

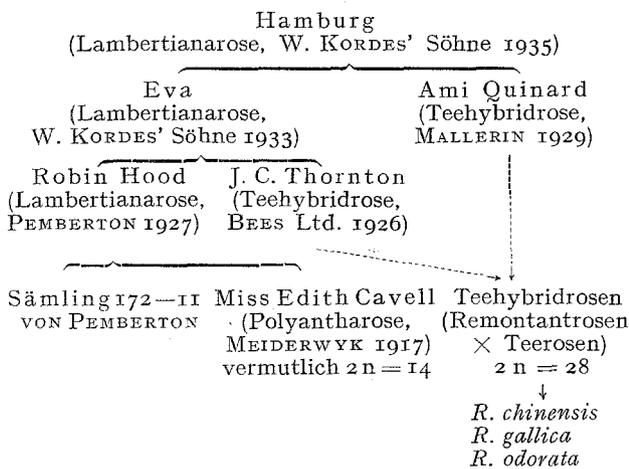
Über die Genealogie und Mikrosporogenese der Lambertianarose „Hamburg“.

Von H. D. WULFF und LILI HELDT, Kiel.

Mit 20 Textabbildungen.

I. Die Abstammung der *Rosa hybrida* „Hamburg“.

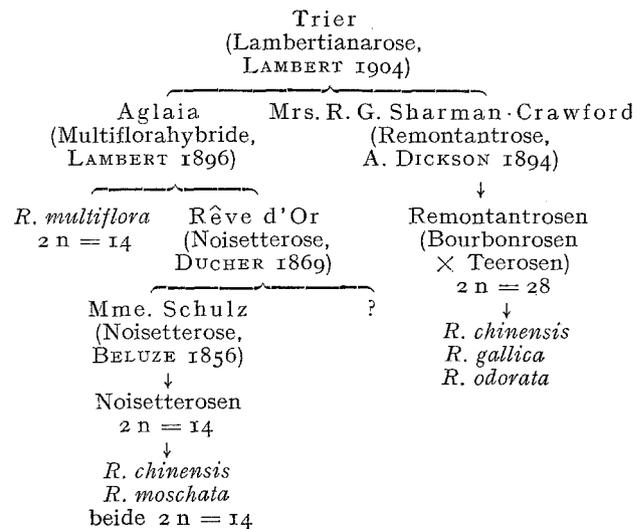
Mit seiner *Rosa hybrida* „Trier“ brachte LAMBERT im Jahre 1904 den ersten Vertreter einer Gruppe von Edelrosen auf den Markt, die man seither gern als „Lambertianarosen“ bezeichnet. Es ist für sie charakteristisch, daß sie als Nachkommen der Noisetterosen Merkmale der *R. moschata* HERRM. zeigen. Die neueren Sorten unter ihnen sind bis 2,50 m hohe, meist aufrecht wachsende, gut remontierende und winterharte Strauchrosen, die zur Pflanzung als Einzelsträucher sowie für Gruppen oder Hecken hervorragend geeignet sind (vgl. KORDES 1951). Nach LAMBERT schuf ebenfalls PEMBERTON eine Anzahl solcher Sorten (Hybrid Musk Roses), die sich größtenteils mit Sicherheit auf *R. hybr.* „Trier“ zurückführen lassen. Eine der PEMBERTONSCHEN Züchtungen, *R. hybr.* „Robin Hood“, diente sodann KORDES wieder als Ausgangsform für eine stattliche Reihe neuer Lambertianarosen, darunter auch für *R. hybr.* „Hamburg“. Verfolgen wir die Abstammung dieser Rose zunächst bis zu den Urgroßeltern zurück, wobei wir uns auf die vom Züchter WILHELM KORDES (Barmstedt i. Holst.) liebenswürdigerweise gegebenen Auskünfte stützen, so bekommen wir folgendes Bild:



Wir können diesem ersten Teil des Stammbaumes entnehmen, daß KORDES sowohl *R. hybr.* „Robin Hood“ als auch die aus dieser sich ableitende *R. hybr.* „Eva“ mit Teehybriden kreuzte. Die beiden eingekreuzten Teehybridrosen, deren Abstammung sich im einzelnen nicht sicher verfolgen läßt (von einer Diskussion der evtl. Möglichkeiten sehen wir ab), führen uns letzten Endes auf die Wildarten *R. chinensis*, *R. gallica* und *R. odorata* zurück. Die Chromosomenzahl der Teehybridrosen dürfte ganz allgemein $2n = 28$ betragen (TÄCKHOLM 1922, HURST 1929).

In der Genealogie der KORDESSCHEN Züchtungen klafft nun insofern leider eine sehr bedauerliche Lücke, als sich die genaue Abstammung des Sämlings 172—II von PEMBERTON und damit der *R. hybr.* „Robin Hood“ nicht ermitteln ließ. Da PEMBERTON aber bei anderen seiner „Hybrid Musk Roses“ nach-

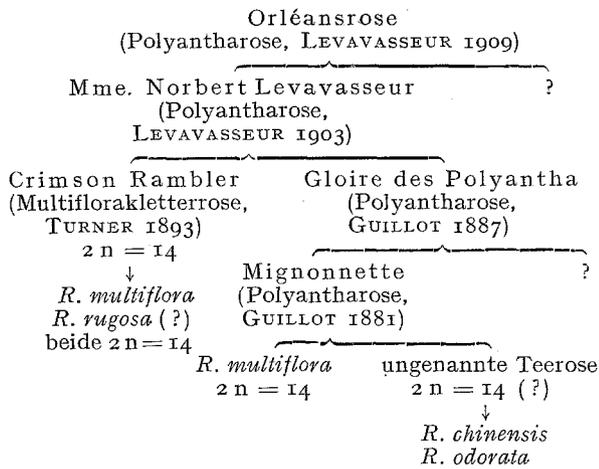
weislich von der *R. hybr.* „Trier“ ausgegangen war und auf andere Weise auch kaum der Lambertianarose charakter der *R. hybr.* „Robin Hood“ zu verstehen wäre, dürfen wir mit einem sehr hohen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, daß *R. hybr.* „Trier“ ebenfalls irgendwie an der Entstehung des Sämlings 172—II beteiligt war. Der *R. hybr.* „Trier“ aber würde folgender Stammbaum zugrunde liegen:



Dieser Teil des Stammbaumes führt mütterlicherseits über *R. hybr.* „Aglaiä“ rasch zu den nächsten Wildrosen, die zur *R. hybr.* „Hamburg“ Erbanlagen beigesteuert haben, nämlich *R. multiflora*, *R. moschata* und *R. chinensis*. Für diese Wildrosen haben wir die Chromosomenzahl mit $2n = 14$ anzusetzen, nachdem TÄCKHOLM (1922) insbesondere die Beteiligung einer diploiden Form von *R. chinensis* an der Bildung der Noisetterosen nachgewiesen hat. Die als Pollenspender benutzte *R. hybr.* „Mrs. R. G. Sharman-Crawford“, deren genaue Ableitung nicht bekannt ist, müßte als typische Remontantrose tetraploid sein und wäre über die Kreuzung Bourbonrose × Teerose wieder auf die Wildarten *R. chinensis*, *R. gallica* und *R. odorata* zurückzuführen (TÄCKHOLM 1922, HURST 1929).

Der zweite Elter der *R. hybr.* „Robin Hood“ (s. den ersten Teil des Stammbaumes), die *R. hybr.* „Miss Edith Cavell“, ist ein Sport der *R. hybr.* „Orléans“, für die ERLANSON (1931) $2n = 14$ Chromosomen zählte und für die eine sehr interessante Ahnenreihe bekannt ist. (Siehe nachstehend Seite 88.)

Dieser Stammbaum bringt uns einerseits auf die alte chinesische Kletterrose Shi Tz-mei oder Zehn Schwestern-Rose, die TURNER im Jahre 1893 unter dem Namen „Crimson Rambler“ in den Handel brachte. Diese Rose ist ganz zweifellos ein *multiflora*-Abkömmling; möglicherweise enthält sie auch Erbgut der *R. rugosa* (vgl. KORDES 1951). Ihre Chromosomenzahl, die der eine von uns auch an einem ihrer Bastarde bestätigte, wird mit $2n = 14$ angegeben (VON RATHLEF 1937). Über die erste Polyantharose.



R. hybr. „Mignonnette“ kommen wir ferner ebenfalls wieder auf *R. multiflora* und daneben auf eine unbekannte Teerose, für die im Stammbaum *R. odorata* oder besser vielleicht *R. odorata* × *R. chinensis* einzusetzen wäre. Chromosomal bekannt sind unseres Wissens bisher nur zwei Teerosen: *R. hybr.* „Gloire de Dijon“, für die TÄCKHOLM (1922) und HURST (1929) $2n = 28$ Chromosomenangaben, und *R. hybr.* „Lady Hillingdon“, die HURST als triploid aufführte. Das Vorkommen von Tetraploiden und Triploiden macht die Existenz von Diploiden ($2n = 14$) unter den alten Teerosensorten sehr wahrscheinlich; auch schrieb HURST (1929, S. 61): „The old Chinas and Tea Roses cultivated in China for centuries are diploids“. Wir setzen demnach für die unbekannte Teerose, die GUILLOT zur Kreuzung heranzog, die Chromosomenzahl mit $2n = 14$ an. Die für mehrere Polyanthrosen von TÄCKHOLM (1922) ermittelten diploiden Chromosomenzahlen sowie die Diploidie der *R. hybr.* „Orléans“ mögen gleichfalls dazu berechtigen, sämtliche in dem letzten Stammbaum aufgeführten Rosen als diploid zu betrachten. Höchstwahrscheinlich kommt ferner auch der *R. hybr.* „Miss Edith Cavell“ (s. den ersten Stammbaumteil) als Sport der Orléansrose Diploidie zu.

Es sei hier schon vorweggenommen, daß die *R. hybr.* „Hamburg“ sich als tetraploid ($2n = 28$) erwies. Damit ergibt sich — neben den zu schildernden meiotischen Besonderheiten dieser Gartenrose — u. a. die interessante Frage, wo in dem skizzierten Stammbaum der Lambertianrosen der Schritt von der Diploidie zur Tetraploidie gemacht worden ist.

II. Material und Methode.

Die für die zytologische Untersuchung dienenden Blütenknospen der *R. hybr.* „Hamburg“ wurden im Sommer 1948 von Freilandpflanzen in der Rosenschule W. KORDES' SÖHNE in Sparrieshoop (Holstein) nach CARNOY fixiert, nach Einbetten in Paraffin 15μ dick geschnitten und mit Haematoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Die Durchsicht der Präparate erfolgte erst um die Jahreswende 1951/52; die durch äußere Umstände veranlaßte dreijährige Lagerung in Kanadabalsam hatte den Präparaten eine für die Untersuchung sehr förderliche Brillanz verliehen.

Im Frühsommer 1952 wurden zur Ergänzung noch Blütenknospen der *R. hybr.* „Eva“, „Robin Hood“, „Trier“ und „Mignonnette“ in gleicher Weise fixiert und weiterbehandelt. Die Knospen der beiden letztgenannten Rosen waren leider für die Beobachtung

der Meiosis zu jung, so daß die Chromosomenzahl an somatischen Platten aus den Blütengeweben bestimmt werden mußte. Dank der Vielzahl der Antheren eignen sich die Rosen sonst hervorragend zum Studium der Meiosis, denn da die Staubgefäße von außen nach innen fortschreitend reifen, ist es häufig möglich, auf Querschnitten durch eine einzige Knospe alle Stadien der Meiosis zu erfassen. So wurden auch sämtliche für die *R. hybr.* „Hamburg“ beigefügten Zeichnungen nach den in einer Knospe aufgefundenen Teilungen angefertigt. Dem Bastardcharakter dieser Rose entsprechend, befanden sich die Pollenmutterzellen eines Faches übrigens gelegentlich in verschiedenen Stadien der Meiosis (vgl. TÄCKHOLM 1922, WULFF 1951a).

Alle mikroskopischen Bilder wurden mit einem Apochromat $120 \times$ und Kompensationsokular $20 \times$ gezeichnet und zum Druck auf 1200fache Vergrößerung verkleinert. In den Abb. 3—6 wurde ein Teil der Bivalente bzw. der Nukleolus fortgelassen.

III. Die Mikrosporogenese der *Rosa hybrida* „Hamburg“.

Der schon erwähnten Chromosomenzahl von $2n = 28$ entsprechend, waren bei *R. hybr.* „Hamburg“ im Diplotän und in der Diakinese der Pollenmutterzellen in der Regel 14 Gemini sichtbar. Erwartungsgemäß verliefen sodann die anschließenden Stadien völlig normal mit 14 Bivalenten in der Metaphase I (Abb. 1) und je 14 Chromosomen in der Metaphase II (Abb. 2).

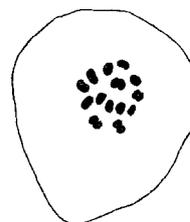


Abb. 1. Metaphase I von *R. hybr.* „Hamburg“ mit 14 Bivalenten. Vergr. 1200 \times .

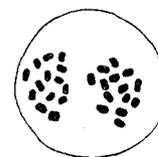


Abb. 2. Metaphase II von *R. hybr.* „Hamburg“ mit je 14 Chromosomen. Vergr. 1200 \times .

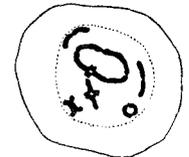


Abb. 3. Ringförmiges Quadrivalent und einige Bivalente aus der Diakinese von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 \times .

In beiden Anaphasen erfolgte die Polwanderung meistens ohne Störungen, und die Meiosis schloß endlich mit der simultanen Bildung von vier tetraedrisch angeordneten Mikrosporen pro Pollenmutterzelle ab.

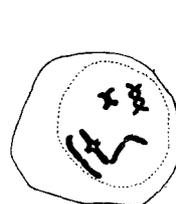


Abb. 4. Offenes Quadrivalent und drei Bivalente aus der Diakinese von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 \times .

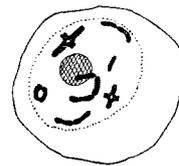


Abb. 5. Trivalent, Univalent und einige Bivalente aus der Diakinese von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 \times .

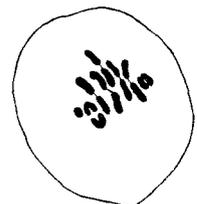


Abb. 6. Metaphase I von *R. hybr.* „Hamburg“ mit zwei Univalenten und einem Teil der Bivalenten. Vergr. 1200 \times .

Meiotische Unregelmäßigkeiten fehlten nicht, waren aber nicht allzu häufig. Sie äußerten sich bevorzugt darin, daß an Stelle zu 14 Bivalenten eine Paarung zu 12 Bivalenten und einem Quadrivalent in Erscheinung trat. Das Quadrivalent konnte in der Diakinese entweder als Ring (Abb. 3) oder als offene Kette (Abb. 4)

vorliegen. Zwei seiner Chromosomen fanden sich sehr oft durch ein interstitielles Chiasma verbunden, während der Zusammenhalt an den übrigen Bindungsstellen durch ausgesprochen terminale Chiasmen bewirkt wurde. Das Auftreten von Quadrivalent-Ketten dürfte wohl auf die leichte mechanische Lösbarkeit eines der terminalen Chiasmen oder auf seine vorzeitige völlige Terminilisation zurückzuführen sein. Die Paarung zu $12_{II} + 1_{IV}$ spiegelte sich in der Metaphase I in dem gelegentlichen Auftreten von Polansichten mit 13 Chromosomenkomplexen wieder.

In den Polansichten der Metaphase I war dagegen eine Paarung zu $12_{II} + 1_{III} + 1_I$ nicht einwandfrei zu identifizieren. Diese konnte nur an Kernen im Diplotän oder in der Diakinese (Abb. 5) mit Sicherheit festgestellt werden. Trivalente waren wesentlich seltener zu beobachten als Quadrivalente und lagen immer als Kette vor.

Als letzte Konjugationsmöglichkeit wurde schließlich recht selten das Auftreten von 13 Bivalenten und 2 Univalenten gesehen. In der Metaphase I fand sich bei dieser Paarungsart eine dahingehende Tendenz, die Bivalenten im Zentrum, die Univalenten jedoch am Rande der Äquatorialplatte zu lagern, wodurch die letzteren in günstigen Fällen auch in Seitenansichten gut erkennbar waren (Abb. 6). Mit der zentralen Lagerung der Bivalenten und der peripheren Anordnung der Univalenten sind Anklänge an die Verhältnisse bei den Rosen der Sektion Caninae gegeben, die insofern noch weiter gehen, als die Univalenten hier wie dort eine zweimalige Spaltung während der Meiosis erfahren. So gibt die Abb. 7 die Polansicht einer Anaphase I wieder, bei der 15 Chromosomen — höchstwahrscheinlich aus der Paarung $13_{II} + 2_I$ hervorgegangen — bereits sehr deutlich die Spaltung für die homöotype Teilung zeigten.

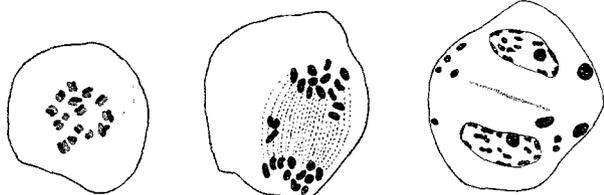


Abb. 7. Anaphase I von *R. hybr.* „Hamburg“ mit 15 längsgespaltene Chromosomen. Vergr. 1200 ×.

Abb. 8. Anaphase I von *R. hybr.* „Hamburg“ mit zwei univalenten Nachzügeln. Vergr. 1200 ×.

Abb. 9. Interkinese von *R. hybr.* „Hamburg“ mit ins Plasma ausgestoßen Chromatinteilen. Vergr. 1200 ×.

Zweifellos werden die Univalenten aber keineswegs immer so regelmäßig gespalten und verteilt, wie es die Abb. 7 andeutet. In den Anaphasen I waren in etwa 5% der Fälle Nachzügler sichtbar (Abb. 8), die übrigens wegen der Häufigkeit ihres Auftretens zum Teil wohl auch mit Unregelmäßigkeiten bei der anaphatischen Trennung der Multivalente in Beziehung gebracht werden müssen. Es spricht alles dafür, daß ihre Spaltung und Polwanderung vielfach so spät einsetzt, daß sie nicht mehr in die Interkinesekerne aufgenommen, sondern geteilt oder ungeteilt aus dem Spindelbereich ausgestoßen und an die Peripherie der Pollenmutterzelle verlagert werden, um früher oder später, meist nach erheblicher Aufquellung, eine Auflösung zu erfahren. Jedenfalls ist es sehr auffällig, daß bis zur Anaphase I im Plasma der Pollenmutterzellen niemals irgendwelche größeren und stark färbbaren Körper zu

sehen waren. Wenn überhaupt, traten sie erst während der späten Anaphase I auf, um in einem frühen Interkinesestadium, wenn eine ephemere Zellplatte noch erkennbar war, bereits überwiegend eine periphere Lage eingenommen zu haben. Die Abb. 9 zeigt mit zehn solcher Gebilde verschiedener Form und Größe das Maximum, das wir beobachteten; im allgemeinen lag ihre Zahl zwischen eins und vier (Abb. 10). Daß diese Körper sich, ohne daß es mangels einer Membran um sie herum zu einer deutlichen Kleinkernbildung käme, zusammenlagern können, um wie die Kerne selbst bei der durch Furchung von außen her erfolgenden Zytokinese der Pollenmutterzelle wirksam zu werden und zur Entwicklung von Pentaden zu führen, belegen die Abb. 11 u. 12. Aus dem Auftreten dieser

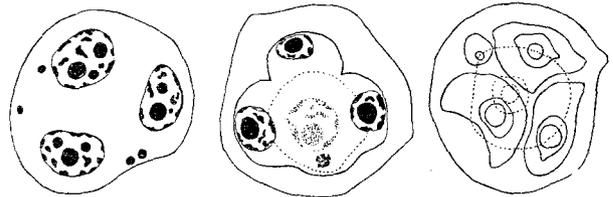


Abb. 10. Telophase von *R. hybr.* „Hamburg“ (nur drei Kerne eingezeichnet) mit peripher gelagerten Chromatinteilen. Vergr. 1200 ×

Abb. 11. Beginn der Zytokinese in der PMZ von *R. hybr.* „Hamburg“ bei Anwesenheit extranukleären Chromatins. Vergr. 1200 ×

Abb. 12. Pollenpentade von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 ×.

Körper nach der Anaphase I und aus ihrem offensichtlichen Einfluß auf die Zytokinese glauben wir folgern zu dürfen, daß es sich bei diesen stark färbbaren, Nukleolen ähnelnden Körpern tatsächlich um aus dem Kern ausgestoßenes, mehr oder minder in Degeneration befindliches Chromatin handelt. So sagt z. B. auch PENLAND (1923, S. 408) über seine Erfahrungen an der Meiosis zahlreicher Rosen: „No case has been observed where complete absence of extra-nuclear chromatin granules exists. In the more normal forms, however, they fail to produce well marked limiting membranes, and there is a conspicuous lack of karyolymph. This chromatin eventually becomes lost“, und zu ähnlichen Schlüssen kam ebenfalls der eine von uns (WULFF 1952), während TÄCKHOLM (1922) andererseits dazu neigte, solche Gebilde vornehmlich als ins Plasma ausgestoßene Nukleolen zu betrachten.

Was die Inkonzanz der Multivalentbildung angeht, so liegen bei *R. hybr.* „Hamburg“ ganz offensichtlich ähnliche Verhältnisse vor, wie sie von ERLANSON (1931, 1933) für mehrere Rosen — darunter auch für die oben im Stammbaum der *R. hybr.* „Hamburg“ auftretende *R. hybr.* „Orléans“ — und von WULFF (1951a) für die amphidiploide *R. Kordesii* festgestellt wurden. Mit Recht schloß ERLANSON aus dem Auftreten ringförmiger Multivalente bei Diploiden auf das Vorliegen von reziproken Chromosomentranslokationen. Sie erklärte des weiteren das nicht regelmäßige Vorkommen von Multivalenten während der meiotischen Prophase einer und derselben Art damit, daß die translozierten Chromosomensegmente nur sehr klein wären, so daß die Entstehung von Chiasmen in ihnen — und im Zusammenhang damit die Multivalentbildung — stark behindert seien. ERLANSON (1933) hielt es ferner noch für wahrscheinlich, daß Multivalentbildung bei Rosen auch auf der Anwesenheit von mehr als zwei homologen Chromosomen in den Kernen Polyplöder beruhen könne. Speziell für

tetraploide Arten war sie erst dann eine Translokation anzunehmen geneigt, wenn Bindungen zwischen mehr als vier Chromosomen auftraten. Dagegen zeigte FAGERLIND (1945a), daß selbst bei streng autotetraploider, kolchizinverdoppelter *R. multiflora* keine Quadrivalente vorkamen. Unter Berücksichtigung dieses Befundes FAGERLINDS deuten wir die bei *R. hybr.* „Hamburg“ beobachteten Multivalentkonfigurationen ausschließlich als Anzeichen einer Chromosomentranslokation, wobei wir andererseits ERLANSON in der Annahme folgen wollen, daß die ausgetauschten Segmente wahrscheinlich nur sehr klein sind.

Unberücksichtigt ließ ERLANSON allerdings die Möglichkeit, daß auch äußere Faktoren auf die Multivalentbildung bei den Rosen von Einfluß sein könnten. Wenn OEHLKERS (1937, S. 148) auf Grund seiner und seiner Mitarbeiter Untersuchungen folgerte: „Chiasmenbildung und -zahl und damit der Konjugationsvorgang wird in seinem Ablauf von inneren und äußeren Bedingungen gesteuert“, so gilt das nach unseren Beobachtungen sinngemäß für die Multivalentbildung bei *R. hybr.* „Hamburg“ und anderen Rosen. Dank der Verwendung von Schnittpräparaten und der Vielzahl der Staubgefäße war es sowohl für die eben genannte Rose als auch für *R. hybr.* „Robin Hood“, auf die weiter unten noch kurz einzugehen sein wird, sehr augenfällig, daß sich keineswegs alle Antheren einer Blüte hinsichtlich der Multivalentbildung gleich verhielten. Da sich bei den multistaminalen Rosen stets mehrere Antheren bzw. -fächer im gleichen Entwicklungsstadium befinden, war es leicht festzustellen, daß in den Meiosen mancher Fächer Quadrivalente gehäuft auftraten, in anderen Fächern dagegen nur spärlich oder gar nicht vorkamen. Wir glauben aus dieser Erscheinung schließen zu dürfen, daß nicht nur die veränderte Chromosomenstruktur an sich und auch nicht nur die geringe Größe der translozierten Chromosomensegmente als „innere Faktoren“ für die Häufigkeit der Multivalentbildung ausschlaggebend sind, sondern daß auch äußere Bedingungen einen gewissen Einfluß haben. Dabei hätte man in diesem speziellen Fall variablen Verhaltens innerhalb einer Blüte als „äußere Faktoren“ wohl am ehesten Ernährungsunterschiede im weitesten Sinne zwischen den einzelnen Antheren oder -fächern anzunehmen.

Der für die verschiedenen Antheren geschilderte starke Wechsel in der Multivalentbildung ließ es wenig sinnvoll erscheinen, die Frequenz der Multivalente auszuzählen, es sei denn, daß man sämtliche im Diplotän bis zur Metaphase I befindlichen Antherenfächer einer Blüte hätte erfassen können. Wir haben uns statt dessen damit begnügt, die Pollensterilität zu ermitteln. Sie beträgt bei der *R. hybr.* „Hamburg“ — nach dem morphologischen Aussehen von 1000 Pollenkörnern beurteilt — 45,5%. Selbstverständlich spiegelt dieser Wert nicht die Multivalentfrequenz an sich wider, sondern vielmehr die in ihrem Gefolge möglichen Unregelmäßigkeiten der Chromosomenverteilung namentlich in der Anaphase I. Er umfaßt also einmal die Fälle, in denen numerische Abweichungen in den jungen Mikrosprorenkernen zustande gekommen waren, denn diese führen bei der Gattung *Rosa* in der Regel zur Degeneration der Pollenkörner (z. B. ERLANSON 1933, S. 552; VON RATHLEF 1937, S. 23). Vor allem dürften sich in der Pollensterilität aber genische Defekte ausprägen, die durch die zufallsgemäße anaphatische

Verteilung der infolge Translokation veränderten Chromosomen ja bei Strukturhybriden (außer *Oenothera*) ganz allgemein auftreten und ihre „Semisterilität“ verursachen.

IV. Die Genealogie der *Rosa hybrida* „Hamburg“ im Lichte der Zytologie.

Außer der *R. hybr.* „Hamburg“ selbst wurden auch ihre unmittelbaren Vorfahren, *R. hybr.* „Eva“, „Robin Hood“ und „Trier“ zytologisch untersucht. Hinsichtlich der Chromosomenzahlen ergab sich dabei, daß die beiden letztgenannten Rosen diploid sind (Abb. 13) und 14), *R. hybr.* „Eva“ jedoch tetraploid ist (Abb. 15).

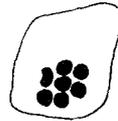


Abb. 13. Metaphase I von *R. hybr.* „Robin Hood“ mit sieben Bivalenten. Vergr. 1200 X.



Abb. 14. Somatische Metaphase von *R. hybr.* „Trier“ ($2n=14$). Vergr. 1200 X.



Abb. 15. Anaphase I von *R. hybr.* „Eva“ mit 14 Chromosomen. Vergr. 1200 X.

Von *R. hybr.* „Trier“ konnte die Meiosis nicht beobachtet werden; *R. hybr.* „Robin Hood“ (Abb. 16 u. 17) und *R. hybr.* „Eva“ zeichneten sich aber wie die *R. hybr.* „Hamburg“ durch das Auftreten von Multivalenten und Univalenten während der Meiosis aus. Sie sind ebenfalls als Strukturhybriden aufzufassen

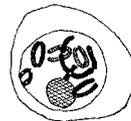


Abb. 16. Diakinese von *R. hybr.* „Robin Hood“ mit fünf Bivalenten und einem Quadrivalent. Vergr. 1200 X.

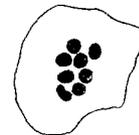


Abb. 17. Metaphase I von *R. hybr.* „Robin Hood“ mit sechs Bivalenten und zwei Univalenten. Vergr. 1200 X.

und zeigten im Prinzip die gleichen meiotischen Unregelmäßigkeiten, die wir für *R. hybr.* „Hamburg“ bereits ausführlicher behandelten. Von allen hier genannten Rosen wurden vergleichsweise ferner der Blütendurchmesser, die Pollenkorngröße und die Pollensterilität erfaßt und die in Tab. 1 zusammengestellten Werte ermittelt.

Tabelle I.

| | Valenzstufe | Blütendurchmesser (n=10) | Pollenkorngröße (n=100) | Pollensterilität (n=1000) |
|------------------------------|-------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|
| <i>R. hybr.</i> „Trier“ | 2 n | 41 mm | 36,96 $\mu \pm 0,23$ | 5,7 % |
| <i>R. hybr.</i> „Robin Hood“ | 2 n | 45 mm | 40,63 $\mu \pm 0,36$ | 13,5 % |
| <i>R. hybr.</i> „Eva“ | 4 n | 80 mm | 49,28 $\mu \pm 0,27$ | 40,5 % |
| <i>R. hybr.</i> „Hamburg“ | 4 n | 85 mm | 54,95 $\mu \pm 0,33$ | 45,5 % |

Für alle Werte der in Tab. 1 berücksichtigten Merkmale ist parallel dem Ansteigen der Chromosomenzahl eine Erhöhung feststellbar. Es zeigt sich dabei ferner, daß von den beiden diploiden und den beiden tetraploiden Rosen jeweils diejenige, welche eine längere züchterische Bearbeitung erfahren hatte, die größere Blüte und die größeren Pollenkörner besitzt. Hinsichtlich des Pollenkorndurchmessers fiel außerdem

noch besonders auf, daß *R. hybr.* „Robin Hood“ von allen vier Rosen die stärkste Variationsbreite aufweist (Abb. 18), so daß das Variationspolygon sowohl das der diploiden *R. hybr.* „Trier“ als auch das der tetraploiden *R. hybr.* „Eva“ überlagert. Es sei jedoch in diesem Zusammenhang vermerkt, daß *R. hybr.* „Robin Hood“ sich als Zuchtpflanze in Gewächshauskultur befand, die übrigen drei Rosen dagegen im Freiland standen.

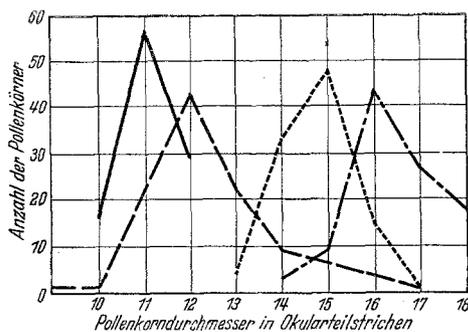


Abb. 18. Variationspolygone der Pollenkorndurchmesser von *R. hybr.* „Trier“ (—), *R. hybr.* „Robin Hood“ (---), *R. hybr.* „Eva“ (.....) und *R. hybr.* „Hamburg“ (-.-.-).

Wie die Werte der Tab. 1 belegen, haben innerhalb dieser ganz engen Verwandtschaft die beiden tetraploiden Rosen eine wesentlich höhere Pollensterilität als die beiden diploiden. Wenn auch die entsprechenden direkten zytologischen Beobachtungen fehlen, so liegt doch der Schluß nahe, daß dieser Unterschied in einer Vermehrung der translozierten Chromosomen bei den Tetraploiden seine Ursache haben möchte. Daß andererseits auch diploide Rosen schon eine recht hohe Pollensterilität besitzen können, zeigte bereits ERLANSON (1931) z. B. für die in unserem Stammbaum entfernter stehende *R. hybr.* „Orléans“ mit 45% sterilen Pollens.

Betrachten wir nunmehr die eingangs dieses Abschnittes erwähnten Chromosomenzahlen unter Zugrundelegung des Stammbaumes, so fällt zunächst auf, daß die *R. hybr.* „Eva“ mit $n=14$ Chromosomen die erste tetraploide Lambertianarose ist. Da der eine Elter dieser Rose, *R. hybr.* „Robin Hood“, diploid, der andere Elter, *R. hybr.* „J. C. Thornton“, als Teehybridrose tetraploid ist (TÄCKHOLM 1922, HURST 1929), wäre für sie eigentlich Triploidie zu erwarten gewesen. Wenn wir uns in diesem Zusammenhang nochmals an den eben gebrachten Hinweis auf die große Variationsbreite der Pollenkorndurchmesser von *R. hybr.* „Robin Hood“ erinnern, so ist es immerhin denkbar, daß diese Rose gelegentlich diploide Pollenkörner und Eizellen erzeugt, obwohl bei der zytologischen Untersuchung unmittlere Anhaltspunkte dafür nicht gefunden wurden. Nicht unmöglich wäre es ferner aber auch, daß in einer zunächst triploiden Zygote eine Vermehrung der Chromosomenzahl durch zusätzliche Spaltung der Chromosomen des niedrigerchromosomigen Elters, eben *R. hybr.* „Robin Hood“, erfolgt wäre, etwa in der Art wie BREMER (1921) es für den Bastard *Saccharum officinarum* \times *S. spontaneum* annahm. Für *R. hybr.* „Eva“ liegen die Verhältnisse also ähnlich wie in manchen anderen Fällen, wo bei Bastarden eine Heraufregulierung der Chromosomenzahl auf das Niveau des höherchromosomigen Elters zwar feststellbar war,

eine auf direkter Beobachtung basierende Erklärung aber noch aussteht.

Nach den genealogischen Angaben wäre ferner Triploidie ebenfalls für *R. hybr.* „Trier“ zu erwarten gewesen, denn der eine Elter dieser Rose, *R. hybr.* „Aglaia“, ist als Kreuzungsprodukt von *R. multiflora* mit einer Noisetterose sicher diploid, der andere Elter, *R. hybr.* „Mrs. R. G. Sharman-Crawford“, als Remontantrose jedoch wahrscheinliche triploid. Jedenfalls lesen wir bei HURST (1929, S. 61) für die letztgenannte Klasse von Gartenrosen: „The old Hybrid Perpetuals are, for the most part, tetraploids with paired A and C septets“. Leider gelang es uns nicht, noch eine Pflanze der schon im Jahre 1894 auf den Markt gebrachten *R. hybr.* „Mrs. R. G. Sharman-Crawford“ zu beschaffen, um ihre Chromosomenzahl zu überprüfen. Zur Erklärung der unerwarteten Diploidie von *R. hybr.* „Trier“ bleiben daher drei Möglichkeiten offen, zwischen denen zur Zeit nicht zu entscheiden ist: 1. *R. hybr.* „Mrs. R. G. Sharman-Crawford“ ist diploid, 2. die Angabe des Züchters über die als Vater verwandte Rose ist inkorrekt, 3. *R. hybr.* „Trier“ ist kein Kreuzungs-, sondern ein Selbstungssämling der *R. hybr.* „Aglaia“.

Von den übrigen im Stammbaum genannten Rosen wurden nur noch von *R. hybr.* „Mignonnette“ einige Präparate angefertigt. Die Anaphase I der meiotischen Teilung verläuft, soweit es nach sechs Pollenmutterzellen beurteilt werden konnte, fast völlig normal; lediglich das Auftreten von Nachzügeln war zu beobachten. Die jungen Tetraden machten aber dennoch einen „gesunden“ Eindruck. Die Chromosomenzahl wurde, besonders auch an Mitosen in den somatischen Blütengeweben, einwandfrei mit $2n=14$ ermittelt. Damit findet unsere eingangs schon geäußerte Ansicht über die Entstehung dieser ersten Polyantharose aus der Kreuzung von *R. multiflora* mit einer diploiden Teerose eine sichere Stütze durch die zytologische Beobachtung.

Wenn wir hier schließlich noch weiter auf die Angaben des in Abschnitt I gebrachten Stammbaumes eingehen, so sei vor allem resümiert, daß fünf, wenn nicht sogar sechs, Wildrosen an der Erzeugung der Lambertianarosen beteiligt gewesen sind: die Arten *R. chinensis* JACQ., *R. gallica* L., *R. moschata* HERRM., *R. multiflora* THUNB., *R. odorata* SWEET. und höchstwahrscheinlich auch *R. rugosa* THUNB. haben Erbgut bzw. Chromosomen für die Lambertianarosen beige-steuert. Dennoch ist bei diesen sehr komplexen Bastarden, seien sie diploid (*R. hybr.* „Robin Hood“) oder auch tetraploid (*R. hybr.* „Eva“ und „Hamburg“) eine ausgesprochene Tendenz zur Bildung von Bivalenten vorhanden, die nur durch die Strukturveränderungen der Chromosomen Störungen zu erfahren vermag. FAGERLIND (1945b) sprach sich bereits auf Grund verschiedener Wildrosenkreuzungen für eine starke Autogenomatie aller Rosengenome aus, und das zytologische Verhalten der von uns untersuchten, stark verbastardierten Gartenrosen weist durchaus in die gleiche Richtung¹, denn das seltene Auftreten von

¹ Zur Erklärung der hochgradigen Sterilität von *R. hybr.* „Max Graf“ verwies der eine von uns (WULFF 1951a und besonders 1951b) noch auf die Möglichkeit mangelnder Homologie zwischen den beiden Chromosomensätzen dieses Bastardes, womit die von FAGERLIND (1945b) betonte starke Autogenomatie der Rosengenome eine

Univalenten erfolgt zweifellos nicht infolge mangelnder Homologie, sondern als Ausdruck gelegentlicher Syndesestörungen auf dem Wege einer angestrebten Multivalentbildung. Daß andererseits Multivalente trotz der starken Autogenomatie der Rosenchromosomen ausschließlich als Folge von Chromosomentranslokationen auftreten, dürfte dafür sprechen, daß nicht nur bei den Rosen der Sektion *Caninae* (FAGERLIND 1945 b), sondern überhaupt bei polyploiden Rosen und -bastarden Gene kontrollierend auf die Bivalentbildung einzuwirken scheinen, wie es beispielsweise auch bei der Gattung *Phleum* (zuletzt BÖCHER 1950) der Fall sein dürfte. Es zeichnet sich schließlich sogar die Möglichkeit ab, daß selbst das inkonstante Vorkommen der auf Segmentaustausch beruhenden Multivalentbildungen bei allen bis heute daraufhin genauer untersuchten Rosen nicht nur auf die Kleinheit der ausgetauschten Segmente und äußere Einflüsse, wie wir sie oben andeuteten, zurückzuführen ist, sondern daß auch hier Gene, welche die Bivalentbildung steuern, mit im Spiele sein könnten.

V. Beobachtungen am Antherentapetum der *Rosa hybrida* „Hamburg“.

Außerordentlich uneinheitlich ist das Aussehen der Tapetumzellen der *R. hybr.* „Hamburg“. Es können maximal vier Kerne pro Zelle vorhanden sein, die, nach ihrer Größe zu urteilen, diploid und durch normale Mitosen entstanden sein dürften. Ebensowohl sind aber Mitosehemmungen möglich, so daß einzelne Zellen selbst noch während des Tetradenstadiums nur einen Kern, allerdings von beträchtlicher Größe und mit meistens mehreren Nukleolen, enthalten. Offenbar sind solche Kerne infolge wiederholter Teilungen und anschließender Verschmelzungen oder auch infolge Restitutionskernbildung während der Anaphase abgestoppter Mitosen polyploid geworden. Zwischen diesen beiden Extremen der Ein- und Vierkernigkeit sind alle nur denkbaren Übergänge in bezug auf Kernzahl und Kerngröße verwirklicht, und zwar ist das Bild selbst innerhalb eines Pollenfaches sehr variabel, was vielleicht zu dem Bastardcharakter unserer Rose in Beziehung zu setzen ist.

In neuerer Zeit sprachen sich WITKUS (1945), BROWN (1949), AVANZI (1950) und BERGER, WITKUS und JOSEPH (1951) für das Vorkommen von Endomitosen in den Tapetenzellen verschiedener Pflanzenarten aus. GEITLER (1949, 1951) und sein Schüler CARNIEL (1952) lehnten andererseits endomitotische Prozesse, der letztgenannte Autor speziell für das mehrkernige Sekretionstapetum, ab. Ein Polyploidwerden der Kerne führen sie ebenso wie jüngst noch KADEY (1952) auf Mitosehemmungen und Kernverschmelzungen zurück¹. Unsere Beobachtungen

Einschränkung erfahren haben würde. Nach Präparaten, die in diesem Sommer angefertigt wurden, kann es nunmehr als sicher gelten, daß die zweite geäußerte Vermutung (WULFF 1951a, S. 124) das richtige trifft: Strukturänderungen der Chromosomen verursachen sowohl bei *R. hybr.* „Max Graf“ als übrigens auch bei der gleichfalls als hochgradig steril bekannten „*R. Harrisonii*“ das Fehlschlagen der Meiosis (WULFF, unveröffentlicht).

¹ Auch R. GARRIGUES (Rev. gén. Bot. 58, 305–318, (1951)) und besonders F. MECHELKE (Ber. deutsch. bot. Ges. 64, (22–24), (1951) und Chromosoma 5, 246–295 (1952)) äußerten sich letzthin noch gegen das Auftreten von Endomitosen im Tapetum der von ihnen untersuchten Arten. (Zusatz bei der Korrektur.)

zwingen uns dazu, die zuletzt umrissene Meinung zu teilen.

Von den für die Endomitosen so charakteristischen Metaphasen mit zahlenmäßig verdoppelten, paarweise gelagerten Chromosomen wurde lediglich ein Beispiel (Abb. 19) gefunden, obgleich auf dem für die Zeichnungen herangezogenen Objektträger der *R. hybr.* „Hamburg“ sicherlich Tausende von Antherenquerschnitten intensiv daraufhin durchmustert wurden und Teilungen in ihrem Tapetum außergewöhnlich häufig zu sehen waren. Mit anderen Worten gesagt, würde schon die Seltenheit des Sichtbarwerdens solcher Metaphasen mit gepaarten Chromosomen gegen die Annahme eines regelmäßigen Auftretens von Endomitosen bzw. die prinzipielle Polyploidisierung der Tapetenzellen durch Endomitosen mindestens bei

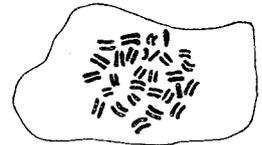


Abb. 19. Oktoploide Mitose mit gepaarten Chromosomen aus einer Tapetumzelle von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 X.

unserer Rose sprechen. Im Anschluß an CARNIEL deuten wir den in der Abb. 19 dargestellten Fall vielmehr als Anzeichen einer Mitosehemmung und Restitutionskernbildung während eines außerordentlich frühen Anaphasestadiums der unserer Abbildung vorausgegangenen Mitose und Eintritt in eine neue Mitose mit einer während des Ruhekernstadiums unverändert gebliebenen Chromosomenlagerung. Bilder, wie das hier diskutierte, würden also nur für eine Abstopfung der Mitose zu einem besonders frühen Zeitpunkt sprechen, und die Seltenheit ihres Vorkommens wäre damit zu begründen, daß die Abstopfung im allgemeinen erst später erfolgt oder aber in ihrer polyploidisierenden Wirkung gar durch eine nachträgliche Kernverschmelzung ersetzt wird.

Die Kerne im Tapetum unserer Rose scheinen bevorzugt im Ruhestadium, meistens sehr bald im Anschluß an eine Mitose, zu verschmelzen. Doch treten im Falle der Zweikernigkeit der Tapetumzellen auch zur Zeit der mitotischen Metaphase Kernfusionen ein, die dadurch erleichtert werden, daß sich die beiden Kerne in der Regel synchron teilen und die Spindeln dabei parallel gestellt sind. Die angedeutete Möglichkeit ergibt sich aus Bildern wie dem der Abb. 20, die

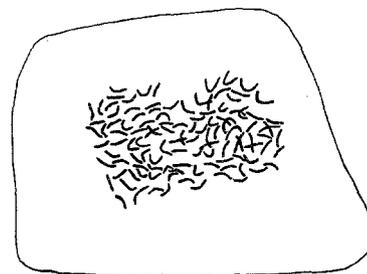


Abb. 20. Verschmelzung von zwei oktoploiden Metaphasen im Tapetum von *R. hybr.* „Hamburg“. Vergr. 1200 X.

nach unserer Ansicht den Augenblick einer Verschmelzung während der Metaphase darstellt. Hier haben zwei oktoploide Platten unmittelbare Berührung, die Einschnürung in der Mitte der Gesamtfigur deutet wohl noch die ursprüngliche Begrenzung der beiden Platten an, und die überwiegend waagerechte Lagerung der Chromosomen an dieser Stelle dürfte vielleicht durch eine bei der Verschmelzung auftretende

Strömung mechanisch bedingt sein. Daß es sich übrigens tatsächlich um zwei ursprünglich getrennte Platten handelt, wird noch dadurch unterstrichen, daß eine geringe Differenz in ihrer Höhenlage vorhanden ist, die in der Zeichnung nicht wiedergegeben worden ist.

Eindeutige Beziehungen zwischen dem Entwicklungsstadium der Pollenmutterzellen und dem Kernverhalten im Tapetum, etwa derart wie KADEY (1952) sie u. a. kürzlich noch aufzeigte, waren unmöglich zu erfassen. So stammt z. B. die in der Abb. 19 wiedergegebene oktoploide Metaphase mit den gepaarten Chromosomen aus einer einkernigen Tapetumzelle eines Faches, dessen Pollenmutterzellen sich in Telophase befanden. Neben Pollenmutterzellen in Metaphase I beobachteten wir andererseits das Verschmelzungsstadium der beiden oktoploiden Platten der Abb. 20, und schließlich waren selbst während des frühen Tetradenstadiums der Pollenmutterzellen tetraploide Mitosen häufig in noch einkernigen Tapetumzellen sichtbar.

VI. Zusammenfassung.

Für *Rosa hybrida* „Hamburg“ wird die Abstammung, soweit möglich, gegeben. Diese Lambertianarose ist infolge von Chromosomentranslokationen ein Strukturhybrid. In einem geringen Prozentsatz der Pollenmutterzellen treten während der Meiosis Quadrivalente, Trivalente und Univalente auf. Die Inkonstanz des Vorkommens von Multivalenten wird mit der geringen Größe der translozierten Segmente und dem Einfluß äußerer Faktoren erklärt.

R. hybr. „Hamburg“ ist wie ihr unmittelbarer Vorfahr, *R. hybr.* „Eva“, tetraploid ($2n=28$); die beiden älteren Lambertianarosen *R. hybr.* „Robin Hood“ und *R. hybr.* „Trier“ sowie die erste Polyantharose, *R. hybr.* „Mignonnette“, sind diploid ($2n=14$).

Sowohl für *R. hybr.* „Eva“ als auch für *R. hybr.* „Trier“ wäre nach den genealogischen Angaben Triploidie zu erwarten gewesen; für den abweichenden zytologischen Befund werden Erklärungsmöglichkeiten angedeutet.

Die nur durch die Chromosomentranslokation gestörte, sonst aber sehr ausgeprägte Tendenz zur Bivalentbildung bei der tetraploiden *R. hybr.* „Hamburg“ spricht für eine starke Autogenomatie der Rosen-

genome und eine genische Kontrolle der Bivalentbildung bei den Rosen.

Infolge Mitosehemmungen, Restitutionskernbildungen und Kernverschmelzungen können die Kerne im Antherentapetum der *R. hybr.* „Hamburg“ polyploid werden.

Literatur.

1. AVANZI, M. G.: Endomitosi e mitosi a diplocromosomi nello sviluppo delle cellule del tappeto di *Solanum tuberosum* L. *Caryologia* 2, 205—222 (1950). — 2. BERGER, C. A., E. R. WITKUS u. T. C. JOSEPH: Tapetal cell and meiotic divisions in *Antirrhinum majus* L. and *Linaria vulgaris* HILL. *Caryologia* 4, 110—114 (1951). — 3. BREMER, G.: Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortsbastaarden van het geslacht *Saccharum*. Diss. Wageningen (1921). — 4. BÖCHER, T. W.: Chromosome behaviour and syncyte formation in *Phleum phleoides* (L.) KARST. *Bot. Not.* 1950, 353—368. — 5. BROWN, S.: Endomitosis in the tapetum of tomato. *Amer. J. Bot.* 36, 703—716 (1949). — 6. CARNIEL, K.: Das Verhalten der Kerne im Tapetum der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. *Österr. bot. Z.* 99, 318—362 (1952). — 7. ERLANSON, E. W.: Chromosome organization in *Rosa*. *Cytologia* 2, 256—282 (1931). — 8. ERLANSON, E. W.: Chromosome pairing, structural hybridity, and fragments in *Rosa*. *Bot. Gaz.* 94, 551—566 (1933). — 9. FAGERLIND, F.: Induzierte Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Gattung *Rosa*. *Acta Hort. Bergiani* 14, No. 1 (1945a). — 10. FAGERLIND, F.: Die Bastarde der *camina*-Rosen, ihre Syndese- und Formbildungsverhältnisse. *Acta Hort. Bergiani* 14, No. 2 (1945b). — 11. GEITLER, L.: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. *Fortschr. Bot.* 12, 1—18 (1949) und 13, 1—22 (1951). — 12. HURST, C. C.: The genetics of the rose. *Rose Annual* 1929, 37—64. — 13. KADEY, ABD EL RAHMAN: The development of microsporangium and pollen grains in *Cistanche tinctoria* (FORSSK.) G. BECK. *Bot. Not.* 1952, 46—57. — 14. KORDES, W.: Der Rosenstammbaum auf der Ersten Bundesgartenschau in Hannover. *Rosenjahrbuch* 4, 16—27 (1951). — 15. OEHLKERS, F.: Neue Versuche über zytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). *Biol. Zbl.* 57, 126—149 (1937). — 16. PENLAND, C. W. T.: Cytological behavior in *Rosa*. *Bot. Gaz.* 76, 403—410 (1923). — 17. VON RATHLEF, H.: Die Rose als Objekt der Züchtung. Jena (1937). — 18. TÄCKHOLM, G.: Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Hort. Bergiani* 7, No. 3 (1922). — 19. WITKUS, E. R.: Endomitotic tapetal cell division in *Spinacia*. *Amer. J. Bot.* 32, 326—330 (1945). — 20. WULFF, H. D.: *Rosa Kordeisi*, eine neue amphidiploide Rose. *Züchter* 21, 123—132 (1951a). — 21. WULFF, H. D.: *Rosa Kordeisi*. *Rosenjahrbuch* 5, 6—19 (1951b). — 22. WULFF, H. D.: Zytologische Beobachtungen an Rosenbastarden (*R. camina* L. × *R. coriifolia* FRIES var. *Froebelii* REHD. und *R. coriifolia* FRIES var. *Froebelii* REHD. × *R. multiflora* THUNB.) *Züchter* 22, 233—244 (1952).

BUCHBESPRECHUNGEN.

BONNER, JAMES und ARTHUR W. GALSTON, Principles of Plant Physiology. (Grundzüge der Pflanzenphysiologie.) W. H. Freeman u. Co., San Francisco. 509 S. mit 212 Illustr. von E. L. Gillespie. 1952. Geb. \$ 5,50.

Meister der experimentellen Forschung erweisen sich in diesem in vieler Beziehung ungewöhnlichen Lehrbuch als Meister der Didaktik. Für Studenten mit bescheidenen Vorkenntnissen in Chemie und Botanik wird hier eine Einführung nicht allein in das wichtigste Tatsachenmaterial der Pflanzenphysiologie gegeben, sondern gleichzeitig eine Hinführung an die wissenschaftliche Fragestellung, die Denk- und Arbeitsmethode angestrebt und erreicht. Nirgends hat man den Eindruck einer bloßen Kompilation. In der Disposition, in der Art, den einzelnen Gegenstand darzustellen, in der Bewertung verschiedener Theorien hat das Werk originelle Züge. Die dahinter stehenden Forscherpersönlichkeiten wirken durch — ich möchte sagen — jede Zeile. Eine

wohl abgewogene, knappe, klare Sprache, die sachlich und zugleich voller Schwung ist, zieht den Leser förmlich in den Stoff hinein. So subjektiv das Buch erscheint, man dürfte ihm kaum zum Vorwurf machen, zum einseitigen Denken zu erziehen. Verf. betonen an den verschiedensten Stellen: hier handelt es sich um Deutungen, vieles ist noch unklar. Aber mir scheint, gerade weil sie dem jungen Biologen Möglichkeiten der Lösung der Probleme aufzeigen, gewinnen sie diese und wecken das eigene Nachdenken. Das Vorhaben wird bestens durch die Illustrationen unterstützt. Historisch wichtige Abbildungen und aus neueren Arbeiten übernommene machen den einen Teil aus. Präzis wird die Herkunft jeder Figur vermerkt, an sich wohl eine Selbstverständlichkeit, wenn nicht manches moderne Lehrbuch gezeigt hätte, daß es auch anders geht und wieviel die Verwilderung der Sitten auf diesem Gebiet voran gekommen ist. Der andere Teil der Abbildungen ist neu