

Aus dem Institut für Acker- und Pflanzenbau der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin in Müncheberg

Beiträge zur Züchtungsforschung an Pflaumen

III. Untersuchungen an Artbastarden von *Prunus spinosa* L. × *Prunus cerasifera* Ehrh. und die Frage der Entstehung von *Prunus domestica* L.*

Von J. ENDLICH und H. MURAWSKI

Mit 19 Abbildungen

I. Einleitung

Die Pflaumen gehören nach ihrer Herkunft und Systematik zu verschiedenen Arten der Gattung *Prunus*. Wir können fünf Hauptgruppen unterscheiden: 1. Die Kirschpflaumen (*P. cerasifera*) mit $2n = 16$ Chromosomen. Sie kommen in Osteuropa und Vorderasien wild vor. 2. Die *Triflora*-Gruppe (z. B. *P. triflora*, *P. simonii*) mit der Chromosomenzahl $2n = 16$. Ihre Arten sind in Ostasien verbreitet. 3. Die nordamerikanische Gruppe (z. B. *P. americana*, *P. nigra*, *P. besseyi*, *P. munsoniana*) ebenfalls mit $2n = 16$ Chromosomen. Sie ist in Nordamerika beheimatet und zeichnet sich durch hohe Frostfestigkeit aus. 4. Die Schlehen (*P. spinosa*) mit der Chromosomenzahl $2n = 32$. Sie sind sehr frosthart und kommen als Wildformen in Europa, Vorderasien und Nordafrika vor. 5. Die *Domestica*-Pflaumen (*P. domestica*) mit $2n = 48$ Chromosomen. Sie sind in Europa und Vorderasien zu finden. Von ihnen sind wildwachsende Formen nicht bekannt.

Die *Domestica*-Gruppe ist die bedeutendste. Zu ihr gehören die Zwetschen, Renekloden und Mirabellen. Die vorhandenen Sorten haben bereits eine Reihe wertvoller Eigenschaften. Doch in bezug auf die Frosthärte sind sie noch unbefriedigend. Eine ausreichende Verbesserung der Winterfestigkeit durch Auslese- und Kombinationszüchtung innerhalb der vorhandenen Sorten hat wenig Aussicht auf Erfolg. Ein geeigneter Weg wäre die gelenkte Bastardierung mit anderen frostharten Arten, z. B. mit der 32chromosomigen *P. spinosa* oder mit den 16chromosomigen Arten der nordamerikanischen Gruppe. Direkte Kreuzung solcher Arten mit *P. domestica* hat bisher zu keinem für die Züchtung brauchbaren Erfolg geführt. Die Ursache hierfür sind vorwiegend die unterschiedlichen Chromosomenzahlen. Deshalb ist die Frage nach der Abstammung und Herkunft der 48chromosomigen *Domestica*-Pflaume eine wichtige Voraussetzung für weitere Erfolge in der Pflaumenzüchtung.

Cytologische und genetische Untersuchungen in der Gattung *Prunus* von KOBEL (1927), DARLINGTON (1928 u. 1930), OKABE (1928), CRANE und LAWRENCE (1931) und LEVINA (1938) ließen erkennen, daß *P. domestica* hexaploider Natur ist und durch Bastardierung entstanden sein muß. Die unter *P. domestica*

zusammengefaßte Sortenmannigfaltigkeit der Kulturpflaumen soll durch Kreuzung einer 32chromosomigen (vermutlich *P. spinosa*) mit einer 16chromosomigen Art (vermutlich *P. cerasifera*) unter Verdoppelung der Chromosomenzahl hervorgegangen sein. Auch KOBEL (1931) und SCHIEMANN (1932) sprachen sich für diese Hypothese aus. Erst die Untersuchungen von RYBIN (1936 u. 1951) an Artbastarden von *P. spinosa* × *P. cerasifera* gaben dieser Annahme eine starke Stütze.

Bis heute ist jedoch diese allgemein vertretene und für die Züchtung und Evolutionsforschung wichtige Hypothese noch nicht im Experiment unter reproduzierbaren Bedingungen bestätigt worden. Wir haben deshalb in Müncheberg entsprechende Arbeiten begonnen (MURAWSKI, 1958) und uns folgende Aufgaben gestellt: 1. Die experimentelle Herstellung von *P. domestica* als amphidiploider Bastard zwischen *P. spinosa* und *P. cerasifera* bzw. anderen 16chromosomigen Arten. Diese „synthetischen *Domestica*-Pflaumen“ sollen als Ausgangsmaterial für die züchterische Bearbeitung dienen. 2. Die Schaffung frostharter 48chromosomiger Artbastarde, die für Kreuzungen mit den Sorten der *Domestica*-Pflaumen verwendet werden können.

II. Material und Methode

Mit den Kreuzungen zwischen *P. cerasifera* und *P. spinosa* wurde 1951 im Freiland begonnen. Da die Kreuzungsarbeiten hier häufig wegen ungünstiger Witterung Schwierigkeiten bereiteten, sind sie im Jahre 1954 im Gewächshaus wiederholt worden. Nach Untersuchungen von SCHMIDT (1941) ist bei *P. cerasifera* mit schwacher Selbstfertilität zu rechnen. Wir haben daher alle Blüten kastriert. Von der benutzten Form von *P. spinosa* waren die Fertilitätsverhältnisse noch unbekannt. Daher wurden auch die Blüten dieser Art kastriert. Da *P. cerasifera* früher als *P. spinosa* blüht, sind von der letztgenannten Art Zweige abgeschnitten und in einem Warmhaus zur Blüte gebracht worden, um so früh genug den Pollen gewinnen zu können. Für Kreuzungen, bei denen *P. spinosa* als Mutter diente, ist der Blütenstaub von *P. cerasifera* bis zur Benutzung in einem Exsikkator aufbewahrt worden. Die Ansatzergebnisse der Kreuzungen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Sie lassen erkennen, daß das Ergebnis der Kreuzungen reziprok verschieden ist. Diente *P. spi-*

* Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. H. STUBBE zum 60. Geburtstag gewidmet.

nosa als Mutter, waren die Ansatzergebnisse stets höher. Die Ausbildung der Bastardsamen war vollkommen normal. Von den geernteten Samen wurden etwa 50% Pflanzen erhalten.

Tabelle 1. Ansatzergebnisse der Kreuzungen.

Kombination	Anzahl bestäubt	Ansatz %
a) im Freiland 1951		
<i>Prunus cerasifera</i> × <i>Prunus spinosa</i>	1771	37,8
<i>Prunus spinosa</i> × <i>Prunus cerasifera</i>	423	54,6
b) im Gewächshaus		
<i>Prunus cerasifera</i> × <i>Prunus spinosa</i>	2510	7,8
<i>Prunus spinosa</i> × <i>Prunus cerasifera</i>	3165	46,9

Die Chromosomenzahl der Sämlinge wurde anfangs an den Mitosen in Wurzelspitzen bestimmt. Obstgehölze sind für Topfkultur schlecht geeignet und wachsen im Freiland besser. Das Freilegen der Wurzeln bereitet viel Aufwand, und Fehlerquellen sind nicht ausgeschlossen. Auch erwies es sich als notwendig, einen Teil der jungen Sämlinge zeitig auf geeignete Pflaumenunterlagen zu veredeln, um das Wachstum und die Entwicklung zur reproduktiven Phase zu beschleunigen. Deshalb wurde später die Bestimmung der Chromosomenzahl an den Mitosen im Blattgewebe vorgenommen. Hierzu dienten die basalen Zonen junger Blätter. Beide Methoden brachten gleiche Ergebnisse. Für Meioseuntersuchungen wurden die Blüten aus den noch völlig geschlossenen Knospen herauspräpariert, etwas angeschnitten und fixiert.

Alle Fixierungen erfolgten in einem Gemisch von Alkohol-Eisessig im Verhältnis 3:1. Das Material lagerte bis zur Verarbeitung im Kühlschrank bei einer Temperatur von 0°C—4°C. Die Chromosomen wurden in Eisen-Karmin-Essigsäure angefärbt. Nach geringer Erwärmung ließen sich Quetschpräparate leicht herstellen.

III. Morphologische Untersuchungen

1. Morphologie der Elternarten

a) *Prunus cerasifera*. Der unbeeinflusste Wuchs der Sämlinge von *P. cerasifera* ist kugelförmig, trichterförmig, aufrecht, breit, licht oder dicht mit verschiedenen Übergängen. Die Verzweigung schwankt von stark bis schwach. Meistens erreichen die Bäume eine Höhe bis zu 10 m. Einjährige Triebe sind meist grünrandig und unbehaart. Die Form der Blätter ist elliptisch bis eiförmig. Die Blattunterseite ist kahl, die Mittelrippe ist teilweise schwach behaart. Der Blattrand ist fein gesägt oder fein gekerbt.

b) *Prunus spinosa*. Diese Art wächst als dorniger Strauch, dessen Höhe bis zu 3 m betragen kann. Die jungen einjährigen Triebe und Blätter sind fein behaart. Die Blattform ist eiförmig bis elliptisch. Der Blattrand ist gesägt.

2. Morphologie der F₁-Bastarde

a) *Wuchs*. Der Wuchs ist bei allen Bastarden strauchartig, aufrecht und teilweise sparrig. Die

Wuchsstärke ist unterschiedlich. Nach 9 Jahren schwankt die Wuchshöhe zwischen 2—4 m. Die Bastarde nehmen im Wuchstyp eine Mittelstellung zwischen *P. cerasifera* und *P. spinosa* ein, die bei manchen Sämlingen mehr zur Mutter- oder Vatersorte neigt. Die Bedornung ist bei verschiedenen Sämlingen sehr stark, bei anderen fehlt sie ganz. Auch die einjährigen Triebe sind unterschiedlich. Bei einigen Sämlingen sind sie behaart und erinnern so an *P. spinosa*, bei anderen fehlt die Behaarung, so daß sie mehr *P. cerasifera* ähnlich sind. Abb. 1 zeigt den Wuchs 9jähriger Sämlinge und die Abb. 2 und 3 einige Triebe, die den unterschiedlichen Wuchs erkennen lassen.

b) *Blätter*. Die Blätter der Bastarde haben unterschiedliche Formen. Vorwiegend sind sie elliptisch bis oval. In ihrer Größe nehmen sie in den meisten Fällen eine Mittelstellung zwischen beiden Eltern ein. Die Ausbildung des Blattrandes ist sehr variabel. Man findet Formen, die den Eltern ähnlich sind, und solche, deren Blattrand verschiedene Variationen von Kerbung aufweist. Gesägte Blattränder sind seltener. Die Behaarung der Mittelrippe ist nicht so stark wie bei *P. spinosa* ausgeprägt, aber bei allen Bastardsämlingen erkennbar. In Tab. 2 ist die Blattgröße der Eltern und von 10 Sämlingen angegeben. Abb. 4 zeigt die Blattformen der Eltern und deren Nachkommen.

Tabelle 2. Blattgröße von *Prunus cerasifera*, *Prunus spinosa* und 10 Bastarden.

	Blattlänge cm	Blattbreite cm
<i>Prunus cerasifera</i>	6,2	3,8
<i>Prunus spinosa</i>	3,2	1,7
Bastard 1	4,8	2,5
2	4,4	2,3
3	4,2	2,5
4	4,1	2,2
5	4,4	2,3
6	4,1	2,5
7	2,9	1,8
8	4,1	2,3
9	4,0	2,2
10	3,9	2,2

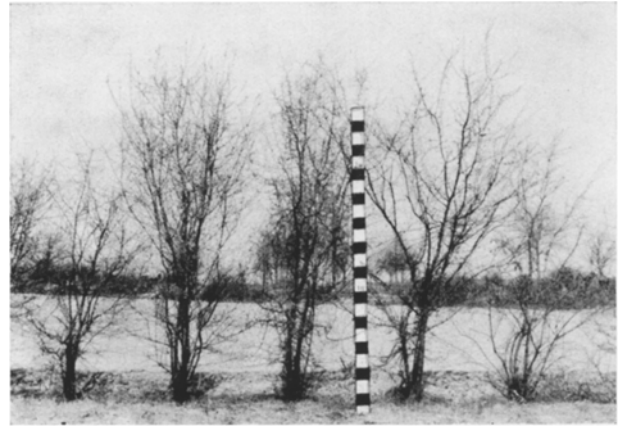
c) *Blüten*. Blütenknospen werden wie bei *P. spinosa* an ein- und mehrjährigen Trieben gebildet, während *P. cerasifera* nicht immer an einjährigen Trieben Blütenknospen entwickelt. Die Blütengröße ist von Sämling zu Sämling unterschiedlich, gleicht aber sehr derjenigen von *P. spinosa*. In manchen Fällen sind

Tabelle 3. Blütengröße von *Prunus cerasifera*, *Prunus spinosa* und 10 Bastarden.

	Länge der Blütenblätter mm	Breite der Blütenblätter mm
<i>Prunus cerasifera</i>	9,2	8,0
<i>Prunus spinosa</i>	7,6	5,2
Bastard 1	5,9	4,4
2	6,1	4,4
3	5,9	4,3
4	6,6	4,8
5	7,1	5,8
6	7,4	6,2
7	5,4	4,4
8	5,9	4,6
9	6,9	5,2
10	6,9	5,2

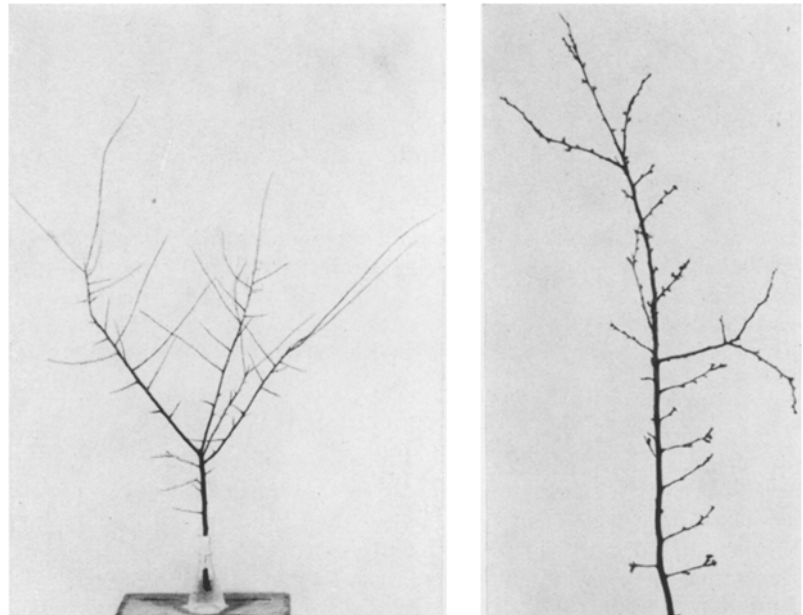
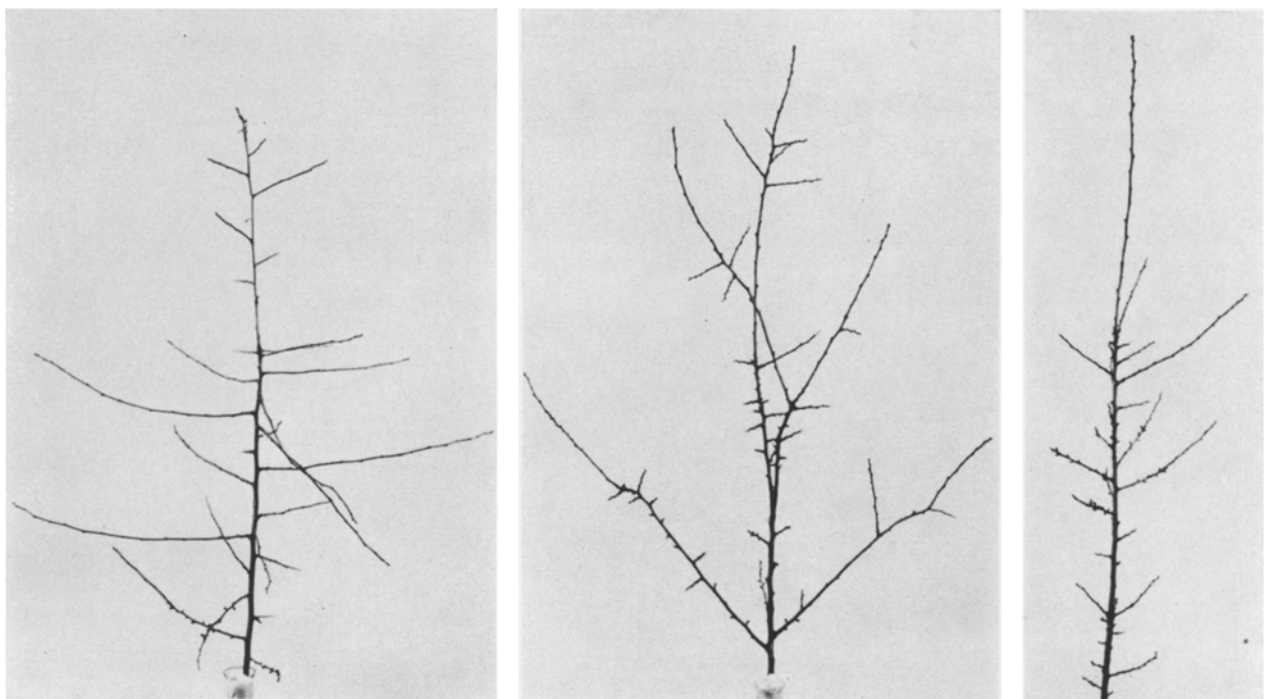
Tabelle 4. Fruchtgröße von *Prunus cerasifera*, *Prunus spinosa* und 10 Bastarden.

	Fruchtlänge cm	Fruchtbreite cm
<i>Prunus cerasifera</i>	2,7	2,5
<i>Prunus spinosa</i>	0,8	0,7
Bastard 1	1,4	1,4
2	1,4	1,4
3	1,4	1,3
4	1,3	1,3
5	1,6	1,6
6	1,5	1,5
7	1,7	1,7
8	1,6	1,6
9	1,6	1,5
10	1,7	1,6

Abb. 1. 9jährige F₁-Bastarde von *P. cerasifera* × *P. spinosa*.

die Blüten sogar noch kleiner als bei dieser Art, wie die gemessenen Werte in Tab. 3 zeigen und in Abb. 5 zu erkennen ist. Die Anzahl der Antheren in den Blüten ist bei den Eltern unterschiedlich. *P. cerasifera* hat in den meisten Fällen 26—29 und *P. spinosa* 17—21 Antheren. Bei den Bastarden schwankt die Anzahl zwischen 17 und 23. Auch hier hat *P. spinosa* den größeren Einfluß.

d) *Früchte*. Die Gestalt der Früchte ist rundlich und an den Polen etwas abgeflacht. Sie sind schwarzblau mit teilweise starkem Wachsbelag. Das Fruchtfleisch ist grün, mittelfest, kaum saftig und hell geadert. Sie schmecken sauer und sind teilweise sehr stark gerbstoffhaltig. Der Stein löst sich nicht vom Fruchtfleisch. Die Früchte gleichen denjenigen von *P. spinosa*, sind aber etwas größer. Der Einfluß von *P. cerasifera* ist bei keinem Bastard

Abb. 2. Zweig von *P. spinosa* (links) und *P. cerasifera* (rechts).Abb. 3. Zweige von F₁-Bastarden zwischen *P. cerasifera* und *P. spinosa*, die die unterschiedlichen Verzweigungstypen erkennen lassen.

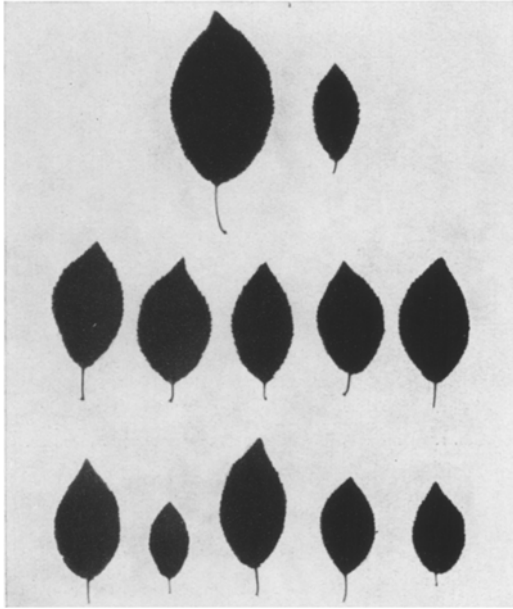


Abb. 4. Je ein Blatt der Elternarten *P. cerasifera* und *P. spinosa* (obere Reihe links *P. cerasifera*, rechts *P. spinosa*) sowie von 10 F_1 -Bastarden (mittlere und untere Reihe).

erkennbar, auch wenn hinsichtlich der Fruchtgröße und -farbe unterschiedliche Typen zur Kreuzung benutzt wurden. Die Fruchtgröße der Eltern und von 10 Bastarden ist in Tab. 4 angegeben. Abb. 6 zeigt Früchte der Elternarten und der F_1 -Bastarde.

IV. Cytologische Untersuchungen an den F_1 -Bastarden

Die somatische Chromosomenzahl der Bastarde ist $2n = 24$. Da in der Gattung *Prunus* die Chromosomengrundzahl 8 beträgt, haben wir einen triploiden Bastard vor uns. Die Sämlinge sind sehr steril. In den Jahren 1959—1961 wurden von 16 Sämlingen nur 693 Früchte geerntet. Auf die Anzahl der Blüten bezogen betrug der Fruchtansatz im Durchschnitt der drei Jahre ca. 0,02%. Fünf Bastarde haben bis heute noch keine Früchte gebracht. Um die Ursache der Sterilität näher zu ergründen, wurde der Ablauf der Meiose in den Pollenmutterzellen (PMZ) eingehend untersucht.

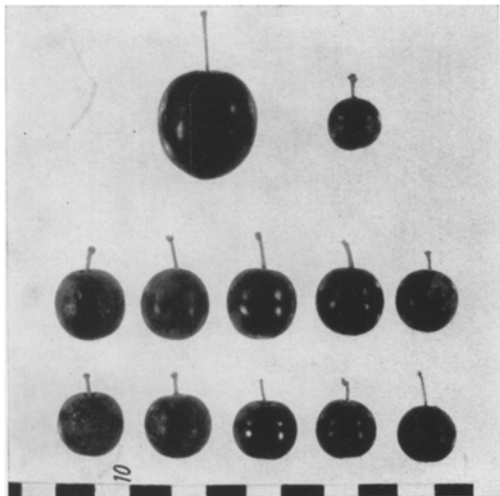


Abb. 6. Je eine Frucht der Elternarten *P. cerasifera* (oberste Reihe links) und *P. spinosa* (oberste Reihe rechts) und von 10 F_1 -Bastarden.

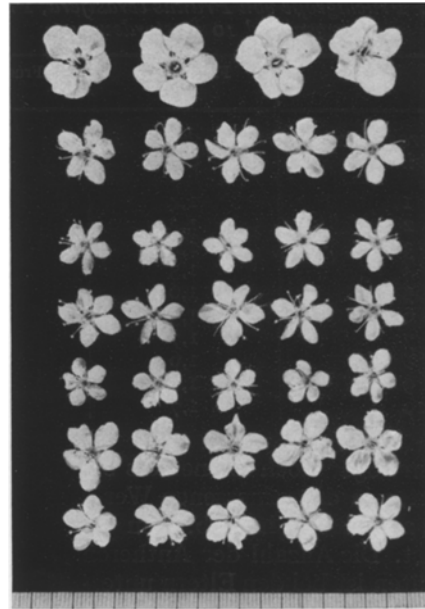


Abb. 5. Je fünf Blüten der Elternarten *P. cerasifera* (1. Reihe von oben) und *P. spinosa* (2. Reihe von oben) und von 5 F_1 -Bastarden (3.—7. Reihe von oben).

Cytologische Untersuchungen der Meiose sind in der Gattung *Prunus* und besonders an den vorliegenden Artbastarden sehr schwierig. Nur während einer kurzen Zeitspanne innerhalb eines Jahres ist es möglich, den Meioseablauf zu erfassen. Bei entsprechender Entwicklung der Pflanzen im zeitigen Frühjahr und günstigen Außentemperaturen kann in einer PMZ die gesamte Meiose innerhalb von 6—8 Std. stattfinden (bei der Kulturtomate z. B. dauert dieser Vorgang 3—4 Tage). Deshalb sind bestimmte Meiosestadien nur selten anzutreffen, und die Chromosomen, vor allem in der Prophase, lassen sich nur schwer anfärben.

Die frühen Stadien der meiotischen Prophase laufen regelmäßig ab und zeigen keine Unterschiede zu den Elternarten. Die Chromosomen sind stark heterochromatisch. Auch der Chromosomenformwechsel ist

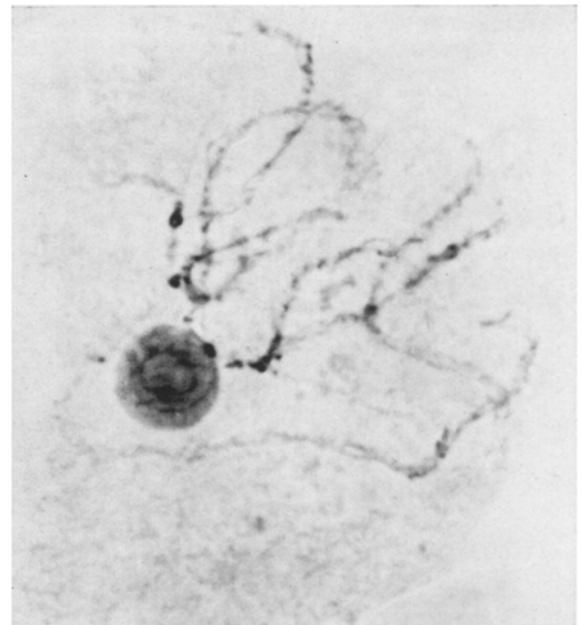


Abb. 7. Frühes Pachytän eines Artbastards. Vergr. 2300 fach.

normal. Obwohl wir es mit einem triploiden Bastard zu tun haben, paaren in vielen PMZ alle 24 Chromosomen als Bivalente. Im Pachytänstadium können die gepaarten Chromosomen in den PMZ leicht verfolgt werden (Abb. 7). Die Chromosomenpaarung ist nicht immer vollständig, so daß häufig in den Bivalenten ungepaarte Zonen beobachtet werden. Außerdem treten noch Uni- und Trivalente auf. Nach vollzogener Paarung im Pachytän kontrahieren sich die Chromosomen sehr schnell. In der Diakinese liegen die Paarungspartner als Ring- und Stab-bivalente vor. Wir können daher annehmen, daß in jedem Bivalent mindestens ein Chiasma angelegt wurde. Besonders die Diakinese läuft mit großer Geschwindigkeit ab, denn in entsprechenden Präparaten wurde dieses Stadium nur selten angetroffen.

Die Metaphase I (MI) ist dagegen übersichtlicher und für cytologisch-statistische Untersuchungen besser geeignet. Anhand der Chromosomenkonfigurationen können gewisse Rückschlüsse auf das Paarungsverhalten der Chromosomen in der meiotischen Prophase gezogen werden. Durch vorzeitige Chiasmalösung oder Trennung der Paarungspartner infolge fehlender Chiasmabildung ist die Zahl der Paarungsverbände nur vermindert. Das Ergebnis einer Auswertung von 1489 PMZ während der MI ist in der Tab. 5 zusammengestellt.

Tabelle 5. Paarungsverbände in der Metaphase I.

	12 II	11 II 2 I	10 II 1 III 1 I	10 II 4 I	9 II 1 III 3 I	9 II 6 I	8 II 1 III 5 I	8 II 8 I	7 II 1 III 7 I
Anteil PMZ in %	32,37	25,66	22,03	7,25	7,72	1,81	2,55	0,20	0,40

In 32,37% aller PMZ wurden 12 Bivalente gefunden, d. h., in diesen Zellen findet eine Paarung aller Chromosomen statt. Nur 0,20% der analysierten PMZ hatten 8 Bivalente + 8 Univalente. Es müssen sich demnach die beiden Chromosomensätze von *P. spinosa* paaren, während die 8 Chromosomen des *Cerasifera*-Satzes eine Autosyndese eingehen. Ob wir es im letzteren Fall mit einer echten Paarung oder nur mit Pseudobivalenten zu tun haben, ist schwer zu entscheiden. Neben den Bivalenten kommen in der MI noch Uni- und Trivalente vor, die in einem triploiden Bastard eigentlich viel häufiger zu erwarten sind. Im allgemeinen zeigt der Verlauf der MI keine größeren Störungen. Die Bivalenten werden regelmäßig in der Äquatorialplatte eingeordnet. Auch der größte Teil der Uni- und Trivalenten ist darin einbezogen (Abb. 8).

In der Anaphase I (A I) ist die Trennung und Bewegung der Chromosomen auf die Pole in 42,72% der untersuchten PMZ normal. Alle anderen PMZ haben eine verzögerte Anaphasebewegung von mindestens einem Chromosom. Die Univalenten treten meistens als „laggards“ auf. Doch sie erreichen fast immer die Spindelpole. Dagegen ist ihre Verteilung auf die Pole zufallsgemäß. Nicht selten teilen sich Univalente bereits in der A I äquationell. Auch die Trivalen-

ten verzögern die normale Trennung der Chromosomen und tragen zu einer ungleichmäßigen Chromosomenverteilung bei. Die Tab. 6 vermittelt uns ein Bild von der Verteilung der Chromosomen in der späten A I. Es konnten 578 PMZ analysiert werden.

In 74,60% aller PMZ findet eine normale 12:12-Verteilung der Chromosomen statt. Nur 25,40% der PMZ zeigen in den Polgruppen Abweichungen von 1—4 Chromosomen. Die Telophase I verläuft störungsfrei, und selten werden Mikrokerne gebildet.



Abb. 8. Meta-Anaphase I. Sämtliche Univalenten sind in der Äquatorialebene orientiert. Vergr. 1750fach.

Nach kurzer Interkinese beginnt die 2. meiotische Teilung. Es ist eine normale Mitose. Bewegungs- und Verteilungsstörungen der Chromosomen während der Anaphase II (A II) wurden nur vereinzelt festgestellt. Die Kerngröße der späten Telophase II schwankt in Abhängigkeit von den im jeweiligen Kern eingeschlossenen Chromosomen. Hin und wieder wurden auch Mikrokerne gefunden. Zum Schluß bilden sich aus den PMZ die Sporaden. Diese bestehen im Normalfall aus einer Tetrade, d. h. aus 4 Gonen bzw. Mikrosporen mit der haploiden Chromosomenzahl. Infolge fehlgehender Zellteilungen der PMZ entstehen noch zweikernige Mikrosporen, so daß die endgültige Sporadenbildung durch diese Faktoren bedingt wird.

Während der A I wurden in allen Präparaten PMZ beobachtet, in denen die völlige Trennung der beiden chromosomalen Anaphasegruppen durch zurückbleibende Chromosomen mechanisch verhindert war (Abb. 9). In solchen PMZ schien auch die normale Funktion der Spindel gestört zu sein. Es kommt in der Telophase I zur Bildung von Restitutionskernen. Während der homöotypischen Teilung durchlaufen die Restitutionskerne eine normale Mitose. In der A II werden dann jeweils 24 Tochterchromosomen auf die beiden Pole verteilt (Abb. 10 und Abb. 11). Bei der Sporadenbildung entstehen Dyaden, deren Mikrosporen die unreduzierte Chromosomenzahl 24 enthalten. Die Sporadentypen der F_1 -Bastarde (Sämlinge) sind in der Tab. 7 zusammengestellt.

Unter natürlichen Bedingungen wurden in den Sämlingen der Artbastarde im Verlauf der Mikro-

Tabelle 6. Chromosomenverteilung in der späten Anaphase I.

	12:12	11:13	10:14	9:15	8:16
Anteil PMZ in %	74,60	13,23	8,47	2,38	1,32

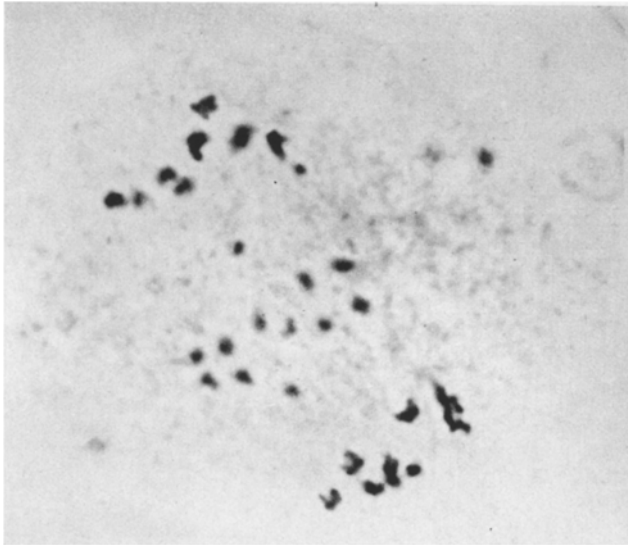


Abb. 9. Gestörte späte Anaphase I in einem Artbastard. Die zurückbleibenden Chromosomen verhindern mechanisch die Trennung der chromosomalen Anaphasegruppen. Vergr. 2000fach.



Abb. 10. Metaphase II nach Restitutionskernbildung. Vergr. 2100fach.

sporogenese 0,85% Dyaden gebildet. Jede Dyade besteht aus zwei Mikrosporen mit der unreduzierten Chromosomenzahl. 96,04% aller Sporaden sind „normale“ Tetraden, d. h., ihre 4 Mikrosporen zeigen im Gegensatz zu den „abnormalen“ Tetraden keine bzw. nur geringe Größenunterschiede.

tionsvorgang setzt in vielen Fällen erst im ausgebildeten Pollenkorn ein. Je nach Beginn der Störung erreichen die reifen Pollenkörner eine bestimmte Größe und einen entsprechenden Schrumpfungsgrad. Das Ergebnis von Pollenmessungen an den Elternarten im Vergleich mit drei Artbastarden ist in der

Tabelle 7. *Sporadentypen der Artbastarde in %.*

	Monaden	Dyaden	Triaden	normale Tetraden	abnorme Tetraden	Pentaden	Hexaden	Heptaden	insgesamt ausgewertete Sporaden
Sämlinge	—	0,85	1,25	96,04	0,27	1,23	0,36	—	4481
Veredlungen	0,93	19,69	8,07	65,23	0,81	3,33	1,79	0,15	5464

Die Weiterentwicklung der Mikrosporen zu Pollenkörnern ist völlig gestört. Noch bevor zahlreiche Mikrosporen die Hülle des Gonotokonten verlassen haben, werden Degenerationserscheinungen sichtbar. Zunächst differenzieren sich aus dem Ruhekern Chromatinklumpen heraus, die zu einer homogenen Masse zusammenfließen. Dann beginnt auch der Protoplast, sich aufzulösen (Abb. 12). Der Degenera-

tionvorgang setzt in vielen Fällen erst im ausgebildeten Pollenkorn ein. Je nach Beginn der Störung erreichen die reifen Pollenkörner eine bestimmte Größe und einen entsprechenden Schrumpfungsgrad. Das Ergebnis von Pollenmessungen an den Elternarten im Vergleich mit drei Artbastarden ist in der

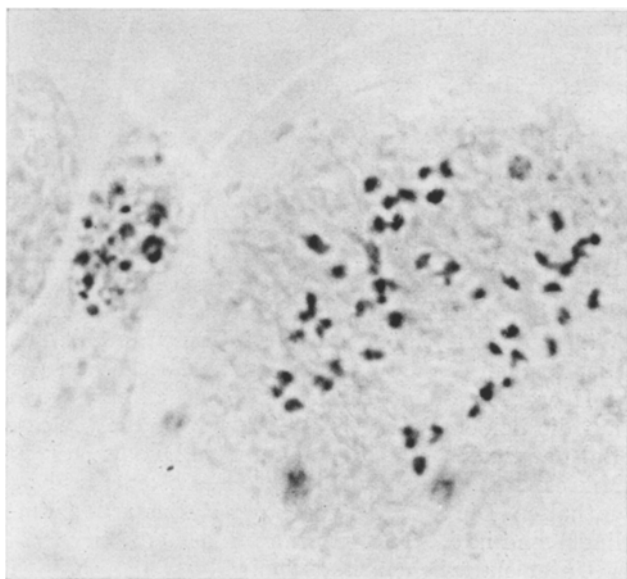


Abb. 11. Anaphase II nach Restitutionskernbildung. Vergr. 2100fach.

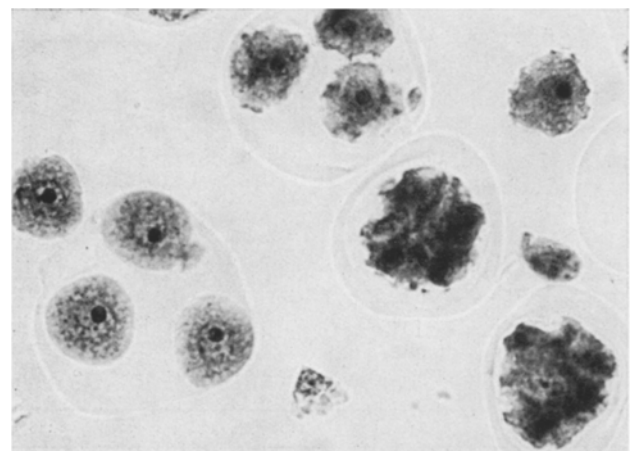


Abb. 12. Degeneration der Mikrosporen während des Sporadenstadiums. Vergr. 650fach.

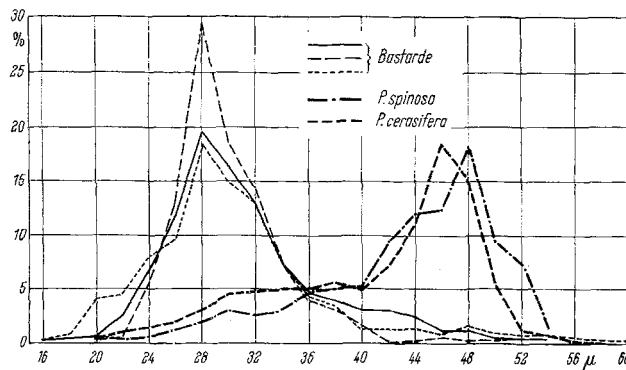


Abb. 13. Größe der reifen Pollenkörner in drei Artbastarden im Vergleich mit den Elternarten.

zur Hälfte 11 bzw. 13, $\pm 8,47\%$ 10 bzw. 14, $\pm 2,38\%$ 9 bzw. 15 und $\pm 1,32\%$ 8 bzw. 16 Chromosomen haben. Insgesamt würden $\pm 98,68\%$ aller Kerne Chromosomenzahlen von 9–15 aufweisen. Dieser Wert entspricht annähernd den Befunden bei der Sporadenbildung. Danach sind 96,04% aller Sporaden „normale“ Tetraden. Schwankungen der Chromosomenzahl von 12 ± 3 sind an den Mikrosporen morphologisch nur schwer zu erkennen. Bekanntlich ist die Grundzahl der Gattung *Prunus* 8. Alle Chromosomenzahlen, die von 8 oder dessen Vielfachem abweichen, bedingen eine Degeneration der Mikrosporen bzw. Pollenkörner. Je größer die Abweichung von dieser Zahl ist, desto stärker wirkt sich die Störung aus. Die Chromosomenzahl 12 enthalten in einer Tetrade normalerweise alle Mikrosporen. Frühe Degenerationserscheinungen traten in einer Tetrade häufig bei allen Mikrosporen gleichzeitig auf. Dagegen verläuft die Gonendegeneration in einem späteren Sporadenstadium vorwiegend asynchron.

Wie weit die $\pm 1,32\%$ 8- bzw. 16chromosomigen Telophase-II-Kerne normale euploide Pollenkörner ergeben, konnte cytologisch nicht weiter verfolgt werden. Solche Pollenkörner lassen sich von den in einem späten Stadium degenerierenden aneuploiden Gameten nicht unterscheiden. Dagegen wurden stark vergrößerte, aber sonst normal aussehende Pollenkörner beobachtet. Sie stammen aus den unreduzierten Mikrosporen mit der Chromosomenzahl 24. Die hohe Pollensterilität der Artbastarde ist auf den verhältnismäßig ungestörten Ablauf der Meiose zurückzuführen, der eigentlich in einem triploiden Bastard nicht zu erwarten ist. Der hohe Anteil an PMZ mit vollständiger Chromosomenpaarung bzw. mit nur wenigen Univalenten ist die Voraussetzung hierfür.

Alle bisher beschriebenen cytologischen Untersuchungen erfolgten an Sämlingen, d. h. an Bastarden auf eigener Wurzel. Von einigen Sämlingen wurden Reiser in die Kronen bereits fruchtender Bäume von *P. domestica* veredelt, um eventuell günstigere Voraussetzungen für eine Befruchtung zu schaffen. Die veredelten Bastarde fielen durch ihre erhöhte Fruchtbarkeit auf. In den Jahren 1959–1961 betrug der Fruchtansatz auf die Blütenzahl bezogen etwa 0,2%. Im Vergleich zum Fruchtansatz der Sämlinge ist das eine Steigerung um fast das 10fache. Untersuchungen der Mikrosporogenese ergaben, daß die meiotische Prophase bis zur M I den Befunden in den Sämlingen entspricht. Doch in der A I zeigten von 3328 analysierten PMZ 75,6% Störungen der Chromosomen-

bewegung. Diese Störungen sind nicht allein auf die Uni- bzw. Trivalenten zurückzuführen, sondern auch Bivalente sind davon betroffen. In solchen PMZ ist die normale Funktion der Spindel, besonders ihre bewegende Komponente \pm gestört. Es kommt in der Telophase I zu einer verstärkten Bildung von Restitutionskernen, die nach Ablauf der homöotypischen Teilung zahlreiche Mikrosporen mit der unreduzierten Chromosomenzahl 24 liefern. Aus der Tab. 7 ist ersichtlich, daß bei den Veredlungen der Anteil an Dyaden auf 19,69% gestiegen ist. Außerdem ist die Zahl der Monaden, Triaden, abnormen Tetraden, Pentaden, Hexaden und Heptaden erhöht. Der Anteil normaler Tetraden beträgt nur noch 65,23%. Die unreduzierten Mikrosporen entwickeln sich zu normal ausgebildeten Pollenkörnern und sind somit für die erhöhte Pollenfertilität der veredelten Bastarde verantwortlich.

Für einen normalen Frucht- und Samenansatz sind funktionsfähige Eizellen eine Voraussetzung. Unsere Befunde in der Mikrosporogenese der Artbastarde können nicht direkt auf die Eizellbildung übertragen werden. Außerdem liegt zwischen beiden Meiosevorgängen in einer Pflanze ein zeitlicher Abstand von 2 Monaten. Untersuchungen der Makrosporogenese an Steinobst sind äußerst schwierig und für statistische Auswertungen unmöglich. Deshalb müssen uns die Chromosomenzahlen der F_1 -Nachkommen ein Bild vom Ablauf der Meiose in den Samenanlagen vermitteln. Die Artbastarde sind Fremdbefruchter. Daher können sich nur die verschiedenen Bastarde untereinander mit 24-, 16- und 8chromosomigen Pollen bestäuben. Ferner sind die in den Quartieren vorhandenen Arten (*P. domestica*, *P. spinosa* und *P. cerasifera*) ebenfalls als Pollenspender beteiligt. Infolgedessen müssen wir mit einer starken morphologischen Variabilität und entsprechenden Chromosomenzahlen in den Nachkommenschaften rechnen.

V. Die Nachkommen der F_1 -Bastarde

Befruchtungsbiologische Untersuchungen als Grundlage für weitere Kreuzungsarbeiten an den F_1 -Bastarden bestätigten, daß nicht nur die Pollen, sondern auch die Eizellen fast steril sind. Die Ursachen der Sterilität wurden bereits aufgezeigt. Nur vereinzelt

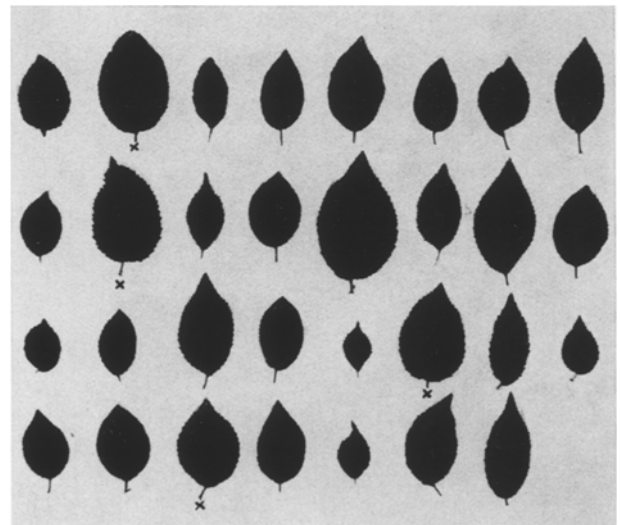


Abb. 14. Je ein typisches Blatt von 31 Nachkommen eines F_1 -Bastards. Die mit einem x versehenen Sämlinge konnten bereits untersucht werden. Bei ihnen wurden 48 Chromosomen festgestellt.

wurden Früchte geerntet. Mit zunehmender Größe der Bastarde erhöhte sich auch die Zahl der Früchte. 1960 konnte daher erstmalig eine größere Anzahl aus freier Bestäubung entstandener Früchte geerntet und

Tabelle 8. Chromosomenzahlen der F_1 -Nachkommen.

Saat-Nr.	Chromosomenzahl	Anbauart der F_1 -Bastarde	
		Sämling	Veredlung
6054/3	48	+	
6054/1	32	+	
6063/31	40		+
6063/4	48		+
6063/46	40		+
6064/9	48		+
6063/14	40		+
6062/1	48		+
6063/40	48		+
6063/2	48		+
6063/23	48		+
6063/52	32		+
6063/1	48		+
6063/9	48		+
6063/7	48		+
6059/2	48	+	
6064/4	32		+
6063/6	32		+
6064/7	48		+
6056/2	40	+	
6063/35	48		+
6063/22	48		+
6064/6	40		+
6064/5	40		+
6063/25	40		+
6063/3	48		+

ausgesät werden. Die meisten von ihnen stammten von Bastarden, die in die Kronen von *P. domestica* veredelt waren. Die ausgesäten Samen keimten mit 34% und ergaben über 100 lebensfähige Nachkommen.

Entsprechend den Erwartungen ist die Mannigfaltigkeit der F_1 -Nachkommen sehr groß. Die Sämlinge unterscheiden sich nicht nur in ihrer Wuchsstärke, sondern sie sind auch morphologisch sehr verschieden. Am auffälligsten an den jungen Sämlingen sind die Blattunterschiede. Man findet Sämlinge, die *P. spinosa*, *P. cerasifera* oder *P. domestica* ähneln. In der Abb. 14 ist von jedem Sämling der Nachkommenschaft eines Bastards jeweils ein typisches Blatt dargestellt.

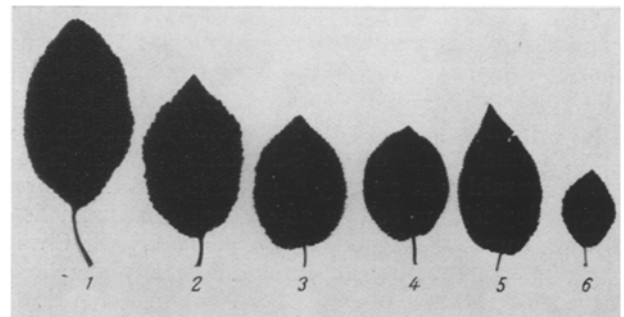


Abb. 18. Je ein typisches Blatt der Pflaumensorte „Große grüne Reneklode“ (Blatt 1) und von 5 veredelten F_1 -Nachkommen. Blatt 2–4 $2n = 48$ Chromosomen, Blatt 5 $2n = 32$ Chromosomen, Blatt 6 $2n = 40$ Chromosomen.

Von 26 F_1 -Nachkommen verschiedener veredelter und unveredelter Bastarde konnte bisher die Chromosomenzahl bestimmt werden. Die Auswahl der Pflanzen erfolgte rein zufällig, denn nicht von allen Nachkommen eines Bastards ließ sich infolge ungünstiger Witterungsbedingungen im Jahre 1961 genügend Material mit geeigneten Mitosestadien gewinnen. Das Ergebnis der Untersuchungen ist in der Tab. 8 zusammengestellt. 15 Pflanzen haben $2n = 48$, 7 Pflanzen $2n = 40$ und 4 Pflanzen $2n = 32$ Chromosomen (Abb. 15, 16, 17). 24- bzw. 16-chromosomige Formen sind bis jetzt noch nicht aufgetreten. Damit ist bewiesen, daß in den Sämlingen der Bastarde und besonders in deren Veredlungen unter natürlichen Bedingungen durch meiotische Polyploidisierung auch unreduzierte Eizellen gebildet werden. Diese ergeben nach Befruchtung mit einem bestimmten Pollen lebensfähige Individuen mit entsprechender Chromosomenzahl.

Von mehreren F_2 -Sämlingen wurden im Jahre 1960 Veredlungen angefertigt, um das Wachstum und die Entwicklung zur reproduktiven Phase zu beschleunigen. Die Veredlungen sind 1961 gut gewachsen, so daß eingehende morphologische Vergleiche angestellt werden konnten. In der Abb. 18 wird von fünf zufällig herausgegriffenen Veredlungen mit unterschiedlicher Chromosomenzahl jeweils ein typisches Blatt im Vergleich zu der Pflaumensorte „Große grüne Reneklode“ (Blatt 1) gezeigt. Drei der Veredlungen mit $2n = 48$ Chromosomen haben Blätter, die in der Form und im Wuchstyp den Blättern von *P. domestica* sehr ähnlich sind (Blatt 2, 3 u. 4). Dagegen gleicht die vierte Veredlung, die $2n =$

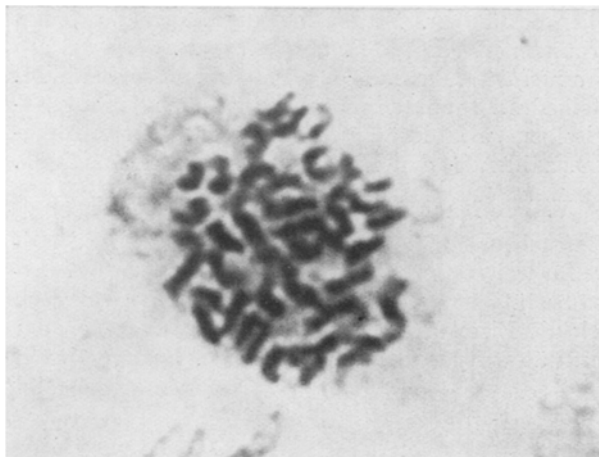


Abb. 17. Metaphaseplatte (Blattmeristem) eines F_1 -Nachkommen mit $2n = 32$ Chromosomen. Vergr. 300fach.

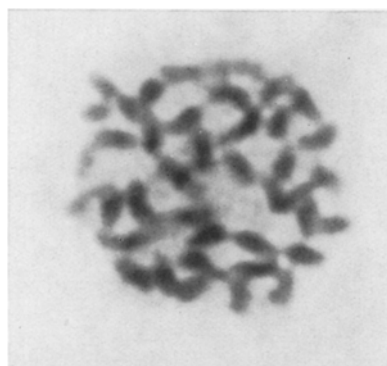


Abb. 16. Metaphaseplatte (Blattmeristem) eines F_1 -Nachkommen mit $2n = 40$ Chromosomen. Vergr. 320fach.

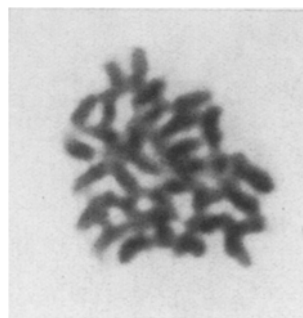


Abb. 15. Metaphaseplatte (Blattmeristem) eines F_1 -Nachkommen mit $2n = 48$ Chromosomen. Vergr. 300fach.

32 Chromosomen hat, in der Blattform und im Wuchstyp sehr stark der Art *P. cerasifera* (Blatt 5). Die letzte Veredlung mit der Chromosomenzahl $2n = 40$ zeigt im Blatt und im gesamten Habitus, einschließlich der Dornenbildung, eine große Ähnlichkeit mit *P. spinosa* (Blatt 6).

Obwohl die F_1 -Nachkommen noch nicht die reproduktive Phase erreicht haben, lassen sich bereits jetzt anhand der Chromosomenzahlen und der morphologischen Eigenschaften eindeutige Schlußfolgerungen ziehen. Als wichtiges diagnostisches Merkmal von *P. domestica* gilt die Chromosomenzahl 48. Die durch Kreuzung von *P. spinosa* \times *P. cerasifera* entstandenen Bastarde ergeben nach meiotischer Polyploidisierung 48chromosomige Nachkommen, die zu einer

P. insititia und *P. cerasifera* var. *divaricata* bzw. zwischen *P. insititia* und *P. spinosa* (Zusammenfassende Literatur siehe RYBIN 1936). Bereits früh vertrat man die Meinung, daß bei der Entstehung der Mannigfaltigkeit von *P. domestica* andere Arten beteiligt sein müßten. Infolge Unkenntnis der cytologischen Verhältnisse in der Gattung *Prunus* war es sehr schwierig, Versuche über die Abstammung von *P. domestica* anzustellen. Die Sammelart *P. domestica* ist nach MANSFELD (1959) bis heute noch nicht

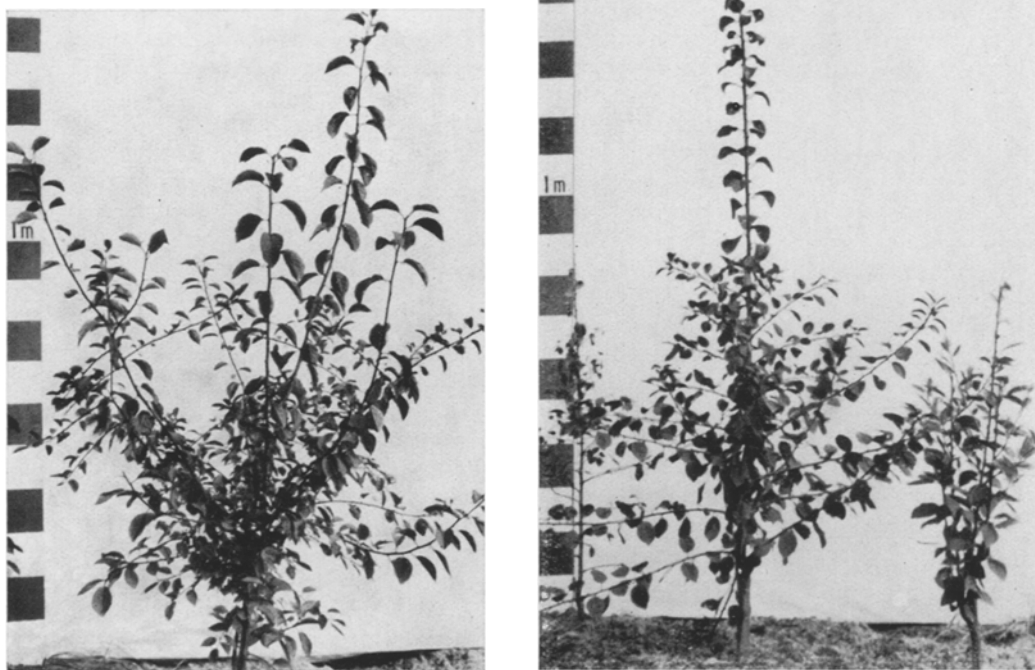


Abb. 19. Veredlung eines F_1 -Nachkommen mit $2n = 48$ Chromosomen (links) im Vergleich zu einem Sämling von *P. domestica* (rechts).

neuen Art, zu *P. domestica*, gehören. Da in unseren Versuchen keine gelenkte Bestäubung nur zwischen F_1 -Bastarden stattgefunden hat, läßt es sich nicht entscheiden, ob als Pollenelter ein Artbastard oder evtl. eine *Domestica*-Pflaume beteiligt war. Die räumliche Isolierung der Artbastarde und der unterschiedliche Zeitpunkt der Blüte zwischen F_1 -Bastarden und *P. domestica* berechtigen zu der Annahme, daß sich vorwiegend F_1 -Pflanzen untereinander bestäubt haben. Trotzdem bezeichnen wir alle aus freier Abblüte der Bastarde erhaltenen 48chromosomigen Nachkommen nur als „halbsynthetische“ *Domestica*-Pflaumen. Die Abb. 19 zeigt einen veredelten 48chromosomigen F_1 -Nachkommen im Vergleich mit einem Sämling von *P. domestica*.

VI. Diskussion

Unsere Pflaumensorten gehören zu verschiedenen Arten der Gattung *Prunus*, wobei *P. domestica* die wichtigste Rolle spielt. Schon seit DARWIN ist man bemüht, die Pflaumen systematisch zu ordnen. Von mehreren Autoren wurde *P. insititia* als vermutliche Wildform von *P. domestica* angesehen. Jedoch machte man keine deutlichen Unterschiede zwischen

befriedigend gegliedert, und die systematische Stellung von *P. insititia* zu *P. domestica* konnte bisher noch nicht geklärt werden.

Erst die cytologischen Untersuchungen in der Gattung *Prunus* durch KOBEL (1927), DARLINGTON (1928, 1930) und OKABE (1928) brachten weitgehende Klarheit über die Chromosomenzahlen. Danach beträgt die Chromosomengrundzahl der Gattung *Prunus* 8. Es können diploide, tetraploide und hexaploide Arten unterschieden werden. Nur die Gruppe der *Domestica*-Pflaumen besitzt 48 Chromosomen. In der Meiose von *P. domestica* treten Uni-, Tri- und Quadrivalente auf. Sie sind ein weiterer Hinweis auf die polyploide Natur von *P. domestica*.

In Bastarden zwischen *P. domestica* und *P. cerasifera* beobachtete DARLINGTON (1930) eine vollständige Paarung der Chromosomen. Es paarte sich der Chromosomensatz von *P. cerasifera* mit einem von *P. domestica*, während die anderen beiden Chromosomensätze eine Autosyndese eingingen. Ferner wurde in der Gattung *Prunus* die Bildung von Dyaden festgestellt (KOBEL 1927, DARLINGTON 1930). Auf Grund dieser Untersuchungen vermuteten DARLINGTON (1930) und KOBEL (1931), daß *P. domestica*

ein amphidiploider Bastard zwischen einer 32chromosomigen und einer 16chromosomigen Art sein müßte. Da *P. spinosa* und *P. cerasifera* sich in ihren natürlichen Verbreitungsgebieten überschneiden, nahm man an, daß diese beiden Arten als Kreuzungseltern in Frage kommen.

Diese Vermutung wurde durch die genetischen Untersuchungen von CRANE und LAWRENCE (1931 u. 1934) und von LEVINA (1938) gestützt. CRANE und LAWRENCE analysierten die Fruchtmerkmale von *P. domestica*, *P. cerasifera* und *P. spinosa*. Bei *P. cerasifera* ist die Grundfarbe der Früchte gelb und das Anthocyanin rot. Dagegen ist bei *P. spinosa* die Grundfarbe der Früchte grün und das Anthocyanin blau. *P. domestica* enthält die Farben beider Arten, und durch Kombination können alle Übergänge auftreten. Ähnlich verhält sich die Variation der Fruchtform und des Geschmacks. Auch in bezug auf die Fertilität ließen sich Anhaltspunkte für die polyploide Natur von *P. domestica* finden. Unter den Sorten der 48chromosomigen *Domestica*-Pflaumen sind alle Übergänge von völlig selbststerilen zu völlig selbstfertilen Formen anzutreffen. Vom Standpunkt der faktoriellen Sterilität ist nach CRANE und LAWRENCE diese Erscheinung durch 3 Allelenpaare zu erklären. LEVINA (1938) untersuchte den Zucker-, Säure- und Gerbstoffgehalt in den Früchten von *P. spinosa*, *P. cerasifera* und *P. domestica*. Die Früchte von *P. spinosa* enthalten reichlich Gerbstoff. Dagegen tritt selbst in unreifen Früchten von *P. cerasifera* kein Gerbstoff auf. Die Kultursorten von *P. domestica* nehmen in dieser chemischen Eigenschaft zwischen beiden Arten eine Mittelstellung ein. Alle diese cytologischen und genetischen Untersuchungen führten zu der Hypothese, daß *P. domestica* im Verlauf der Evolution als amphidiploider Bastard zwischen *P. cerasifera* und *P. spinosa* entstanden sein muß.

Den entscheidendsten Beitrag zu dieser Frage hat RYBIN (1936 u. 1951) geleistet. Auf Grund seiner umfangreichen Arbeiten kam RYBIN zu der Schlußfolgerung, daß im Kaukasus keine Wildformen von *P. domestica* vorkommen. Auch die als vermutliche Wildform von *P. domestica* angesehene *P. insititia* wurde in diesen Gebieten nicht gefunden. Als wichtigstes diagnostisches Merkmal diente hierbei die Chromosomenzahl 48. Neben den Schlehen mit $2n = 32$ Chromosomen und einer geringen Anzahl 24chromosomiger Formen traten im Kaukasus nur 16chromosomige Wildpflaumen auf. Die 24chromosomigen Formen erwiesen sich als natürliche Artbastarde zwischen *P. cerasifera* und *P. spinosa*. RYBIN konnte experimentell beweisen, daß sich solche Bastarde verhältnismäßig leicht herstellen lassen. Die Ansatzergebnisse waren reziprok verschieden. In der Kombination *P. spinosa* \times *P. cerasifera* war der Ansatz stets höher. Diese Ergebnisse stimmen mit unseren Befunden überein.

Die unterschiedlichen Ansatzergebnisse können zwei Ursachen haben. Von *P. spinosa* und *P. cerasifera* unterscheiden sich die Blüten nicht nur in ihrer Größe, sondern auch in ihrer Griffellänge. Die Pollenschläuche der langgriffeligen Art *P. cerasifera* können den kurzen Griffel von *P. spinosa* vermutlich besser durchwachsen, da das Wachstumsvermögen der Pollenschläuche entsprechend der Griffellänge der

eigenen Art ist, wie KOSTOFF (1930) an *Nicotiana* feststellte. Es sind aber auch genetisch-physiologische Ursachen möglich. Das Pollenschlauchwachstum im Griffel ist ferner vom gegenseitigen Verhältnis der Chromosomenzahlen im Griffel und im Pollenschlauch abhängig. Nach WATKINS (1932) ist das Pollenschlauchwachstum besser, wenn die höherchromosomige Art als Mutter dient und das chromosomale Verhältnis Pollenschlauch:Griffelgewebe größer als 1:2 ist. Im vorliegenden Fall wäre das Verhältnis bei der Kreuzung *P. cerasifera* \times *P. spinosa* 1:0,5 und reziprok 1:2.

Die von RYBIN (1936) experimentell erzeugten F_1 -Bastarde sind mit den in der Natur gefundenen 24chromosomigen Formen identisch. In ihren morphologischen Merkmalen nehmen sie eine Mittelstellung zwischen den Elternarten ein. Damit ist die Bastardnatur der 24chromosomigen Wildpflaumen bewiesen. Die wildwachsenden Arten *P. spinosa* und *P. cerasifera* kreuzen sich an ihrem Standort leicht miteinander (RYBIN, 1936). Davon zeugen die natürlichen Bastarde an den Stellen ihres gemeinsamen Vorkommens. Aus der Kombination *P. cerasifera* \times *P. spinosa* erhielt RYBIN einen F_1 -Bastard mit der Chromosomenzahl 48. Über die Entstehung der Chromosomenzahl konnte RYBIN keine genauen Angaben machen. Sowohl RYBINS experimentelle und natürliche Bastarde als auch unsere künstlich hergestellten sind trotz reicher Blüte fast steril und bringen nur vereinzelt Früchte.

Die Ursachen der Sterilität wurden in der vorliegenden Arbeit aufgezeigt. Obwohl wir einen triploiden Bastard vor uns haben, sind in zahlreichen Pollenmutterzellen alle Chromosomen als Bivalente gepaart. In den *P. domestica* \times *P. cerasifera*-Bastarden von DARLINGTON (1930) wurden nur Bivalente gefunden. Daher müssen sich in unseren *P. cerasifera* \times *P. spinosa*-Bastarden die beiden Chromosomensätze von *P. spinosa* autosyndetisch paaren. Die Chromosomen des *Cerasifera*-Satzes gehen wahrscheinlich, entsprechend den Befunden in monohaploiden Formen, in mehr oder weniger starkem Umfang eine Paarung ein. In triploiden Bastarden von *P. cerasus* L. ($2n = 32$) \times *P. avium* L. ($2n = 16$) wurden nach BLASSE (1957) in keiner Pollenmutterzelle 12 Bivalente gefunden. Vorwiegend traten Tri- und Univalente auf. Die Homologiebeziehungen der Chromosomensätze dieser Arten müssen daher enger sein als bei *P. spinosa* und *P. cerasifera*.

Der weitere Ablauf der Meiose in unseren Artbastarden ist verhältnismäßig normal. Infolgedessen wurden 96,04% normale Tetraden gebildet, die Gonen mit der Chromosomenzahl 12 ± 3 enthalten. Solche Gameten sind nicht lebensfähig. Auch RAPTOPOULOS (1941) ist anhand seiner Befunde an triploiden Kirschbastarden der Meinung, daß alle aneuploiden Gametenklassen nicht lebensfähig sind und wirksam selektioniert werden. In der Natur oder im Experiment sollen, abgesehen von einer Ausnahme, keine aneuploiden Kirschen vorkommen. Auch in unserem kleinen Material wurden solche Formen noch nicht gefunden.

Nach unseren Befunden ist der Frucht- und Samenansatz der F_1 -Bastarde vorwiegend auf unreduzierte Gameten mit der Chromosomenzahl 24 zurückzu-

führen. Diese euploiden Gameten entstehen in den Bastarden durch meiotische Polyploidisierung. Erwartungsgemäß ist die Variabilität der F_1 -Nachkommen sehr groß. Es können sich 24-, eventuell auch 16- bzw. 8chromosomige Bastardgameten untereinander befruchten. Auch die Elternarten und *P. domestica* können an der Befruchtung beteiligt sein. Ferner trägt die genetische Heterozygotie des Ausgangsmaterials zu einer starken Variabilität bei.

In unserem Material fanden wir unter den F_1 -Nachkommen vorwiegend 48chromosomige, ferner 40- und 32chromosomige Pflanzen. Wären 8- bzw. 16chromosomige Gameten der Bastarde befruchtungsfähig, so hätten trotz der bis jetzt geringen Anzahl cytologisch untersuchter F_1 -Nachkommen auch 16- bzw. 24chromosomige Pflanzen auftreten müssen. Alle 48chromosomigen F_1 -Nachkommen können nur durch die Befruchtung einer unreduzierten Eizelle mit einem unreduzierten Pollenkorn eines Bastards bzw. mit einem *Domestica*-Pollen entstanden sein. Die Entstehung 40chromosomiger Pflanzen ist durch die Vereinigung einer unreduzierten Bastard-Eizelle mit einem *Spinosa*-Pollen zu erklären. Da solche Pflanzen zwei vollständige Chromosomensätze von *P. spinosa* enthalten, stehen sie dieser Art morphologisch besonders nahe. Auch die Vereinigung einer 16chromosomigen Bastard-Eizelle mit einem *Domestica*-Pollen wäre denkbar. 32chromosomige F_1 -Nachkommen könnten aus der Verschmelzung einer unreduzierten Bastard-Eizelle mit einem *Cerasifera*-Pollen hervorgehen. Falls in den Artbastarden auch funktionsfähige 8- bzw. 16chromosomige Gameten gebildet werden, wären noch andere Kombinationsmöglichkeiten gegeben. Ein von uns analysierter 32chromosomiger F_1 -Nachkomme steht *P. cerasifera* morphologisch sehr nahe. Deshalb führen wir seine Entstehung auf die Befruchtung einer unreduzierten Eizelle mit einem *Cerasifera*-Pollen zurück. Diese Pflanze muß einen Chromosomensatz von *P. spinosa* und zwei Chromosomensätze von *P. cerasifera* enthalten.

Auch nach RYBINS Beobachtungen (1936 u. 1951) kreuzen sich im Kaukasus die natürlich vorkommenden, fast sterilen Artbastarde untereinander und mit den Ausgangsarten. Deshalb treten unter den Nachkommen alle Übergänge zwischen *P. spinosa*, *P. cerasifera* und den Bastarden auf. In solchen Beobachtungen beruhen wahrscheinlich die Irrtümer verschiedener Autoren über das Vorkommen einer wildwachsenden Form von *P. insilitia*. Sämtliche Nachkommen der Bastarde zeigen eine bedeutende Erhöhung der Fertilität und vergrößerte Früchte. Im Kaukasus werden nach Angaben von RYBIN von der Landbevölkerung wildvorkommende, fruchtbare und großfrüchtige „Bastarde“ zwischen *P. spinosa* und *P. cerasifera* gern gesammelt. Zwei der gefundenen natürlichen „fertilen Bastarde“ waren in bezug auf Fruchtgröße, Fruchtgeschmack und Morphologie der Steine den primitiven, durch die Züchtung noch wenig berührten Lokalsorten sehr ähnlich. Unserer Meinung nach dürfte es sich hier bereits um hexaploide und damit fruchtbare Sämlinge handeln, die durch meiotische Polyploidisierung in den fast sterilen Artbastarden entstanden sind. Leider liegen von solchen Typen noch keine cytologischen Untersuchungen vor. Außerdem müßten entsprechend

unseren Befunden noch 40-, 32-, vielleicht auch 24- bzw. 16chromosomige Nachkommen der Bastarde auftreten. Denn RYBIN (1951) schreibt: „... daß wir in den Wäldern des Vorgebirges (Adygei) einen interessanten Prozeß der Genesis einer der wichtigsten Obstkulturen der Pflaume *P. domestica* vor uns haben. Hier werden die Grenzen zwischen in der Natur entstandenen großfrüchtigen fertilen Bastarden, zwischen Kirschpflaume und Schlehe und den Gartenpflaumen der primitiven Selektion verwischt.“ Wir können dieser Schlußfolgerung anhand unserer experimentellen, besonders der cytologischen Ergebnisse, beipflichten.

Der Vorgang der Bastardierung und Polyploidisierung muß im Verlauf der Evolution sehr frühzeitig in einer unbekannten Periode begonnen haben. Da ursprünglich in den Arealen nur die Elternarten und deren Bastarde vorhanden waren, müssen alle hexaploiden Formen nur durch die Befruchtung unreduzierter Gameten von Artbastarden untereinander entstanden sein und somit echte amphidiploide Bastarde darstellen. Bei unseren Versuchen war die Möglichkeit einer Beteiligung von *Domestica*-Pollen nicht völlig ausgeschlossen. In Fortführung der Arbeiten werden künftig mehrere F_1 -Bastarde in einem Isolierhäuschen gemeinsam aufgepflanzt, um sich gegenseitig durch Bienen zu bestäuben. So soll der Vorgang, wie er wahrscheinlich in der Natur stattgefunden hat, im Experiment wiederholt werden. Alle auf diese Weise erhaltenen 48chromosomigen Nachkommen der F_1 -Bastarde müssen dann vollsynthetische *Domestica*-Pflaumen darstellen. Dies wäre ein Weg, wie *P. domestica* im Verlauf der Evolution entstanden sein könnte.

Eine andere Möglichkeit wäre die Verschmelzung unreduzierter Gameten sowohl von *P. cerasifera* als auch von *P. spinosa*. Der F_1 -Bastard hätte dann bereits die Chromosomenzahl 48. Wie schon erwähnt, fand RYBIN (1936) einen solchen Bastard in der F_1 -Generation nach Kreuzung von *P. cerasifera* \times *P. spinosa*. Dieser Bastard zeigt morphologisch eine große Ähnlichkeit mit der violetten Reneklode. RYBIN konnte jedoch nicht entscheiden, wie die Verdoppelung der Chromosomenzahl entstanden war. Zwar ist die Bildung von Dyaden bei *P. cerasifera* von KOBEL (1927) und bei anderen Arten von *Prunus* durch DARLINGTON (1930) sowie in unseren Untersuchungen festgestellt worden. Doch halten wir die Entstehung hexaploider F_1 -Bastarde aus folgenden Gründen für weniger wahrscheinlich:

1. Die vereinzelt auftretenden unreduzierten Gameten, besonders der 32chromosomige *Spinosa*-Pollen, wären gegenüber den normalen haploiden Gameten bei der Befruchtung nicht konkurrenzfähig.
2. Die Bildung unreduzierter Gameten bei diesen Arten müßte in ihren gemeinsamen Verbreitungsgebieten auch zu Bastarden mit 32 und 40 Chromosomen führen. In dem Material von RYBIN (1936) sind solche Formen nicht aufgetreten. Jedoch berichtet KOVALEV (1955) von wild vorkommenden 32chromosomigen Schlehen-Kirschpflaumen, die er *P. media* nannte. Diese sesquidiploiden Bastarde nehmen morphologisch eine Mittelstellung zwischen beiden Arten ein.

Ein weiterer Weg wäre eine Chromosomenverdoppelung im somatischen Gewebe der 24chromosomigen

F₁-Bastarde. Auch in dieser Richtung wurden von uns umfangreiche Versuche mit Colchizin angestellt. Doch alle Bemühungen nach den verschiedensten Methoden blieben bisher erfolglos.

Die Formenmannigfaltigkeit von *P. domestica* ist durch ihre Entstehung und die sich daraus ergebenden großen Kombinationsmöglichkeiten zu erklären. Es wäre auch denkbar, daß bei der Entstehung von *P. domestica* noch andere 16chromosomige Arten beteiligt waren, die mit *P. spinosa* ein gemeinsames Areal haben. Bei künftigen Arbeiten werden solche Arten berücksichtigt. Ferner sollen auch die 16chromosomigen Arten der *Triflora*- und nordamerikanischen Gruppe mit einbezogen werden, um die Formenmannigfaltigkeit von *P. domestica* eventuell künstlich zu erweitern.

Im Verlauf der Evolution muß der Vorgang der Entstehung von *P. domestica* überall dort stattgefunden haben, wo *P. spinosa* und *P. cerasifera* gemeinsam vorkommen und sich unter günstigen klimatischen Verhältnissen leicht miteinander bastardieren. Anhand einer Bestandsaufnahme der bodenständigen Pflaumen in Oberösterreich sieht WERNECK (1958) die Möglichkeit, daß die Kirschkpflaume im Wärmeoptimum der Eichen-Mischwaldzeit um 6500 v. Chr. auch in Mitteleuropa als Glied des natürlichen Laubwaldes heimisch war. Sie konnte hier mit der Schlehe natürliche Bastarde bilden, aus denen sich die mannigfaltigen Formenkreise der heutigen Pflaumen in den Wäldern entwickelten. Die Funde von Pflaumensteinen in den Pfahlbauten der Schweiz und Oberösterreich belegen diese Möglichkeit. Besonders an den oberösterreichischen und Salzburger Seen war die Zahl der selbständigen Formenkreise der Pflaumen angehäuft. Wahrscheinlich handelt es sich hier nach WERNECK (1958) um sehr alte Entstehungs- und Mannigfaltigkeitszentren der Pflaumen.

Unsere experimentellen Untersuchungen haben bewiesen, daß es möglich ist, aus den Arten *P. spinosa* und *P. cerasifera* in größerer Anzahl amphidiploide Bastarde synthetisch herzustellen, die der Gruppe der *Domestica*-Pflaumen weitgehend entsprechen. Dadurch wird der Pflaumenzüchtung die Möglichkeit gegeben, neue Eigenschaften zu kombinieren, die bei *P. domestica* fehlen, aber bei den anderen Arten vorhanden sind. Besonders wichtig ist hierbei die Winterfestigkeit. Durch geeignete Kombination der Arten mit hoher Frosthärte, z. B. *P. spinosa* oder der nordamerikanischen Gruppe, mit den in der Fruchtqualität wertvollen Formen von *P. cerasifera* oder der *Triflora*-Gruppe könnten die Sorten der *Domestica*-Pflaumen verbessert werden. Bei der Herstellung hexaploider Pflaumen ist die Verdoppelung der Chromosomenzahl auf 48 in den Artbastarden ein wichtiger Schritt. Hierbei liefern uns die Befunde an den veredelten F₁-Bastarden wichtige Hinweise. Der Anteil an Dyaden und damit an Restitutionskernen war in den Veredlungen beträchtlich erhöht, und die Mehrzahl der hexaploiden F₁-Nachkommen stammte von solchen Bastarden. Die Ursache der verstärkten Restitutionskernbildung sehen wir in der Pfropfung. Es handelt sich hier keinesfalls um einen spezifischen Einfluß der Unterlage auf das Reis. Nach OEHLKERS (1936) ist die Meiose ein empfindliches Reagens auf die Gesamtphysiologie der Pflanze. Wir sehen das gehäufte Auftreten der Spindelstörungen in den Ver-

edlungen als eine unspezifische Beeinflussung an, die durch physiologische Änderungen im Reis infolge der Pfropfung hervorgerufen wird. Wieweit meiotische Spindelstörungen durch äußere Faktoren, z. B. Witterungseinflüsse, Wasserversorgung und Ernährung (Literatur siehe TISCHLER 1951, S. 536), besonders in den Veredlungen ausgelöst werden, ist schwer zu entscheiden. Der meiotischen Polyploidisierung kommt bei der Entstehung neuer allopolyploider Formen eine große Bedeutung zu, da hierbei immer selektive Vorgänge beteiligt sind. Deshalb ist es unserer Meinung nach wichtig, in den F₁-Bastarden die Bildung von Restitutionskernen während der Meiose durch äußere Einwirkungen (z. B. Temperatur, Colchizin) zu begünstigen. In unserem Fall gelang dies durch die Veredlung.

Alle experimentell erzeugten *Domestica*-Pflaumen sind noch nicht als fertige Sorten aufzufassen, sondern stellen das Ausgangsmaterial für weitere Züchtungsarbeiten dar. Obstbaulich geeignete Formen könnten direkt zu neuen Sorten entwickelt werden, jedoch würde dieser Weg infolge der langsamen Generationsfolge der Obstgehölze eine längere Zeit in Anspruch nehmen. Durch Einkreuzung gewünschter Merkmale der synthetischen hexaploiden Typen ließen sich die vorhandenen Sorten von *P. domestica* auf dem Wege der Kombinationszüchtung in kürzerer Zeit verbessern.

VII. Zusammenfassung

1. Zwischen *P. cerasifera* (2n = 16) und *P. spinosa* (2n = 32) wurden Kreuzungen durchgeführt. Es konnten zahlreiche F₁-Bastarde mit 2n = 24 Chromosomen gewonnen werden. Die Kombination *P. spinosa* × *P. cerasifera* brachte bessere Ansatzergebnisse als die reziproke Kreuzung.

2. Morphologisch nehmen die Bastarde in den meisten Merkmalen eine Mittelstellung zwischen den Elternarten ein.

3. Die F₁-Bastarde sind fast steril. Nur vereinzelt konnten Früchte geerntet werden. In den Veredlungen der Bastarde auf *P. domestica* war die Fertilität auf das 10fache erhöht.

4. Der Ablauf der Mikrosporogenese in den F₁-Bastarden ist verhältnismäßig normal. In zahlreichen Pollenmutterzellen wurden 12 Bivalente beobachtet. 96,04% der Sporaden sind normale Tetraden, deren Mikrosporen Chromosomenzahlen von 12 ± 3 enthalten. Alle aneuploiden Gameten degenerieren und sind nicht befruchtungsfähig.

5. In den Sämlingen der Bastarde wurden unter natürlichen Bedingungen nach Ablauf der Mikrosporogenese 0,85% Dyaden gebildet, deren Mikrosporen 24 Chromosomen besitzen. Dagegen betrug der Anteil der Dyaden in den Veredlungen 19,69%.

6. Von 26 F₁-Nachkommen haben 15 Pflanzen 2n = 48, 7 Pflanzen 2n = 40 und 4 Pflanzen 2n = 32 Chromosomen. Alle hexaploiden Nachkommen sind entsprechenden Sämlingen von *P. domestica* sehr ähnlich. 13 der 48chromosomigen F₁-Nachkommen stammen von veredelten F₁-Bastarden. Somit ist bewiesen, daß in den Artbastarden auch unreduzierte Eizellen gebildet werden.

7. Es wurde gezeigt, wie *P. domestica* als amphidiploider Bastard zwischen *P. spinosa* und *P. cerasifera* synthetisch hergestellt werden kann. Damit

wurde die bisher bestehende Hypothese über die Entstehung der 48chromosomigen *P. domestica* im Experiment unter reproduzierbaren Bedingungen bestätigt. Auch die Entstehung der morphologisch verschiedenen F_1 -Nachkommen mit der Chromosomenzahl 40 bzw. 32 wurde geklärt.

8. Der Züchtung ist über den Weg der amphidiploiden Bastarde die Möglichkeit gegeben, wertvolle Eigenschaften von 16- bzw. 32chromosomigen Arten in die hexaploiden *Domestica*-Pflaumen einzukreuzen.

Bei den Untersuchungen ist uns Fräulein F. LANGE eine zuverlässige Helferin gewesen. Wir möchten ihr dafür danken.

Literatur

1. CRANE, M. B., and W. J. C. LAWRENCE: Studies in sterility. Proc. 9th Internat. Hort. Congr., 100—116 (1931). — 2. CRANE, M. B., and W. J. C. LAWRENCE: The genetics of garden plants. London, MacMillan 1934. — 3. DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* I and II. Journ. Genet. 19, 213—256 (1928). — 4. DARLINGTON, C. D.: Studies in *Prunus* III. Journ. Genet. 22, 65—93 (1930). — 5. BLASSE, W.: Zur Erblichkeitsanalyse von Artbastarden zwischen *Prunus cerasus* L. und *Prunus avium* L. Archiv für Gartenbau V, 104—172 (1957). — 6. KOBEL, F.: Zytologische Untersuchungen an Prunoiden und Pomoideen. Arch. Julius-Klaus-Stiftung 3, 1—84 (1927). — 7. KOBEL, F.: Lehrbuch des Obstbaues auf physiologischer Grundlage. Berlin: Springer-Verlag 1931. — 8. KOSTOFF, O.: Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica 12, 33—139 (1930). — 9. KOVALEV, N. V.: Rol' alyči v selekcii kostočkovykh plodovykh porod. Problemy botaniki II, Leningrad 1955. — 10. LEVINA, E. D.: C. R. Acad. Sci. URSS, N. s. 19, 83—86 (1938). — 11. MANSFELD, R.: Vorläufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gärtnerisch kultivierter Pflanzenarten. Die Kulturpflanze, Beiheft 2, 136—137 (1959). — 11a. MURAWSKI, H.: Beiträge zur Züchtungsforschung an Pflaumen. Dissertation, Halle (1958). — 12. OEHLKERS, F.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. Z. f. Botan. 30, 253—276 (1936). — 13. OKABE, S.: Zur Zytologie der Gattung *Prunus*. Sci. Rep. Tohoku imper. Univ., IV. s. 3, 733—743 (1928). — 14. RAPTOPOULOS, T.: Chromosomes and fertility of cherries and their hybrids. Journ. of Genet. 42, 91—133 (1941). — 15. RYBIN, W. A.: Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschlordele und das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. Planta 25, 22—58 (1936). — 16. RYBIN, V. A.: Eksperimental'nie dannye po voprosu gibridnogo proischozheniye sadovoy slivy *Prunus domestica* L. Trudy Krymskogo Filiala Akademii Nauk SSSR. Bd. 1, 45—61 (1951). — 17. SCHIEMANN, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgeg. von E. BAUR und M. HARTMANN, Lief. 15, III (1932). — 18. SCHMIDT, M.: Untersuchungen über den züchterischen Wert von Sämlingen der Kirschlordele, *Prunus cerasifera* Ehrh. Gartenbauwiss. 15, 247—331 (1941). — 19. TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie, hrsg. von K. LINSBAUER, Bd. II, 2. Hälfte, 2. Aufl. Berlin 1951. — 20. WATKINS, A. E.: Hybrid sterility and incompatibility. Journ. Genet. 25, 125—162 (1932). — 21. WERNECK, H. L.: Die Formkreise der bodenständigen Pflaumen in Oberösterreich/ ihre Bedeutung für die Systematik und die Wirtschaft der Gegenwart. Mittl. Klosterneuburg, B, VIII, 59—82 (1958).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg in Hohenthurm bei Halle/Saale

Makromutationen bei Sommergerste und Sommerweizen*

Von H. SCHMALZ

Mit 16 Abbildungen

A. Einleitung

Mutanten, die morphologisch oder in ihrem Entwicklungsverhalten stark vom Normaltypus abweichen, können mit Recht ein besonderes Interesse beanspruchen. Im Gegensatz zu Mutanten, die im Vergleich zur Ausgangsform nur Merkmalsveränderungen aufweisen, die noch im normalen Variationsbereich der Art liegen, greifen größere Mutationsschritte über den Artrahmen hinaus und bedingen Merkmalsausprägungen, die in mehr oder weniger weit entfernt stehenden systematischen Kategorien zum normalen Merkmalsbestand gehören. Sie stellen damit besonders eindrucksvolle Beispiele einer „Parallelvariation“ (DARWIN) bzw. des „Gesetzes der homologen Reihen“ (VAVILOV 1922) dar. In besonderen Fällen geben sie einen Eindruck davon, wie völlig neue Baupläne in einem Mutationsschritt entstehen können. Die Begründung eines neuen Typus im Verlaufe der Evolution der Organismen, dessen Herausbildung allein mit Hilfe schrittweise aufgetretener kleinerer Mutationen und nachfolgender Selektionsvorgänge einschließlich Isolation, Elimination und Annidation (LUDWIG 1959) sich zu denken

für viele Forscher Schwierigkeiten bereitet, wird mit der Annahme, daß große Mutationsschritte bei der Bildung neuer Organisationsmerkmale (STUBBE und v. WETTSTEIN 1941) eine Rolle gespielt haben, zumindest leichter verständlich und vorstellbar. PHILIPTSCHENKO (1927) hat wohl als erster grundsätzliche Bedenken gegen eine Additionsmöglichkeit der Mikroevolution zu einer Makroevolution vorgebracht. Die auch experimentell beobachtbaren Großmutationen stellen die „hopeful monsters“ GOLDSCHMIDTS dar. Dieser Autor (GOLDSCHMIDT 1933, 1940, 1948), der sich jahrzehntelang für eine maßgebliche Beteiligung von Großmutationen bei der Entstehung neuer Organisationstypen von höherem systematischen Rang im Verlaufe der Stammesgeschichte der Organismen ausgesprochen hat, gebrauchte auch den Begriff „Systemmutation“ (systemic mutation). SCHINDEWOLF (1936, 1950, 1953), REMANE (1939), STUBBE und v. WETTSTEIN (1941), STUBBE (1952, 1959c) und SCHWANITZ (1959) verwenden bevorzugt die schon erwähnten Termini „Groß“- oder „Makromutation“, um große Mutationsschritte von kleineren abzugrenzen. Sehr treffend spricht LUDWIG (1959) in diesem Zusammenhang auch von „Schlüsselmutationen“. Sinngemäß

* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. H. STUBBE zum 60. Geburtstag gewidmet.