

(Aus der Bayer. Landesanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau, Abteilung Rebenzüchtung, Würzburg.*

Entwicklungsgeschichtlich-genetische Studien über somatische Mutationen bei der Rebe.

(Ein Beitrag zur Genetik langlebiger, vegetativ vermehrter Kulturpflanzen mit sehr hohem Klonenalter.)

Von HANS BREIDER.

Mit 16 Textabbildungen.

I. Fragestellungen.

Das Problem der somatischen Mutationen bei Kulturpflanzen ist wiederholt diskutiert worden, wobei sich die Berichterstattung meist auf die Beschreibung des mutierten Merkmals beschränkt. Bezüglich der Kulturrebe ist man allgemein im Weinbau von ihrer außerordentlichen Mutabilität überzeugt, die eigentlich jegliches Maß unserer derzeitigen Vorstellungen von Mutationen übersteigen müßte. MÜLLER-STOLL (1950) vertritt die Auffassung, daß die Edelreben deswegen von „Nichtblau“ zum dominanten „Blau“ mutieren, weil Blaufärbung ein atavistisches Merkmal der Edelreben sei. Derselbe Autor schreibt auch, daß somatische Mutationen keine Beziehung zum Sproßaufbau erkennen lassen. Sektorialmutanten finden in der Literatur zwar eine Erwähnung, ohne daß man jedoch gerade diesen für vegetativ vermehrbare und vermehrte Kulturpflanzen so wichtigen mutativen Erscheinungsformen besondere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen widmet, die deren Beziehungen zum Sproßaufbau und deren Aufspaltungen im Mutterstock und demzufolge auch in der vegetativen Vermehrung und Züchtung zum Gegenstand der Analyse haben. Darüber hinaus werden plötzliche Merkmalsänderungen eines ganzen Stockes oder gleichzeitig mehrerer Rebenstöcke als Mutationen angesprochen, die sicher keine phänotypischen Effekte einer direkten Mutation sind, sondern bei denen es sich um eine durch Summierung von Kleinmutationen bedingte und durch Außenfaktoren veranlaßte Inaktivierung, bzw. Reaktivierung dominanter oder epistatischer Gene handelt, also um indirekte Auswirkungen von Mutationen. Damit aber wird die Frage aufgeworfen, ob das Wirken der für die Evolution und Züchtung vegetativ vermehrter Kulturpflanzen so wichtigen Kleinmutationen nicht in einigen Fällen erkannt werden kann, um wenigstens eine Vorstellung über deren Wirkung zu vermitteln.

Wenn für die Lösung der auftauchenden Fragen die Rebe in den Vordergrund unserer Untersuchungen gestellt wurde, so aus dem Grund, weil die Edelrebe wohl die älteste Kulturpflanze ist, die ihre Entwicklung mehr der vegetativen als der generativen Vermehrung verdankt. Dadurch beinhalten unsere Sorten noch viel Ahnenerbsubstanz, die jedoch bei ständiger Summierung von Mutationen sowohl in ihren derzeitigen aktiven wie inaktivierten Faktoren so heterozygotisch ist, daß in mannigfaltiger, auffälliger Variation phylogenetische und ontogenetische Probleme auftauchen, die schon für sich die Beschäftigung mit dieser edlen Kulturpflanze reizvoll und erfolgreich gestalten. Indem im Verlaufe der Darstellung hier und da dem Phylogenetiker entsprechende Hinweise gegeben werden, soll die Abhandlung vorerst

im wesentlichen mehr der modernen Züchtungsforschung gewidmet sein, für die unmittelbar brauchbare Ergebnisse sich ebenso herausstellen lassen wie für den fortschrittlichen Weinbau selbst. (Vgl. BREIDER, Z. f. Pflanzenzüchtung 1952.)

II. Mutabilität, Modifikabilität, Polygenie der Merkmale und die Bedeutung der Kleinmutationen.

Als „Mutation“ bezeichnen wir heute jede Änderung des Erbgutes oder Idiotypus, ohne Rücksicht auf das Ausmaß des entstandenen Unterschiedes. Für die Kultur langlebiger vegetativ vermehrter Pflanzen interessiert in erster Linie die Genmutation, von der SINNOT, DUNN und DOBZHANSKY (1950) schreiben, daß sie ein reversibler Vorgang sei. Das bedeutet also, daß eine Genmutation nur eine Abänderung der Funktion eines Gens, und nur in wenigen Fällen bei generativer Vermehrung auch Verlust des Gensubstrates (deficiency) bedeutet. Theoretisch kann jedes Gen mutieren. Praktisch aber sind die einzelnen Gene, wie ganze Genkomplexe und Genome hinsichtlich ihrer Mutabilität verschieden. Die Ursache dafür kann liegen:

1. im Gen selbst.
2. in seinem Allel (Konversion der Gene n. RENNER).
3. in einer nichtallelen genischen Beeinflussung (n. RHOADES '36 beim Mais).
4. in dem Grade der Heterogenie.
5. in der Natur des mutagenen Reizes.
6. im physiologischen Zustand der Zelle, des Kernes, des Plasmas und schließlich des Gewebes, also in Umwelteinflüssen (STUBBE, DÖRING, DOTTERWEICH).

Die Rebe gehört nicht zu den Pflanzen, die sich in der freien Natur vegetativ vermehren. Ihre natürliche Fortpflanzung ist eine sexuelle. Unter der Wirkung der natürlichen Selektion wird ihre Variabilität in freier Natur weitgehend eingeschränkt. Das beste Beispiel dafür liefern die amerikanischen Wildformen (BREIDER '48), die bezüglich der Gene, die ihre ökologische Valenz oder ihre *Peronospora*- oder *Phylloxera*-Resistenz bestimmen, bereits soweit homozygot geworden sind, daß BÖRNER und SCHILDER ('34) glauben, für die genische Grundlage der Reblausanfälligkeit bzw. Reblausresistenz nur 1—3 Faktorenpaare annehmen zu können. Wir wissen aber heute aus Versuchen mit genetisch gut untersuchten Objekten, wie *Drosophila* und *Antirrhinum*, Nagetieren und Fischen, daß an der Hervorbringung der Merkmale wohl immer eine größere Anzahl von Genen beteiligt ist. Die Merkmale sind polygen bedingt. Die im Experiment feststellbare mono-, bi- oder trifaktorielle Grundlage eines Merkmals ist im allgemeinen lediglich Ausdruck einer weit fortgeschrittenen Homozygotie des für das untersuchte Merkmal verantwortlichen Genkomplexes,

* (Mit Unterstützung des Forschungsrates — ERP-Mittel.)

Wenn man daher reblausresistente amerikanische Wildrebenarten, z. B. *Vitis rupestris* oder *V. riparia* mit *V. vinifera* kreuzt, die in der Natur keine Auslese auf Reblauswiderstandsfähigkeit erfahren hat, und zudem seit mehreren 1000 Jahren in vegetativer Vermehrung domestiziert wurde, und deswegen in den der *V. rupestris* oder *V. riparia* homologen Resistenzfaktoren heterogen ist, erhält man in der F_2 nicht eine einfache Mendelspaltung, sondern eine polyfaktorielle Verteilung, in der nur wenige Individuen dem Verhalten der amerikanischen Rebenarten entsprechen (BREIDER '39). Eine genaue Genanalyse in solchen Fällen durchzuführen ist schwierig, weil die Formen der Polygenie recht verschieden sein können (additive oder kumulative Polymerie, komplementäres Verhalten verschiedener, nichtalleler Gene, Genhierarchie, wenn nach dem Wirksamwerden von Grundgenen andere Anlagen in Aktion treten, unter denen nun wieder verschiedenartigste Wechselbeziehungen in der Beeinflussung der in der Entstehung begriffenen Merkmale vorkommen) (KOSSWIG '47).

Die bekanntesten Fälle einfacher (z. B. Laubverfärbung) oder bifaktorieller Vererbung (z. B. Beerenfarbe) bei der Rebe sprechen nicht gegen unsere Anschauung, daß alle Merkmale polygen bedingt sind. In derartigen kreuzungsanalytischen Untersuchungen kommt es nur auf die Erkenntnis des „Hauptgens“ oder der „Hauptgene“ an, bzw. auf einfache Merkmalsunterschiede, wobei unerwünschte Modifikationsgene, die die Klarheit der Ausprägung des Merkmals beeinflussen, ebenso vernachlässigt werden, wie Faktoren, die erst die Realisation des Hauptgens überhaupt bewirken, aber ohne phänotypischen Effekt bleiben. Speziell darauf gerichtete Untersuchungen mit Nagetieren zeigen, daß jedem an der Färbung beteiligten Gen jeweils bestimmte Modifikationsgene zugeordnet sind, von denen jedes einzelne nur einen geringfügigen fördernden oder hemmenden Einfluß auf die Manifestation des betreffenden Hauptgens hat. Bei der Rebe liegen die Verhältnisse nicht anders.

Die Fälle der für die Entwicklung wichtigen Kleinmutationen treten als somatische Mutationen unmittelbar meist überhaupt nicht in Erscheinung. Und doch wissen wir aus den Untersuchungen BAURS mit *Antirrhinum*, daß Kleinmutationen nicht nur ungleich häufiger auftreten als die groben sichtbaren Mutationen, sondern daß gerade diesen für die Evolution und damit für die Züchtung eine besondere Bedeutung zukommt,

1. weil sie als kleine Abänderungen im Zusammenspiel der Gene bei der Hervorbringung der Merkmale sich weniger störend für die Genbalance manifestieren, als es eine große wahrscheinlich tun würde,

2. weil ein lediglich durch eine Kleinmutation veränderter Genotyp sich im Phänotyp nicht anders darstellen wird, als es der ursprüngliche Typ auf Grund seiner Modifikationsbreite auch tun könnte.

Darüber hinaus wird durch Kleinmutationen die Modifikationsbreite eines Merkmals, im weitesten Sinne eines Phänotyps wesentlich erhöht, wodurch dieser die Fähigkeit erhält, unter veränderten Lebensbedingungen im Rahmen der Modifikation seiner Merkmale sein Erscheinungsbild zu verändern. Es kommt jedem Gen ein gewisses Reaktionsmaß und jedem Merkmal somit eine gewisse Modifikationsbreite zu. Diese verändert sich im gleichen Maße, wie die an

der Hervorbringung eines Merkmals beteiligten Gene in ihrer Summe ihr Reaktionsmaß verändern. Da nun die Reben sich durch ihre Heterozygotie auszeichnen, sind wir uns darüber im klaren, daß die Modifikationen und Dauermodifikationen nichts anderes sind als verschiedene Manifestationsmöglichkeiten heterozygotischer, polygen bedingter Merkmale. Die Umwelt übt nur insofern einen Einfluß aus, als auf ihren Wechsel der heterozygotische Genkomplex mit Merkmalsänderungen reagiert.

Der Abänderungsgrad und die Manifestationsdauer der Abänderung ist im besonderen Maße von der genetischen Konstitution des Merkmals abhängig.

Es entspricht daher nicht unserer genetischen Vorstellung, wenn Modifikationen allgemein als nicht-erbliche Eigentümlichkeiten bezeichnet werden. Ganz abgesehen davon, daß es begrifflich falsch ist, verbirgt sich gerade hinter der Fähigkeit der Pflanze, auf Außenbedingungen mit Merkmalsabänderungen zu reagieren, ein für die Evolution der Organismen im allgemeinen, wie für die Beurteilung vegetativ vermehrter Kulturpflanzen im besonderen, bedeutsamer gen-physiologischer Mechanismus, dem wir z. B. den Anbau der Reben unter verschiedensten Lebensbedingungen ebenso verdanken, wie die lage- und klimaverschiedenen Feinheiten der Weine ein- und derselben Sorte.

Wenn wir mit KOSSWIG ('47) als polygenische Grundlage eines Merkmals z. B. die Summe von 5 polymer und kumulativ wirksamen Genen $ABCDE$ auffassen, die innerhalb der typischen Umweltbedingungen im Rahmen einer Modifikationsbreite $10 \cdots 30$ variabel sei, so kann durch eine Kleinmutation $A \rightarrow A'$ die Modifikationsbreite in ihre Extreme verschoben werden: $15 \cdots 35$.

Die Kleinmutation tritt als Änderung der Reaktionsbasis nur unter extremen Umweltbedingungen in Erscheinung. Aus dem Genotyp $ABCDE$ ist $A'BCDE$ geworden, der als solcher kaum zu erkennen ist. Die Möglichkeit, daß $B \rightarrow B'$ mutiert, ist häufiger, als daß $A' \rightarrow A$ rückmutiert. Denn wir wissen aus Experimenten mit *Drosophila* und *Antirrhinum*, daß Rückmutationen nur selten vorkommen. Der Genotyp $A'BCDE$ bringt Phänotypen hervor, deren eine Extreme noch weiter vorgetrieben ist, ohne das Merkmal wesentlich zu verändern: $20 \cdots 40$. $A'BCDE$ führt zu $25 \cdots 45$ und erreicht $A'BC'D'E = 30 \cdots 50$, $A'BC'D'E' = 35 \cdots 55$.

Der in 4 Genen veränderte Genotyp liegt mit einem Teil der von ihm schaffbaren Phänotypen immer noch innerhalb der vom nichtmutierten Ausgangstyp innegehaltenen Modifikationsbreite. Die vierfache Mutation in einem Komplex von 5 polymer und kumulativ wirksamen Genen braucht sich also gar nicht im Phänotypus bei normalen Umweltverhältnissen zu manifestieren. Erst die 5. Mutation verändert den Phänotyp so, daß die Mutationen sichtbar in Erscheinung treten und den Grad einer Großmutation annehmen. Um bei gleichbleibender Umwelt eine Merkmalsänderung in Erscheinung treten zu lassen, waren 5 Mutationen in einem das gleiche Merkmal bedingenden Genkomplex notwendig.

Bei nichtkumulativer Polymerie aber brauchte die Form $A'BC'D'E$ von der Ausgangsform überhaupt nicht verschieden zu sein, wie umgekehrt der phänotypische Effekt der Mutation A' durch $B'C'$ zweifach gesichert wäre und dann selbst noch erkenn-

bar sein könnte, wenn $A' \rightarrow A''$ oder $\rightarrow A$ mutiert wäre. Wenn wir uns nun noch vorstellen, daß an der Ausbildung eines Merkmals noch andere Gensysteme als Komponenten teilhaben, unter denen wieder polymer, antagonistisch und hierarchisch wirkende im bunten Durcheinander auftreten, die nicht nur die Merkmalsausprägung und ihre Modifikabilität, sondern auch die Mutabilität eines Gens beeinflussen, so wird klar, inwiefern sich die Heterozygotie unserer Reben bei vegetativer Vermehrung erweitern und verändern konnte, ohne daß die vielen Mutationen als solche erkennbar geworden sind. Während bei freier Panmixie durch eine ständige germinative und zygotische Selektion die Heterozygotie immer wieder reduziert wird und auch viele Kleinmutationen laufend eliminiert werden, fallen diese Momente bei vegetativ vermehrten Kulturpflanzen vollkommen aus, so daß sie die einmal eingetretene Mutation ständig mit-schleppen und stets neue Mutationen dazu-erwerben.

Die Folge davon ist eine allmähliche Anreicherung von Kleinmutationen und damit eine ununterbrochene Verbreiterung und Abänderung der Heterozygotie, die Schaffung und Steigerung und zugleich eine ständige Veränderung der Genlabilität, eine Förderung der Mutabilität.

Wie bereits gesagt wurde, bleiben die Kleinmutationen im allgemeinen ohne direkten phänotypischen Effekt und entziehen sich dadurch unserer Beobachtung. Ihr Wirken wird jedoch dann deutlich, wenn sie zur Inaktivierung bzw. Reaktivierung von Erbanlagen und Erbanlagenkomplexen führen oder die Modifikationsbreite eines Merkmals bzw. Merkmalskomplexes soweit verändert haben, daß durch geeignete Umweltbedingungen die Manifestation von dominanten oder epistatischen Genen unterbunden, abgeändert oder verzögert wird. In diesen Fällen sind Kleinmutationen zwar nur indirekt verantwortlich für einen Merkmalswechsel, der nach bisherigen Auffassungen als „Modifikation“ zu bezeichnen wäre, dem aber als vollständige Inaktivierung bzw. Reaktivierung eines Gens oder Genkomplexes der Charakter einer Großmutation zuzuerkennen ist. Jedoch gestattet die Eigenart des Erscheinens nicht, die Merkmalsänderung als Mutation zu bezeichnen, obwohl ihr eine Anhäufung von Kleinmutationen zugrunde liegt.

Die durch Anhäufung von Kleinmutationen bedingte Heterozygotie der Edelrebensorten hat ferner zur Folge, daß somatische Großmutationen — womit solche mutativen Genabänderungen bezeichnet werden sollen, die sich unmittelbar im Phänotypus manifestieren — häufiger auch im Vegetationskegel erscheinen, als man im allgemeinen annimmt. Sofern eine derartige Mutation eine Knospenanlage ganz charakterisiert, zeigt auch der ganze Sproß die Veränderung. Tritt sie aber so ein, daß der Vegetationskegel zur Hälfte oder zu $\frac{3}{4}$ oder $\frac{1}{4}$ usw. aus mutiertem Gewebe besteht, hängt es von den entwicklungs-geschichtlichen Vorgängen der Sproßbildung ab, in welchem Umfange die Mutation am Sproßaufbau beteiligt wird. Die in dieser Hinsicht gemachten Befunde sprechen so eindeutig gegen die bislang herrschende Auffassung vom sympodialen Aufbau des Rebensprosses, daß es notwendig ist, die alte Anschauung zu revidieren.

Die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge im Sproß- und Organaufbau der Rebe führen zu eindeutigen vegetativen Aufspaltungen. Bei oberflächlicher Betrachtung gewinnt man den Eindruck, daß einige Rebenstöcke beliebig hin und her mutieren können. Ein Paradebeispiel bilden die Sorten Morillon und Tressot panachée. Vermutlich liegt nur eine Mutation vor. Diese Sorten sind nämlich Sektorialchimären. In der planmäßigen vegetativen Vermehrung kann man aus den blau-grünen Sorten rein blaubeerige, wie rein grünbeerige Nachkommen gewinnen. Man muß nur wissen, wie die genotypisch verschiedenen Gewebesektoren zu den Knospenbildungszonen liegen. Derartige Sektorialchimären gibt es auch in den Sorten: Ruländer, Sylvaner, St. Laurent, Kleinberger und vermutlich in allen alten Rebensorten. Sie betreffen teils als Mericlinalchimären nur die Blätter, teils als Sektorialchimären Beeren, Trauben, Sprosse und ganze Stöcke. Indem dieser Fragenkomplex einer eingehenden Analyse unterzogen wurde, war es möglich, in einigen Fällen den häufigen Merkmalswechsel innerhalb eines Stockes oder auch einer Sorte auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge und nicht auf häufiges Hin- und Hermutieren zurückzuführen. Wenn dabei zum besseren Verständnis zunächst nur der leicht sichtbare Farbwechsel der Reben in den Vordergrund unserer Untersuchungen gestellt wurde, so verdient doch darauf hingewiesen zu werden, daß auch Kleinmutationen in dem von uns dargestellten Sinne in einer rhythmischen Verteilung eine minimale Merkmalsabänderung oder einen vollständigen Merkmalswechsel hervorrufen können. Da bei der heute gebräuchlichen Art und Weise der vegetativen Einaugenvermehrung in der Pfropfrebenherstellung die möglichen genotypischen Verschiedenheiten der Augen eines Klones oder selbst eines Sprosses keine Berücksichtigung erfahren, ist es verständlich, wenn nur auf dem Wege einer gewissenhaften Rebenanerkennung wenigstens die erscheinungsbildliche Einheit eines Klones gewahrt werden kann.

Nach den geltenden Richtlinien für die Rebenanerkennung muß ein Weinberg, der der Schnittholzgewinnung, also der vegetativen Vermehrung dienen soll, im 3jährigen Wechsel neu anerkannt werden. Solange sich die Rebenanerkennung nur auf eine allgemeine Gesund- und sortenmäßige Reinerhaltung eines Klones bezieht, genügt diese Kontrolle. Sie kann aber niemals die Garantie dafür bieten, daß nicht in den zwischen den Kontrolljahren liegenden Vegetationsjahren Groß- oder Kleinmutationen in die vegetative Vermehrung gelangt sind, die diese Einheit des Klones stören. Denn bei der Schnittmethode im Weinbau sind Mutationen entweder nur im Vegetationsjahr oder erst in den vegetativ erzeugten Nachkommenschaften zu erkennen. Da nun Kontrollen aus dem Mutterweinberg fehlen, werden Merkmalsabänderungen in der Pfropfrebenachkommenschaft leichtsinnigerweise als durch den Einfluß der Unterlage ausgelöste Mutationen bezeichnet. Dabei kennen wir bis heute noch keinen sicheren Fall, in dem dies tatsächlich erfolgt ist.

Es dürfte aus der Fülle der auftauchenden Fragen ersichtlich geworden sein, wie wesentlich für die Forschung und für die Praxis Untersuchungen über die Bedeutung der somatischen Mutationen bei vegetativ vermehrten langlebigen Kulturpflanzen sind.

III. Rebenschnitt und Sproßaufbau.

a) Rebenschnitt

Die pflanzfertige Rebe wird auf zwei Augen zurückgeschnitten. Im ersten Jahr erreicht sie unter günstigen Bedingungen eine Höhe von 2 m und mehr. Zu Beginn des zweiten Lebensjahres wird sie soweit zurückgenommen, wie ihr Holz ausgereift ist. Nehmen wir an, daß dies bis zu einer Höhe von 1,50 m der Fall ist. In einer Höhe von 70—90 cm wird sie gebogen und festgeheftet. Während die unteren Augen des zukünftigen Stammes geblendet werden, treiben die belassenen Augen im Frühjahr fruchtbare Triebe, im allgemeinen mit 1—3 Trauben. Im dritten Jahr wird der ganze Stock auf eine Stammhöhe von 60—70 cm abgeschnitten, so daß nur 1 oder 2 Triebe mit mehr als 8 Augen und vielleicht noch 1 oder 2 Zapfen erhalten bleiben. Unter Zapfen versteht man zurückgeschnittene Triebe mit 1 oder 2 Augen. Die belassenen Triebe bilden im 3. Jahr die fruchtbaren Bogreben. Im 4. Jahr werden die vorjährigen Triebe bis auf einen Sproß, der dem Stamm am nächsten ist, abgeschnitten. Die Zapftriebe werden wieder auf 1—2 Augen zurückgeschnitten. In dieser Weise erfolgt jedes Jahr der Rückschnitt, aber stets so, daß einjähriges Holz auf zweijährigem steht.

Wenn auch der Praktiker manche Abweichungen von dieser Methode kennt, so gibt sie dem Leser doch eine Vorstellung, um zu verstehen, daß Knospenmutationen bei der Rebe im allgemeinen nur im Verlaufe eines Vegetationsjahres sicher beobachtet werden können, weil sie nämlich im Frühjahr des nächsten Jahres wieder abgeschnitten werden. Eine Ausnahme besteht bei der besprochenen Schnittmethode nur dann, wenn der die Mutation tragende Trieb als Bogrebe Verwendung findet.

Der Vollständigkeit halber muß aber eine besondere Schnittform, der Kordonschnitt, erwähnt werden, der zwar nicht im allgemeinen Weinbau weit verbreitet ist, aber für den Untersucher nach eingehender Überlegung Anwendung finden muß. Wenn man nämlich einen Stock mit 1—2 Bogreben hat, so kann man ihm im nächsten Jahr die Bogrebe belassen und die Triebe auf mindestens 2 Augen zurückschneiden. Inwieweit der Kordonschnitt den Untersucher befriedigen kann, hängt von der Triebkraft des Stockes und von der Art der zu beobachtenden Mutationen ab. Die beigegebene Abb. 1 möge das Gesagte erläutern. Wer sich eingehender über die Schnittmethoden im Weinbau orientieren will, lese in SCHNEU, G. „Mein Winzerbuch“ nach.

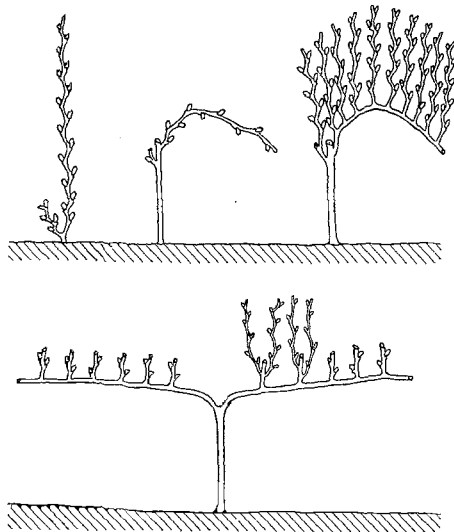


Abb. 1. Rebenschnittformen.

Oben: Die gebräuchliche Stammesziehung im 1., 2. und den folgenden Ertragsjahren.
Unten: Die Kordonerziehung.

Durch die zuerst beschriebene allgemeine Schnittmethode ist das Erkennen von Knospenmutationen am Mutterstock außerordentlich erschwert. Dafür aber treten sie um so häufiger in den vegetativen Nachkommen, insbesondere nach der heute gebräuchlichen und notwendigen Veredlungstechnik auf, bei der die vorjährigen Knospen als Pfropfauge verwendet werden. Da jedoch

die Veredlungsstationen Massenarbeit zu leisten haben, kann später nicht mehr geklärt werden, von welchem Mutterstock die eine oder andere Variation stammt.

b) Der Sproßaufbau der Rebe

HÄGLI schreibt: „Zum Sproßaufbau der Rebe sei folgendes bemerkt: Die Keimpflanze stellt im ersten Jahr ein Monopodium dar, das über dem umfangreich entwickelten Wurzelsystem am oberirdischen Sproß über den 2 schmal eiförmigen lanzettlichen Keimblättern meist 6—10 (selten mehr) Laubblätter in spiraliger Anordnung aufweist.“

Es ist einmal an der Zeit, darauf hinzuweisen, daß die Sproßlänge im ersten Jahr eine Frage des Genotypus und der Anzuchtbedingungen ist. So ist es uns mehrfach gelungen, in ganzen Nachkommenschaftsgruppen im ersten Jahr eine Durchschnittslänge von 1,20—1,50 m und mehr zu erzielen, ja einige Sämlinge erreichten im 1. Lebensjahr eine Länge von über 2,00 m (z. B. 2,68 m). Die Zahl der Laubblätter beträgt an solchen Sämlingen über 40—50. Die allgemeinen Literaturangaben über die Vitaceen, insbesondere über *Vitis vinifera* sind mit größter Vorsicht zu behandeln. Das gilt auch für den Sproßaufbau, wie für die Ableitung der Blütenstände von Zweigen, den Ranken von Blütenständen, sowohl vom phylogenetisch-vergleichenden, wie entwicklungsgeschichtlich-physiologischen Standpunkt. NÄGELI und SCHWANDENER haben auf Grund ihrer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am Vegetationskegel und nach dem Auftreten der Organhöcker den Sproßaufbau als monopodial erklärt. BRAUN und EICHLER sind von ihren vergleichend-physiologischen Studien aus zu der Vorstellung gelangt, daß die Reben einen sympodialen Aufbau haben. Nach ihrer Meinung sind die Ranken als umgebildete Blütenstände aufzufassen, die wie diese den Gipfel der einander (mit 1- und 2-gliedrigen Sprossen) ablösenden Glieder bilden, „aber durch das frühzeitige Auswachsen der jeweils obersten Achselknospe ständig übergipfelt werden“ und die letzte Sproßgruppe stets wieder in die Richtung der Hauptachse einstellen. „Da bei diesem fortgesetzten Wechsel 1- und 2-gliedriger Sproßverbände die Zahl der Laubblätter ständig nur regelmäßig wechseln muß, so wird dadurch auch der ebenso regelmäßige Wechsel von 2 rankentragenden und 1 rankenlosen Knoten erklärlich. Der ganze Sproß stellt nach dieser Auffassung ein Sympodium dar, an dem die Ranken den Abschluß der Achsen 1. Ordnung darstellen. Eine Stütze erhält diese gegenwärtig meist vertretene Theorie durch die sog. Gablerkrankheit, bei der die Spitzen echter Lotten durch eine Ranke abgeschlossen werden.“ Soweit HÄGLI.

Von seiten der Rebenspezialisten hat diese Anschauung vor allem durch SEELIGER eine Untermauerung erfahren. Trotzdem erscheint es zweifelhaft, der einen wie der anderen These den Vorzug zu geben, sondern man muß, wie es schon GÖBEL versucht hat, beide Anschauungen miteinander in Übereinstimmung bringen. Denn es geht nicht an, die Wahrscheinlichkeiten aus vergleichend-morphologischen Untersuchungen den Ergebnissen entwicklungsgeschichtlicher Studien voranzustellen, um den sympodialen Aufbau der Vitaceen zu beweisen. Darüber, daß die Rebe im 1. Jahr ein Monopodium ist, herrscht anscheinend kein Zweifel. Da aber auch Sämlinge im 1. Lebensjahr be-

reits Ranken tragen, ja selbst, wie es bis jetzt dreimal von uns beobachtet wurde, blühen und fruchten können, ist zunächst einmal zu schließen, daß die Rankenbildung und Rankenfolge kein Beweis für den sympodialen Aufbau sein können. Wie die einjährige Rebe, so sind aber auch die Triebe ein Monopodium. Der mehrjährige Stock aber kann ein Sympodium sein, indem nämlich nach jedem Jahr der Seitentrieb den Aufbau fortsetzt. Nur von diesem Gesichtspunkt aus kann man m. E. die Anschauung über den sympodialen Stockaufbau rechtfertigen. Aus der Tatsache, daß die Ranken hin und wieder an ihren Enden Beeren tragen, geht keineswegs hervor, daß sie demnach umgewandelte Blütenstände sein müssen. In einer Selbstungsnachkommenschaft der Schirastraupe, eine Tafeltraubenvarietät der *V. vinifera*, war ein vollkommen ungeschlechtlicher Sämling, dessen Ranken zu Zweigen geworden waren. Dieser Stock wird z. Zt. in der Rebenzüchtung Würzburg beobachtet. Seine typischen Merkmale besitzt er jetzt schon mindestens 14 Jahre. Aus der Erscheinung, daß nach Aufheben der Geschlechtlichkeit Blütenstände zu Ranken und Ranken zu Zweigen werden, muß aber geschlossen werden, daß Ranken „extra-axillare, deckblattlose Zweige an einem monopodialen Sproß sind oder sie sind der Nebenachse gleichwertig und sind ein nur durch eine Art von Dichotomie von dieser abgeschnittener Sproßteil“ (GILG und HEGR). Ranken können sich modifikativ wohl zu Blütenständen, niemals aber zu Zweigen entwickeln. Letzteres ist nur möglich auf Grund veränderter Erbmasse. Das Entsprechende gilt auch für die Blütenstände, die bei veränderten Umweltbedingungen sich als Ranke, nach erblichen Veränderungen zu verzweigten Sproßsystemen entfalten können. Es erscheint uns also berechtigt, nicht wie bisher angenommen wurde, die Ranke als aus dem Blütenstand hervorgegangen anzunehmen, sondern Blütenstand und Ranke sind homologe und identische Bildungen, die phylogenetisch verzweigte Systeme darstellen. Ihre üblichen Unterschiede sind modifikativ bedingt.

Betrachten wir nun die Organbildung in den Winterknospen, die nach A. BRAUN trotz ihrer an die Lote angedrückten Stellung nicht dieser als Beiknospe angehören, sondern als Beiauge dem Geiztrieb. Schon frühzeitig werden in ihr die Organanlagen des Langtriebes entwickelt. Zwei Nebenaugen liegen ihr jederseits an. Wenn der Rebensproßaufbau ein Sympodium wäre, müßte dieses in den Organanlagen der Knospen zu erkennen sein, vor allem dann, wenn Farbmakierungen die Entwicklungsrichtung eindeutig erkennen lassen. Das ist nun in dem von uns gesammelten Material der Fall. Dadurch, daß in den ersten Zellen der Knospenanlage eine Farbmutation aufgetreten ist, nimmt die Anlage den Charakter einer Chimäre an, deren Teile oder Bezirke je nach dem Zeitpunkt und dem Ort des Auftretens einer Mutation zwar verschieden umfangreich sein können, aber einen ganz bestimmten Gewebeteil des Vegetationskegels einnehmen müssen. Da die Blätter in der Reihenfolge 1, 3, 5, 7 usw. die Mutation im Phänotyp erkennen lassen, muß geschlossen werden, daß die Organanlage in der Winterknospe \pm linear erfolgt und nicht in einer $\frac{2}{5}$ Spirale. Die Windung des Sprosses ist erst ein sekundärer Prozeß, der mit dem Streckenwachstum vielleicht parallel läuft.

In der Winterknospe entwickelt sich bekanntlich der Langtrieb, in dessen Blattachsen die neuen Winterknospen entstehen. Wenn unsere Vorstellung richtig ist, daß die einzelnen Sektoren des Langtriebes entwicklungsgeschichtlich bestimmten Sektoren ihrer Ausgangsknospe entsprechen, so müssen je nach dem Zeitpunkt des Auftretens einer Mutation in der Ausgangsknospe des Langtriebes die 1., 3., 5., 7. usw. und die 2., 4., 6., 8. usw. Winterknospen sich gleich oder nahezu gleich verhalten. Wenn also, um ein ganz klares Beispiel zu nehmen, eine Farbmutation der Trauben so frühzeitig eintritt, daß die Hälfte des Triebes die Mutation führt, die andere Hälfte nicht, dann müssen nach Verwendung dieses Langtriebes als Fruchtholz (Bogrebe) jeweils die 1., 3., 5., 7. usw. Lotten gleichfarbige Trauben tragen, wie umgekehrt die 2., 4., 6., 8. usw. Triebe andersgefärbte, in ihrer Farbe einheitliche Trauben haben müßten. Daß derartige Idealfälle tatsächlich in der Natur auftreten, zeigen zwei blaue Sylvanerstöcke, bei denen je eine Bogrebe gefunden wurde, deren Lotten abwechselnd blaue oder grüne Trauben trugen (Abb. 14).

Wenn aber der Sproßaufbau ein sympodialer wäre, von dem es in Lehrbüchern heißt, daß sich der Seitentrieb aus dem Gewebe direkt unter dem Vegetationspunkt entwickelt, so müssen die rhythmischen Erscheinungen nach dem 3. Knoten aufhören. Da sie es nicht tun, sprechen die Befunde gegen die Annahme eines Sympodiums beim Rebensproß.

IV. Somatische Mutationen in ihrer Beziehung zum Organ- und Sproßaufbau.

a) Blattmutationen.

Es sei betont, daß die im Weinbau vertretene Anschauung, hellbeerige Sorten neigen stark zur Mutation nach „Blau“ oder „Rot“, keineswegs berechtigt ist. Das Umgekehrte ist häufiger der Fall. Der Grund für die weitverbreitete Meinung liegt einfach in der unterschiedlichen Häufigkeit, mit der Weiß- und Rotweinsorten im deutschen Weinbau vertreten sind. Mit der Selektion von Weißweinsorten befassen sich im deutschen Weinbau ungleich mehr Praktiker und Fachwissenschaftler. Es ist daher leicht verständlich, daß sämtliche in den Jahren 1950—1952 von uns beobachteten sektorialmutanten vorwiegend an blaubeerigen Stöcken beobachtet wurden.

Die Sorte Tressot panachée, ein blau-grüner Burgundertyp, brachte mich 1947 erstmalig durch ihr eigenartiges Verhalten als „ever sporting variety“ auf den Gedanken, dem Phänomen der Farbverteilung in der Traube, im Sproß und in der Rebe nachzugehen. Es war nämlich auffallend, daß an ein und demselben Stock Zweige auftraten, die teils Blätter mit Anthocyan und Chlorophyll, teils nur grüne, im Herbst gelblich verfärbende Blätter entwickelten. Auch die Trauben und Beeren verhielten sich entsprechend. Immer aber betraf dieses Verhalten eine blau-grünbeerige Tressot panachée, niemals einen rein blau- oder rein grünbeerigen Stock. Diese Stöcke blieben konstant und zeigten wenigstens in der Färbung keinerlei besondere Neigung zum „Mutieren“.

Von einigen blau-grünbeerigen Stöcken wurden vegetative Vermehrungen angesetzt. Unter etwa 20 Nachkommen war 1952 eine Jungrebe, deren 1. und 3. Trieb nur sektorial blaugefärbte, deren 2. u. 4. Trieb

aber anthocyanführende Blätter hatten. In den Blättern des 1. Triebes besaßen das 1., 3. und 5. Blatt den anthocyanführenden Sektor in der Blatthälfte, die dem Sproß abgewandt war (Abb. 2). Das 2. und 4. Blatt verfärbten sich vollkommen gelblich. Sie

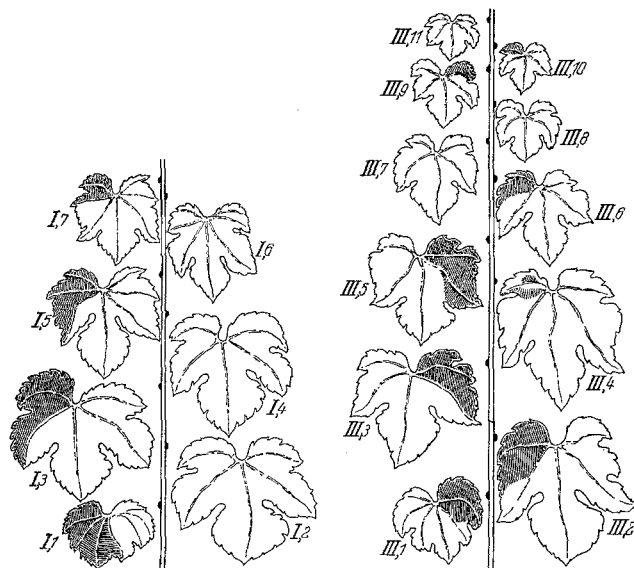


Abb. 2. Der 1. und 3. Trieb einer jungen Tressot panachée-Rebe.
(Erklärung im Text.)

1. Seitentrieb
am einjährigen Holz
29. 5. 51

3. Seitentrieb
am einjährigen Holz
29. 5. 51

bildeten keinerlei Anthocyan. In den Blättern des 3. Triebes entwickelten sich die Anthocyansektoren auf der dem Sproß zugewandten Blatthälfte, so daß also das 1., 3., 5. und 7. Blatt den anthocyanführenden Sektor rechts von der Stielbucht, das 2., 4., 6. und 8. Blatt aber links von der Stielbucht hatten. Der Anthocyansektor wechselte in seinem Ausmaß von Blatt zu Blatt nur unbedeutend.

Die Zweige dieser Jungrebe wurden im folgenden Jahr auf 2 Augen zurückgeschnitten. Im Jahre 1952 war der Austrieb 1. ungleich und 2. trieben die Beiaugen an Stelle der Hauptaugen aus, mit dem Erfolg, daß der Trieb 1 sich nunmehr verhielt wie der vorjährige Trieb 3. An Stelle des vorjährigen 3. Triebes trat ein etwa 1,50 m langer Trieb mit einheitlich grünen bzw. gelb verfärbenden Blättern. Trieb 2 und 4 hatten blaue, später infolge Verschwindens des Chlorophylls rote Blätter. Trauben trug die Rebe noch nicht.

Einen Parallellfall lieferte 1952 ein Trieb eines Stockes der Sorte Ruländer, dessen Blätter im Herbst allgemein gelb verfärbten. 4 aufeinanderfolgende Blätter hatten jeweils auf der beim hängenden Blatt der Sproßachse zugewandten Blatthälfte einen Anthocyansektor. Es ist doch wohl nicht anzunehmen, daß in 4 aufeinanderfolgenden Blättern ein und dieselbe Mutation in einem entwicklungsgeschichtlich gleichen Augenblick aufgetreten sein soll.

Weitere Beispiele wurden 1951 in einem St. Laurent-Weinberg des Weingutes Castell im Steigerwald gefunden. An 2 verschiedenen Stöcken war je ein Blatt mit einem blauen Farbsektor. Die restliche Blattfläche war noch grün, zeigte also noch keine Herbstverfärbung. An zwei anderen Stöcken wurden je ein Trieb gefunden, dessen Blätter im Wechsel vollständig grün und sektorial blau gefärbt waren, in der Weise, daß am Trieb des einen Stockes das 1., 3. und 5. Blatt grün, das 2., 4. und 6. Blatt sektorial blau,

am Trieb des anderen Stockes aber das 1., 3. und 5. Blatt sektorial blau, das 2., 4. und 6. Blatt grün waren. Schließlich wurden auch noch je ein Trieb an 2 Stöcken entdeckt, deren Blätter in ihrer Sektorialvariation derartig beschaffen waren, daß die Blätter den Anthocyansektor bei hängendem Blatt der Sproßachse stets zugewandt hatten, d. h. daß die linksseitigen Blätter den Sektor auf der entgegengesetzten Blatthälfte im Vergleich mit den rechtsseitigen Blättern besaßen (Abb. 3).

In einigen Fällen korrespondiert der Anthocyansektor in seinem Umfang auf den seitenverschiedenen Blättern. Wie Abb. 3 zeigt, kommt es jedoch bisweilen vor, daß der Sektor gespalten wird und dann doppelt auftritt.

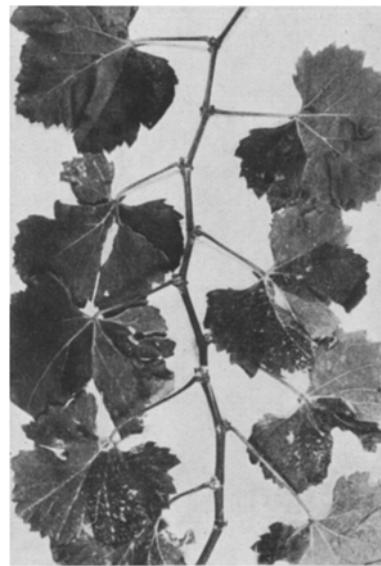


Abb. 3. Blattchimären innerhalb der Rotweinsorte St. Laurent.

Diese Sektoren werden zwar im Blatt erst sichtbar, aber das entsprechende Muttergewebe ist bereits im Sproß vorhanden und zwar in allen Fällen eines Einzelblattsektors in einem Zellverband des Höckers, der das entsprechende Blatt liefert. Treten aber mehrere Blätter einer Seite mit korrespondierenden Sektoren auf, so muß ein Sektor des Vegetationskegels aus Zellabkömmlingen einer mutierten Zelle bestehen. Der Umfang, in dem dieser Gewebesektor am Aufbau der Blätter beteiligt ist, spiegelt sich im Erscheinungsbild des Blattes wieder. Aus der Tatsache, daß in einigen Fällen der mutierte Sektor in aufeinanderfolgenden Blättern stets die gleiche Lage und Größe hat, geht einerseits hervor, daß die Gewebeabgrenzung im Vegetationskegel verhältnismäßig eindeutig sein kann. In anderen Fällen wechselt entweder nur der Umfang des Sektors, oder er ist auf zwei Areale verteilt. Dies bezeugt andererseits, daß die Abgrenzung genotypisch verschiedener Gewebe nicht immer eindeutig sein muß, sondern je nach den Bewegungen im Vegetationskegel sich \pm gegeneinander verschieben kann. Da es sich um Blattchimären handelt, haben wir es vielleicht mit Mericlinalchimären zu tun, denn das Blatt bildet sich nur aus der Epidermis und Hypodermis des Vegetationskegels. Der mutierte Gewebesektor liegt entweder ganz oder nur mit einem Teil in der Blattbildungszone des Vegetationskegels bzw. des Sprosses. Schematisch dargestellt, würde Abb. 4 eine Vorstellung vermitteln können.

Wenn nun beiderseits des Sprosses die Blätter seitenverkehrte gleichgroße oder nahezu gleichgroße Sektoren zeigen, wie in Abb. 2, so muß man folgern, daß

1. etwa ein Drittel bis die Hälfte des Sprosses aus mutiertem Gewebe bestehen muß;

2. im Querschnitt die Blattbildungszone¹ und Gewebesektoren nahezu senkrecht zueinander stehen.

Diese Vorstellung ist in Abb. 4 veranschaulicht.

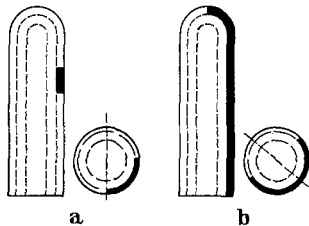


Abb. 4. Schematische Darstellung der Mericlinalchimären der Triebe.

- a) Einzelblatt als Sektorialchimäre.
b) Alle Blätter sind Sektorialchimären.

Die gestrichelte Linie deutet die Lage der Bildungszone der Blätter zu den Gewebesektoren des Vegetationskegels an.

Würden sich die Blattbildungszone mit den erblich verschiedenen Gewebesektoren im Sproß decken, würden die Blätter der einen Seite einheitlich grün, die der anderen Seite einheitlich blau aussehen. Dieser Fall wurde in einer zweiten Tressot panachée gefunden, in der der 1. und 3. Trieb im Herbst gelbverfärbende, der 2. und 4. Trieb rotverfärbende Blätter trugen.

b) Beerenmutationen

Die häufigsten Farbmutationen beobachtet man in einer Traube einer blaubeerigen Sorte. Neben blauen und grünen Beeren treten bei den Sorten Tressot panachée, Ruländer, blauer Burgunder und blauer Sylvaner häufig sektorial blau-grün gefärbte Beeren auf. Sofern es sich, wie häufig beim roten Gutedel und blauen Sylvaner, um nur eine grüngefärbte Beere an einem sonst mit blauen Früchten versehenen Nebenast handelt, kann man aus der Zahl der anders gefärbten Früchte auf die Zahl der tatsächlichen Mutationen schließen. Das gleiche gilt, wenn ein einzelner Nebenast in einer sonst blauen Traube nur grüne oder nur chimärenartige Beeren trägt. In diesen Fällen entspricht ein mutierter Nebenast einer einzigen Mutation, deren Gewebebezirk das Nebenästchen mit den dazugehörigen Beeren liefert.

Nun treten aber, zunächst scheinbar regellos verteilte, farbabgeänderte Beeren in \pm größerer Zahl in einer Traube auf. Bei einer Tressot panachée machten sie 50 % aller Beeren aus. In einer Ruländertraube wurden 37 grüne und 25 rote, in einer zweiten 52 rote, 5 graue und 6 grüne Beeren gezählt.

Wenn man die Nebenäste der Traubenhauptachse der Reihe nach abschneidet, so erkennt man bald, daß sich hinter der scheinbaren Regellosigkeit hin und wieder eine überraschende Symmetrie verbirgt, die es unter Berücksichtigung entwicklungsgeschicht-

¹ Unter Bildungszone soll jeweils der Teil eines Vegetationskegels verstanden werden, aus dem die Seitenelemente sich entwickeln. In einem Sproß von monopodiale Aufbau liegen die beiderseitigen Bildungszone einander gegenüber. Die Determinierung der Bildungszone z. B. eines Sprosses erfolgt allem Anschein nach im Augenblick der Knospenanlage. Die Lage der Gewebesektoren zu den Bildungszone hängt von dem Zeitpunkt und dem Ort des Auftretens der Mutation ab, die erst die Bildung von zwei genotypisch verschiedenen Gewebesektoren bedingt. In der vorliegenden Abhandlung wird der Einfachheit halber eine Blattbildungszone im Umfange von der Hälfte eines Sprosses (im Querschnitt gedacht) angenommen.

licher Vorgänge erlaubt, das Auftreten mehrerer mutierter Früchte in einer Traube oder in einem Stock von Fall zu Fall auf eine Mutation zurückzuführen, die im Aufbau des Organs oder des Sprosses oder Stockes einen Gewebesektor charakterisiert.

Es seien zunächst für die Trauben einige Beispiele gebracht. In einer Traube mit Chimärenbeeren beobachtet man relativ häufig, daß die Beeren ein und derselben Verzweigung ihre Sektoren zu einem Ganzen gegenseitig ergänzen; d. h. wenn z. B. die eine Beere $\frac{3}{4}$ grün und $\frac{1}{4}$ blau ist, dann ist die andere Beere $\frac{3}{4}$ blau und $\frac{1}{4}$ grün. Oder es kommt vor, daß die eine Beere $\frac{1}{8}$ grün und $\frac{7}{8}$ blau ist, dann ist die andere Beere $\frac{7}{8}$ grün und $\frac{1}{8}$ blau. Man beobachtet aber auch häufig, daß die eine Beere grün und die andere blau ist, oder daß beide Beeren vorwiegend blau sind, aber den gleichgroßen grünen Sektor aufweisen. Diese Beeren, „mutanten“ sind nicht auf zwei Beerenmutationen zurückzuführen, sondern auf eine einzige Mutation, die bereits im Gewebe der Achse einen entsprechenden Gewebesektor bedingt.

Nun ist bekanntlich der Blütenstand der Reben ein razemöses Monochasium. Bis auf die letzte Verzweigung ist das zutreffend. Aber die letzte Verzweigung ist eine dichotome, denn nicht anders ist die Symmetrie in der Beerenausfärbung zu erklären.

In Abb. 5 sind die Verhältnisse schematisch dargestellt, wie sie tatsächlich gefunden wurden. Zum besseren Verständnis unterscheiden wir bewußt nicht

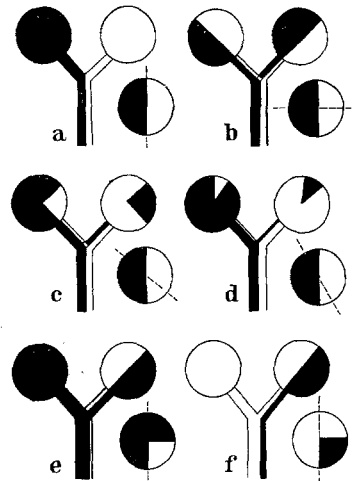


Abb. 5. Schematische Darstellung der vegetativen Aufspaltung bei endständigen Beeren auf sektorialchimären Seitenachsen. Neben jedem Aufriß ist der Querschnitt der zugehörigen Achse dargestellt. Die gestrichelte Linie gibt die Lage der Beerenbildungszone zu den Gewebesektoren wieder.

die verschiedenen Zell- und Gewebeschichten eines Vegetationskegels. Wir kümmern uns auch noch nicht darum, ob wir es mit Sektorial- oder Mericlinalchimären zu tun haben. Doch muß man die Lage der genotypisch verschiedenen Gewebesektoren zu den Bildungszone der Terminalbeeren unterscheiden. Erstere können nämlich gegenüber den Organbildungszone eine ganz verschiedene Lage einnehmen. Die gestrichelte Linie gibt in der zeichnerischen Darstellung die Lage der Bildungszone der endständigen Beeren an. In Abb. 5a fällt die Grenze der Gewebesektoren mit der Grenze der Beerenbildungszone zusammen. Ergebnis: Die eine Terminalbeere ist blau, die andere grün. Steht die Grenzlinie der Bildungszone der Terminalbeeren senkrecht zur Grenze der Gewebesektoren, so ist das Ergebnis: 2 Beeren je zur Hälfte grün

und blau (Abb. 5b). Liegen die Grenzen im Winkel von 45° zueinander, so erfolgt die Bildung von 2 Beeren, von denen die eine zu $\frac{3}{4}$ grün und $\frac{1}{4}$ blau, die andere zu $\frac{3}{4}$ blau und $\frac{1}{4}$ grün ist (Abb. 5c). Entsprechendes gilt, wenn der Winkel kleiner als 45° ist (Abb. 5d).

Bisher haben wir angenommen, daß das Beerenästchen je zur Hälfte aus genotypisch „blauem“ und „grünem“ Gewebe sich zusammensetzt. Es besteht aber durchaus die Möglichkeit, wie das vor allen Dingen für *Tressot panachée* gilt, daß der genotypisch grüne Sektor nur $\frac{1}{4}$ der Achse ausmacht. In diesem Falle erhält man die gleiche Beerenverteilung, wenn die Sektorengrenzen des Nebenastes und die Bildungszonengrenzen der Terminalbeeren zusammenfallen oder senkrecht zueinander stehen (Abb. 5e). Nur, wenn die Bildungszonengrenze der Terminalbeeren den „grünen“ Gewebesektor der Achse im Winkel von 45° schneidet, gibt es blaue Beeren, die zu $\frac{1}{8}$ einen grünen Sektor besitzen (s. Abb. 8 der *Tressot panachée*-Traube 1. Seitenast (Schulter)). Je nachdem nun, wie die Grenze der Bildungszone der endständigen Beeren oszilliert, kann sich der Umfang der einzelnen Sektoren geringfügig verändern. Natürlich kann der mutierte Sektor auch geringer als $\frac{1}{4}$ des Querschnittes sein. In Abb. 5f beträgt der mutierte Sektor $\frac{3}{4}$ des Querschnittes der Seitenachse. Hier gilt das gleiche wie vorher.

Abgesehen von der soeben besprochenen terminalen dichotomen Verzweigung der Nebenästchen stellt der Blütenstand ein razemöses Monochasium dar. Wenn nach einer frühzeitig eingetretenen Farbmutation die monopodiale Hauptachse eines Blütenstandes zur Hälfte aus einem genotypisch „blauen und grünen“ Gewebesektor besteht und die Grenze der Bildungszone der Seitenverzweigung mit der Gewebesektorengrenze der Mutterachse zusammenfällt, so liefert diese Farbmutation nach den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen eine Traube, deren Seitenverzweigungen im Wechsel blaue und grüne Beeren tragen. Dieser Fall wurde nicht weniger als viermal an verschiedenen Stöcken gefunden und ist in Abb. 6 dargestellt.

Was ist aber zu erwarten, wenn die mehrfach erwähnten Zonengrenzen senkrecht zueinander stehen? Zunächst einmal würden sämtliche Seitenzweige der Hauptachse je zur Hälfte aus einem „grünen“ und einem „blauen“ Gewebesektor bestehen. Je nach der Lage der Zonengrenze der endständigen Verzweigung können in solchen Trauben blaue, grüne und sektorial gefärbte Beeren im Rhythmus oder in scheinbar regelloser Verteilung auftreten. Auch diese Fälle sind relativ häufig.

Liegen gar die Grenzen im spitzen Winkel zueinander, so würden die Seitenästchen der einen Seite vorwiegend blaue und, je nach der Lage der Grenzen in deren Tochterabzweigungen zueinander, vorwiegend blaugefärbte Beeren mit grünen Sektoren ergeben. Die andere Seite aber bestünde aus Seitenzweigen mit nur grünen oder grünen Beeren mit blauen Sektoren (Abb. 7).

Es kann aber auch der Fall eintreten, daß etwa $\frac{3}{4}$ der Hauptachse (im Querschnitt gesehen) aus genotypisch „blauem“ und $\frac{1}{4}$ aus genotypisch „grünem“ Gewebe besteht. Liegt die Grenze der Bildungszone der Seitenverzweigungen so, daß der „grüne“ Ge-

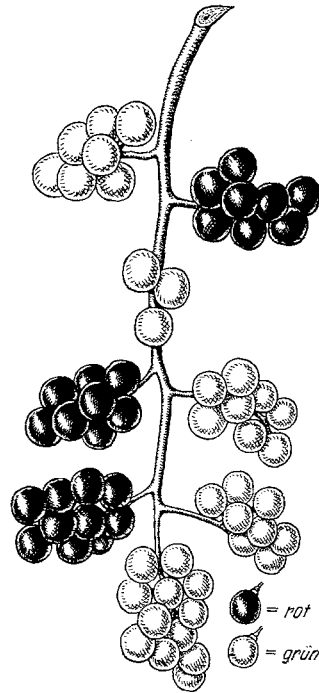


Abb. 6. Nach einem Seitenast mit grünen Beeren folgt jeweils ein Seitenast mit blauen Beeren.
Ruländer, Traube 1.

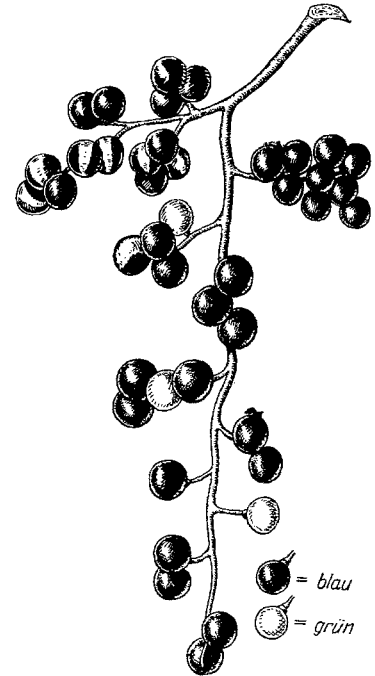


Abb. 8. In rhythmischer Verteilung treten an den Seitenästchen vereinzelt nichtblau gefärbte Beeren, im 1. Seitenzweig, ebenfalls rhythmisch verteilt, Beeren mit nur geringem nichtblau gefärbten Sektor auf. *Tressot panachée*, mit einem Seitenzweig.

webesektor jeweils vollständig in eine Bildungszone fällt, so bringt die andere, blaue Hälfte nur Seitenzweige mit vollständig blauen Beeren, während die andere blaue, grüne und Chimärenbeeren liefern kann. Dieser Fall wurde bei *Tressot panachée* mehrfach gefunden (Abb. 8). In welchem Umfange und in welcher

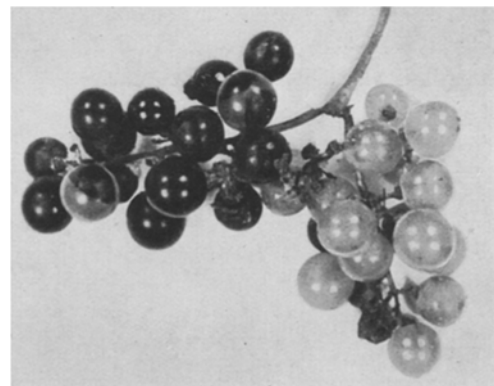


Abb. 7. Die ersten Seitenachsen einer *Tressot panachée*-Traube (Schultern).
Links: vorwiegend blaubeerig mit sektorialgefärbten Beeren.
Rechts: grünbeerig mit wenigen blaugefärbten Beeren.

Verteilung das erfolgt, hängt stets wieder von der Lage der Bildungszonen zu den Gewebesektoren in den nachfolgenden Tochterachsen ab. Schneidet die Bildungszonengrenze den grünen Sektor im Winkel von $\pm 45^\circ$, so können vereinzelt Chimären in der ganzen Traube oder in nur einzelnen Seitenzweigen verteilt sein.

Man sieht aus dieser Zusammenstellung die Mannigfaltigkeit der Farbverteilungen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge. Was speziell die Sorte Tressot panachée betrifft, so neigen wir zu der Annahme, daß sie gar keine „ever sporting variety“, sondern, sofern sie blau-grüne Früchte bringt, eine Sektorial- oder Periclinal-Mericlinalchimäre ist.

c) Sproßmutationen.

Tritt die Mutation so frühzeitig ein, daß die Hälfte eines Triebes aus mutiertem „nichtblauen“, die andere Hälfte aus „blauem“ Gewebe besteht, so kann diese zeitlich und örtlich von dem Ort ihrer Realisation entfernt aufgetretene Mutation je nach der Lage der Gewebesektoren zu den Bildungszonen der Seitensprosse alle Farbvariationen in den Trauben hervorbringen und den Eindruck eines „ever sport“ erwecken. Decken sich bei der Bildung der Blütenstände Gewebesektoren und Organbildungszonen, so sind z. B. die Trauben der einen Sproßseite blau, die der anderen Seite grün (Abb. 9).



Abb. 9. Ein Sylvanertrieb mit einer grünen und blauen Traube.

Liegen die Zonen der genotypisch verschiedenen Gewebesektoren und des Bildungsgewebes der Blütenstände senkrecht zueinander, so müssen nunmehr beiderseits des Triebes sich die Trauben aus blauen und grünen Beeren zusammensetzen (Abb. 10).



Abb. 10. Ein Ruländertrieb, dessen Trauben ungefähr den gleichen Prozentsatz von blauen und grünen Beeren zeigen.

Es hängt nun von dem Lageverhältnis der Gewebesektoren zu den Bildungszonen der Seitennachsen und deren Verzweigungen ab, in welcher Ordnung die Aufspaltung der genotypisch verschiedenen Gewebe in den Beeren sichtbar wird.

Recht interessant wird der Fall, wenn im Sproß die Bildungszonen der Gescheine bzw. Blütenstände etwa im Winkel von 45° zu den Gewebesektoren liegen. Dann sind nämlich, wie Abb. 11 und 12 zeigen, die

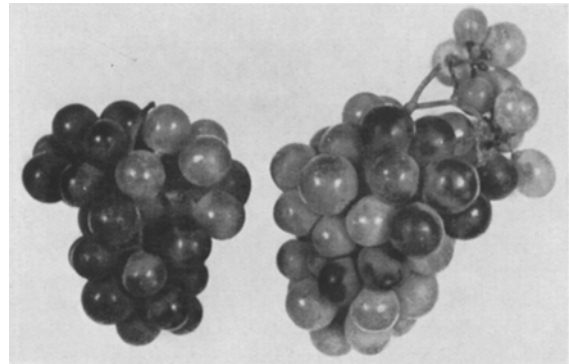


Abb. 11. Die beiden Trauben eines Sylvanertriebes, von denen die erste vorwiegend blaue und nur wenig grüne Beeren besitzt, während die zweite die umgekehrten Verhältnisse zeigt.

Trauben der einen Seite vorwiegend grünbeerig, die der anderen Sproßseite vorwiegend blaubeerig.

Besteht ein Sproß zu $\frac{3}{4}$ aus „blauem“ und zu $\frac{1}{4}$ aus „grünem“ Gewebe und erfolgt die Organbildung so, daß z. B. die „linksseitigen“ Trauben nur aus „blauem“ Gewebe bestehen, so muß die „rechtsseitige“ Traube blaue und grüne Beeren tragen. Ist dagegen



Abb. 12. Ein Ruländertrieb, dessen erste Traube grünbeerig ist und nur die Schulter blaue Beeren besitzt, während die zweite Traube blaubeerig ist, der Schultertrieb aber grüne Beeren trägt.

der Anteil des „grünen“ Gewebes 75% und des „blauen“, Gewebes 25%, so liefert die Traube der einen Seite nur grüne, die der anderen Seite aber wieder blaue und grüne Beeren.

Es dürfte müßig sein, die Möglichkeiten der Farbverteilungen noch weiter analysieren zu wollen. Vielmehr taucht die Frage auf, ob die einmal eingenommene Lage der Gewebesektoren und Sproßbildungszonen zueinander im gesamten Sproß wie auch in den Hauptachsen der Trauben die gleiche bleibt. Schon aus dem Rhythmus der verschieden gefärbten Beerenästchen in einer Traube und der Reihenfolge der sektorialartig gefärbten Blätter könnte man dafür eine Bestätigung bringen. Die Zahl der Trauben an einem Sproß beträgt im allgemeinen zwei, selten drei, so daß die Beantwortung der Frage über die Verhältnisse innerhalb eines Triebes unbefriedigend bleiben würde, wenn wir nicht durch einen entsprechenden „Schnitt“ die Möglichkeit hätten, den problematischen Trieb im folgenden Jahr als Bogrebe zu benützen.

Nach unseren bisherigen Feststellungen muß dieser Trieb dann, wenn die Gewebesektoren mit den Bildungszonen der Augen so zusammenfallen, daß z. B. die rechtsseitigen Augen nur aus „grünem“ Gewebe, die linksseitigen nur aus „blauem“ Gewebe sich entwickelt haben, Seitensprosse liefern, die, sofern sie links des Hauptsprosses sitzen, nur grüne Beeren bzw. Trauben tragen. Die rechtsseitigen Triebe haben nur blaue Trauben (Abb. 13a). In zwei verschiedenen Weinbergslagen wurden diese Varianten beim blauen Sylvaner gefunden. Im ersten Falle (Lage Schalksberg, Hofkellerei Würzburg) trug der 1., 3. und 7. Trieb blaue, der 2., 4. und 6. Trieb grüne Trauben (Abb. 14). Im zweiten Falle hatten der 1., 3., 5., 7., 9. und 11. Trieb grüne, der 2., 4. und 8. Trieb blaue Trauben, das 6. und 10. Auge waren nicht ausgetrieben (Randersacker, Lage Sonnenstuhl, Weingut B. Schmitt). Aus dieser klaren Verteilung muß geschlossen werden, daß die Lage der Bildungszonen der Seitensprosse innerhalb der Triebe eindeutig festliegt, was nicht ausschließt, daß sie in unbedeutendem Umfange oszillieren kann.

In Abb. 13b ist angenommen, daß Gewebesektoren und Sproßbildungszone rechtwinklig zueinander liegen. Die Seitentriebe sind dann ebenso beschaffen, wie die Bogrebe, der sie entstammen. Decken sich, wie in Abb. 13b₁, im Seitensproß die Gewebesektoren und die Bildungszonen der Blütenstände, so sind die Trauben der einen Seite grünbeerig, die der anderen Seite blaubeerig (Abb. 9). Schneiden sich aber die Grenzlinien der Gewebesektoren und Bildungszonen der Seitenorgane im rechten Winkel (13b₂), so enthalten die Traubenachsen beiderseits des Triebes „grünes“ und „blaues“ Gewebe zu gleichen Teilen. Ihre Beeren sind blau und grün gefärbt oder können Sektorialchimären darstellen (Abb. 10). Natürlich können Gewebesektoren und Organbildungszonen auch jede andere Lage zueinander einnehmen.

Wenn aber, wie in Abb. 13c, Gewebesektorengrenze und Zonengrenze der Seitensproßbildung in ihrem Lageverhältnis zueinander einen Winkel von 45° bilden, so bestehen im Wechsel der 1., 3., 5. und 7. Trieb zu $\frac{3}{4}$ aus „grünem“ und zu $\frac{1}{4}$ aus „blauem“ Gewebe, der 2., 4., 6. und 8. Trieb aber umgekehrt zu $\frac{1}{4}$ aus „grünem“ und $\frac{3}{4}$ aus „blauem“ Gewebe. Sie sind also grundsätzlich verschieden, obwohl sie ein und derselben Bogrebe entstammen. Bei dem Umfange der Blauverfärbung ihrer Trauben unterscheiden sie sich in dem Maße, wie sie genotypisch tatsächlich voneinander verschieden sind. Triebe, die in ihrer Gewebeverteilung etwa den Verhältnissen gleichen, wie sie in Abb. 13c₁ dargestellt sind, liefern auf der rein „grünen“ Seite nur grüne Trauben, auf der anderen Seite aber Trauben mit blauen und grünen Beeren. Entsprechen aber die Verhältnisse den Darstellungen in Abb. 13c₂, so gilt das Umgekehrte. Die Triebe werden im Falle 13c stets abwechselnd mehr blaue oder grüne Beeren hervorbringen müssen, wie auch immer die Organbildungszonen und Gewebesektoren in ihnen zueinander liegen mögen.

In Abb. 13 sind nur 3 Möglichkeiten der Seitensproßbildung aus einer Bogrebe angenommen, die zur Hälfte aus „blauem“ und „grünem“ Gewebe besteht. Auch für die Seitenorganbildung sind nur klare Fälle angenommen, wie sie von uns in 2 Stöcken in

einem Sylvanerweinberg des Fürstl. Castellischen Weingutes gefunden wurden und durch entsprechende Feststellungen bei rotem Sylvaner in den Lagen „Lump“ und „Eulengrube“ des Weingutes L. Kaltwasser, Escherndorf, bestätigt werden konnten. Man erkennt allein schon aus dieser Zusammenstellung, wie

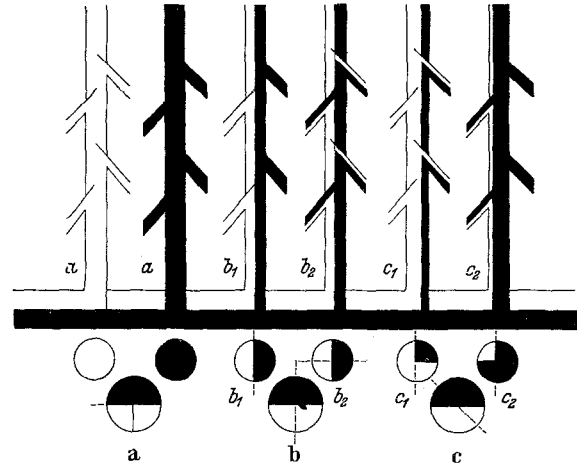


Abb. 13. Schematische Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, ausgehend von einer halbchimären Bogrebe über die Bildung der Triebe bis zur Entwicklung der Traubenachse.

Die Darstellung erfolgt jeweils im Längs- und Querschnitt. Die größeren Kreise veranschaulichen im Querschnitt von 13a, 13b und 13c die einfachsten Möglichkeiten der Lagebeziehungen von Gewebesektoren und Bildungszonen in der Bogrebe zueinander. Die gestrichelte Linie deutet die Grenze der einander gegenüberliegenden Organbildungszonen an. Schwarze und weiße Flächen kennzeichnen die Lage der Gewebesektoren zueinander. Die kleinen Kreise stellen den Querschnitt der aus der Bogrebe hervorgegangenen Triebe dar. Die gestrichelten Linien sollen wiederum die Grenze der Organbildungszonen innerhalb des Seitentriebes darstellen und kennzeichnen somit den prozentualen Anteil der unterschiedlichen Gewebepartien am Organaufbau. Die Möglichkeiten von 13a, b und c treten nicht innerhalb einer Bogrebe zusammen auf, sondern die Bildung der Triebe aus der Bogrebe erfolgt entweder nach 13a, 13b oder 13c.

mannigfaltig selbst bei klarer Gewebeabgrenzung die vegetativen Aufspaltungen sein können. Man kann, von den in Abb. 13 dargestellten Verhältnissen ausgehend, errechnen, welche Möglichkeiten für die vegetative Aufspaltung der genotypisch verschiedenen

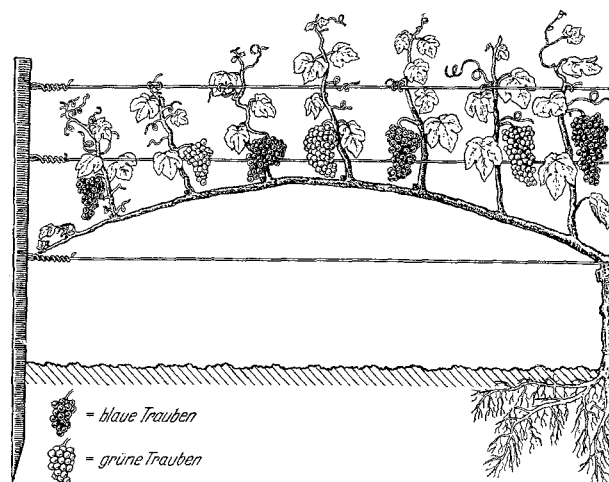


Abb. 14. Eine Bogrebe, deren Triebe abwechselnd entweder nur blaue oder nur grüne Trauben tragen. Halbschemat. Darstellung.

Gewebe in der Sproß- und Organentwicklung beachten, die bei der vegetativen Vermehrung ihre Beachtung finden müssen. Auf Grund dieser Befunde ist es auch erklärlich, wenn von der an und für sich schon hohen Mutabilität unserer Edelreben eine un-

richtige Vorstellung gewonnen wurde. Eine einzige Knospenmutation kann als Sektorialmutante über mehrere vegetative Generationen verschleppt werden, und selbst eine einzige Mutation kann auf diese Weise eine Genlabilität vortäuschen.

Genmutationen, die die Bildung von Sektorialchimären zur Folge haben, sind cytologisch nicht nachzuweisen. Es treten aber auch autoployploide Abänderungen des Genoms auf. Während die normale Diploidzahl der Chromosomen der Reben $n = 38$ beträgt, haben die tetraploiden 76 Chromosomen. Die bekanntesten Formen sind: Sultanina gigas, Muskat of Alexandria (NEBEL '29), Tokay gigas, Olivette noir (Syn. Cornichon noir) (OLMO '36/37), tetraploider Moselriesling (SCHERZ '39), tetraploider Rheinriesling (SCHEU-BREIDER '48, unpubliziert). DE LATTIN ('41) fand in cytologischen Untersuchungen der Wurzelspitzen außerdem einen tetraploiden Sektor, der ungefähr $\frac{1}{4}$ des Querschnittes ausmachte. Damit ist auch der cytologische Nachweis für den Chimärencharakter einiger Rebenmutanten erbracht.

Nun berichten CRANE und LAWRENCE, daß tetraploide Obstsorten häufiger als diploide Formen mutieren. Diese Feststellung kann sich nur auf Genommutationen beziehen. Sie wird leicht verständlich, wenn man die Möglichkeiten der sektorialen Gewebeschiedlichkeiten in Rechnung setzt. Von Obst liegen jedoch diesbezügliche Untersuchungen noch nicht vor; sie würden sich aber nach der von uns geschilderten Methode leicht durchführen lassen, zumal sektoriale Farbveränderungen gerade beim Obst relativ häufig sind.

V. Über inaktive Erbanlagen und Erbanlagenkomplexe.

Im Zusammenhang mit unseren Untersuchungen über somatische Mutationen und ihre Beziehung zum Sproßaufbau sind folgende Feststellungen von Bedeutung:

In der allgemeinen Weinbaupraxis findet man immer wieder die Behauptung, daß in einem Rebensatz des rein grünbeerigen Sylvaners plötzlich ein Stock auftreten kann, dessen Trauben sämtlich blaue oder rote Beeren haben. Bis zum folgenden Befund standen wir selbst all diesen Angaben skeptisch gegenüber.

Ein Sämling mit der Zuchtnummer NI 16—2 steht z. Zt. noch mit 8 vegetativ erzeugten Nachkommen als Kleinstklon im Sortiment der Rebenzüchtung Würzburg. Im Beobachtungsjahr 1951 trugen 3 Stöcke farbige Trauben, die bei oberflächlicher Beurteilung als rötlich zu bezeichnen waren. 5 Stöcke hatten grüne Beeren. Die Zugehörigkeit der 8 Stöcke zu ein und demselben Klon steht außer Zweifel.

Nach genauer Untersuchung der farbigen Trauben der erwähnten 3 Stöcke des Jahres 1951 wurden am 1. Stock 1084 grüne und nur 195 rote Beeren (= 84,8% : 15,2%), am 2. Stock 720 grüne und 164 rote Beeren (= 81,4% : 18,6%), am 3. Stock 705 grüne und 148 rote Beeren (= 82,7% : 17,3%) gezählt. Erstaunlich ist die Übereinstimmung des prozentualen Verhältnisses von grünen und roten Beeren der 3 Stöcke.

Im Jahre 1952 kam die Überraschung, daß bis auf Stock 6 und 8 fünf Stöcke rotbeerige Trauben hatten. Stock 2 trug nur wenige (6) und wohl deshalb auch nur

rote Beeren. Einer der 3 vorher erwähnten Stöcke war durch Unachtsamkeit der Weinbergsarbeiter abgehackt worden. Er fiel also für unsere diesjährige Beobachtung aus. Die beiden übrigen der 3 Stöcke hatten 1952 das Verhältnis von roten und grünen Beeren umgekehrt. Der Stock, der 1951 15,2% rote Beeren gebracht hatte, lieferte im Jahre 1952 12,5% grüne und 87,5% rote Beeren, während am anderen Stock mit 17,3% roten Beeren des Vorjahres heuer 22,4% grüne und 77,6% rote Beeren gezählt wurden. Das bedeutet also einen Farbwechsel von 60—70%. Es muß noch betont werden, daß beide Stöcke auf Grund der vorjährigen Befunde als Kordon auf 2 Augen geschnitten waren, so daß also jeder Trieb des Vorjahres in ein oder zwei Tochtertrieben verjüngt war.

Zwei Stöcke, die 1951 grünbeerige Trauben hatten, erbrachten 1952 54,2% rote:45,8% grüne und 55,7% rote:44,3% grüne Beeren. Abgesehen davon, daß beide wieder die gleiche prozentuale Verteilung zeigten, ist außerdem bemerkenswert, daß der Anteil an roten Beeren fast die gleiche Höhe erreicht, wie die Erhöhung des prozentualen Wertes an roten Beeren bei denjenigen Stöcken beträgt, die bereits im Jahre 1951 15—20% rote Beeren trugen.

In diesem Zusammenhang sei auch ein Sämling S. 10177 erwähnt, der von mir selbst 3 Jahre lang als grünbeerig festgestellt war, aber im Jahre 1952 nach erfolgter Verpflanzung von Rheinhessen nach Würzburg rotbeerige Trauben hatte. Die Eltern dieses Sämlings sind der grünbeerige Müller-Thurgau und der rote Gewürztraminer. Schließlich brachte der aus der gleichen Kreuzung stammende grünbeerige Sämling Nr. 3949 in der Selbstungsnachkommenschaft u. a. rotbeerige Sämlinge. Schon SCHEU, G. hatte in früheren Jahren aus einer Kreuzung grüner Sylvaner \times grüner Riesling rotbeerige Sämlinge erhalten (mündl. Mitteilung).

Diese Feststellungen sind um so interessanter, als Rotbeerigkeit im allgemeinen dominant vererbt wird.

Die Annahme, daß es sich bei dem Farbwechsel der vegetativen Nachkommen der Sämlinge 16—2 und 10177 um direkte Mutationen handeln könnte, ist nicht gerechtfertigt. Es bleibt die einzige Möglichkeit, daß wir es in den Erbanlagen für rote Beerenfarbe mit schlummernden, inaktiven Genen zu tun haben, die bei entsprechender genotypischer Labilität je nach den Umweltbedingungen reaktiviert oder inaktiviert werden können (vgl. BREIDER, Z. f. Pflanzenzüchtung 1952, und weiter unten).

Ein sehr deutliches Beispiel wurde im Jahre 1952 bekannt. Ein mit grünbeerigen Sylvaner bepflanzter Weinberg des Weingutes H. Fröhlich, Escherndorf, wurde 1935 nach eingehender Besichtigung nach Entfernung von 3 rotbeerigen Sylvanerexemplaren anerkannt. Bei der erneuten Anerkennung im Jahre 1939 war wieder ein rotbeeriger Stock vorhanden. Auch dieser wurde ausgehackt. 1950 wurde der Weinberg wiederum zur Anerkennung gemeldet. Es waren wieder 2 rotbeerige Sylvaner zu entfernen. Im Jahre 1952 trugen gar 16 Stöcke nur rote Beeren.

Dieser Merkmalswechsel betrifft nun keineswegs nur die Beerenfarbe. Es kommt vielmehr bei der Rebe auch zur zeitweisen Inaktivierung des gesamten Komplexes der bisexuellen Potenz. Wie aber auch wahrscheinlich — alle Beobachtungen deuten darauf hin —

der Farbwechsel, bzw. die Inaktivierung der Farbgene zwar sprunghaft, aber dennoch von Fall zu Fall in verschiedenen Stufen und Graden erfolgen kann, so kommt es auch bei der Inaktivierung des bisexualen Anlagenkomplexes teils zur Inaktivierung nur der männlichen, teils nur der weiblichen oder der gesamten bisexualen Potenz. Im ersten Falle spricht man nach BREIDER '49 vom Sylvanertypus der Vergrünung, im zweiten Falle von Prangerstöcken, im 3. Falle vom Kleinbergertypus der Vergrünung. Während in den ersten beiden Erscheinungen die Blütenform der Rebe erhalten bleibt, wird sie im Kleinbergertypus zugunsten einer atavistischen Miniatur-Sproßbildung aufgegeben. Zwischen diesen reinen Formen gibt es Übergangstypen, die in allen Möglichkeiten im St. Laurent/Triumph-Typus vorhanden sind und von uns '49 beschrieben wurden.

Die Inaktivierung des einen oder anderen Anlagenkomplexes betrifft meist den ganzen Stock und wird durch Umweltfaktoren, die im einzelnen noch nicht analysiert sind, ausgelöst. So wurden in einem Weinberg, der mit etwa 400 Stock eines Fröhlich-Sylvanerkлона bepflanzt war, im Jahre 1950 nicht weniger als 34 Stock vom Sylvanertypus der Vergrünung angetroffen. Im Jahre 1951 waren es nur noch 5 Stock. 29 Stöcke waren also wieder zur normalen Blüten- bzw. Geschlechtszellenbildung zurückgekehrt.

Der Kleinbergertypus der Vergrünung war 1947 und 1948 in 3 Exemplaren erblich identischer Stöcke als Kleinstklon unter Beobachtung. Im Jahre 1949 trug ein Stock an einem Trieb zwei Trauben. 1950 war der gesamte Stock fruchtbar. Z. Zt. stehen 10 Stock des noch vergrünenden Kleinbergerklons in unseren Versuchen.

Der St. Laurent/Triumph-Typus war von 1947 bis 1950 nur in einem Exemplar vertreten. Dieser Stock wurde vegetativ vermehrt und 10 Jungreben herangezogen und in Würzburg angepflanzt. Zwei dieser vegetativen Nachkommen waren vollkommen fruchtbar, drei hatten teilweise Gescheine, die mehr dem Kleinbergertypus zugeordnet werden konnten, während 5 Stock die Charaktere des Mutterstockes zeigten. Dieser Sämling trug deutlich den Charakter einer Sektorialchimäre im Augenblick seiner vegetativen Vermehrung.

Nach allen bisherigen Beobachtungen kann man in all diesen Fällen der Merkmalsänderung nicht von der unmittelbaren Auswirkung von Sproßmutationen im allgemein gebräuchlichen Sinne sprechen, wengleich nicht verkannt wird, daß Kleinmutationen an diesem Merkmalswechsel bzw. der Inaktivierung von Erbanlagenkomplexen in Kombination mit entsprechenden Umweltbedingungen beteiligt sind. Die Erklärung für diese Erscheinung wurde von BREIDER ('52) gegeben.

Die Bedeutung der Umweltfaktoren erhellt besonders die Tatsache, daß Trauben sich in einigen Jahren frühzeitig, in anderen Jahren erst relativ spät verfärben können. Dieses unterschiedliche Verhalten ist aber auch ebenso vom Genotypus abhängig. Denn es gibt Klone des farbigen Sylvaners, die sich in der Zeitigkeit der Beerenfarbenbildung bei relativ gleichen Umweltbedingungen unterschiedlich verhalten. Es braucht nicht betont zu werden, daß vorher erwähnte Beobachtungen unter Berücksichtigung dieser Tatsachen angestellt wurden.

VI. Über den phänotypischen Effekt von Kleinmutationen als Sektorialmutanten in der vegetativen Vermehrung.

In den vorhergehenden Kapiteln wurde gezeigt:

1. daß sektoriale Knospenmutationen in der Entwicklung und Differenzierung des Sprosses und seiner Organe eine vegetative Aufspaltung erfahren, die sich in einem Rhythmus darstellt.
2. daß Kleinmutationen „Hauptgene“ inaktivieren und reaktivieren können, oder die Modifikationsbreite eines Merkmals so zu verändern vermögen, daß sich „Hauptgene“ unter gewissen Umweltbedingungen nicht realisieren.

Die Bedeutung dieser Kleinmutationen für die vegetativ vermehrten Kulturpflanzen soll im folgenden an Hand zweier Beispiele gezeigt werden.

Obwohl die 8 vegetativ erzeugten Stöcke des Sämlings NI 16—2 (Sylvaner × Gewürztraminer) von ein und demselben Mutterstock stammen und bei oberflächlicher Betrachtung keine Unterschiede aufweisen, verhalten sie sich im Zeitpunkt des Auftretens der Beerenfarbe und dadurch bedingt, sekundär im Prozentsatz von roten und grünen Beeren unterschiedlich.

Jeweils 3 Stöcke brachten im Jahre 1951 etwa 20 % rote : 80 % grüne Beeren, im Jahre 1952 war das Verhältnis umgekehrt, also 80 % rote : 20 % grüne Beeren. 3 Stöcke lieferten 1951 nur grüne, 1952 aber 50—60 % rote : 50—40 % grüne Beeren, während 2 Stöcke in beiden Jahren rein grünbeurig blieben.

Dieses gruppenmäßig unterschiedliche Verhalten der vegetativen Nachkommen kann weder auf eine direkte Kleinmutation in den Jahren 1951 und 1952 zurückgeführt werden, noch auf den alleinigen Einfluß der Umweltbedingungen. Vielmehr muß der Sämling NI 16—2 bereits eine Sektorialchimäre gewesen sein, deren genotypisch unterschiedliche Gewebesektoren durch eine Zeitkleinmutation charakterisiert waren, die lediglich die Ansprechbarkeit des dominanten Gens für rote Beerenfarbe auf gewisse Umweltverhältnisse modifizierte. Je nach dem Umfang der genotypisch verschiedenen Gewebepartien in den zur Vermehrung benutzten Augen, reagieren die vegetativen Nachkommen auf die jeweils herrschenden Umweltverhältnisse einheitlich, aber die verschiedenen Gruppen unterschiedlich. Es kann auch durchaus der Fall eintreten, daß alle 8 Stöcke in einem Jahr nur rote oder nur grüne Beeren tragen werden. In diesem Falle kommt es ganz auf die Umweltbedingungen an.

Die Annahme, daß Kleinmutationen einen derartigen Effekt hervorbringen können, konnte durch folgende Feststellung wahrscheinlich gemacht werden. Wenn nämlich die 8 Stöcke bereits als Sektorialchimären vermehrt wurden, so können sie sich unter Umständen noch wie der Mutterstock verhalten, d. h. sie müssen in der Verteilung von roten und grünen Beeren sich triebweise unterscheiden. Dies ist nun tatsächlich der Fall für die 3 Stöcke der Gruppe, die 1951 und 1952 rote und grüne Beeren brachten. Die nachfolgende Tabelle und die graphischen Darstellungen mögen darüber eine Vorstellung vermitteln.

In der Tabelle wie auch in den graphischen Darstellungen Abb. 15 und 16 sind die Verhältnisse der ersten 6—8 Triebe dargestellt. In den Endtrieben war die Anzahl an roten Beeren durch Vogelfraß dezimiert, weshalb die Darstellung der vorgefundenen

Verhältnisse in diesem Zusammenhang unterbleibt. Betrachten wir zunächst die Stöcke C 64—42 und C 64—45 mit der dazugehörigen Abb. 15, so stellen wir einen Rhythmus fest, wie wir ihn bei der Verteilung von rot- und grünbeerenigen Trauben bei Bogreben

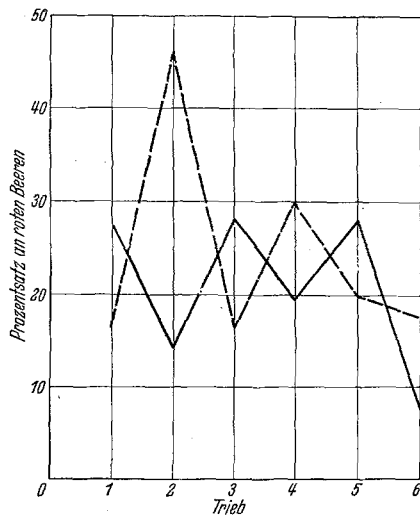


Abb. 15. Graphische Darstellung der Verteilung von roten Beeren an zwei Stöcken des Sämlings NI 16—2, Stock C 64—42 und C 64—45. (Vgl. Tabelle.)

NI 16—2 Stock	Trieb	Anzahl der Beeren		grün %	rot %
		grün	rot		
C 64—40	1	35	3	92,1	7,9
	2	187	12	94,0	6,0
	3	118	27	81,4	18,6
	4	153	13	92,3	7,7
	5	162	12	93,1	6,9
	6	132	52	71,8	28,2
	7	86	26	76,8	23,2
	8	145	16	90,1	9,9
C 64—42	1	86	33	72,2	27,8
	2	82	14	85,5	14,5
	3	76	30	71,7	28,3
	4	154	38	80,2	19,8
	5	47	19	71,1	28,9
	6	142	11	92,8	7,2
C 64—45	1	59	12	83,1	16,9
	2	35	30	53,9	46,1
	3	155	30	83,8	16,2
	4	42	18	70,0	30,0
	5	16	4	80,0	20,0
	6	79	17	82,3	17,7

des Sylvaners kennengelernt haben. Nach einem Trieb mit erhöhter Anzahl von roten Beeren, folgt ein Trieb mit weniger roten Beeren. Ein Zufall kann hier nicht vorliegen. Der Rhythmus ist sogar sehr eindeutig. Der Prozentsatz an grünen Beeren beträgt am Stock C 64—42 am 1., 3. und 5. Trieb 72,2, 71,7 und 71,1%, bei Stock C 64—45 am 1. Trieb 83,1%, am 3. Trieb 83,8% und am 5. Trieb 80,0%.

Der Stock C 64—40 läßt eigenartigerweise einen ganz anderen Rhythmus erkennen. Man vergleiche dazu Abb. 16. Nach 2 Trieben mit geringer Anzahl von roten Beeren folgt jeweils ein Trieb mit erhöhter Anzahl. Diese Reihenfolge konnte auch in einer Ruländertraube festgestellt werden, in der nach jeweils 2 Nebenästchen mit blauen Beeren ein Ast mit blauen und grünen Beeren folgte. Diese Art der rhythmischen Verteilung ist sehr selten. Es kann noch nicht gesagt werden, welche entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge hier zugrunde liegen. Vielleicht wird sich unsere An-

nahme als berechtigt erweisen, daß wir es mit einer Doppelchimäre zu tun haben.

In Verfolgung unserer Fragestellung wurden sämtliche Augen dieser Stöcke des Jahres 1951 als Ein-Augenstuffer vermehrt und ausgepflanzt. Über das Ergebnis wird zu gegebener Zeit berichtet werden.

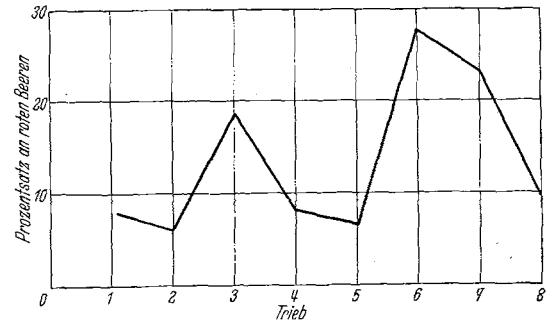


Abb. 16. Verteilung der roten Beeren eines Klonengeschwisterstockes NI 16—2. Stock C 64—40. (Vgl. Tabelle.)

Es handelt sich im Falle des Sämlings NI 16—2 um die phänotypische Auswirkung einer Kleinmutation, die die zeitliche Realisation des Gens für rote Beerenfärbung kontrolliert. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die andersfarbigen Beeren keine rhythmische Verteilung innerhalb der Traube erkennen lassen. Für solche Fälle gilt die Feststellung MÜLLER-STOLLS, daß die „Farbmutationen“ keine Beziehung zum Sproßaufbau zeigen, aber nur dann, wenn nur eine Traube, nicht die Verteilung am Stock oder in der Klonnennachkommenschaft eines Stockes untersucht wird.

Diese Kleinmutation hat zur Folge, daß das Gen für rote Beerenfarbe bei gewissen Umweltverhältnissen zeitweise inaktiv ist und unter anderen Außenbedingungen wieder reaktiviert werden kann. In welchem Umfange die Realisation des „Rot“-gens jeweils erfolgt, hängt von dem Einfluß der Umweltbedingungen ab. Die unterschiedliche Reaktion der drei verschiedenen Gruppen in der Nachkommenschaft ein und desselben Stockes aber ist genotypisch bedingt durch Kleinmutationen, die verschiedene Sektoren des Mutterstockes charakterisierten, ohne daß sie wesentlich das Erscheinungsbild bestimmt hätten.

Ein weiteres Beispiel stellt der St. Laurent/Triumph-Typus der Vergrünung des Sämlings 19975 dar. Wie bereits 1949 und 1952 berichtet wurde (BREIDER '49, '52), traten am Mutterstock innerhalb eines Blütenstandes vergrünte und \pm deformierte bis normale Blüten auf. Eine Untersuchung über die rhythmische Verteilung innerhalb des Blütenstandes konnte damals aus zeitbedingten Gründen leider nicht erfolgen. Die vegetative Vermehrung dieses Sämlings brachte jedoch insofern eine Klarheit über dessen Chimärencharakter, als unter den 10 ausgepflanzten Stupfern im Jahre 1952 2 vollkommen normalblütige fruchtbare Stöcke waren. 5 Stöcke verhielten sich wie der Mutterstock, während 3 Stöcke ihre Blüten als Röschen nach dem Kleinberger-Typ entwickelt hatten (vgl. BREIDER '52).

Die für dieses eigenartige Verhalten verantwortliche Summe von Kleinmutationen ist ihrer Bedeutung nach höher als eine einzige Großmutation einzuschätzen, denn sie betreffen nicht ein Merkmal, sondern inaktivieren einen ganzen Genkomplex, nämlich den der bisexualen Geschlechtsanlagen (vgl. BREIDER '52). Wie die vegetative Nachkommenschaft im Jahre

1952 beweist, ist das unterschiedliche Verhalten der Blütenformen innerhalb eines Blütenstandes oder im Mutterstock S. 19975 nicht modifikativ, sondern genotypisch bedingt. Die genotypisch verschiedenen Gewebepartien sind außerdem sektorial in den Trieben des Mutterstockes verteilt gewesen; denn nur so ist es zu verstehen, wenn von einem einzigen Stock, der in seinem Phänotypus gut bekannt war, drei verschiedene Phänotypen in der vegetativen Nachkommenschaft erhalten wurden.

Die Kleinmutationen können also ebenso wie unmitttelbar sichtbare Mutationen und Genommutationen sektorial verschiedene Gewebepartien bedingen. Unter 1555 Stöcken des blauen Sylvaners im Weinberg von L. Kaltwasser, Escherndorf, wurden 1952 80 Stöcke mit Farbmuationen gefunden. Das sind 5,14% des gesamten Bestandes. Von diesen ließen 8 Stöcke eine rhythmische Verteilung erkennen. Das bedeutet 10% der durch Mutationen gekennzeichneten Stöcke. In einem blauen Sylvanerweinberg des Fürstl. Castellschen Weingutes waren unter 400 Stöcken 52 mit verschiedenfarbigen Beeren = 13%, davon 3 Stöcke, die als Sektoralchimären gedeutet wurden. Das sind 6% der in ihrer Beerenfarbe abgeänderten Stöcke. Wenn nun auch das geringe Zahlenmaterial keinen allgemeinen Rückschluß erlaubt, so deutet es doch immerhin an, daß unter den bei Reben zu beobachtenden Mutationen ein wesentlicher Prozentsatz sich als Sektorialmutanten realisiert, die für den praktischen Weinbau von Bedeutung werden können.

Durch den Nachweis, daß diese Sektorialmutanten mit dem Sproßaufbau in Beziehung treten, und daß sich eine einzige Mutation dank entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge phänotypisch verschiedenartig manifestieren kann, so daß man den Eindruck von „ever sports“ gewinnt, haben wir zum ersten Mal die vermutete hohe Zahl der Mutanten deuten und wesentlich herabsetzen können. Zum anderen konnte damit gezeigt werden, daß somatische Mutationen bei vegetativ vermehrten Kulturpflanzen, insbesondere bei der Rebe züchterisch sehr wertvoll ausgenutzt werden können. Man muß sich jedoch stets vergewissern, wie Gewebesektoren zur Bildungszone der Seitenorgane liegen, um danach den Schnitt und die Vermehrung vorzunehmen. Die mannigfaltigen Möglichkeiten sind an Hand der den Ausführungen beigegebenen schematischen Darstellungen relativ leicht zu errechnen.

Die Klone unserer Edelrebensorten verdanken diesen Kleinmutationen ihre Entstehung. Es muß aber auch darauf hingewiesen werden, daß jeder Klonenweinberg einer jährlichen Kontrolle und Einzelstockauslese bedarf, um minderwertige Stöcke eines Jahres von der vegetativen Vermehrung auszuschließen, um den Klonenbestand wenigstens in seinem Phänotypus erhalten zu können. Es ist durchaus möglich und wird sogar meist der Fall sein, daß gerade jene Stöcke, in denen Kleinmutationen von wirtschaftlicher Bedeutung aufgetreten sind, in den nächsten Jahren sich ganz verschieden verhalten. Das liegt aber dann nicht so sehr am Stock, wie am Schnitt, d. h. am Winzer selbst. Und darum ist es wichtig, daß man die Weinberge für die Schnittholzgewinnung jahraus jahrein selektioniert. Wie aus den Ausführungen ersichtlich geworden sein dürfte, charakterisieren die somatischen Mutationen nicht den Stock, sondern als Knospenmutation die Triebe. Da diese am Stock

nur ein Jahr verbleiben, dann aber in die vegetative Vermehrung kommen, kann sich der Stock im nächsten Jahr je nach dem Ursprungsort der Mutation anders verhalten, wenn durch den Schnitt die Triebe mit der Mutation entfernt worden sind. Die vegetative Nachkommenschaft kann ihrerseits ein gänzlich anderes Verhalten zeigen als der Mutterstock.

Wenn die Zahl der auftretenden, gleichgültig ob sichtbaren oder nicht erkennbaren Mutationen nur mit 1% der Nachkommenschaft angenommen wird, so sind das bei 2 Mill. Sylvanerveredlungen pro Jahr = 20000. Von diesen sollen nur wieder 1% Chimärencharakter bedingen können; d. h. daß 200 Stock Chimärentriebe bilden. Da sich dieser mutative Wechsel Jahr für Jahr fortsetzt und die ersten 200 Chimärentriebe ebenso Ausgangspunkt für ein Klonengemisch werden, wie es die in den nächsten Jahren nachfolgenden Triebe vergrößern, gelangen wir zu der Feststellung, daß Kloneinheit und Klonechtheit bei vegetativ vermehrbaren Kulturpflanzen ohne ständige Überwachung nicht gewährleistet sein kann. Die tatsächliche jährliche Vermehrungsquote des Sylvaners im deutschen Weinbau allein beträgt ungefähr das Zehnfache der von uns angenommenen Zahl. Der Leser kann sich selbst errechnen, wie es unter solchen Umständen mit der Einheitlichkeit eines Klones nach 10- bis 15-jähriger Vermehrung bestellt ist. Eine strikte Durchführung der Vorschriften über die Rebenanerkennung ist die mindeste Forderung, die der Weinbau erheben muß.

Zusammenfassung.

1. Langlebige, vegetativ vermehrte Kulturpflanzen mit einer ungewöhnlich hohen Vermehrungsquote und hohem Klonenalter stellen genetisch und züchterisch spezielle Objekte dar. Dadurch, daß im allgemeinen die generative Vermehrung und damit die germinative und zygotische Selektion ausfällt, erleben sie eine Anhäufung von Mutationen, unter denen den Kleinmutationen eine besondere Bedeutung zukommt. Dieses führt zum ständigen Wechsel der Heterozygotie der Merkmalskomplexe, der eine ständig wechselnde Mutabilität und Modifikabilität zur Folge hat.

2. Bei der Polygenie der Merkmale spielt die Anhäufung von Kleinmutationen in den Modifikatorenkomplexen der Hauptgene eine besondere Rolle. Sie lassen modifikative Merkmalsabänderungen bis zur Inaktivierung und Reaktivierung von Hauptfaktoren zu und können selbst bei starker Umweltveränderung die Inaktivierung dominanter oder epistatischer Merkmale konstant halten.

3. Dank der außergewöhnlichen Mutabilität treten relativ häufig auch solche Knospenmutationen auf, die Entstehung von sektorialen Chimären zur Folge haben. Durch entwicklungsgeschichtlich bedingte vegetative Aufspaltungen kommt es zur rhythmischen Verteilung mutativ bedingter Merkmalsabänderungen.

4. Die Untersuchung dieser Sektoralchimären, als Blatt-, Beeren-, Gescheins- und Sproßmutationen rechtfertigt die Auffassung vom monopodialen Aufbau des Rebensprosses und führt zur Ablehnung der zur Zeit herrschenden Ansicht, daß der Rebensproß ein

¹ Ob auch neben Sektoralchimären solche vom Mosaiktypus möglich sind, wird hier nicht diskutiert.

Symphodium darstelle. Die $\frac{2}{5}$ -Drehung des Rebensprosses ist entwicklungsgeschichtlich ein sekundärer Vorgang. Ranken und Blütenstände sind identische Bildungen. Ihre morphologischen Unterschiede sind rein modifikativ bedingt.

5. Die Analyse der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge im monopodialen Aufbau des Rebensprosses bringt eine Erklärung für die rhythmische Verteilung und Aufspaltung genotypisch verschiedener Gewebesektoren. Die Lage der Gewebesektoren und der Bildungszonen der Sprosse und Organe zueinander sind bestimmend für die vegetative Aufspaltung. Sie ist innerhalb eines Triebes sowie innerhalb einer Nebenachse stets die gleiche mit nur geringen Schwankungen, kann aber von Achse zu Achse wechseln.

6. Bei Reben und vermutlich auch bei anderen vegetativ vermehrten langlebigen Kulturpflanzen treten Erscheinungen auf, die nicht als direkte Mutationsauswirkungen gedeutet werden können. Es handelt sich um inaktivierte oder reaktivierte Hauptgene. Die Inaktivierung oder Reaktivierung wird letzten Endes verursacht durch Kleinmutationen in Modifikatorenkomplexen der Hauptgene und kann durch Umweltverhältnisse veranlaßt werden.

7. Wenn Kleinmutationen sektorale genetische Gewebeänderungen zur Folge haben, so können Exemplare, die an und für sich durch inaktive Gene charakterisiert sind, ein rhythmisch unterschiedliches Verhalten in der Reaktivierung der Gene aufweisen. Durch die Analyse solcher sektorial lokalisierter, kleinmutativer Effekte wird die Bedeutung von Kleinmutationen für die Kultur und vegetative Vermehrung langlebiger Kulturpflanzen ersichtlich.

8. Eine Summe von Kleinmutationen kann unter Umständen den gleichen phänotypischen Effekt erzeugen wie eine Großmutation oder diese sogar in ihrer Bedeutung übertreffen, wie am Beispiel der Inaktivierung der bisexuellen Potenz gezeigt wurde.

9. Der Prozentsatz von sektorial sich manifestierenden Mutationen, die zum Sproßaufbau bei der Rebe in Beziehung treten, wurde mit 3% und 10% der allgemeinen mutativen Erscheinungen in zwei Untersuchungen beim Sylvaner festgestellt. Der Prozentsatz allgemeiner Mutationen betrug 5,14% und 13%. Natürlich wechselt die Mutabilität von Klon zu Klon einer Sorte. Indem eine jährliche Vermehrungsquote der Sorte Sylvaner mit nur 2 Mill. Nachkommen angenommen wird, die allgemeine Mutationsrate = 1% gesetzt wird und die Sektorialmutanten nur 1% der allgemeinen Mutationen betragen sollen, wird auf die Bedeutung dieser Untersuchungsbefunde für den praktischen Weinbau hingewiesen. Es sei jedoch für den Praktiker betont, daß Kleinmutationen häufiger sind als sog. Hauptmutationen, die einen direkten phänotypischen Effekt haben. Für den theoretischen Leser sei ergänzend hinzugefügt, daß die tatsächliche jährliche Vermehrungsquote der Sorte Sylvaner wenigstens 15—20 Mill. beträgt.

Literatur.

1. BASSERMANN-JORDAN, F.: Geschichte des Weinbaues. Frankfurt 1907. — 2. BÖRNER, C.: Pfropfrebenbau und Reblausbekämpfung. Weinbau und Kellerwirtschaft II, 148—151, 160—163, 173—175, (1932). — 3. BÖRNER, C. und RASMUSON, H.: Untersuchungen über die Anfälligkeit der Reben gegen die Reblaus. Mitt. Biol. Reichsanst. Landw. 15, 25—29. (1914). — 4. BÖRNER, C. und SCHILDER, F.: Über das bisherige Auftreten der Blattgallenreblaus in Deutschland. Arb. aus d. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft. 20, 3, 326—346 (1933). — 5. BÖRNER, C. und SCHILDER, F.: Das Verhalten der Blattreblaus zu den Reben des Naumburger Sortiments. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft. 49, (1934). — 6. BRAUN, A.: Über die Wuchsverhältnisse der Weinrebe und anderer Ampelideen im Vergleich mit denen anderer sympodiobildender Gewächse. Bot. Ztg. 25, S. 382ff. (1867). — 7. BREIDER, H.: Untersuchungen zur Vererbung der Widerstandsfähigkeit von Weinreben gegen die Reblaus, *Phylloxera vastatrix* PLANCH. I. Z. f. Pflanzenzücht., XXIII, 145—168 (1939). — 8. BREIDER, H.: Die Unterlagenfrage im Weinbau im Lichte der Forschung. A. Boden, Klima, Unterlage. Wiss. Beihefte 3., H. 1/2, (1949). — 9. BREIDER, H.: Somatische Mutationen bei der Weinrebe und ihre Beziehungen zum Sproßaufbau. Der Weinbau: Wiss. Beihefte 6, (1952). — 10. BREIDER, H.: Über die Inaktivierung von Genen, Genkomplexen und Genomen. Z. f. Pflanzenzücht. 31, S. 433—456 (1952). — 11. BREIDER, H.: Neuere Ergebnisse der Mutationsforschung. Strahlentherapie 87, S. 336—351 (1952). — 12. BREIDER, H.: Kennen wir unsere Reben? Das Weinblatt, 1952. — 13. BREIDER, H.: Die Müller-Thurgaufrage und Fragen der Klonenentstehung. Das Weinblatt (1952). — 14. CRANE, M. B. and LAWRENCE, W. J. C.: The genetics of garden plants. The Macmillan Company. London (1934). — 15. DÖRING, H.: Über den Einfluß der Ernährung auf die Mutationshäufigkeit bei *Anihvirrhinum majus*. Ber. bot. Ges. 55, (1937). — 16. DÖRING, H.: Wachstum, Alterung und Mutation. Biol. Zentrbl. 57, H. 7/8 (1937). — 17. DOTTERWEICH, H.: Über die Beeinflussung von Mutabilität von *Drosophila melanogaster* durch Chemikalien. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., S. 244 bis 253 (1939). — 18. DÖRING, H.: Änderung des Erbgutes durch chemische Beeinflussung. Umschau, H. 34 (1939). — 19. DÖRING, H.: Die Veränderlichkeit der Mutationsrate von *Drosophila melanogaster* nach generationslanger chemischer Beeinflussung. Z. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 78, S. 261—272 (1940). — 20. DOTTERWEICH, H.: Mutabilität und Umwelt. Biologia generalis 15, H. 1/2 (1941). — 21. HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1931. — KOSWIG, C.: Die phylogenetische Bedeutung der Polymerie der Gene. Cpt. rend. ann. et arch. d. i. Soc. Turque d. Science Phys. et Nat. 13, 1946/47. — 23. KOSWIG, C.: Polymerie der Gene. Cpt. rend. ann. et arch. d. i. Soc. Turque d. Science Phys. et Nat. 13, (1947). — 24. DE LATIN, G.: Spontane und induzierte Polyploidie bei Reben. Züchter, 12, H. 9 (1940). — 25. MÜLLER-STOLL, W.: Mutative Färbungsänderungen bei Weintrauben. Züchter 20, S. 288—291 (1950). — 26. NEBEL, B.: Zur Cytologie von *Malus* und *Vitis*. Gartenbauwiss. 1, (1929). — 27. NEBEL, B.: Zellforschung und Neuzüchtung beim Obst und bei der Rebe. Grundl. u. Fortschr. i. Garten- u. Weinbau H. 29 (1936). — 28. OLMO, H. P.: Bud mutation in the *vinifera* grape. II. Sultanina gigas. Proc. amer. Soc. Costic. Sci. 33, (1936). — 29. OLMO, H. P.: Chromosome numbers in the European grape (*Vitis vinifera*). Cytologia (Fujii-Festschrift), (1937). — 30. RHOADES, M. M.: The effect of varying gene dosage on aleurone colour in maize. J. Genet. 33, S. 347—354 (1936). — 31. RHOADES, M. M.: Effect of the Dt. gene on the mutability of the a_1 allele in maize. Genetics 33, S. 377—397 (1938). — 32. ROEMER, TH. und RUDOLF, W.: Handbuch der Pflanzenzüchtung. Berlin 1939. — 33. SINNOT, E. W., DUNN, L. C. and DOBZHANSKY, TH.: Principles of Genetics. Mc.Graw-Hill Book Comp. Inc. 1950. — 34. SEELIGER, R.: Zur Morphologie der Rebe (*Vitis L.*) D. Bot. Ges. 53, H. 8 (1935). — 35. SCHERZ, W.: Die Mutationen der Rebe, ihre Bedeutung und Auswertung für die Züchtung. Wein und Rebe 22, H. 4 (1938). — 36. SCHERZ, W.: Über somatische Genommutationen der *Vitis vinifera*-Varietät „Moselriesling“. Züchter 12, H. 9 (1940). — 37. SCHEU, G.: Mein Winzerbuch. Neustadt 1948. — 38. SCHWANDNER, S.: Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. — 39. STUBBE, H.: Spontane und strahleninduzierte Mutabilität. (Probleme der theoretischen und angewandten Genetik und deren Grenzgebiete.) Leipzig, Thieme 1937. — 40. STUBBE, H.: Genmutation I. Allgemeiner Teil. (Handbuch der Vererbungswissenschaft. Bd. IIF.) Berlin, 1938. — 41. STUBBE, H.: Über den Selektionswert von Mutanten. Berlin 1950.