

area of more than thousand kilometers. It is obvious that a species with such a wide distribution must have some variability produced by gene diversity and environment conditions.

Literatur

1. BITTER, G.: Solana nova vel minus cognita, Fedde Repert. Spec. Nov. Berlin, 12 (1913). — 2. BRÜCHER, H.: Über das natürliche Vorkommen von Hybriden zwischen *Solanum simplicifolium* und *Solanum tuberosum* im Aconquija-Gebirge. Z. induct. Abst. u. Vererbungslehre 85, 12—19, (1953). — 3. BRÜCHER, H.: Cytologische und ökologische Beobachtungen an nordargentinischen *Solanum*-Arten der Section *Tuberarium*. I. Die Wildkartoffel-Arten des Aconquija-Gebirges. Der Züchter 24, 281—95, (1954). — 4. BRÜCHER, H.: Critical observations on the taxonomy of Argentine wildpotatoes. II. *Solanum vernei* BITT. & WITTM. and his synonym *S. Ballsii* HAWKES (Manuskript zum Druck). — 5. BUKASOV, S.: Cuatro nuevas especies de *Solanum* de la flora argentina. Rev. Argentina Agron. 4, 238 (1937). — 6. BUKASOV, S.: The geography of the endemic potatoes of South America. Rev. Argentina Agron. 7, 83—104 (1941). — 7. BUKASOV u. LECHNOVITZ: Importancia en la Fitotécnica de las papas indígenas de la America del Sur. Rev. Argentina Agron. 2, 173—183 (1935). — 8. CORRELL, D.: Section *Tuberarium* of the genus *Solanum* of North America and Central America. Agric. Monogr., Nr. 11. US-Department of Agriculture, Washington (1953). — 9. HAWKES, J.: Potato collecting expeditions in Mexico and South America. II. Systematic classifications of the collections. Imp. Bur. Plant. Breeding and Genetics, Cambridge (1944). — 10. HУЕЦК, K.: Urlandschaft, Raublandschaft und Kulturlandschaft in der Provinz Tucuman. Bonner Geogr. Abh. Heft 10, 1953. — 11. IVANOSKAJA, E.: Cytological study of *Sol. Millanii* BUK. & LECHN. Doklady Acad. Sci. URSS., 24, 389 (1939). — 12. JUZEPIZUKU, BUKASOV: Nuevas especies de *Solanum* de la flora argentina. Rev. Argentina Agron. 3, 225 (1939). — 13. OLAHV, L.: Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium*. III. *Sol. Commersonii* DUN. und einige seiner Bastarde. Zt. f. inductive Abst. u. Vererb. 74, 228—41 (1938). — 14. OPPENHEIMER, H.: Cytogenetische Untersuchungen an Bastarden knollentragender *Solanum*-Arten. I. *Sol. chacoense* × *Sol. tuberosum*. Zt. f. inductive Abst. u. Vererbungslehre 65, 72—98 (1933). — 15. ПРОРАСН, H.: Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, Sect. *Tuberarium*. V. Diploide Artbastarde (*Henry, chacoense*) Zt. f. inductive Abst. u. Vererbungslehre 78, 115—218 (1940). — 16. RATERA, E.: Número de Cromosomas de algunas Solanaceas argentinas. Rev. Facult. Agron. Buenos-Aires 10, 318—325 (1944). — 17. РҮВІН, W.: Cytological investigation of the South American cultivated and wild potatoes. Bull. appl. Bot. Leningrad 2, 3—100 (1933). — 18. РОССУ. БАЕ-РЕЦКЕ: Selection for resistance to Mosaic Virus diseases in wild species and in hybrids of wild species of potatoes. American Potato Journ. 27, 275—284 (1950). — 19. SCHAFER, P.: Arbeiten und Probleme der züchterischen Bekämpfung des Kartoffelkäfers. Zt. f. Züchtungsforschung A. 23, 239—322 (1939). — 20. STELZNER u. TORKA: *Solanum macolae*, eine neue käferfeste Wildkartoffel. Der Züchter, 19, 68—69 (1948). — 21. SCHREIBER, K.: Die Glykoalkaloide der Solanaceen. Chemische Technik 6, 648—58 (1954). — 22. SCHREIBER, K.: Die Konstitution des Solanins. Chemische Technik 7, 271—72 (1955). — 23. TORKA, M.: Die Resistenz von *Sol. chacoense* gegen *Leptinotarsa decemlineata* und ihre Bedeutung für die Kartoffelzüchtung. Zt. f. Pflanzenzüchtung 28, 63—78 (1948).

(Aus der Zweigstelle Rosenhof des Max-Planck-Instituts für Züchtungsforschung, Ladenburg am Neckar)

Ruhekernuntersuchungen bei gesunden und viruskranken Diploiden und Polyploiden von *Beta vulgaris*

Von ALOIS REITBERGER

Mit 26 Textabbildungen

I. Einleitung

Der Züchtungsforscher wie auch der praktische Züchter kann nicht nur aus der Chromosomenanalyse des mitotischen und meiotischen Teilungskerns, sondern unter Umständen auch aus der Strukturanalyse des Ruhekerne Nutzen ziehen. Das trifft grundsätzlich bei Spezies zu, die Ruhekerne mit Chromozentren besitzen. Diese sind bekanntlich heterochromatische Chromosomenabschnitte, die sich, im Gegensatz zu den übrigen, euchromatischen Chromosomenteilchen, in der Telophase nicht rückbilden (HERTZ 1933). Da sie bestimmt gelegene Abschnitte bestimmter Chromosomen vorstellen, so muß hier, unter gewissen Voraussetzungen, beispielsweise die Feststellung der Ploidiestufe einer Pflanze durch Auszählung entweder aller oder nur einiger bestimmter Chromozentren eines Ruhekerne möglich sein. Letzteres trifft für den Ruhekerne der Blattepidermis von *Beta vulgaris* zu, wie aus den folgenden, teilweise noch vorläufigen Mitteilungen zu entnehmen ist. Unsere Untersuchungen an den Nucleolen und Trabantenchromozentren erbrachten neue Einblicke in das Geschehen im Ruhekerne. Ferner führten sie zu einer Verbindung mit der Genetik, Züchtung und Virusforschung.

II. Material und Untersuchungsverfahren

Als Untersuchungsmaterial dienten 14 di- und polyploide Sorten sowie einige Zuchtstämme der Zuckerrübe, je 2 Sorten der Futterrübe und der Roterübe sowie 1 Sorte des Mangolds.

Bei Statistiken wurde darauf geachtet, daß jede Auslese von Ruhekerne und Pflanzen unterblieb.

Da bei *B. vulgaris* Untersuchungen des Ruhekerne, besonders von dessen Trabantenchromozentren, m. E. für den praktischen Züchter Bedeutung haben können, scheint eine eingehendere Beschreibung ihrer Technik angebracht. Fixiert wurde (einige Minuten oder Stunden) mit Alkohol-Eisessig (3:1); in diesem können die Objekte mehrere Monate, notfalls über ein Jahr verbleiben. Gefärbt wurde mit Karminessigsäure. Es wurden Ruhekerne fast ausschließlich von der Blattspreitenepidermis (Folgeblätter, Brakteen, junge Keimblätter; meist untere Epidermis) analysiert, da sie sich für unsere Zwecke infolge von Vorzügen struktureller und technischer Art am besten eignen. Sie lassen nämlich vor allem die Trabantenchromozentren deutlicher erkennen als die Ruhekerne mancher anderer Gewebe. Vorzüge in technischer Hinsicht bestehen darin, daß Blattepidermis während der ganzen Vegetationszeit der Pflanze zur Verfügung steht, leicht zugänglich ist und sich von einem lebenden oder (besser) fixierten Blattstück mit der Pinzette abziehen läßt. Letzteres hat zwei Vorteile. Einmal läßt sich die abgestreifte Epidermis, im Gegensatz zu der noch im Blatt-

verband befindlichen, gut färben. Zum andern entfällt, da sie aus einer einzigen Zellschicht besteht, bei der Präparatherstellung das Klopfen und Quetschen. Eine Quetschung der Ruhekern aber (die auch dadurch erfolgen kann, daß zu wenig Karminessigsäure unter dem Deckglas vorhanden ist) wäre vom Übel. Dadurch könnten nämlich „Nicht-Trabantenchromozentren“, die im lebenden Ruhekern normalerweise stets mehr oder weniger weit vom Nucleolus entfernt liegen, mit diesem in Berührung kommen, wodurch sie sich dann oft nur noch schlecht von den Trabantenchromozentren unterscheiden ließen, die stets dem Nucleolus aufsitzen. Mit dem abgestreiften Epidermisstückchen, dessen Schmalseite kurz sein soll (etwa 0,4 mm genügen) muß aus verschiedenen technischen Gründen ein noch ganzes Blattstück verbunden bleiben, das eine Schmalseite von etwa 0,5 mm haben soll.

Zur Färbung wird dieses Objekt auf einen Objektträger in reichlich Karminessigsäure verbracht; diese wird hierauf ohne Kochen über der Flamme (oder auf einer elektrischen oder anderen Heizplatte) bis zur Ausfällung des Karmins erhitzt. Dann wird das Objekt auf dem Objektträger kurz mit 45%iger Essigsäure gespült und in Karminessigsäure mit einem dünnen Deckglas bedeckt, wobei die Oberfläche der Epidermis oben liegen soll. Beim Erhitzen darf die abgezogene Epidermis nicht auf der Oberfläche der Karminessigsäure schwimmen; gegebenenfalls kann sie in diese mittels einer gewöhnlichen Präpariernadel untergetaucht werden. Die dann von dieser infolge Eisenabgabe ausgehende schwarze Farbwolke verstärkt (und verbessert unter Umständen) die Färbung. — Phasenkontrastoptik erwies sich als ungeeignet.

Für die Untersuchung der Trabantenchromozentren eignet sich bei jungen Blättern deren Spitze besser als die Basis, weil letztere noch zu meristematisch ist, umgekehrt dagegen mehr die Basis bei älteren Blättern (mit einer Spreitenlänge bis etwa 25 cm). Die Blätter müssen sich im Wachstum und überhaupt die Pflanzen in gutem physiologischen Zustand befinden; sonst sind die Trabantenchromozentren, besonders die der Polyploiden, zu klein.

III. Befunde

A. Die Nucleolen

1. Anzahl

In den Ruhekernen der Blattspreitenepidermis von *B. vulgaris* zählt man bei den Di-, Tri- und Tetraploiden 1—2 bzw. 1—3 und 1—4 (kugelförmige) Nucleolen (vgl. Abb. 2—4, bzw. 5—7 und 8—12; Tabelle 1). Diese Feststellungen sowie unsere Beobachtungen an mitotischen (Pro- und) Telophasen zeigen, daß primär jedem haploiden Chromosomensatz 1 Nucleolus entspricht, der sich in der Telophase an einer bestimmten,

len der diploiden und wohl auch immer der tri- und tetraploiden Ruhekern der Blattspreitenepidermis liegen exzentrisch im Kern (vgl. z. B. Abb. 2—6).

Bei den Di-, Tri- und Tetraploiden zeigten bloß 9,0 bzw. 1,0 und 0,5% der Ruhekern die primäre Nucleolenanzahl, und nicht weniger als (durchschnittlich) 91 bzw. 88 und 70% lediglich 1 Nucleolus (Tabelle 1). Besitzt ein Kern 3 oder 4 Nucleolen, so ist er und damit die betreffende Pflanze polyploid, genauer mindestens tri- bzw. tetraploid¹. In Anbetracht des häufigen Verschmelzens der Nucleolen miteinander

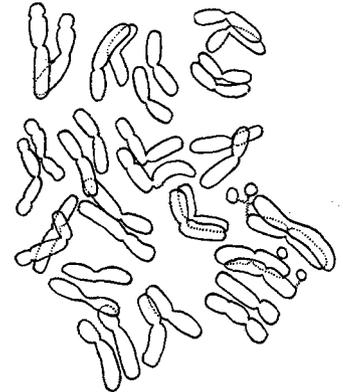


Abb. 1. Aus einer Diploiden stammende tetraploide mitotische Metaphase mit Chromosomenpaaren; rechts unten die 4 nucleolenbildenden Chromosomen mit Trabanten. 4200fach.

hat bei *B. vulgaris* eine Bestimmung der Ploidiestufe von Pflanzen mittels Feststellung der Anzahl der Nu-

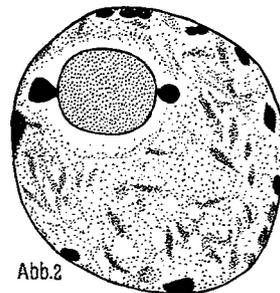


Abb. 2

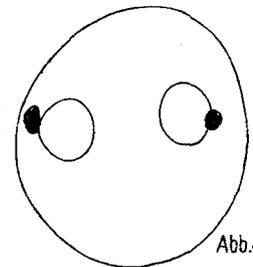


Abb. 4

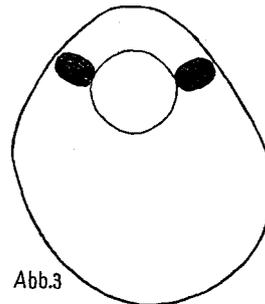


Abb. 3

Abb. 2—4. Diploide Ruhekern mit je 2 Trabantenchromozentren und 1 bzw. 2 Nucleolen. 4200fach.

Tabelle 1. Nucleolen

Ploidie	Kerne in % mit								Verschmelzungen in 100 Kernen		Untersuchte	
	1 Nucleolus		2 Nucleolen		3 Nucleolen		4 Nucleolen		gef.	erw.	Kerne	Pflanzen
	gef.	erw.	gef.	erw.	gef.	erw.	gef.	erw.				
2	91,0	—	9,0	—	0	0	0	0	91	—	1330	53 ¹
3	88,0	82,8	11,0	16,4	1,0	0,8	0	0	187	182	200	1
4	70,0	75,4	22,5	22,3	7,0	2,2	0,5	0,1	262	273	200	1

¹ Darunter 2 Pflanzen mit je 100 und 2 mit je 200 untersuchten Ruhekernen.

achromatischen Stelle eines bestimmten Chromosoms (SAT-Chromosom nach HERTZ; Abb. 1, rechts unten) bildet, ferner, daß sich sekundär die Nucleolenanzahl vermindern kann, und zwar dadurch, daß primäre Nucleolen während der Telophase miteinander verschmelzen, was schon von andern Objekten bekannt ist. Im Ruhekern erfolgt keine Verschmelzung mehr; dies geht daraus hervor, daß kein Ruhekern gefunden wurde, in dem sich Nucleolen berührten. — Die Nucleo-

leolen in den Ruhekernen der Blattspreitenepidermis in der Praxis nur eine geringe Bedeutung.

In je 100 tri- und tetraploiden Kernen müssen, wenn bei solchen eine ebenso große, nämlich 91%ige, Nucleolenverschmelzungstendenz vorhanden ist, wie sie vorhin für die Diploiden festgestellt wurde, 182 bzw. 273 einzelne Verschmelzungsvorgänge ablaufen. Diese bei-

¹ Von Aneuploiden oder chromosomal Chimären sei hier abgesehen.

den Zahlen stimmen mit den gefundenen, nämlich 187 bzw. 262, überein (Tabelle 1. Kein signifikanter Unterschied. Berechnung: $187 = 1 \cdot 11 + 2 \cdot 88$; $262 = 1 \cdot 7 + 2 \cdot 22,5 + 3 \cdot 70$). Eine Änderung der Genomanzahl ist also anscheinend nicht mit einer Änderung der Verschmelzungstendenz der Nucleolen verbunden. Es müssen freilich noch höherploide und mehr Ruhekerne analysiert werden; ferner wäre noch zu untersuchen, ob die Verschmelzungstendenz der Nucleolen von inneren oder/und äußeren Bedingungen beeinflusst wird.

Wir stellten nach bestimmten Annahmen¹ mathematische Formeln auf, mittels deren man bei einer gegebenen Ploidiestufe den Prozentsatz der Ruhekerne mit irgendeiner möglichen Nucleolenanzahl berechnen kann. So beträgt die Anzahl der Ruhekerne mit 1 Nucleolus nk^{p-1} , mit der primären Nucleolenanzahl $n(1-k)^{p-1}$, mit 2 Nucleolen $(p-1)k^{p-2}(1-k)$ usw.; wobei $k = 0,91$ (91%ige Verschmelzungstendenz der Nucleolen miteinander!), n die Gesamtanzahl der analysierten Ruhekerne und p die Anzahl der primären Nucleolen oder der Genome ist. Nach den Formeln müßten bei den Triploiden 82,8% der Ruhekerne je einen, 16,4% je 2 und 0,8% je 3 Nucleolen besitzen; die entsprechenden gefundenen Prozentzahlen lauten: 88, 11 und 1. Bei den Tetraploiden sind die betreffenden erwarteten Zahlen: 75,4; 22,3; 2,2 und 0,1; die gefundenen: 70,0; 22,5; 7,0 und 0,5 (Tabelle 1). Bei den Triploiden besteht keine signifikante Abweichung von der Erwartung, bei den Tetraploiden ist allerdings eine solche vorhanden. Eine Untersuchung größeren Materials ist noch nötig.

2. Größe

Erwartungsgemäß war in den diploiden Ruhekerne im Durchschnitt ein sekundärer, also zweiwertiger Nucleolus etwa doppelt so groß wie ein primärer (Messungen an 21 und 14 Ruhekerne mit je 1 bzw. 2 Nucleolen, insgesamt 9 Diploide; der Unterschied ist signifikant. Vgl. Abb. 2 und 4).

Die Nucleolengröße wird beeinflusst von Außenbedingungen² und der Zellart, nach unseren Untersuchungen aber auch von unterschiedlichen Bedingungen innerhalb ein und desselben Ruhekerne. Letzteres geht aus dem Befund hervor, daß, jeweils bei ein und derselben (normalen) Diploiden, in zahlreichen (wahrscheinlich etwa 50%) Ruhekerne mit 2 Nucleolen diese ungleich groß sind (nach Beurteilung nach dem Augenschein; Grenzfälle kommen vor). Jene Bedingungen sind in korrespondierenden Bezirken je zweier Geschwisterkerne gleich, was sich aus folgender Beobachtung ergibt: Weist ein diploider Ruhekerne 2 Nucleolen auf, so besitzt ein Nachbarkern von ihm, nämlich sein Geschwisterkerne, meist ebenfalls 2 Nucleolen; dabei ist in der Mehrzahl der Fälle Spiegelbildlichkeit nicht nur hinsichtlich der Lage, sondern auch bezüglich der Größe der beiden Nucleolen zu bemerken. Das weist übrigens darauf hin, daß nach der Telophase entweder keine oder, bei zwei Geschwisterkerne, eine gleichsinnige Ortsveränderung der Nucleolen im Kern erfolgt. Die

¹ Nämlich 1. alle Kerne weisen in der Telophase zunächst die primäre Nucleolenanzahl auf; 2. die Nucleolenverschmelzung erfolgt bei den Di-, Tri-, Tetraploiden usw. in 1 bzw. 2, 3 usw. Schritten; 3. bei jedem dieser Schritte verschmelzen in einem gleichen Prozentsatz (91%) der Kerne 2 (ein- oder mehrwertige) Nucleolen miteinander.

² Ein Befall von Rübenmosaikvirus verursacht eine Nucleolenvergrößerung (Seite 114).

verschiedene Größe, das verschieden starke Wachstum der Nucleolen im gleichen Ruhekerne ist vielleicht auf die Anordnung der Chromosomen zurückzuführen, die bei zwei Geschwisterkerne, zumindest in der Telophase noch, gleich ist.

Bei den Triploiden sind in den Ruhekerne mit 3 Nucleolen diese bald (ungefähr) gleich groß (Abb. 5),

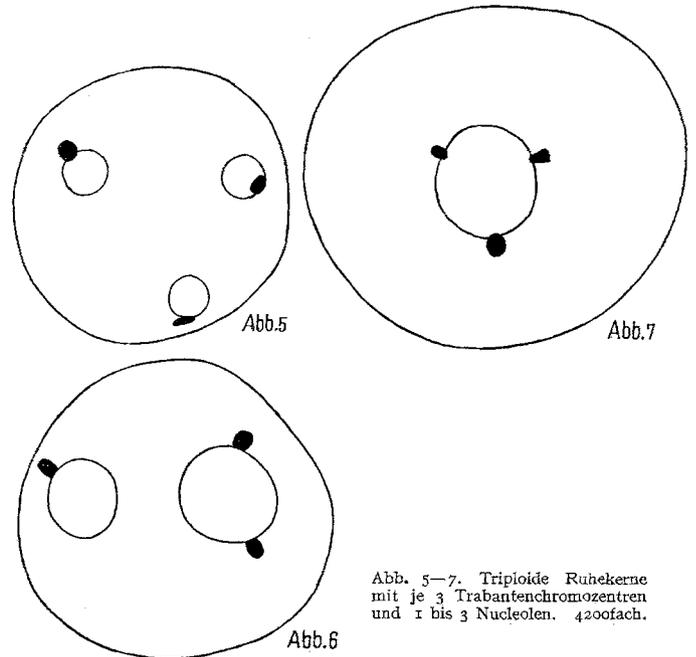


Abb. 5—7. Triploide Ruhekerne mit je 3 Trabantenchromozentren und 1 bis 3 Nucleolen. 4200fach.

bald von verschiedener Größe; sind nur 2 Nucleolen vorhanden, so ist der sekundäre, zweiwertige von ihnen, kenntlich durch 2 ihm aufliegende Trabantenchromozentren, meist (85% von 34 aus 13 Pflanzen stammenden Kerne) größer als der andere (Abb. 6), sonst von gleicher Größe. Bei den Tetraploiden war ein zwei- oder dreiwertiger Nucleolus eines Kerne stets größer als ein einwertiger (11 Kerne; Abb. 9 bzw. 11); 2 zweiwertige Nucleolen waren von gleicher Größe (4 Kerne; Abb. 10). — In einem tri- und tetraploiden Ruhekerne wies also ein sekundärer Nucleolus (fast) stets ein größeres Volumen als ein primärer auf, was zu vermuten war.

3. Heteromorphie

Der Größenunterschied der Nucleolen eines Ruhekerne kann wohl auch genbedingt sein. Darauf deutet hin, daß eine Diploide gefunden wurde, bei der in (fast) sämtlichen Ruhekerne mit 2 Nucleolen diese ungleich groß waren (nach Untersuchung von 300 Kerne). Möglicherweise handelte es sich dabei um eine mutative Abänderung des einen der beiden nucleolenbildenden Chromosomen der Pflanze. — Bei dieser belief sich der Prozentsatz der Ruhekerne mit 2 Nucleolen auf 24, während er sonst bloß 9 beträgt (wie aus der Tabelle 1 zu entnehmen ist; in diese ist die in Rede stehende Diploide nicht mitaufgenommen). Dieser Unterschied, der signifikant ist, kann ganz oder teilweise darauf beruhen, daß sich allgemein die Chance für eine gegenseitige Berührung (und damit Verschmelzung) der primären Nucleolen eines Kerne mit abnehmendem Gesamtvolumen derselben bei sonst gleich bleibenden Bedingungen verringern muß.

Die Pflanze zeigte als einzige von 20 erstjährigen Freilandpflanzen nicht nur „Nucleolenheteromorphie“, sondern als einzige auch keinerlei Vergilbungserscheinungen

(Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus)¹. Nach CASPERSON (1950) ist der Nucleolus in die Synthese der Ribonucleinsäure und damit des Cytoplasmaweißes eingeschaltet; mit steigender Nucleolengröße nimmt die Intensität dieser Synthesen zu. So ist es denkbar, daß deren Intensität bei Nucleolenheteromorphie vermindert ist²; das aber könnte einen Mangel an Virusbausteinen und eine geringere Virusvermehrung, somit eine erhöhte Resistenz einer Pflanze gegen Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus zur Folge haben. Bei Nucleolenheteromorphie könnten auch Veränderungen qualitativer Art auftreten. — Ein möglicher Zusammenhang zwischen verändertem cytoplasmaweißbildendem System des Zellkerns und Virusresistenz wird uns noch einmal begegnen, und zwar bei der Besprechung der „Trabantenchromozentren-Heteromorphie“.

B. Die Chromozentren

1. Die Gesamtheit der Chromozentren

Außer den Nucleolen sieht man im Ruhekern der Blattepidermis von *B. vulgaris* Chromozentren. Sie haben im einzelnen Kern eine verschiedene Größe. Ihre Höchstzahl beträgt bei den Diploiden 20 (3 einwandfreie und 33 nicht ganz sichere Zählungen bei 15 Pflanzen). Sie läßt sich nach unseren Beobachtungen wahrscheinlich so verstehen, daß jedes Chromosom ($2n = 18$) einen wohl proximalen heterochromatischen Abschnitt besitzt, der zu einem Chromozentrum wird; darüber hinaus weisen die beiden Nucleolenchromosomen je einen endständigen (in der mitotischen Metaphase nicht immer beobachtbaren) heterochromatischen Trabanten auf, der mit ihnen mittels eines Fadens (an dem sich der Nucleolus bildet) verbunden ist (Abb. 1, rechts unten) und der ebenfalls zu einem Chromozentrum, und zwar zu dem dem Nucleolus aufsitzenden „Trabantenchromozentrum“ wird. TSCHERMAK-WOESS u. DOLEŽAL (1953) geben (für diploide Wurzelkerne) allerdings insgesamt nur 18 Chromozentren (Prochromosomen) an. Meist ist eine genaue Bestimmung der Gesamtchromozentrenanzahl unmöglich, da sich sehr oft nicht alle Chromozentren, besonders nicht die kleineren, von den lockerer gebaut erscheinenden euchromatischen Strukturen des Ruhekerns genügend deutlich abheben (z. B. Abb. 2). Da die Chromozentrenhöchstzahl bei den Diploiden, wie erwähnt, 20 beträgt, muß sie sich bei den Tri- und Tetraploiden auf

Nicht-Trabantenchromozentren fast unsichtbar. Nach alledem ist bei *B. vulgaris* für die Feststellung der Ploidie einer Pflanze die Bestimmung der Gesamtchromozentrenanzahl des Blattepidermisruhekerns nur in recht beschränktem Maße brauchbar. — Niedrigere als die Höchstzahlen sind, mit Sicherheit zum mindesten teilweise, auf Sammelchromozentrenbildung zurückzuführen; vermutlich besitzen die älteren Ruhekerne im Durchschnitt weniger Chromozentren als die jüngeren, wie das bei Cruciferen gefunden wurde (REITBERGER 1949 und unveröffentlichte Ergebnisse).

2. Die Trabantenchromozentren

a) Anzahl. In den Epidermisruhekernen aller (gesunden) Blätter von *B. vulgaris* sind die schon wiederholt erwähnten Trabantenchromozentren (T-Chromozentren), im Gegensatz zu den übrigen Chromozentren, optisch immer gut faßbar (ausgenommen die der rein meristematischen Blattepidermis; Wurzeln sind ebenfalls ungeeignet). Nach den obigen Darlegungen entspricht jedem Genom 1 Nucleolus sowie 1 diesem aufsitzendes T-Chromozentrum. Im Gegensatz nun zu den Nucleolen verschmelzen die T-Chromozentren nur selten miteinander, und zwar bei den Di-, Tri- und Tetraploiden bloß in (durchschnittlich) 7,5 bzw. 9,5 und 16,5% aller Ruhekerne mit 1 oder mehr Nucleolen, wobei ihre Anzahl fast stets lediglich um 1 kleiner als ihre primäre Anzahl wird (Tabelle 2).

Tabelle 2. Trabantenchromozentren in Ruhekernen mit 1 oder mehr Nucleolen

Ploidie	Kerne in % mit				Untersuchte	
	1 Trab.	2 Trab.	3 Trab.	4 Trab.	Kerne	Pflanzen
2	7,5	92,5	0	0	2114	93 ¹
3	0	9,5	90,5	0	200	1
4	0	1,0	15,5	83,5	200	1

¹ Darunter 2 Pflanzen mit je 100 und 1 mit 200 untersuchten Ruhekernen.

Bei der Bestimmung des Grades der Verschmelzungstendenz der T-Chromozentren miteinander müssen logischerweise die Ruhekerne mit mehr als 1 Nucleolus

Tabelle 3. Trabantenchromozentren in Ruhekernen mit nur 1 Nucleolus

Ploidie	Kerne in % mit								Verschmelzungen in 100 Kernen		Untersuchte	
	1 Trabant		2 Trabanten		3 Trabanten		4 Trabanten		gef.	erw.	Kerne	Pflanzen
	gef.	erw.	gef.	erw.	gef.	erw.	gef.	erw.				
2	7,9	—	92,1	—	0	0	0	0	7,9	—	2015	93
3	0	0,6	9,1	14,7	90,9	84,7	0	0	9,1	16,0	176	1
4	0	0,1	1,5	1,8	18,8	20,2	79,7	77,9	21,7	24,0	138	1

30 bzw. 40 belaufen, was etwas unsichere Zählungen (an 9 bzw. 14 Ruhekernen aus 5 bzw. 9 Pflanzen) auch ergaben. Die niedrigste Chromozentrenanzahl betrug bei den Diploiden etwa 10, bei den Tri- und Tetraploiden ungefähr 20, die Durchschnittszahl etwa 17,9 bzw. 25,5 und 33,0 (insgesamt 240 Kerne aus 46 Pflanzen). Manchmal sind in einem Ruhekern sämtliche

¹ Bei 5 Pflanzen waren die Symptome unsicher.

² Unter der Annahme, daß die Verkleinerung des einen Nucleolus nicht durch eine Vergrößerung des andern ausgeglichen wird; das war allerdings, nach dem Augenschein beurteilt, nicht der Fall, aber es wurden noch keine entsprechenden Messungen durchgeführt.

außer Betracht bleiben. Dann ergibt sich für die Diploiden eine 8%ige Verschmelzungstendenz. Bei je 100 tri- und tetraploiden Ruhekernen müßten bei einer ebenfalls 8%igen Verschmelzungstendenz 16 bzw. 24 einzelne Verschmelzungsvorgänge stattgefunden haben; diese beiden Zahlen stimmen mit den gefundenen, nämlich 9,1 und 21,7, überein (Tabelle 3. Kein signifikanter Unterschied). Mit einer Änderung der Genomanzahl geht also, wie bei den Nucleolen (Seite 108), so auch bei den T-Chromozentren keine Änderung in der Stärke der Verschmelzungstendenz derselben einher. — Berechnet man mittels der oben bei den Nucleolen angewandten mathematischen Formeln ($k = 0,08$) die

Prozentsätze der tri- und tetraploiden Ruhekerne mit je 1, 2 oder 3 bzw. mit je 1, 2, 3 oder 4 T-Chromozentren, so ergibt sich gleichfalls eine Übereinstimmung zwischen Befund und Erwartung (keine signifikante Abweichung von dieser, Tabelle 3), besonders bei den Tetraploiden (0 zu 0,1; 1,5 zu 1,8; 18,8 zu 20,2; 79,7 zu 77,9).

Bei *B. vulgaris* stimmt die primäre und zugleich jeweils höchste vorkommende Anzahl der T-Chromozentren der Blattepidermisruhekerne einer Pflanze mit der Ploidiestufe derselben überein. Aus diesem Grunde, zusammen mit der verhältnismäßig leichten Sichtbarkeit und Zählbarkeit sowie der oben besprochenen geringen Verschmelzungstendenz der T-Chromozentren, ist bei *B. vulgaris* die Feststellung der Ploidie einer Pflanze mittels Bestimmung der (Höchst-)Zahl der T-Chromozentren der Blattepidermisruhekerne ein für

Diploiden allerdings nur teilweise). Bei all diesen Pflanzen betrug die primäre T-Chromozentrenanzahl 2 bzw. 3 und 4. Nur bei 4 Diploiden betrug sie bloß 1 und bei 2 Tetraploiden bloß 3; diese 6 Ausnahmepflanzen werden später besprochen. — Wegen solcher Ausnahmen und infolge des Umstandes, daß man Aneuploide mittels der T-Chromozentrenmethode naturgemäß nicht erkennen kann, ist diese freilich nicht unbeschränkt anwendbar.

Nie wurde (bei normalen Pflanzen) ein Nucleolus ohne ein T-Chromozentrum beobachtet, was der Erwartung entspricht; weist also ein Ruhekern die primäre Nucleolenanzahl auf, so besitzt jeder Nucleolus 1 T-Chromozentrum (Abb. 4, 5 und 8). Weist ein Kern nur 1 Nucleolus und gleichzeitig die primäre T-Chromozentrenanzahl auf, was beides ja meist der Fall ist,

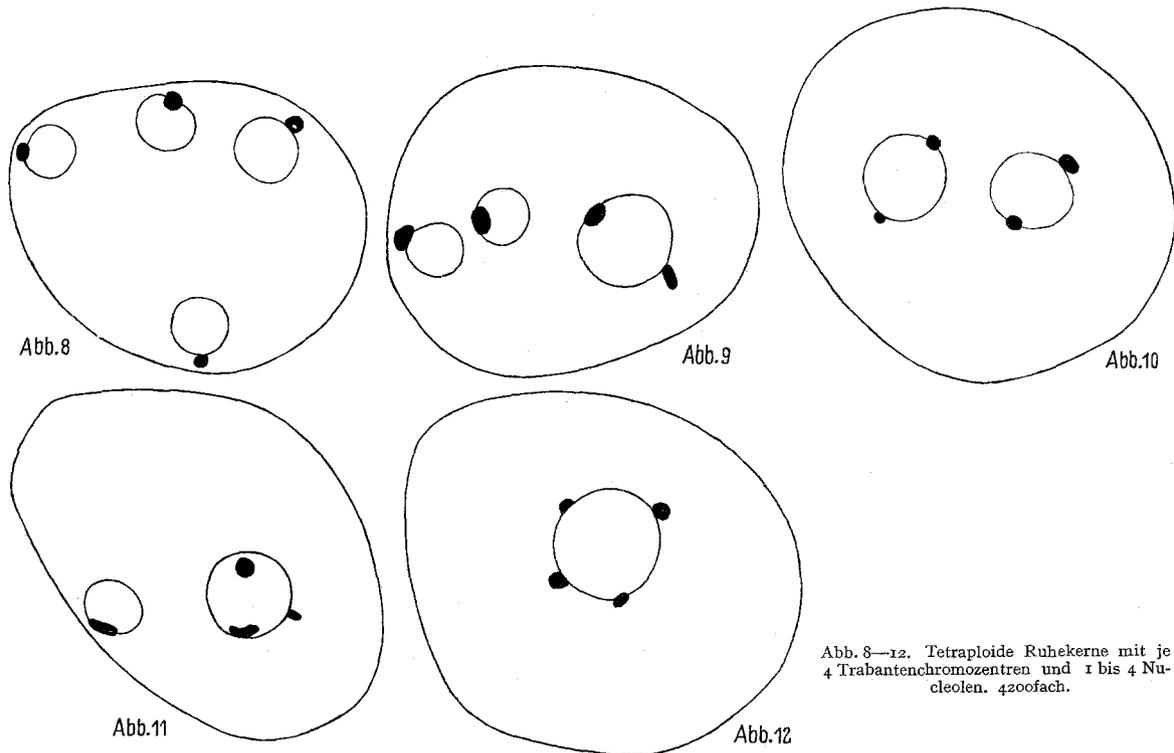


Abb. 8—12. Tetraploide Ruhekerne mit je 4 Trabanchromozentren und 1 bis 4 Nucleolen. 4200fach.

die Praxis brauchbares Verfahren; es ist unter anderm leichter und schneller für den Mikroskopiker als das der Chromosomenzählung, die sich überdies nicht immer ausführen läßt, weil aus irgendeinem Grunde keine oder zu wenig Kernteilungen vorhanden sind. So kann man mittels der T-Chromozentrenmethode schon bei (in Erde aufgezogenen) Keimpflanzen, die makroskopisch noch keine Endknospe erkennen lassen, die Ploidie an den Keimblattspitzen feststellen (das Abschneiden derselben schadet den Pflanzen nur wenig). Wenn man bei der Bestimmung der primären Anzahl der T-Chromozentren wegen deren, wenn auch geringen, Verschmelzungstendenz meist auch jeweils mehrere Ruhekerne analysieren muß, so bedeutet das nur eine geringe Erschwerung der Untersuchung; denn es sind in einem Präparat auf kleiner Fläche verhältnismäßig zahlreiche, normalerweise größtenteils auch analysierbare Ruhekerne vorhanden, und zwar, je nach dem Alter des Blattes, etwa 6—100 im Blickfeld (des Ortholux-Mikroskopes mit Objektiv 100 \times und Okular 6 \times).

Es wurde von 467 Di-, 51 Tri- und 55 Tetraploiden die primäre T-Chromozentrenanzahl und zur Kontrolle dazu die Chromosomenanzahl bestimmt (diese bei den

so besitzt der Nucleolus bei den di-, tri- und tetraploiden Kernen 2 bzw. 3 und 4 T-Chromozentren (Abb. 2 und 14 bzw. 7 und 15, schließlich 12 und 16). Die 4 weiteren Kombinationen, die für die tri- und tetraploiden Kerne bei Vorhandensein der primären T-Chromozentrenanzahl noch möglich sind, werden durch die Abb. 6 bzw. 9—11 veranschaulicht. Sind mehrwertige T-Chromozentren vorhanden, so sind für die di-, tri- und tetraploiden Ruhekerne insgesamt noch weitere 10 Möglichkeiten denkbar; diese wurden tatsächlich auch beobachtet.

b) Lage auf dem Nucleolus. Verschiedenes. Wie die Nucleolen, so verschmelzen auch die T-Chromozentren offenbar lediglich während der Telophase miteinander. Darauf weisen unsere Beobachtungen hin, nach denen in keinem Ruhekern 2 oder mehr T-Chromozentren einander berühren oder nahe nebeneinander liegen. Meist halten sie vielmehr auf dem oder den Nucleolen ziemlich bis ganz genau sogar den größtmöglichen gegenseitigen Abstand ein. So liegen in den diploiden, aber auch in den tri- und tetraploiden Kernen bei den Nucleolen mit 2 T-Chromozentren diese meist, mehr oder weniger genau, auf einer durch den Nu-

cleolusmittelpunkt gehenden Geraden (z. B. Abb. 2 und 14, 9 und 10); das war der Fall bei 88% der betreffenden diploiden Ruhekern (insgesamt 845 Kerne aus 79 Pflanzen). Über den Mechanismus der — für die Praxis der Bestimmung der T-Chromozentrenanzahl günstigen — Erscheinung haben wir noch keine Untersuchungen durchgeführt (Abstoßungskräfte zwischen den T-Chromozentren?).

Die T-Chromozentren besitzen in Draufsicht die Gestalt eines Kreises, Ovals, Dreiecks, Quadrates, breiten bis schmalen Rechtecks sowie noch andere Formen. Der Nucleolus kann an der Stelle eines T-Chromozentrums abgeflacht (Abb. 2) oder sogar leicht eingedellt sein. Ein T-Chromozentrum in einem Nucleolus kommt anscheinend nicht vor. — Vom T-Chromozentrum kann ein Faden gegen den Nucleolusmittelpunkt verlaufen. In den Nucleolen sieht man nicht selten Gebilde, die sich mehr oder weniger stark mit Karminessigsäure anfärben, die Form gekrümmter Stäbchen haben oder anders gestaltet und meist klein sind; da wir diese Verhältnisse noch nicht geklärt haben, sollen sie hier nicht weiter behandelt werden.

In der Blattepidermis einer Triploiden fanden sich 2 sehr große, einander benachbarte Ruhekern mit je 6 (und ein Nachbarkern mit 5) statt je 3 T-Chromozentren (Abb. 13), ferner bei 5 Diploiden 7 Kerne (darunter einer aus dem basalen Abschnitt eines mehrzelligen Haares) mit

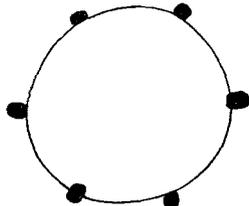


Abb. 13. Aus einem hexaploiden Ruhekern stammender Nucleolus mit 6 Trabantenchromozentren. 4200fach.

je 4 statt 2 T-Chromozentren. Solche Kerne mit einer erhöhten (verdoppelten) T-Chromozentrenanzahl kommen nur äußerst selten (schätzungsweise zu 0,01%) vor. Deshalb spielen sie bei der Feststellung der Ploidie einer Pflanze mittels Bestimmung der primären T-Chromozentrenanzahl in der Praxis keine (störende) Rolle. Sie gehen wahrscheinlich auf eine postendomitotische Mitose zurück. Eine solche wurde tatsächlich auch einmal beobachtet (Abb. 1). Sie stammt aus einem noch meristematischen Blatt (und zwar allerdings wohl aus dem Parenchym desselben) einer Diploiden und war spontan entstanden. Sie zeigt eine paarige Anordnung der Chromosomen, was nach der Literatur (z. B. GEITLER 1953) darauf hinweist daß zeitlich unmittelbar vor ihr eine Endomitose abgelaufen war. Eine Endomitose, auf die keine Mitose folgt, hat wahrscheinlich keine Erhöhung der Anzahl der T-Chromozentren, sondern nur eine Verdoppelung der Wertigkeit derselben zur Folge (vielwertige Endo-T-Chromozentren, GEITLER 1953). Ob und in welchem Umfang in der Blattepidermis von *B. vulgaris* eine endomitotische Polyploidisierung normalerweise vorkommt, wurde von uns nicht untersucht.

c) Größe. In den (normalen) diploiden Ruhekernen mit nur 1 T-Chromozentrum ist dieses sehr häufig besonders groß; das beruht, entsprechend den Verhältnissen bei den Nucleolen, auf seiner Natur als Sammel-T-Chromozentrum. Allgemein ist die Größe der T-Chromozentren, wie die der Nucleolen, nach unseren Beobachtungen abhängig nicht nur von Außenbedingungen¹ und dem physiologischen Zustand der Ruhekern (Zellart), sondern auch von unterschiedlichen Bedingungen innerhalb ein und desselben Ruhekerns. Letzteres kann man daraus ersehen, daß in einem di-, tri- und tetraploiden Ruhekern mit der primären Anzahl der T-Chromozentren diese ungleich groß sein können (z. B. Abb. 2 und 4); so hatten bei (51) diploiden Pflanzen² in 40% der (770 analysierten) Ruhekern mit einem Nucleolus und gleichzeitig 2 T-Chromozentren diese eine ungleiche, wenn auch nicht

¹ Hohe Stickstoffgaben scheinen nach unseren Untersuchungen die T-Chromozentrengröße nicht zu beeinflussen.

² Mit einem Paar „homomorpher“ T-Chromozentren.

sehr verschiedene Größe (Abb. 2; Grenzfälle kommen vor). Es bestehen nun folgende Beziehungen zwischen der Größe der T-Chromozentren einerseits und 3 bestimmten Faktoren andererseits:

1. Bei diploiden Ruhekernen mit 1 Nucleolus ist folgender Zusammenhang zwischen der Größe der bei-

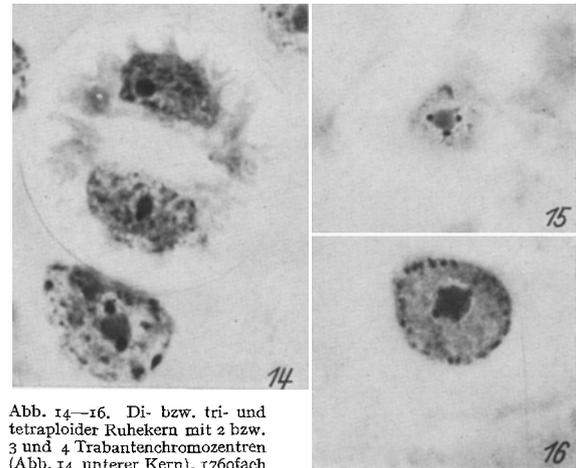


Abb. 14—16. Di- bzw. tri- und tetraploider Ruhekern mit 2 bzw. 3 und 4 Trabantenchromozentren (Abb. 14 unterer Kern). 1760fach bzw. 1000fach und 1200fach.

den T-Chromozentren und deren Lage zur Kernmembran gegeben: Bei Vorhandensein von 2 ungleich großen T-Chromozentren liegt fast stets (d. i. 96% von 312 Kernen) lediglich das größere von ihnen nahe an der Kernwand (Abb. 2; sonst war es umgekehrt [1 Kern] oder befanden sich die beiden T-Chromozentren gleich nahe an der Kernmembran [13 Kerne]); sind dagegen beide T-Chromozentren gleich groß, so liegen sie fast stets (d. i. 98% von 458 Kernen) beide gleich nahe an der Kernmembran (Abb. 3; in den restlichen 2% waren beide verschieden weit von ihr entfernt). In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß die Nucleolen der diploiden Epidermis eine periphere Lage im Ruhekern einnehmen (Seite 107). Alle T-Chromozentren erscheinen im mikroskopischen Bild von gleich dichter Beschaffenheit; deshalb besteht bei Ungleichheit der beiden T-Chromozentren eines Kerns das größere von ihnen wahrscheinlich nicht nur scheinbar, sondern wirklich aus mehr Substanz als das kleinere. Die Beziehung zwischen der Größe und der Lage der T-Chromozentren im Ruhekern kann — muß aber nicht — so gedeutet werden, daß im Ruhekern gewisse Stoffwechselvorgänge in der Nähe der Kernmembran anders verlaufen, vielleicht eine andere Intensität haben als weiter innen. Möglicherweise zieht bei dem vielleicht nur begrenzten Angebot von Bausteinen (Desoxyribosenucleinsäure) für die beiden T-Chromozentren im Ruhekern dasjenige von ihnen, das von der Kernwand weiter als das andere entfernt liegt, eben wegen dieser seiner Lage, in Konkurrenz mit dem andern gewissermaßen den kürzeren. — In einem diploiden Ruhekern mit nur 1 T-Chromozentrum befindet sich dieses stets nahe an der Kernmembran.

2. Weiterhin wurde ein Zusammenhang zwischen der T-Chromozentrengröße und der Nucleolenanzahl gefunden. Er besteht darin, daß in den diploiden Ruhekernen mit 2 Nucleolen die beiden T-Chromozentren meist (d. i. 92% von 502 Kernen aus 185 Pflanzen)

gleich groß sind (wobei die Kerne zur Hälfte 2 gleich große Nucleolen besitzen), während dagegen die Ruhekerne mit einem Nucleolus bloß zu 60% (vgl. oben) 2 gleich große T-Chromozentren aufweisen. — Der oben geschilderte Zusammenhang zwischen der Größe und der Lage der T-Chromozentren besteht nur bei den diploiden Ruhekerne mit 1, nicht aber bei denen mit 2 Nucleolen.

3. Es wurde ein Zusammenhang zwischen der Größe der T-Chromozentren und der der Nucleolen beobachtet. Bei den wenigen (s. vorhin) diploiden Ruhekerne mit 2 Nucleolen und gleichzeitig 2 ungleich großen T-Chromozentren sitzt nämlich in der Mehrzahl der Fälle das größere T-Chromozentrum dem kleineren Nucleolus auf. Diese Zuordnung fand sich bei 81% der betreffenden 42 aus 29 Pflanzen stammenden¹ Kerne (nur bei 9% der Kerne war das Gegenteil der Fall² und bei den restlichen 10% waren 2 gleich große Nucleolen vorhanden). Eine Parallele hierzu ist vielleicht darin zu

gleichzeitig der Nucleolen) beobachten kann; das deutet darauf hin, daß nach der Telophase keine Ortsveränderung der T-Chromozentren auf der Nucleolusoberfläche mehr stattfindet oder aber bei 2 Geschwisterkernen eine gleichsinnige.

d) Heteromorphie. α) Beschreibung. Oben (Seite 111) wurde mitgeteilt, daß bei normalen Diploiden 40% der Blattepidermisruhekerne mit 1 Nucleolus und gleichzeitig 2 T-Chromozentren diese eine ungleiche, wenn auch nicht sehr verschiedene Größe aufweisen (Abb. 2). Nun wurden aber Diploide (11% von 222 Pflanzen von 12 Sorten) gefunden, bei denen der betreffende Prozentsatz viel höher lag; gleichzeitig war in den meisten Kernen der Größenunterschied der beiden T-Chromozentren beträchtlich gesteigert. So waren beispielsweise bei einer bestimmten Pflanze in nicht weniger als 93% der 181 analysierten Kerne mit 1 Nucleolus und gleichzeitig 2 T-Chromozentren diese ungleich groß; dabei war das kleinere T-Chromozentrum

in 139 Kernen so klein, daß es nicht weit von der mikroskopischen Sichtbarkeitsgrenze lag (Abb. 17); bei 29 Kernen war es zwar größer, erreichte aber meist (90%) nicht das Volumen des kleineren der beiden T-Chromozentren in Abb. 2. Die häufigste Größe des kleinen T-Chromozentrums war bei verschiedenen Pflanzen unterschiedlich. Sie betrug bei 2 Pflanzen etwa die Hälfte des kleineren der 2 T-Chromozentren in Abb. 2, bei anderen Pflanzen lag sie nicht weit von der Sichtbarkeitsgrenze entfernt und bei wieder anderen ganz an dieser Grenze. Bei

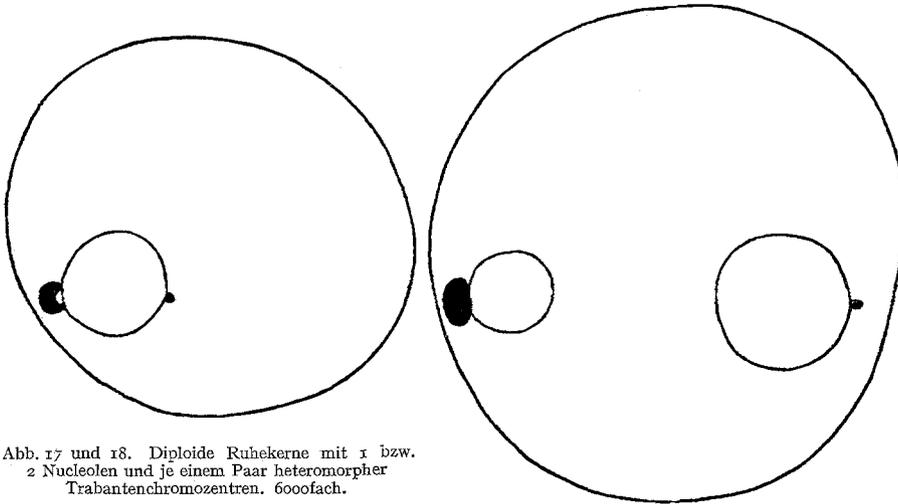


Abb. 17 und 18. Diploide Ruhekerne mit 1 bzw. 2 Nucleolen und je einem Paar heteromorpher Trabantenchromozentren. 6000fach.

erblicken, daß bei *B. vulgaris* die Ruhekerne gewisser Zellarten (z. B. der meristematischen Zellen) mit sehr großen Nucleolen sehr kleine T-Chromozentren besitzen. Die vorhin erwähnte Zuordnung kann als der morphologische Ausdruck einer stoffwechselphysiologischen Beziehung zwischen T-Chromozentrum und Nucleolus gedeutet werden. Tatsächlich besteht eine solche nach der an anderen Objekten gewonnenen Auffassung von CASPERSSON (1950), die er folgendermaßen formuliert: „Ein bestimmter Teil des Chromatins, genannt ‚das mit dem Nucleolus verknüpfte Chromatin‘, produziert Substanzen von Eiweißnatur. Man hat Anhaltspunkte dafür, daß diese Substanzen beträchtliche Mengen an Diaminosäuren enthalten. Diese häufen sich an und bilden den Hauptbestandteil eines großen Nucleolus.“ Das erwähnte nucleolusassoziierte Chromatin dürfte bei *B. vulgaris* ausschließlich oder wenigstens teilweise von den T-Chromozentren repräsentiert werden.

Nicht selten trifft man 2 Nachbarkerne (Geschwisterkerne) an, bei denen man Spiegelbildlichkeit hinsichtlich Lage, Zahl und Größe der T-Chromozentren (und

4 weiteren Diploiden schließlich war in allen Kernen überhaupt nur je 1 T-Chromozentrum sichtbar; es wies eine normale Durchschnittsgröße auf (die letztgenannten 4 Pflanzen sind bei den oben erwähnten 11% Pflanzen miteingerechnet; s. Seite 110). Diese Heteromorphie der beiden T-Chromozentren — aber auch die Homomorphie der 2 T-Chromozentren der übrigen, normalen Pflanzen — bleibt nach unseren Untersuchungen eine ganze Vegetationsperiode erhalten.

β) Kreuzungen. Es ist wohl naheliegend, anzunehmen, daß die T-Chromozentrenheteromorphie auf eine Gen- oder Chromosomenmutation zurückgeht, die den Trabanten desjenigen der beiden Trabantenchromosomen betrifft, dem das kleinere T-Chromozentrum zugeordnet ist (dabei könnte aber die Größe von diesem noch vom übrigen Idiotypus sowie von äußeren und inneren Bedingungen beeinflusst werden). Zur Prüfung unserer Annahme wurde eine Pflanze mit hetero- und eine mit homomorphen T-Chromozentren miteinander gekreuzt. Von ersterer Pflanze hatten 22 (45%) untersuchte Nachkommen heteromorphe, die übrigen 27 homomorphe T-Chromozentren; für die andere Pflanze lauten die entsprechenden Zahlen 23 (43%) bzw. 31. Die Kreuzung ergab also in beiden Richtungen ungefähr die gleichen prozentischen Spaltungszahlen. Gesamtergebnis: 45 zu 58 (44% zu 56%). Man hat hier also wohl ein gemäß unserer obigen Annahme zu erwartendes (statistisch gesichertes) Spal-

¹ Rechnet man hier noch die betreffenden, weiter unten zu besprechenden Pflanzen mit einem Paar heteromorpher T-Chromozentren hinzu, so ergeben sich 82% von 114 Kernen aus 56 Pflanzen.

² Bei Pflanzen mit einem Paar heteromorpher T-Chromozentren fehlen solche Kerne überhaupt.

tungsverhältnis von 1:1 vor sich (Rückkreuzungsschema: $T_1 T_2 \times T_1 T_1$). Die Pflanzen mit heteromorphen T-Chromozentren sind die Heterozygoten, die mit homomorphen T-Chromozentren sind die Homozygoten.

Eine weitere Stütze für unsere Annahme liefert das Ergebnis einer Kreuzung zweier Pflanzen miteinander, die beide homomorphe T-Chromozentren aufwiesen ($T_1 T_1 \times T_1 T_1$); alle 50 bzw. 4 untersuchten Nachkommen der zwei Pflanzen besaßen ausnahmslos homomorphe T-Chromozentren.

γ) *Verschmelzungstendenz, Lage zur Kernwand, Beziehung zur Nucleolengröße.* Wie bei Heteromorphie der Nucleolen deren Verschmelzungstendenz herabgesetzt war (Seite 108), so war auch bei Heteromorphie der T-Chromozentren deren Neigung zur gegenseitigen Verschmelzung signifikant niedriger als bei T-Chromozentrenhomomorphie (dort verschmelzen nach Untersuchung von 186 Ruhekernen aus 1 Pflanze nur 2,7 statt 7,9% der T-Chromozentren miteinander). Das mag, entsprechend den Verhältnissen bei Nucleolenheteromorphie, teilweise oder ganz darauf beruhen, daß die Gesamtoberfläche zweier heteromorpher T-Chromozentren und damit die Chance einer gegenseitigen Berührung und Verschmelzung bei sonst gleichbleibenden Bedingungen kleiner als die von zwei homomorphen T-Chromozentren normaler Größe ist. — Eine Bestätigung dieser These an größerem Material ist noch nötig.

Sind in einem Ruhekern mit einem Nucleolus die beiden „heteromorphen“ T-Chromozentren ungleich groß, was ja meist (92%) der Fall ist, so liegt das größere T-Chromozentrum meistens (83% von 175 Kernen aus 7 Pflanzen) nahe an der Kernwand, das kleinere weiter von dieser entfernt (Abb. 17; sonst beide gleich nahe an ihr). Das bedeutet wohl, daß es unter obiger Annahme einer Mutation des Trabantenchromosoms, bei T-Chromozentrenheteromorphie nicht ganz dem Zufall überlassen bleibt, welches der beiden Trabantenchromosomen mit seinem Trabanten nahe an die Kernmembran zu liegen kommt. Möglicherweise findet hier eine Drehung des Nucleolus oder/und eine Lageänderung der T-Chromozentren auf diesem statt. — Bemerkenswerterweise kann in einem Ruhekern das „kleine“ T-Chromozentrum das Volumen des „großen“, normalen haben; das ist meist (82% von 44 Kernen aus 20 Pflanzen) dann der Fall, wenn gleichzeitig beide T-Chromozentren nahe an der Kernmembran liegen, gleichgültig, ob im Ruhekern 1 oder 2 Nucleolen vorhanden sind (vgl. auf Seite 111 die entsprechenden Verhältnisse bei Homomorphie der T-Chromozentren).

Wie bei den Pflanzen mit homomorphen, so ist auch bei denen mit heteromorphen T-Chromozentren, wenn im Ruhekern zwei ungleich große Nucleolen vorhanden sind, eine gehäufte Zuordnung des kleineren T-Chromozentrums zum größeren Nucleolus zu verzeichnen (Abb. 18). Das war bei 82% (von 72 aus 27 Pflanzen stammenden) Ruhekernen der Fall (sonst waren beide T-Chromozentren gleich groß; vgl. Seite 112). — Messungen an heteromorphen T-Chromozentren sind noch nicht ausgeführt worden.

δ) *Verschiedenes.* Es wurde noch nicht untersucht, worauf die verschiedene häufigste Größe des „kleinen“ T-Chromozentrums (Seite 112) beruht und ob mit einer Heteromorphie von T-Chromozentren im Ruhekern auch eine Heteromorphie, eine ungleiche Größe

der Trabanten der nucleolenbildenden Chromosomen in der Mitose und Meiose einhergeht, insbesondere ob bei den 4 oben erwähnten Diploiden mit nur je 1 T-Chromozentrum dem einen SAT-Chromosom der Trabant gänzlich fehlt; es erscheint nicht ausgeschlossen, daß hier zwar ein „kleines“ T-Chromozentrum im Ruhekern vorhanden ist, daß es aber nur bestimmten inneren oder/und äußeren Bedingungen zuzuschreiben ist, daß es unter der Sichtbarkeitsgrenze liegt (auch hier kommen Ruhekerne mit 2 Nucleolen vor). — Es wäre wissenwert, wie häufig der zu einem „kleinen“ T-Chromozentrum führende Mutationsvorgang stattfindet.

Bei 7 von den insgesamt 19 untersuchten Sorten bzw. Varietäten wurde keine T-Chromozentrenheteromorphie gefunden. Wegen zu geringen untersuchten Zahlenmaterials kann noch nicht gesagt werden, ob sich bestimmte Sorten und Varietäten von *B. vulgaris* durch ein Fehlen oder eine bestimmte Häufigkeit von T-Chromozentrenheteromorphie auszeichnen, ob diese also sozusagen als (mikroskopisches) Sortenmerkmal fungieren kann.

Treten nach gegenseitiger Kreuzung von Pflanzen mit homomorphen T-Chromozentren in der Nachkommenschaft Pflanzen mit heteromorphen T-Chromozentren auf, so muß unter der Annahme eines nur seltenen Auftretens des zu einem kleinen T-Chromozentrum führenden Mutationsvorgangs eine unkontrollierte Bestäubung stattgefunden haben. Die (nicht schwierige) Feststellung einer T-Chromozentrenheteromorphie könnte so also für den Züchter unter Umständen von praktischer Bedeutung sein.

Nach unseren Beobachtungen besteht anscheinend keine Beziehung zwischen T-Chromozentrenheteromorphie und Pollensterilität oder Schoßneigung.

Wenn die T-Chromozentrenheteromorphie auf eine Mutation eines Nucleolenchromosoms zurückzuführen ist, dann ist es grundsätzlich möglich, bestimmte genbedingte Merkmalsunterschiede von Pflanzen, gegebenenfalls eine Koppelungsgruppe, dem Nucleolenchromosom zuzuordnen.

Eine T-Chromozentrenheteromorphie wurde erwartungsgemäß auch bei Tri- und Tetraploiden gefunden. Bei 2 Tetraploiden (Seite 110) waren in allen analysierten Ruhekernen nur 3 T-Chromozentren sichtbar; es dürfte hier eine Parallele zu den vorhin erwähnten 4 Diploiden mit nur je 1 T-Chromozentrum vorliegen.

Es sollen Pflanzen mit heteromorphen T-Chromozentren miteinander gekreuzt werden ($T_1 T_2 \times T_1 T_2$). 25% der Nachkommen müßten dann 2 kleine T-Chromozentren ($T_2 T_2$) besitzen. Es bleibt abzuwarten, ob solche Pflanzen überhaupt auskeimen können und ob sie sich gegebenenfalls irgendwie von den 25% Pflanzen mit 2 großen und den 50% Pflanzen mit 2 ungleich großen T-Chromozentren unterscheiden.

Daß zwischen den beiden letztgenannten Pflanzenformen ein Unterschied besteht, darauf deuten folgende Befunde hin: Im Sommer 1954 wurden 18 Pflanzen mit homo- und 2 mit heteromorphen T-Chromozentren ausgepflanzt. Von diesen 2 Pflanzen hatte die eine ein kleines T-Chromozentrum, das verhältnismäßig großvolumig war, und die andere eines, das an der Sichtbarkeitsgrenze lag. Beide Pflanzen ließen am 3. 7. 1954 als einzige von den 20 Pflanzen makroskopisch keinen Befall von Rübenmosaikvirus erkennen. Einen Monat später zeigte allerdings die zweite Pflanze Mosaiksymptome, wenn auch nur schwache. Die erste Pflanze hingegen wies sowohl zu jenem Zeitpunkt als auch bis zur Einmietung im November nach makro-

skopischer (und mikroskopischer) Beobachtung nur äußerst geringe Mosaiksymptome auf. Dagegen zeigte sie Vergilbungserscheinungen; bei der andern Pflanze war letzteres unsicher. — Die T-Chromozentren sind wohl ganz oder teilweise mit dem „nucleolusassoziierten Chromatin“ CASPERSSONS identisch (Seite 112). Dieses stellt aber, ebenso wie der Nucleolarapparat, nach jenem Autor einen Bestandteil des cytoplasmaweißbildenden Systems des Zellkerns vor. Deshalb ist es denkbar, daß, wie bei Nucleolen-, so auch bei T-Chromozentrenheteromorphie ein Mangel an Virusbausteinen, eine geringere Virusvermehrung und eine erhöhte Virusresistenz vorhanden ist; dabei handelt es sich hier um ein anderes Virus als dort.

Über den Eiweißgehalt und die Leistungsfähigkeit der Pflanzen mit heteromorphen T-Chromozentren liegen uns noch keine Ergebnisse vor.

C. Virusbedingte Abänderungen der Ruhekerndstruktur

Das Rübenmosaikvirus erzeugt bei *B. vulgaris* auf der Spreite von Folgeblättern bekanntlich hellgrüne Flecken. Es wurden von uns solche sowie normal grüne Stellen herausgeschnitten und von ihrer unteren und oberen Epidermis die Ruhekerne untersucht. Die der normal grünen Blattstellen zeigten die normale Struktur. In Ruhekernen der hellgrünen Flecken da-

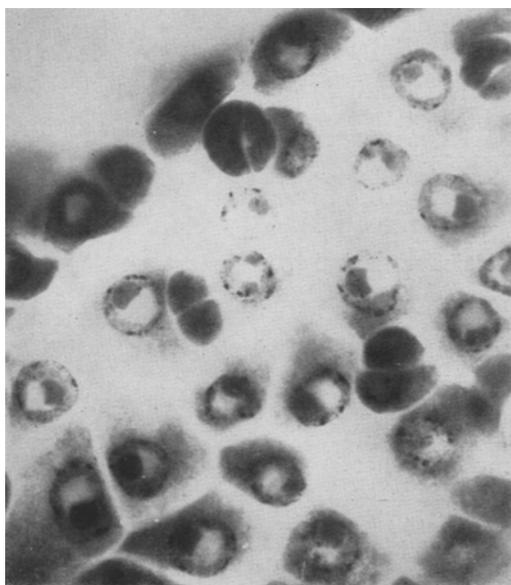


Abb. 19. Ruhekerne aus einer von Rübenmosaikvirus befallenen Diploiden; sie zeigen je einen deformierten Nucleolus und eine helle Vakuole. 1000fach.

gegen wurden wie ungefärbte Vakuolen aussehende Gebilde und in bestimmter Weise deformierte Nucleolen beobachtet (Abb. 19 und 23). Solche „Mosaikkerne“ fanden sich nur bei Pflanzen mit äußeren Mosaiksymptomen vor (es wurden 37 derartige Di-, Tri- und Tetraploide untersucht¹). Hingegen wurden sie nie in Folgeblättern von Pflanzen ohne Mosaiksymptome angetroffen (64 Pflanzen); sie fehlten auch in Keimblättern, an denen allgemein niemals Mosaiksymptome auftraten (265 Keimpflanzen), ferner in meristematischen Geweben. Letzteres geht vielleicht parallel mit den Befunden von LIMASSET u. CORNUET (1950), wonach sich in den Vegetationspunkten von mit Tabak-

¹ Die Blattepidermisruhekerne einer Zuckerrübenpflanze mit weißen Blattspaltenlängssektoren waren in ihrer Struktur bezeichnenderweise nicht, wie die „Mosaikkerne“, abgeändert, sondern normal (ebenso die der hell- und dunkelgrünen Sektoren).

mosaikvirus infizierten Tabakpflanzen wahrscheinlich kein Virus befindet.

Man hat Grund zur Annahme, daß allgemein das Virus bei der Infektion einer Zelle primär zu bestimmten elementaren, nicht mehr infektionstauglichen Teilen (vielleicht zur Stufe des Gens) abgebaut wird und diese dann mit Hilfe des Eiweißproduktionssystems der Wirtszelle vermehrt werden. Hierauf werden sie mittels des eigenen Nucleotidsystems wieder zum vollständigen, infektionstüchtigen Virus zusammengesetzt. Nach Untersuchungen von CASPERSSON u. THORSSON (1953) sowie von FLEWETT (1952) an der Chorioallantoismembran des Hühnereis bei der Infektion mit Warmblüterviren findet in den frühesten Stadien eine schnelle, vorübergehende Erhöhung des Energieumsatzes der Zelle (Atmungszunahme) statt. Im Zusammenhang damit setzt eine rasche Aktivität des Eiweißbildungssystems des Zellkerns ein, welche sich äußert in einer Zunahme des Volumens des Nucleolus in der Größenordnung des 5fachen sowie in einer Vermehrung des Zelleiweißes und der Cytoplasmannucleotide. Das Maximum des O₂-Verbrauches fällt zeitlich ungefähr mit dem Maximum der Nucleolargröße zusammen und liegt vor oder in den frühen Stadien des Auftretens infektiöser Virusteilchen. Nach FLEWETT (1952) zerfallen die vergrößerten Nucleolen schließlich mehr oder weniger vollständig in granuläre Bruchstücke.

Wohl Entsprechendes ist auch bei *B. vulgaris* in Epidermisruhekernen der hellgrünen Blattspaltenstellen der von Rübenmosaikvirus befallenen Pflanzen zu beobachten. Zunächst stellten wir wiederholt fest, daß die Nucleolen der Epidermisruhekerne der Übergangsstelle eines Areals mit normalen Kernen zu einem Bezirk mit Mosaikkernen größer als die Nucleolen der normalen Ruhekerne waren. Die Zunahme des Volumens liegt auch hier in der Größenordnung des 5fachen, wie Messungen ergaben (30 bzw. 30 Ruhekerne von 3 Blattspaltenstellen von 3 Pflanzen; der Unterschied ist signifikant).

In den vergrößerten Nucleolen kann eine Vakuole zu sehen sein (Abb. 20). Offenbar kann sie aus dem Nucleolus ausgeschieden werden; darauf weist die Beobachtung hin, daß sie gelegentlich in einer Ausbuchtung des vergrößerten Nucleolus liegt (Abb. 21). Ihren Austritt aus diesem stellt wohl Abb. 22 dar. Sodann vergrößert sich die Vakuole stark; an ihrer Berührungsstelle mit dem Nucleolus ist dieser eingebuchtet (Abb. 23). Im Extremfall füllt die Vakuole fast den ganzen Kernraum aus, wobei der Nucleolus die Form einer schmalen Sichel angenommen hat (Abb. 24). — Es sei dahingestellt, ob die Vakuole auch außerhalb des Nucleolus, und zwar an seiner Oberfläche, entstehen kann, ferner ob die Einbuchtung und schließlich die Sichelform des Nucleolus auf einem Druck der Vakuole auf diesen oder / und auf einer Abschmelzung von dessen Substanz beruht.

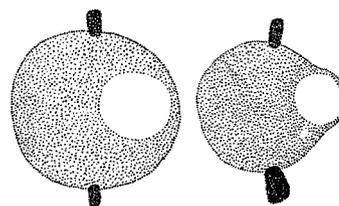


Abb. 20 und 21. Aus diploiden Ruhekernen stammende Nucleolen, welche durch das Rübenmosaikvirus verursachte Veränderungen (Vakuolen) zeigen. 4800fach.

Es kommt, anscheinend nur in nicht mehr jungen Blättern, noch ein anderer Typus von „Mosaikkernen“ vor. Bei ihm ist die Vakuole von einer mehr oder weni-

ger dicken Hülle umgeben (Abb. 25, rechts). Diese ist mehr oder minder intensiv, aber nie so stark wie der Nucleolus gefärbt. Es können in ihr auch mehr Vakuolen vorhanden sein. Das ganze Gebilde kann sich vom Nucleolus ablösen, wobei dieser wieder seine ursprüngliche Kugelform annimmt (Abb. 26). In einer Blattspreite einer von Rübenmosaikvirus befallenen Pflanze können sich beide Typen von Mosaikkernen vorfinden. Vermutlich sind sie voneinander nicht wesensverschieden.

Die Annahme erscheint zwanglos, daß bei *B. vulgaris* in den Blattepidermiszellen, deren Ruhekern Mosaikkern sind oder lediglich einen vergrößerten Nucleolus besitzen, Rübenmosaikteilchen vorhanden sind. In welcher Form und an welchen Stellen in der Zelle — im Cytoplasma oder / und Zellkern —, darüber könnten vielleicht elektronenmikroskopische Untersuchungen an Schnitten sowie Färbungen Aufschluß geben. Die beschriebenen Kernveränderungen brauchen keine spezifische Reaktion auf das Rübenmosaikvirus, auch nicht allgemein auf ein Virus, vorzustellen, sondern können einfach auf einem — hier durch das Rübenmosaikvirus bedingten — gesteigerten Eiweißstoffwechsel gemäß CASPERSON beruhen. Beispielsweise beschreibt WOLL (1954a und b) einen Austritt von Vakuolen aus dem Nucleolus in Zellkernen des Fruchtknotens von *Scrophularia canina* sowie von Pflanzengallen, und setzt ihn zu einem regen Eiweißstoffwechsel in der Zelle in Beziehung.

Mosaikkern kamen in der Blattspreitenepidermis von Pflanzen vor, die lediglich von Rübenmosaikvirus oder von diesem und gleichzeitig von Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus befallen waren. Sie fehlten aber in der Epidermis von Pflanzen, die nur mit letzterem infiziert waren. Dies ergaben unsere Untersuchungen an 16 von Frl. Dr. MARX¹ im Gewächshaus des Instituts künstlich mit Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus infizierten Zuckerrübenpflanzen, die sehr wahrscheinlich nicht mosaikkrank, dagegen wahrscheinlich vergilbungs-krank waren. — Es wird angegeben, daß das Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus im

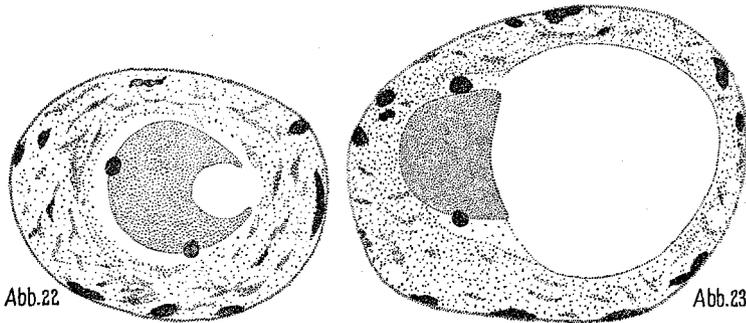


Abb.22

Abb.23

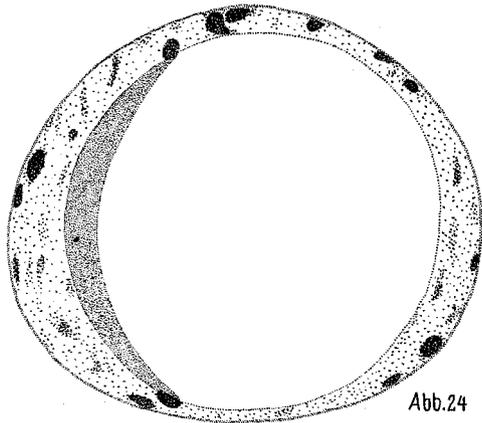


Abb.24

Abb. 22—24. Diploide Ruhekern, welche aufeinander folgende Stadien von durch das Rübenmosaikvirus bedingten Strukturveränderungen des 1. Typus aufweisen. 4200fach.

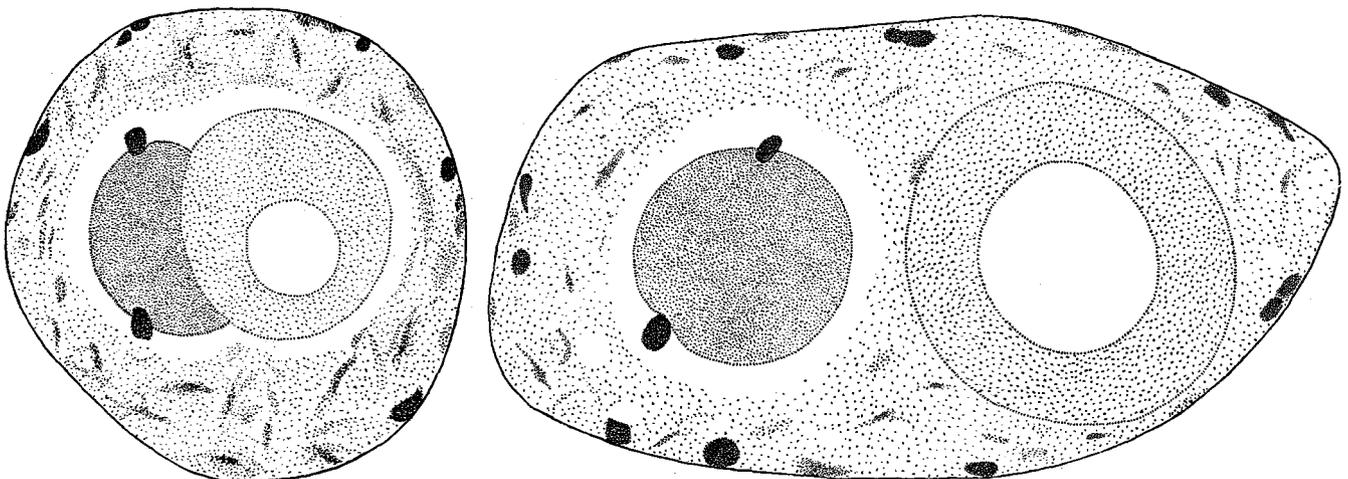


Abb. 25 und 26. Diploide Ruhekern, welche aufeinander folgende Stadien von durch das Rübenmosaikvirus verursachten Veränderungen des 2. Typus zeigen; links der Nucleolus. 4200fach.

In der Aus- und Einbuchtung des Nucleolus beider Kerntypen ist nie ein T-Chromozentrum anzutreffen, gleichgültig, ob 1 oder 2 oder, wie in polyploiden Ruhekernen, mehr als 2 T-Chromozentren vorhanden sind (Abb. 21—25). Das deutet darauf hin, daß ein solches einer Deformation des Nucleolus einen gewissen Widerstand entgegensetzt; hierzu trägt vielleicht noch der nicht selten zu sehende Faden bei, der vom T-Chromozentrum gegen den Mittelpunkt des Nucleolus verläuft (vgl. Seite 111).

Phloem lokalisiert sei; Zellkerne von diesem wurden von uns nicht studiert.

Trotz der etwaigen Unspezifität der beschriebenen Ruhekernänderungen kann man also bei *B. vulgaris* durch Untersuchung der Zellkerne der Blattspreitenepidermis einen Befall von Rübenmosaikvirus erkennen, was unter Umständen diagnostischen Wert hat. Freilich haben wir keine Pflanzen untersucht, die mit

¹ Frl. Dr. MARX danke ich bestens für die Überlassung der Pflanzen.

anderen Viren als den beiden genannten infiziert waren. — Nebenbei sei erwähnt, daß auch die Schwammparenchym- und Palisadenzellen von *B. vulgaris* Mosaikkerne aufweisen können.

Ob und inwieweit bei den Zellen, die Mosaikkerne oder lediglich Ruhekerne mit einem vergrößerten Nucleolus zeigen, eine Zunahme des Kern- und Zellvolumens, des Eiweißgehaltes und der Ribonucleinsäure sowie eine Veränderung der T-Chromozentren stattfindet, wurde noch nicht untersucht. Es erscheint möglich, daß Mosaikkerne von der Art der Abb. 24 vollständig zugrundegehen, hingegen solche von der Art der Abb. 26, deren Nucleolus ja wieder die normale Kugelform angenommen hat, sich mehr oder weniger „wiedererholen“, ihre normale Funktion wieder erlangen können; vielleicht ist es hier zu einem Gleichgewichtszustand zwischen Virus und Zelle gekommen. Ein Überleben virusgeschädigter Zellen beobachtet man ja bekanntlich besonders oft bei den pflanzlichen Viruskrankheiten.

IV. Schlußbemerkungen

Über die Bedeutung und Deutung der einzelnen Befunde wurde schon bei der Beschreibung derselben gesprochen. Hier seien lediglich einige Bemerkungen gemacht, die das Eiweißbildungssystem der Zelle betreffen. Nach CASPERSSON sind die bekanntesten, unabhängigen, selbstreproduzierenden Eiweißsysteme der Zelle die Mitochondrien- und Plastidengruppen sowie der Zellkern. Komponenten des cytoplasmatischeiweißbildenden Systems des Zellkerns stellen der Nucleolarapparat und das „nucleolusassoziierte Chromatin“ vor, das bei *B. vulgaris*, wie schon oben geäußert wurde, ganz oder wenigstens teilweise aus den T-Chromozentren bestehen dürfte. Es erscheint uns möglich, daß allgemein mutative Änderungen an dem nuclearen Cytoplasmatischeiweißbildungszentrum, speziell an den beiden genannten Komponenten desselben, quantitative oder/und qualitative Änderungen des Cytoplasmatischeiweißgehaltes (und damit vielleicht auch andere Merkmalsänderungen) der Pflanze zur Folge haben können; das wäre von theoretischem und unter Umständen von praktischem Interesse. Wahrscheinlich mutative Abänderungen der beiden Komponenten wurden von uns bei *B. vulgaris* aufgefunden (Nucleolen- und T-Chromozentrenheteromorphie).

Wenn die Viren nach CASPERSSON Parasiten am System der Proteinsynthese sind, so ist es denkbar, daß allgemein mutative Abänderungen dieses Systems eine Änderung der Virusresistenz einer Pflanze mit sich bringen kann, und daß speziell mutative Abänderungen bestimmter Komponenten jenes Systems zu einer Änderung der Resistenz gegen ganz bestimmte Viren führen können. In diese Richtung weisen nun tatsächlich unsere Beobachtungen bei *B. vulgaris*, nach denen bei Nucleolenheteromorphie eine (vollständige?) Resistenz gegen das Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus und bei T-Chromozentrenheteromorphie eine schwächere und stärkere Widerstandsfähigkeit gegen das Rübenmosaikvirus vorhanden war, — es sei denn, daß eine teilweise oder vollständige Täuschung durch eine Häufung von Zufällen vorlag. Eine Bestätigung der Befunde an größerem Material ist nötig. In unserem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß nach HYDÉN (1947) der Angriffspunkt auf den cytoplasmatischeiweißbildenden Apparat des Zellkerns bei verschiedenen Viren (Warmblüterviren) anscheinend ein verschiedener

ist. Es ist denkbar, daß eine Nucleolen- oder T-Chromozentrenheteromorphie eine Leistungsabnahme der Pflanzen zur Folge hat, wofür allerdings noch keine Beobachtungen sprechen, oder / und lediglich unter bestimmten Bedingungen (Restidiotypus, Außenbedingungen) zu einer Resistenzerhöhung gegen Viren führt. Es erscheint uns wert, die Frage der mikroskopisch sichtbaren mutativen Abänderungen am System der Proteinsynthese der Zelle im Auge zu behalten.

Zusammenfassung

Untersuchungen am Ruhekerne der Blattspaltenepidermis von Di- und Polyploiden von *Beta vulgaris* brachten folgende Ergebnisse:

Jedem Genom ($n = 9$) entsprechen primär 9 gewöhnliche Chromozentren und 1 Trabantenchromozentrum.

Die primäre Anzahl der Nucleolen und der diesen aufsitzenden Trabantenchromozentren stimmt mit der Ploidiestufe der betreffenden Pflanze überein. Erstere verschmelzen häufig, letztere selten miteinander; dabei ist ihre Verschmelzungstendenz bei den Polyploiden ebenso groß wie bei den Diploiden. Es wurden mathematische Formeln abgeleitet, mittels deren man bei einer gegebenen Ploidiestufe einer Pflanze den Prozentsatz der Ruhekerne mit irgendeiner möglichen Nucleolen- und Trabantenchromozentrenanzahl berechnen kann. Die Ploidiestufe einer Pflanze kann leichter und schneller durch Feststellung der Trabantenchromozentrenhöchstzahl in den Blattepidermisruhekernen als durch Auszählung der Chromosomen bestimmt werden; jene Methode ist allerdings nur für gewisse Zwecke anwendbar.

Die Größe der Nucleolen und Trabantenchromozentren hängt unter anderem auch von unterschiedlichen Bedingungen innerhalb ein und desselben Ruhekerne ab. So besteht in den diploiden Ruhekerne eine Beziehung zwischen der Größe der Trabantenchromozentren einerseits und deren Lage zur Kernmembran, der Nucleolenanzahl und der Nucleolengröße andererseits.

Unterschiede in der Größe der (Nucleolen und) Trabantenchromozentren können auch erblich bedingt sein. So wurden Diploide gefunden, bei denen in fast allen Ruhekerne eines der beiden Trabantenchromozentren besonders klein, also eine Heteromorphie derselben vorhanden war. Eine Diploide mit 2 heteromorphen und eine mit 2 normal großen (homomorphen) Trabantenchromozentren wurden miteinander gekreuzt; es ergab sich wahrscheinlich eine Aufspaltung von 1:1.

Einen Befall von Rübenmosaikvirus beantworten Epidermisruhekern zunächst mit einer Vergrößerung der Nucleolen. Hierauf bekommen diese eine Einbuchtung, die von einer Vakuole ausgefüllt ist. Letztere kann sich vom Nucleolus ablösen, wonach dieser wieder seine ursprüngliche Kugelform annimmt. Bei von Zuckerrüben-Gelbsuchtvirus befallenen Zuckerrübenpflanzen wurden keine Veränderungen in der Struktur der Ruhekerne der Blattspaltenepidermis festgestellt.

Literatur

1. CASPERSSON, T. O.: Cell growth and cell function. New York (1950).
2. CASPERSSON, T. O. u. K. G. THORSSON: Virus und Zellstoffwechsel. Klin. Wochenschrift 31, 205 bis 212 (1953).
3. FLEWETT, T. H.: The nature of virus multiplication. Second Symposium of the Society for

general microbiology. Oxford University (1952), S. 249 bis 259. — 4. GEITLER, L.: Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia*, Handbuch der Protoplasmaforschung, Bd. VI. Springer-Verlag Wien (1953), S. 1—89. — 5. HEITZ, E.: Die Herkunft der Chromozentren. *Planta* 18, 571—636 (1933). — 6. HYDÉN, H.: The nucleoproteins in virus reproduction. Cold Spring Harbor Symp. quant. biol. 12, 104 (1947). — 7. LIMASSET, P. u. P. CORNUET: Étude de la corrélation entre l'âge des organes aériens et la quantité de virus contenue dans ces derniers chez le tabac infecté par le virus de

la mosaïque du tabac (*Marmor tabaci* [ORTON] HOLMES). *Ann. des Epiphyt.* 3, 274—285 (1950). — 8. REITBERGER, A.: Über polyloide Ruhekerne bei Cruciferen. *Naturw.* 36, 380 (1949). — 9. TSCHERMAK-WOESS, E. u. R. DOLEŽAL: Durch Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. *Österr. Bot. Zeitschr.* 100, 358—402 (1953). — 10. WOLL, E.: Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen. *Z. Bot.* 42, 1—29 (1954a). — 11. WOLL, E.: Untersuchungen über die cytologische Differenzierung einiger Pflanzengallen. *Planta* 43, 477—494 (1954b).

(Aus der Obstbauversuchsanstalt Jork der Landwirtschaftskammer Hannover)

Untersuchungen über die Frostresistenz der Obstgehölze im Baumschulstadium*)

Von E. L. LOEWEL und H. KARNATZ

Mit 3 Textabbildungen

Problemstellung und Versuchsmethodik

In weiten Gebieten der nördlich-gemäßigten Klimazone, die als der wichtigste Standort der europäischen Obsterzeugung zu gelten haben, besteht die Gefahr katastrophaler Bestandseinbußen durch Winterfröste. In Deutschland sind derartige Schäden im Verlaufe der letzten 135 Jahre sechsmal aufgetreten (1822/23, 1870/71, 1879/80, 1928/29, 1939/40 und 1941/42), und es ist mit Sicherheit zu erwarten, daß weitere Polarwinter kommen werden. Waren die angerichteten Schäden schon in früheren Jahren sehr fühlbar, so muß bei der jetzigen intensiven Betriebsweise noch mit weit verheerenderen Auswirkungen gerechnet werden. Dies ergibt sich schon allein aus der Tatsache, daß die modernen Sortimente viel stärker auf die hohen Qualitätsansprüche des Marktes abgestimmt sind und sein müssen, und daß dabei die Frostresistenz vernachlässigt wurde, während früher der hohe Anteil robusterer Wirtschafts- und Lokalsorten das Ausmaß der Schäden erheblich minderte.

Es hat zwar zu keiner Zeit an warnenden Stimmen gefehlt, der Frostresistenz unserer Obstgehölze eine größere Beachtung zu schenken. Insgesamt gesehen, ist aber bisher viel zu wenig geschehen, und man kann beim Studium der älteren Fachliteratur unschwer feststellen, wie zu allen Zeiten das Interesse am Frostproblem mit zunehmender Entfernung von einem Schadenswinter abnimmt oder gar völlig erlischt. In neuester Zeit haben KEMMER und SCHULZ (3) die Bedeutung dieses Fragenkomplexes erneut in den Vordergrund gerückt, indem sie in einer kritischen Gesamtchau den heutigen Stand unserer Erkenntnisse an Hand der gesamten Weltliteratur darstellten. Dabei zeigt sich in aller Klarheit, wie wenig Positives wir eigentlich wissen und wie vordringlich eine intensive Forschung gerade auf diesem Gebiet ist. Dabei muß noch besonders berücksichtigt werden, daß Ergebnisse, die unter anderen Klimabedingungen als den unseren und an anderen Unterlagen — und Ertrags-sortimenten gefunden werden, so interessant und wertvoll sie auch sind, auf unseren heimischen Obstbau doch nur sehr bedingt angewandt werden können. Gerade beim Frostproblem ist ja die lokale Gebundenheit der Ergebnisse außerordentlich groß, und kein anderes Land kann uns diese Arbeit abnehmen.

*) Eingegangen: 22. Nov. 1955.

Die Durchführung exakter und unmittelbar auf die Obstbaupraxis übertragbarer Versuche bereitet sehr erhebliche Schwierigkeiten. Aus diesem Grunde sind derartige Versuche auch bisher kaum durchgeführt worden, soweit wir von amerikanischen und russischen Arbeiten absehen. Unsere wichtigsten Erkenntnisse verdanken wir den direkten Schadensfeststellungen, die nach den kalten Wintern in den Obstanlagen selbst durchgeführt wurden. Insbesondere gilt dies für den Winter 1939/40, der wohl die bisher größten Schäden anrichtete. Damals wurde unter der Federführung des Kaiser-Wilhelm-Institutes für Züchtungsforschung in Müncheberg im gesamten Reichsgebiet eine Frostschadenserhebung durchgeführt (9). Vor allem aber ließen Versuchsanlagen, die an sich mit anderer Zielsetzung angelegt waren, umfassendere Einblicke zu (1, 2, 5, 6, 7). Wir können aber nicht warten, bis neue Polarwinter uns solches Untersuchungsmaterial in den Schoß legen, ganz abgesehen davon, daß die Praxis ihre Anlagen nicht dazu erstellt, damit an ihnen festgestellt werden kann, was bei der Pflanzung verkehrt gemacht wurde. Es liegt daher auf der Hand, daß die Forschung — in unserem Klima zumindest — auf Versuche mit künstlicher Kälteeinwirkung angewiesen ist. Einige derartige Versuche wurden in den 30er Jahren von mehreren Autoren (8, 11, 12) in Deutschland durchgeführt. Ohne hier auf die Ergebnisse näher einzugehen und ohne deren grundsätzliche Bedeutung schmälern zu wollen, muß festgestellt werden, daß die damalige Versuchsmethodik grundsätzliche Fehlerquellen aufwies. Man verwendete nämlich zur Frostung entweder abgeschnittene Triebe oder aus dem Boden herausgenommene Jungpflanzen. Dabei ist die Gefahr von Trugschlüssen außerordentlich groß. Als Beispiel sei hier nur der Typ EM XI erwähnt, der bei SCHWECHTEN (11) unter allen geprüften EM-Typen der frostempfindlichste war, während er auf Grund zahlreicher Befunde im Freiland als einer der härtesten zu gelten hat. In neuerer Zeit wurde versucht, die Frostresistenz von Kernobstsämlingen durch Gefrieren der Samen in gequollenem (10) bzw. in angekeimtem Zustande (4) außerhalb jeglichen Deckschuttes zu prüfen. Es muß abgewartet werden, ob auf diesem bestechend einfachen Wege sichere Schlüsse auf das spätere Verhalten der Pflanzen bzw. repräsentative Sortenbeurteilungen möglich sind. Hier soll