlen: dreimal 10, sechsmal 11, zweimal 12, dreimal 13 und einmal 14 (Abb. 3). Daraus folgt, daß diese polyploiden Formen niemals samenbeständig sein können.

Auf diesen Punkt muß der Züchter naturgemäß besonders achten, wenn er durch Kombinationszüchtungen sein Material verbessern will.

Während unter den in Holland gezogenen Hyazinthen sich sehr viele polyploide finden, sind *Hyacinthus orientalis albus* (*Romaine blanche*) und die in Italien kultivierten Sorten nach DE MOL alle normal diploid ($2n = 16$).

Bei den Tulpen beträgt die haploide Grundzahl 12, und zwar finden sich hier 6 kurze und 6 lange Chromosomen. DE MOL fand nur wenige triploide Varietäten, wie *Pink Beauty*, *Kaiserskroon* (1930).

Die Bestimmung der Chromosomenzahl kann natürlich mit Sicherheit nur in denjenigen Stadien erfolgen, in denen die Chromosomen deutlich sichtbar sind. DE MOL hat in einer Reihe von Arbeiten versucht, zahlenmäßige Beziehungen zwischen der Nukleolenzahl in den Ruhekernen und der Chromosomenzahl festzustellen¹. Im großen ganzen entspricht der Anwesenheit jeden Chromosomensatzes auch je ein Nucleolus in den Ruhestadien. Die Ausnahmen, die hierbei vorkommen und sich vor allem bei den aneuploiden Formen einstellen, finden vielleicht eine Erklärung durch die neuen Untersuchungen von HEITZ (1931), nach denen bestimmte Beziehungen nicht zwischen den ganzen Chromosomensätzen und den Nukleolen bestehen, sondern zwischen einzelnen bestimmten Chromosomen und den Nukleolen. Ein Rückschluß an der Nukleolenzahl auf die gesamte Chromosomenzahl ist daher kaum zulässig.

¹ Auf die spekulativen Betrachtungen DE MOLs über die Bedeutung des Nucleolus, die bisher der experimentellen Grundlage entbehren, kann hier nicht eingegangen werden.

Entstehung der Heteroploidie.

Eine Veränderung der Chromosomenzahl kann auf zwei verschiedenen Wegen zustande kommen. Es können entweder Störungen einer gewöhnlichen somatischen Mitose die Ursache sein oder Störungen im Ablauf der Reifeteilungen. Beide Möglichkeiten scheinen bei den Zwiebelgewächsen verwirklicht zu sein.

Störungen der somatischen Teilungen wurden von DE MOL (1927) in Wurzelzellen der diploiden Tulpe *Murillo* und bei der triploiden Hyazinthe *GrandMaitre* festgestellt. In beiden Fällen wurden einzelne Zellen beobachtet, die ein Chromosom zu wenig hatten. Dieses eine Chromosom muß also irgend einmal bei einer Teilung eliminiert worden sein. Auch in den Sprossen dürfte ein solcher Eliminationsvorgang gelegentlich auftreten. Bei der triploiden Hyazinthe *King of the Blues* mit 24 Chromosomen sind auf diese Weise als Knospenmutationen neue Zwergsorten entstanden mit nur 18 bzw. 23 Chromosomen (1927) (vergl. Abb. 7).

Es handelte sich bisher nur um ein Verlorengehen von Chromosomen. Das Gegenstück, Vermehrung der Anzahl, muß aber auch vorkommen, wenn ein solcher Vorgang bisher auch bei Hyazinthen oder Tulpen nicht beobachtet worden ist. Dagegen fand DE MOL „somatische Variationen“ bei den Bastarden von Narzissen (*N. pseudonarcissus* × *N. poeticus*) mit erhöhter Chromosomenzahl. Die Bastarde selbst besitzen 14 Chromosomen, die neu entstandenen tetraploiden Formen dagegen 28. Da in den meisten Fällen die Chromosomenzahl der Geschlechtszellen bei Tetraplonten variiert, aber im Durchschnitt doch die diploide Zahl besitzt, so kann man aus der Selbstung oder Kreuzung von Tetraplonten untereinander und durch Kreuzung von Tetraplonten mit diploiden Sorten sämtliche Chromosomenzahlen in der Nachkommenschaft erhalten, die zwischen der diploiden Zahl als unterer und der tetraploiden Zahl als oberer Grenze liegen. Innerhalb gewisser Grenzen wäre sogar ein Überschreiten oder ein Unterschreiten dieser Grenzen denkbar.

Wir sehen, daß die bisher vorliegenden wissenschaftlichen Untersuchungen einen Weg gezeigt haben, wie der Praktiker auch bei den Zwiebelgewächsen eine Züchtungsarbeit zum Zwecke neuer polyploider Sorten durchführen kann. Er muß in großem Maße die immer wieder als Knospenmutationen auftretenden Abaranten aufzuziehen und zur Weiterarbeit verwenden.

Störungen der Meiose treten leicht auf, und zwar nach den Untersuchungen DE MOLs be-

sonders nach Behandlung der Zwiebeln kurz vor oder auch während der Reifeteilungen mit extremen Bedingungen, wie hohe oder tiefe Temperatur, Röntgenstrahlen u. a. m. Allerdings hat DE MOL hier nur das Ergebnis, das Auftreten von Pollenkörnern mit erhöhter Chromosomenzahl feststellen können, er konnte jedoch nicht den Entstehungsmodus klarstellen. Bei diesen Experimenten ist es besonders auffallend, daß neben normalen haploiden Pollenkörnern nach entsprechender Behandlung auch diploide und sogar tetraploide Körner auftreten (Abb. 4).

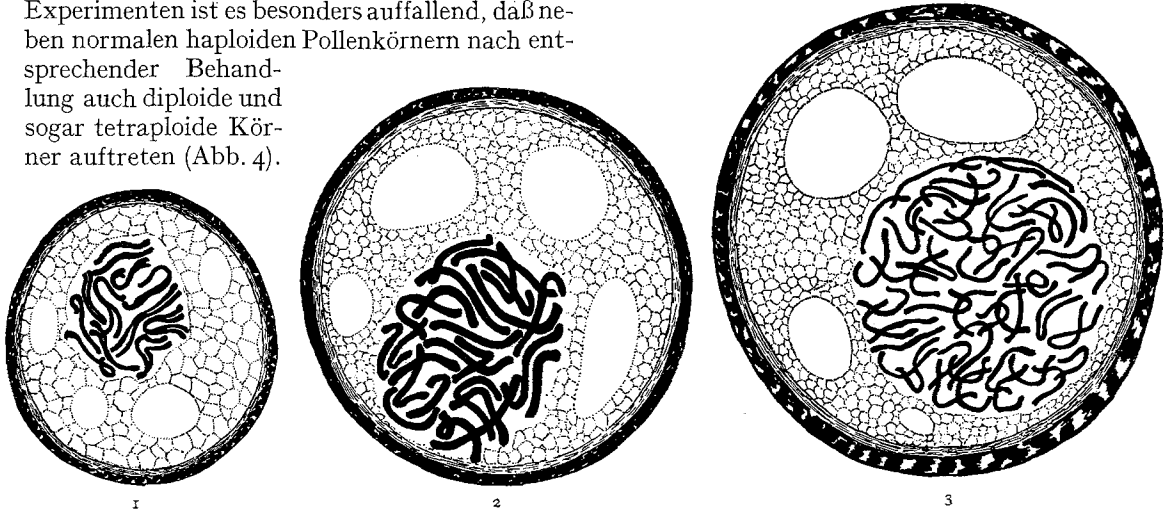


Abb. 4. Pollenzellen von *Tulipa suaveolens* White Duc maxima während der ersten vegetativen Teilung: 1 ein haploides Pollenkorn, 2 ein diploides und 3 ein tetraploides Korn (nach DE MOL 1928).

Die Frage, welche Vorgänge im einzelnen für die Vermehrung der Chromosomenzahl verantwortlich gemacht werden müssen, ist noch nicht ganz klar. Das Auftreten diploider, also unreduzierter Pollenkörner ist leicht möglich, wenn eine der beiden Reifeteilungen dadurch rückgängig gemacht wird, daß nicht zwei getrennte Tochterkerne entstehen, sondern nur ein großer Kern. Diese Verhältnisse sind in Abb. 5 schematisch wiedergegeben. Fig. 1 zeigt das Endstadium der ersten Reifeteilung, wobei angenommen wurde, daß 4 Gemini vorhanden waren, von denen je 4 Paarlinge nach jedem Pol in die Tochterkerne gelangt sind. Wenn eine Kernmembran aber alle Chromosomen einschließt, dann entsteht ein Kern mit 8 Chromosomen (Fig. 1 b), also mit der diploiden, unreduzierten Zahl. Fig. 3 a zeigt das Ende beider Reifeteilungen bei vollkommen normalem Ablauf. Durch die nochmalige Teilung der in Fig. 1 a gezeichneten Chromosomen und ihre Verteilung aus 2 Tochterkernen auf je 2 Einzelkerne sind 4 Kerne mit der haploiden Chromosomenzahl entstanden. Wenn aber in der II. Reifeteilung an Stelle der beiden Einzelkerne ein großer Restitutionskern entsteht, dann erhalten wir, was die Anzahl der Chromosomenzahl anbelangt, das gleiche Ergebnis wie vorher nach einem

Restitutionsvorgang in der I. Teilung: es entstehen Kerne und damit Pollenkörner mit der unreduzierten Chromosomenzahl. Die dritte Entstehungsmöglichkeit unreduzierter Kerne, die in Fig. 2 a und 2 b angedeutet ist, Verschmelzung der Spindeln der II. Reifeteilung, die sich bei vielen Pflanzen einstellt, kann bei den Zwiebel-

gewächsen nicht vorkommen, da hier regelmäßig nach der I. Teilung zwischen den beiden Tochterzellen eine Membran gebildet wird, so daß die II. Teilungen in getrennten Zellen ablaufen.

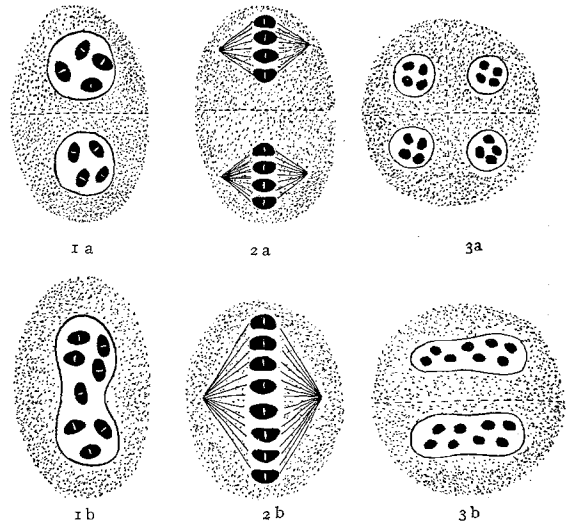


Abb. 5. Schematische Darstellung der drei Möglichkeiten der Entstehung unreduzierter Pollenkörner, 1 durch Restitution nach der I. Reifeteilung, 2 durch Verschmelzen der II. Spindeln, 3 durch Restitution nach der II. Reifeteilung (Original).

In den beiden hier in Frage kommenden Fällen handelt es sich im Grunde genommen

immer um den gleichen zellphysiologischen Vorgang. Die Teilung der Chromosomen erfolgt in ganz normaler Weise, aber ihre Verteilung auf 2 Tochterkerne wird dann nicht zu Ende geführt. Daß tatsächlich Störungen des Verteilungsvorganges sich bei den Hyazinthen oder Tulpen finden, ist mehrfach beschrieben worden. Es handelt sich hierbei wohl immer darum, daß zwar zwei Tochterkerne entstehen, aber einzelne Chromo-

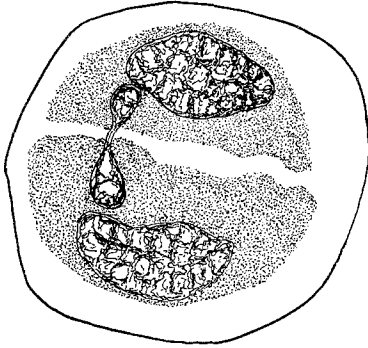


Abb. 6. Bildung einer Kernbrücke nach der I. Reifeteilung in einer Pollenmutterzelle der Hyazinthe *King of the Blues* (Original).

somen nicht schnell genug an die Pole gewandert sind und deshalb nicht in die Tochterkerne einbezogen werden konnten. Es entstehen dann Kernbrücken oder einzelne überzählige Kerne zwischen den beiden eigentlichen Tochterkernen. Handelt es sich hierbei um das Ende der 1. Reifeteilung, dann wird aber nach den bisherigen Untersuchungen trotzdem die Trennungswand gebildet. Durch ein Loch in dieser Wand geht dann der Kern, sicher wohl überzogen von einer dünnen Plasmaschicht von einer Tochterzelle zur anderen (Abb. 6). Zur Entstehung diploider Verschmelzungskerne ist es hier notwendig, daß nicht nur der Verteilungsprozeß gestört ist, so daß nur je ein Restitutionskern resultiert, sondern daß auch die Membranbildung ganz unterbleibt.

Etwas schwieriger ist die Entstehung tetraploider Kerne zu erklären. Man muß mit DE MOL annehmen, daß hier sowohl die Chromosomenteilung in der I. wie auch in der II. Teilung regulär durchgeführt ist, aber nicht ihre Verteilung auf Tochterkerne. Anstatt daß damit 4 Kerne mit der haploiden Chromosomenzahl entstehen, muß durch einen doppelten Restitutionsvorgang nur ein Kern mit der vierfachen, also tetraploiden Zahl gebildet werden. Beobachtet ist allerdings ein solcher zweimaliger Restitutionsvorgang bisher noch nicht.

Infolge gewisser Besonderheiten des Teilungsablaufes bei den meisten Liliaceen kann das gleiche Ergebnis aber auch auf anderem Wege

erreicht werden. Während bei den meisten Pflanzen in der I. Reifeteilung ganze Chromosomen getrennt werden und in der II. dann die Längshälften oder Chromatiden, ist die Trennung der Chromatiden bei den Hyazinthen z. B. bereits in der 1. Teilung durchgeführt. An Stelle von 2 Chromosomen, bei denen der Längsspalt für die II. Teilung höchstens angedeutet ist, finden wir hier in der 1. Metaphase bereits 4 Chromosomen in jedem „Geminus“ deutlich getrennt. Höchstens an der Anheftungsstelle der Spindelfasern hängen die Chromatiden noch paarweise zusammen. Die II. Teilung der Chromosomen ist also hier bereits vorweggenommen und erfolgt gleichzeitig oder doch fast gleichzeitig mit der I. Die Verteilung der Chromosomen in der 1. Anaphase erfolgt aber ganz normal, indem von den je 4 Chromatiden bei Diplonten immer je 2 zusammenbleiben und auf die Tochterkerne verteilt werden, die dann also „diploid“ sind, bis durch die Verteilung der Chromatiden in der 2. Teilung endgültig die zahlenmäßige Reduktion auf die haploide Chromosomenzahl durchgeführt ist.

Bei den Hyazinthen und Tulpen können wir also sagen: In der Metaphase der 1. Reifeteilung finden wir tatsächlich bei diploiden Formen die tetraploide Chromosomenanzahl in der Äquatorialebene versammelt. Erst von der I. Telophase bis zur II. Metaphase sind in jedem Tochterkern die diploiden Zahlen, in der II. Telophase und im fertigen Pollenkern schließlich die haploide Anzahl zu finden.

Wenn also die Entstehung polyploider Pollenkörner durch Störungen der Meiose erfolgt, dann entstehen diese:

a) durch Restitution in I. und nachfolgender II. Teilung oder durch Normalverlauf in I. und Restitution in II. diploide Pollenkörner,

b) durch Restitution in I. und Ausfall von II. oder durch doppelte Restitution in I. und II. tetraploide Pollenkörner.

Diese Störungen treten unter normalen Umweltsbedingungen nicht oder kaum auf. Wir erwähnten schon, daß extreme Außenbedingungen erst wirksam sind. Eine genauere Präzisierung dieser Bedingungen in einer Form, die ihre Anwendungen dem Praktiker möglich macht, kann aber noch nicht erfolgen. Es liegen erst mehr gelegentliche, nicht ganz systematisch durchgeführte Versuche von DE MOL vor.

Für den Praktiker ergeben sich aus diesen Ausführungen 2 Schlußfolgerungen:

1. *Polyploidie hat bei der Zucht der Zwiebelgewächse (wie ja auch bei den meisten anderen Kulturpflanzen) bereits in der Vergangenheit, in*

der Periode der nicht wissenschaftlich fundierten Züchtung, eine wichtige Rolle gespielt, und

2. durch die rein wissenschaftliche Arbeit sind zum mindesten Ansätze gegeben, wie auch der Praktiker zielbewußt polyploide Formen erzeugen kann.

Knospenmutationen.

Das Auftreten spontaner Knospenvariationen, die sich dann als konstant erwiesen haben, ist bei Hyazinthen und Tulpen schon oft gefunden worden und hat teilweise zur Züchtung neuer Sorten geführt.

Der Gedanke liegt nahe, daß es sich hierbei um das Auftreten neuer Chromosomenzahlen und damit genetisch neuer Chromosomenkombinationen handelt. Nach den Untersuchungen von DE MOL ist das aber meistens nicht der Fall. Nur in einigen Fällen (1927) waren offenbar durch den Verlust einiger Chromosomen Pflanzen entstanden, die ausgesprochenen Kümmerwuchs zeigten und als *Zwerg I (dwarf I)* und *II* bezeichnet wurden (Abb. 7). Die Chromosomenzahl betrug 18 bzw. 21 Chromosomen, während die Stammform *King of the Blues* 24 Chromosomen besitzt (Abb. 8). Ob die Ausbildung dieser Zwerge durch die neue Chromosomenkonstellation bedingt war oder ob gleichzeitig mit der Änderung der Chromosomenzahl auch andere genotypische Veränderungen eingetreten waren, kann nicht entschieden werden.

Alle übrigen neu aufgetretenen Variationen, die sich bei vegetativer Vermehrung als konstant erwiesen, zeigen die gleiche Chromosomenzahl wie die Stammform.

Das ist um so auffallender als hierunter auch Änderungen der Größe zu rechnen sind. In Abb. 9 und 10 ist eine blühende Pflanze bzw. eine Zwiebel von *Grand Maitre* abgebildet und daneben eine andere ihrer Knospenvariation *Grand Maitre Giganteus*. Beide Pflanzen sind durch die gleiche Chromosomenzahl charakterisiert (Abb. 11).

Die Variationen erstrecken sich auf die verschiedensten Merkmale. Besonders häufig sind Änderungen der Blütenfarbe; aber auch Varia-

tionen der Form der Blüte, Blütenfüllung, Form und Größe des Blütenstandes, Form und Größe der Zwiebel sind für den Praktiker von Bedeutung. Eine ins einzelne gehende Besprechung dieser vielen Variationen würde hier zu weit führen. Erstaunlich ist aber ihre relative Häufigkeit. So sind von der ungefüllten Tulpe *La Reine* mehr als 50 Knospenvariationen und von der gefüllten Tulpe *Murillo* mehr als

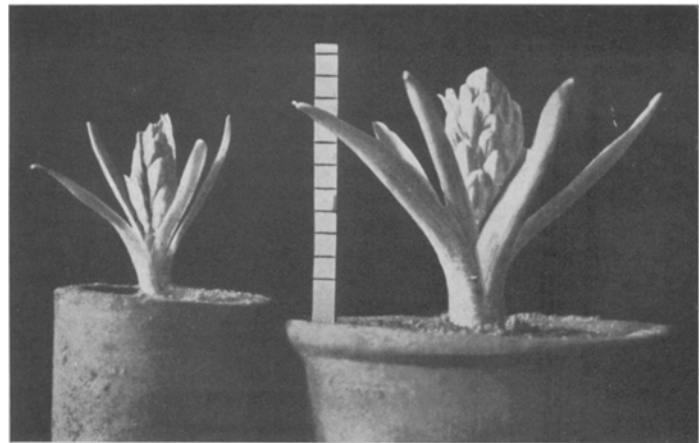
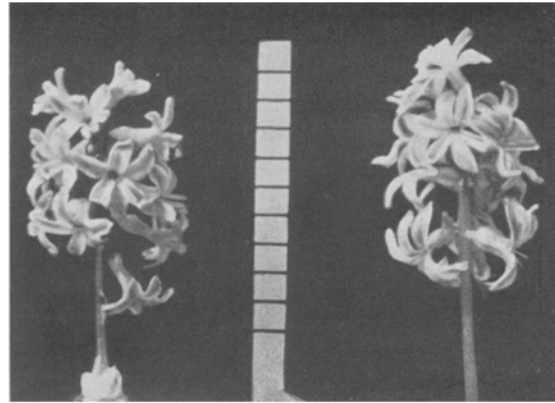


Abb. 7. 1 und 3 Blütenstand und Trieb der kräftigsten Pflanze des Zwerges I, einer Varietät der triploiden Hyazinthe *King of the Blues*, 2 und 4 zum Vergleich ein schwacher Blütenstand und Trieb der triploiden Varietät *Queen of the Pinks* der gleichen Stammart (nach DE MOL 1927).

40 bekannt. Ein Unterschied in der Häufigkeit der Variationen bei den diploiden und heteroploiden Hyazinthen scheint nicht zu bestehen.

DE MOL hat versucht, das Auftreten von Knospenvariationen künstlich auszulösen. Eine

Häufung trat nach Ausbohren oder Ausschneiden des Gipfeltriebes ein. Hierbei handelt es sich aber wohl nicht um eine eigentliche Vermehrung

Um was für Vorgänge in genetischem Sinne es sich bei diesen Variationen handelt, die sich ja nach ihrem erstmaligen Auftreten als konstant

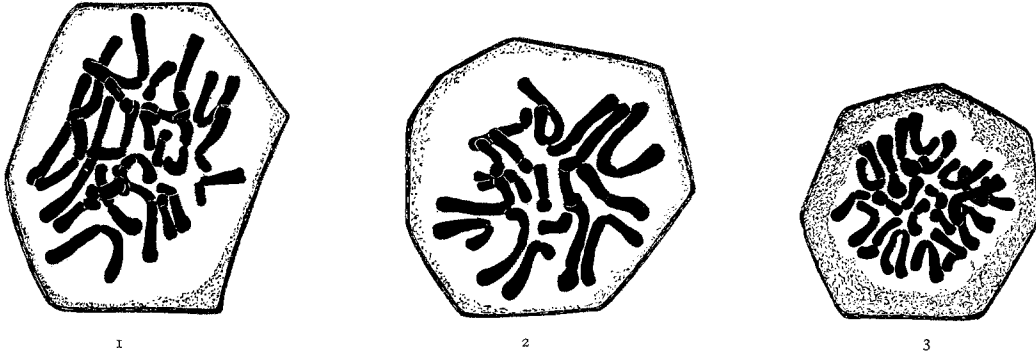


Abb. 8. Metaphasen somatischer Teilungen aus der Wurzelspitze der triploiden Hyazinthe *King of the Blues* ($2n = 121 + 6m + 6k$) (Fig. 1) und ihren beiden Varietäten Zwerg I mit 18 Chromosomen (Fig. 2) und Zwerg II mit 21 Chromosomen (Fig. 3) (nach DE MOL 1927).

der Variationsrate, sondern nur darum, daß die Nebenknospen, die wohl an sich zu Variationen neigen, zum Austreiben gebracht werden.

erwiesen haben, ist noch ganz unbestimmt. Es könnte sich um echte Mutationen eines oder mehrerer Gene handeln. Es könnte sich auch um den Verlust kleiner Chromosomenstücke mit den darin enthaltenen Genen handeln. Es wird schwierig sein, ohne das Kreuzungsexperiment mit anschließender mendelistischer Analyse hierüber Klarheit zu gewinnen. Bis dahin sind wohl alle Betrachtungen hierüber verfehlt. Auch über die Berechtigung der Spekulationen DE MOLs (Ind. 1931) läßt sich kaum etwas aussagen, ehe man nicht eine etwas sichere Grundlage hat.

Bevor man daran wird gehen können, die Methoden zur Auslösung der Knospenvariationen auf künstlichem Wege auch praktisch auszuwerten, sind wohl noch ausgedehntere wissenschaftliche Versuche notwendig.

Entwicklungsphysiologische Untersuchungen.

Aus den vorhergehenden Ausführungen geht bereits hervor, wie wichtig es für den Praktiker ist, die für den Entwicklungsablauf der Zwiebelgewächse notwendigen Zeiten genau zu kennen und wenn möglich experimentell variieren zu können. Zu Versuchen, die Chromosomenzahl durch Störungen der Reifeteilungen zu ändern, ist es notwendig, den Zeitpunkt der Reifeteilungen zu kennen. Ähnliches gilt auch für die Hervorrufung von Knospenvariationen. Bei den meisten Pflanzen läßt sich ja eine Kontrolle des Entwicklungsganges leicht durchführen. Anders dagegen bei den Zwiebelgewächsen, bei denen der wichtigste Teil des Entwicklungsablaufes innerhalb der Zwiebel erfolgt, wo er nicht so leicht kontrolliert werden kann. Hier



Abb. 9. Blütenstände der Hyazinthe *Grand Maître* (rechts) und ihrer gleichchromosomigen Varietät *giganteus* (links) (nach DE MOL 1921).

Außerdem erzeugte Röntgenbestrahlung mit einer bestimmten Dosis ein Auftreten abweichend gefärbter Sektoren. Aber auch hier fehlen noch ins einzelne gehende Versuche.

haben die Untersuchungen holländischer Wissenschaftler von BLAAUW und seinen Mitarbeitern wichtige Fortschritte gebracht, wichtig sowohl für den Praktiker wie für den Theoretiker.

Ganz allgemein lassen sich bei der Knospentwicklung 3 Perioden unterscheiden: 1. die Periode der Blattbildung, 2. die der Blütenbildung, die meist innerhalb der Knospe erfolgen und insbesondere bei den Zwiebelgewächsen im Innern der Zwiebeln, und 3. die Streckungsperiode. Bei den Zwiebelgewächsen ist die letztere in unserem Zusammenhange verhältnismäßig ohne Interesse.

In allen 3 Perioden ist die Entwicklung vor allem von der Temperatur abhängig. Es zeigt sich, daß bei einer mittleren Temperatur die Entwicklung sehr rasch vor sich geht, und daß die Geschwindigkeit um so mehr abnimmt, je weiter wir uns von diesem Optimum entfernen. Höhere und tiefere Temperaturen wirken in gleicher Weise hemmend. In den extremen Grenzfällen kann man die Blütenbildung ganz unterbinden, und zwar in einem Temperaturbereich, der auf die Lebenstätigkeit noch nicht tödlich wirkt. Die optimalen Temperaturbedingungen für die drei Entwicklungsphasen sind nicht gleich hoch, und ändern sich auch mit fortschreitender Entwicklung innerhalb der einzelnen Phase. So liegt das Optimum für die Entwicklung der Blütenanlagen der Darwintulpen bei etwa 17—20°C, bei Hyazinthen bei etwa 25°C. Das Optimum der anschließenden Streckungsphase liegt dagegen erheblich tiefer, und zwar bei den Tulpen bei etwa 9°C, bei den Hyazinthen bei etwa 13°C. Wenn also bei uns etwa im Sommer die Bedingungen optimal für die Entwicklung der Blütenanlagen sind, muß danach zwangsläufig eine Ruheperiode einsetzen, weil diese hohen Temperaturgrade für die Streckungsperiode bei weitem nicht mehr optimal sind. Das Optimum der Streckungsphase ist nicht dauernd so tief gelegen, sondern verschiebt sich allmählich und liegt zur Zeit, wenn die Streckung so weit gediehen ist, daß die Sproßspitzen aus der Erde ragen, bei etwa 20°C.

Die Lage der Optima einerseits, der Verlauf der jährlichen Temperaturkurve in unseren Breiten andererseits sind so abgestimmt, daß zwangsläufig eine zwölfmonatige Periodizität resultiert. Der Experimentator hat es jedoch in der Hand, diesen Rhythmus auf Grund unserer Kenntnis der Lage der Temperaturoptima und -minima abzuwandeln.

Durch dauernde Anwendung optimaler Bereiche kann die Entwicklung außerordentlich

gefördert werden. Allerdings ist unter den bisher versuchten Bedingungen die kürzeste Zeit 8 Monate. Auf der anderen Seite kann durch Schaffung der extremen Temperaturen die Entwicklung abgestoppt werden, ohne daß eine

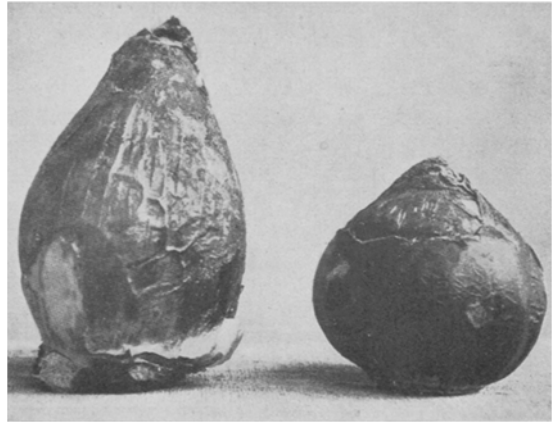


Abb. 10. Zwiebeln von *Grand Maître* (rechts) und der gleichchromosomigen Varietät *giganteus* (links) (nach DE MOL 1921).

Schädigung eintritt. Um diese ganz zu vermeiden, hat es sich am besten herausgestellt, tiefe Temperaturen am Ende der ersten Entwicklungsphase anzuwenden, also wenn die Blatt-

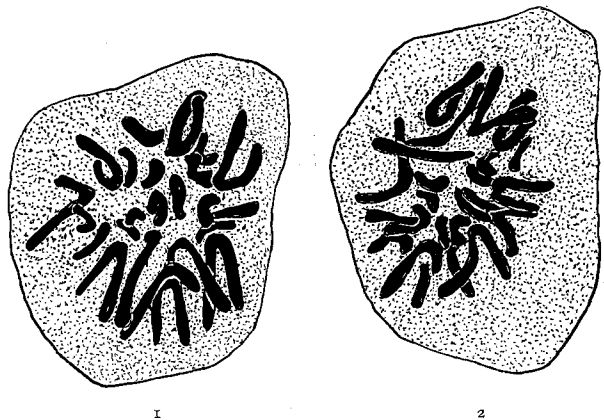


Abb. 11. Metaphasen aus der Wurzelspitze der Hyazinthe *Grand maître* (1) und ihrer gleichchromosomigen Varietät *giganteus* (2) (nach DE MOL 1921).

anlagen schon entstanden sind, aber die Bildung der Blütenanlagen noch nicht eingesetzt hat. Welche Verschiebungen sich auf diesem Wege erreichen lassen, zeigt Abb. 12 sehr deutlich.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß betreffs der Lage der Optima sicherlich Speziesunterschiede und wahrscheinlich auch Sortenunterschiede eine Rolle spielen können. Das zeigen ja bereits die oben gegebenen Zahlen über die Unterschiede zwischen Tulpen und Hyazinthen.

Aus diesen auch entwicklungsphysiologisch sehr wichtigen Untersuchungen, die hier nur in aller Kürze gestreift werden konnten, ergeben sich für den Praktiker die folgenden wichtigen Konsequenzen:

Wenn der Züchter beabsichtigt, etwa zur Erhöhung der Knospenvariabilität oder zur Störung der Reifeteilungen mit dem Ziele, polyploide Formen zu züchten, in einem bestimmten Entwicklungsstadium bestimmte äußere Einflüsse auf die Zwiebeln einwirken zu

Abschluß.

In den vorhergehenden Ausführungen habe ich immer besonderes Gewicht auf die praktischen Ergebnisse der zunächst rein wissenschaftlichen Arbeit gelegt. Gerade die Studien an Hyazinthen und Tulpen — beides Pflanzen, die im Handel Hollands eine besondere Rolle spielen und die auch von holländischen Forschern besonders untersucht worden sind — haben zweifellos praktisch wichtige und damit auch finanziell wichtige Ergebnisse gebracht.

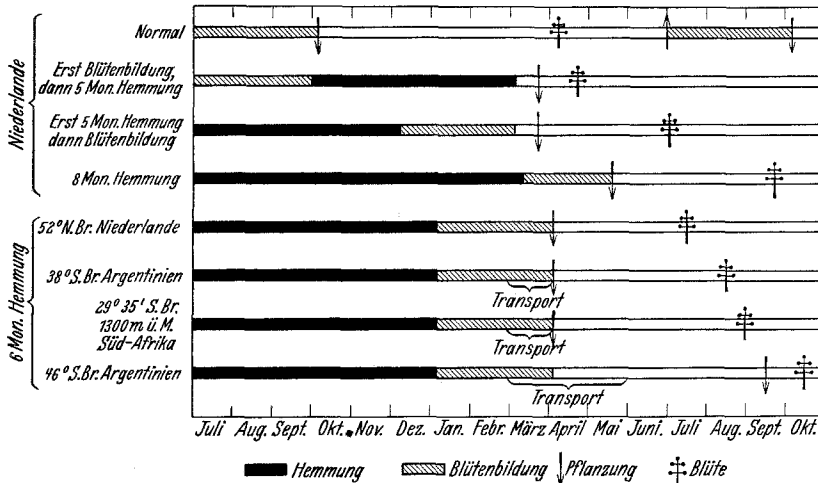


Abb. 12. Schema der Beeinflussung des Entwicklungsablaufes bei Hyazinthen (nach BLAAUW, LUYTEN und HARTSEMA 1930).

lassen, so ist er jetzt dazu in der Lage. Er kann durch die Wahl der Temperatur die Entwicklungsgeschwindigkeit in gewisser Weise steuern, so daß er ungefähr weiß, in welcher Entwicklungsphase sich die Gewebe im Innern der Zwiebel befinden, ob die Axillarknospen schon gebildet sind, ob die Blütenanlagen schon fertig gestellt sind. Ohne diese Kenntnis würde er ja ganz im dunkeln tappen und nicht wissen, wann die Organe in den Zwiebeln im richtigen Stadium sind.

Für die Anzucht sofort blühfähigen Materials ist die Kontrolle des Entwicklungsganges naturgemäß auch sehr wichtig. Der Züchter kann bei entsprechender Vorarbeit blühfähige Zwiebeln fast jederzeit zur Verfügung haben. Die Abkürzung der Entwicklungsdauer von 12 auf 8 Monate hat für unser Klima keine Bedeutung, weil dann — im Herbst also — bei uns nicht die günstigen Bedingungen zum Austreiben, d. h. für die Streckungsperiode herrschen. Aber es ist damit (vergl. Abb. 11) die Möglichkeit zum Export von Zwiebeln in die südliche Hemisphäre gegeben, in der dann gerade die richtige Temperatur herrscht.

Es zeigt sich hier also wieder einmal deutlich, daß sich letzten Endes die meist relativ geringfügigen Aufwendungen, die zur Weiterführung wissenschaftlicher Arbeit erforderlich sind, doch nicht umsonst sind. Und im besonderen beweisen diese Ergebnisse wieder, wie wichtig die enge Zusammenarbeit zwischen Wissenschaft und Praxis gerade für die Pflanzenzucht sein kann.

Literatur.

BELLING, J.: The distribution of chromosomes in the Pollengrains of a triploid Hyacinth. *Amer. Naturalist* 58, 440—446 (1924).

BELLING, J.: Homologous and similar chromosomes in diploid and triploid Hyacinths. *Genetics* 10, 59—71 (1924).

BLAAUW, H. H., LUYTEN, J., HARTSEMA, A. M.: Verschiebung der Periodizität, Anpassungsfähigkeit und Export in die südliche Hemisphäre (Hyazinthe und Tulpe). *Verh. kgl. Akad. Wet. Amsterdam Natk.* 2. Ser. 16, 7. 105 S. (1930).

BRIEGER, F.: Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzen- und Tierreich. *Monographien Physiol.* 21, XI, 395 S. (1931).

DARLINGTON, C. D.: Meiosis in polyploids, II. *J. Genet.* 22, 17—56 (1929).

HEITZ, E.: 1931 die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, 12, 775—844, 26 Abb., 2 Tfln.

DE MOL, W. E.: De l'existence de Variétés

Hétéroploïdes de *L'Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Arch. néerl. Sc. ex. nat. Sér. IIIB 4 [Dissertation Zürich (1921)].

DE MOL, W. E.: Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. *Genetica* 5, 225—272 (1923 a).

DE MOL, W. E.: Die Veredelung der holländischen Varietäten von *Hyacinthus orientalis* L. und damit im Zusammenhang einige Ergebnisse über Selbstbestäubung und Kreuzbestäubung bei diploiden und heteroploiden Formen dieser Pflanzenart. „Studia Mendeliana“, Brünn [engl. Proc. U. S. A. 23, 1289—1302; holl. Afd. K. Akad. Wet. Amsterdam 29, 1125—1139 (1923 b)].

DE MOL, W. E.: Het cellcundig-erfelijk onderzoek in Dienst gesteld van de veredeling der *Hyacinthen*, *Narcissen* en *Tulpen*. *Genetica* 7, 111—118 (1925).

DE MOL, W. E.: Heteroploidy and somatic variation in the Dutch flowering Bulbs. *Amer. Naturalist* 60, 334—339 (1926).

DE MOL, W. E.: The nucleolar globules regarded as bearers of stimulating or finishing materials of the genes. *Genetica* 8, 537—542 (1927 a).

DE MOL, W. E.: Change of the number of chromosomes and its causes. X. Congrès Intern. d. Zoologie, Budapest, Sct. II, S. 598—602 (1927 b).

DE MOL, W. E.: Duplication and quadruplication of the generative nuclei of Tulips. *Genetica* 9, 116 (1927 c). (holl.: *Ouze Tuinen* 22, 201).

DE MOL, W. E.: Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid *Hyacinths*. *La Cellule* 38, 5—65 (1927 d).

DE MOL, W. E.: Ou chromosomae constrictions, satellites and nucleoli in *Hyacinthus orientalis*. *Beitr. Biol. Pflanz.* 15, 93—116 (1927 e).

DE MOL, W. E. Een Nieuwe Veredelingsmethode. (Het doelbewust benutten van meer-chromosomige bevruchtungskernen.) *Weekblad voor Bloembollencultuur* (1928 a), 20. Juli, S. 1—8.

DE MOL, W. E.: Short note concerning the duplication of the nuclei of the pollen-grains in *Narcissus poeticus*. *Weekblad voor Bloembollencultuur* Nr. 89, 970 (1928 b).

DE MOL, W. E.: Zusammenfassung der cytologischen und genetischen Ergebnisse des Versuchs der Duplizierung und Quadruplizierung von Sexualkernen bei Hyazinthen und Tulpen. *Z. Abstammungslehre* 48, 145—148 (1928 c).

DE MOL, W. E.: The originating of diploid and tetraploid pollen-grains in Duc van Thol-tulips (*Tulipa suaveoleus*) dependent on the method of culture applied. *Genetica* 11, 119—212 (1928 d).

DE MOL, W. E.: Producing at will of fertile diploid and tetraploid gametes in Duc van Thol, Scarlet (*Tulipa suaveoleus* Roth). *Festschr. HANS SCHINZ. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* 73, 73—97, Beibl. Nr. 15 (1928 e).

DE MOL, W. E.: Cytologische onderzoeken met bestrekking tot de vraag naar den oorsprong der Z. G. „Tulpendiewen“. *Botanisch Jaarboek* 22, 41—53 (1930 a).

DE MOL, W. E.: Änderung der Chromosomen-garnitur durch Röntgenbestrahlung und Temperaturwirkung (Retardation und Diversität). *Z. Abstammungslehre* 54, 363—367 (1930 b).

DE MOL, W. E.: Vertraging en versnelling in de processeus der celdeeling en celstrekking bij Tulpen, verorzaakt door X-Strahlen, en de gevolgen daarvan. *Nederl. Tijdschr. Geneesk.* 75, 1086 bis 1088 (1931 a).

DE MOL, W. E.: Somatische Variation der Blumenfarbe der Hyazinthe durch Röntgenbestrahlung und andere äußere Umstände. Teilungsretardation und -acceleration als Diversitätsursache. *Z. Abstammungslehre* 59, 280—283 (1931 b).

NEWTON, W. C. F.: Chromosome Studies in Tulipa and some related Genera. *J. Linnean Soc.* 47, 339—354 (1925).

NEWTON, W. C. F., and C. D. DARLINGTON: Meiosis in Rolyploids, *I. J. Genet.* 21, 1—16 (1929).

(Ukrainisches Institut für Genetik und Pflanzenzüchtung, Odessa U. S. S. R.)

Die züchterische Bedeutung der Verkürzung der Vegetationsperiode nach T. D. Lyssenko.

Von A. A. Sapëhin.

Die von T. D. LYSSENKO im Ukrainischen Institut für Genetik und Pflanzenzüchtung (zu Odessa) ausgearbeiteten Methoden zur Behandlung der Samen vor ihrer Aussaat sind außerhalb der Grenzen der U. S. S. R. noch unbekannt. Diese Methoden sind aber für die Landwirtschaft in vielen Fällen von sehr hohem Werte, für die Selektion ergeben sie die Möglichkeit, im Laufe eines Jahres mehrere Generationen sogar von Winterpflanzen zu erhalten und erweitern bedeutend den Ausgangssortenbestand. Ich halte es daher für notwendig, hier das Wesentlichste der LYSSENKOSCHEN Methoden ziemlich eingehend zu besprechen. Mit der Geschichte der Ent-

deckung, sowie mit der Weiterentwicklung dieser Methoden werde ich mich an dieser Stelle nicht beschäftigen und nur die Methoden in ihrer gegenwärtigen Fassung darlegen.

Die Entwicklung eines Organismus äußert sich, der Hauptsache nach, bekanntlich in der Aufeinanderfolge verschiedener Stadien, deren jedes durch eine ihm eigene spezifische Morpho-Physiologie charakterisiert wird. Jedes Stadium erreicht eine bestimmte quantitative Heranwachstumsstufe und geht dann in das folgende Stadium mit der ihm eigenen neuen Morpho-Physiologie über. Die einzelnen Entwicklungsstadien benötigen für ihren Ablauf differenter