

centric inversion are described. One of these translocations was characterized by chiasma-formation in the interstitial-segments, the other was not. The types of orientation and distribution of the chromosomes from the chain-configurations in meta-anaphase I are specified, compared mutually and with those of translocation rings and chains in maize and the similarities and differences are pointed out. In the range of the heterozygous pericentric inversion there was no pairing in meiotic prophase and therefore no chiasma formation and sterility. It will be tried to cross especially one of the translocations with the inversion-type in order to rebuild the karyotype of *Vicia faba*. In this case it would be possible to distinguish between all five pairs of small chromosomes according to their morphological structure, a possibility very important in localizing chromosome aberrations on the chromosomes of *Vicia faba*.

## Literatur

1. BRAUER, I.: Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba*. I. Normalverhalten. *Planaria* **36**, 411—423 (1949). — 2. BURNHAM, C. R.: Chromosome segregation in translocations involving chromosome 6 in maize. *Genetics* **35**, 446—481 (1950a). — 3. BURNHAM, C. R.: Chromosome segregations in chain-forming translocations in maize. *Genetics* **35**, 99 (Abstr.) (1950b). — 4. BURNHAM, C. R.: Chromosomal interchanges in plants. *Bot. Rev.* **22**, 419—550 (1956). — 5. MCCLINTOCK, B.: *Neurospora*. I. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. *Am. J. Bot.* **32**, 671—678 (1945). — 6. MICHAELIS, A., u. R. RIEGER: Cytologische und stoffwechselphysiologische Untersuchungen am aktiven Meristem der Wurzelspitze von *Vicia faba* L. II. Präferentielle Verteilung der chromosomalen Bruch- und Reunionspunkte nach anaeroben Quellung der Samen. *Chromosoma (Berl.)* **9**, 514—536 (1958). — OCKEY, C. A.: An interchange heterozygote in *Vicia faba*. *Nature* **179**, 740—741 (1957). — 8. SANSOME, E. R.: Segmental interchange in *Pisum*. II. Cytologia **5**, 15—30 (1933).

Aus dem Botanischen Institut der Päd. Hochschule Potsdam-Sanssouci, Abt. Spezielle Botanik

# Über experimentell ausgelöste vegetative Spaltungen und Umlagerungen an chimärischen Klonen, zugleich als Beispiele erfolgreicher Staudenauslese

## I. *Pelargonium zonale* Ait. „Madame Salleron“

Von F. BERGANN und L. BERGANN

Mit 18 Abbildungen

### A. Einleitung

Daß bei vegetativer Vermehrung auch die buntesten Heterozygoten eine ganz konstante Nachkommenschaft ergeben, ist, seit Erwin BAUR 1924 diesen Satz prägte, eine bekannte Grundregel in der Pflanzenzüchtung geworden. In der Tat ist Verklonung das bewährte Mittel, aus einer Mutterpflanze zahlreiche Tochterindividuen gleichen Erbgehaltes zu erzielen — allerdings nur unter gewissen Voraussetzungen.

Einmal darf die Einheitlichkeit des Erbgutes innerhalb des zu vermehrenden Klones nicht durch somatische Mutationen beeinträchtigt werden. Inwieweit diese Bedingung während langjähriger vegetativer Vermehrung, oft unter mehr oder weniger bewußter Klonauslese, gewahrt bleibt, ist nicht immer leicht kontrollierbar.

An den bekanntlich stets geschichteten Sproßscheiteln der Angiospermen treten Mutationen streng schichtengebunden auf. Sie sind intraindividuelle Ereignisse des Sinnes, daß der betroffene Sproßscheitel niemals homogen in allen seinen Zellen, sondern stets nur partiell abgeändert wird. Deshalb können sich somatische Mutationen in der Mehrzahl der Fälle, selbst wenn sie dominant sind, gar nicht manifestieren, nämlich dann nicht, wenn sie in einer Schicht erfolgen, die für eine Manifestation des abgeänderten Merkmals gewissermaßen „nicht zuständig“ ist (BERGANN 1954, 1955). Die durch den Mutationsakt notwendigerweise entstehenden Periklinalchimären müssen daher in der Mehrzahl der Fälle Kryptochimären sein, ihnen liegen positionelle Kryptomutationen (positionell inaktive Mutationen) zugrunde. Zeigen sich an solchen Krypto-

chimären eines Tages Sproßvarianten, dann muß damit gerechnet werden, daß diese „Sports“ gar nicht auf neuauftretende Mutationen zurückgehen, sondern auf solche, die sich schon Jahre oder gar Jahrzehnte vorher ereigneten. Derartige Sproßvarianten haben zwar Erbänderungen zu ihrer Voraussetzung, aber ihr Auftreten an bestimmtem Ort und zu bestimmter Zeit hat mit dem Mutationsereignis selbst nichts mehr zu tun — ihre Manifestation ist ein rein histogenetischer Vorgang. Denn „Sports“ dieser Art kommen nicht zustande durch Mutationsgeschehnisse, also Ereignisse innerhalb der einzelnen Zelle, sondern ausgesprochen extrazellulär, nämlich lediglich durch Schichtenumlagerungen an mutierten Sproßscheiteln.

Tatsächlich können die Einzelglieder gewisser „Klone“ untereinander einheitlich und im Sinne des Sortentypus identisch bleiben, trotz des Umstandes, daß jedes Individuum in seinen Sproßscheitelschichten zwei oder auch drei durchaus verschiedenartige Idiotypen nebeneinander und unabhängig voneinander enthält, dann nämlich, wenn sich der Klon im Laufe seiner Entwicklung infolge des Eintretens von somatischen Mutationen periklinalchimärisch konstituiert hat. Daß bei Klonpflanzen von vornherein überaus häufig Periklinalchimärie vorliegt, ist bekannt (BERGANN 1957), und man sollte sich fragen, ob es sinnvoll ist, bei der vegetativen Vermehrung derartiger Formen noch von Verklonung zu sprechen (vgl. REICHARDT 1955, auch Internat. Code der bot. Nomenklatur C 29 (e), Deutsche Fassung 1954, S. 74/75).

Wenn begründete Veranlassung vorliegt, die Zahl der innerhalb eines Klones auftretenden mutativen

Ereignisse als recht gering einzuschätzen (und wenn darüber hinaus nachgewiesen ist, daß der „Klon“ nicht von vornherein periklinalchimärisch konstituiert ist), dann allerdings mag es als kaum erforderlich angesehen werden, den einleitend gebrachten Satz ERWIN BAURS wesentlich einzuschränken. Sofern aber Mutationsprozessen, auch in Form von Kleinmutationen, im einzelnen Falle eine verhältnismäßig große Häufigkeit zukommt, dann muß mit dem entsprechend häufigen Entstehen von Periklinalchimären und auch mit Umlagerungen dieser Periklinalchimären gerechnet werden, und es können unter dieser Voraussetzung bei Verklonung, zumal bei der Wahl bestimmter Verklonungsmethoden, voneinander abweichende, vegetativ konstante Formen in größerer oder geringerer Anzahl erhalten werden, in zahlreichen Fällen, so auch dem des hier behandelten *Pelargonium zonale* „Madame Salleron“, mit völliger Sicherheit des Ergebnisses in jedem Einzelversuch.

Für zahlreiche Klonsorten, vor allem im Gartenbau, ist bekannt, daß sie sich im Laufe der Jahrzehnte unter den Händen ihrer Kultivateure mehr oder weniger „gleitend“ verändern. Auch im Falle landwirtschaftlich bedeutsamer Klonpflanzen wie der Kartoffel ist Staudenauslese als Prinzip der Sortenverbesserung in früheren Jahrzehnten viel und mit unbestreitbaren praktischen Erfolgen geübt worden. Wenn die Staudenauslese trotzdem wiederholt überaus skeptisch beurteilt worden ist (vgl. SCHEIBE 1951), so wohl deshalb, weil die Züchtungstheorie bisher keine einleuchtende und annehmbar erscheinende Erklärung für diese häufigen und praktisch so wichtigen Erscheinungen an der Hand hatte.

Nun spricht alles dafür, daß es sich beim Zustandekommen derartiger Unterschiede innerhalb von Klonen primär immer wieder nur um das streng schichtgebundene Auftreten somatischer Mutationen handelt, wobei aber jedem einzelnen Mutationsakt eine Mehrzahl möglicher Manifestationen in Gestalt voneinander differierender, vegetativ konstanter Formen zukommen kann.

In dieser Arbeit soll an einem besonders klar zu überschauenden Beispiel gezeigt werden, auf welche Weise aus einer Periklinalchimäre lediglich durch vegetative Vermehrung, allerdings unter Provokation gewisser histogenetischer Vorgänge an Wurzeln bzw. Sproßscheiteln, neue Sorten erhalten werden können. Da — wie schon bemerkt — Klonsorten in einem bemerkenswert großen Umfange Periklinalchimären sind, sollte die Züchtungspraxis vor allem ältere Klonsorten grundsätzlich als Periklinalchimären betrachten und aus dieser Sicht die notwendigen Konsequenzen ziehen (BERGANN 1954, 1955).

### B. Material

Als Versuchspflanze diente der überall kultivierte, daher allgemein bekannte niedrigwüchsige Weißrandklon „Madame Salleron“ des *Pelargonium zonale* Ait., eines der bestuntersuchten chimärischen Objekte (KÜSTER 1919, NOACK 1922, KÜMMLER 1922, KRUMBHOLZ 1925, CHITTENDEN 1925, 1927, RISCHKOW 1927, ROTH 1927, NEILSON-JONES 1934, RENNER 1936a, 1936b, THIELKE 1954).

„Madame Salleron“ ist, was die Fähigkeit der aktiven Scheitelschichten zur Ausbildung von Chloro-

phyll anlangt, eine Mesochimäre des status (viridi-)albotunicatus, also der Scheitelkonstitution grün-weiß-grün (RENNER 1936a, 1936b).

Was die Morphologie von „Madame Salleron“ anbetrifft, so ist zu sagen, daß die Pflanze wegen der allgemein üblichen Freilandkultur als „Teppichpelargonium“ bestens bekannt und so oft beschrieben und auch abgebildet worden ist, daß wir uns hier auf die Darstellung einiger weniger, in unserem Zusammenhang wichtiger Merkmale beschränken können. Charakteristisch ist die starke Stauchung der Achse, die die einzelnen Nodien dicht aufeinanderfolgen läßt, so daß die Blätter rosettentartig genähert sind. Messungen an Internodien ergaben Durchschnittslängen von 0,3 cm, auf Achsenstücken von 5 cm Länge konnten 12—18 Knoten gezählt werden (Abb. 1).

Als weiteres wesentliches Merkmal der Sorte wird von BATESON (1919), CHITTENDEN (1925) und NEILSON-JONES (1934) übereinstimmend angegeben, daß sie niemals blüht. Bei DAUTHENAY (1897) findet man allerdings den Hinweis auf gelegentlich auftretende blühwillige Pflanzen: „Les feuilles au lieu d'être franchement arrondies, y sont beaucoup plus découpées; les plantes sont moins trapues, d'un port moins compact, et enfin donnent quelques fleurs rouges tandis que le P. Madame Salleron vrai ne fleurit jamais“.

Auch wir konnten im Herbst 1959 an verschiedenen Orten, beispielsweise in den Schmuckpflanzungen der Gartenbauausstellung Markkleeberg, unter Hunderten von Stecklingspflanzen immer einige wenige beobachten, die mehr oder weniger hochwüchsig wurden, scharfe Zähnung der sich vergrößernden Blätter zeigten und schließlich zur Bildung von Blütenständen ansetzten. Derartige Fälle sind allerdings recht selten, es dürften kaum mehr als 0,5% sein<sup>1</sup>.

Wie schon bemerkt, besitzt der Sproßscheitel von „Madame Salleron“ hinsichtlich der Fähigkeit seiner Schichten, Chlorophyll auszubilden, mesochimärische Konstitution (WINKLER 1935): bezeichnen wir die drei aktiven Scheitelschichten von „Madame Salleron“ von außen nach innen zählend mit L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub> und L<sub>3</sub> (vgl. SATINA, BLAKESLEE, AVERY 1940, DERMEN 1947, BERGANN 1954, 1955), so ergibt sich, daß die mittlere dieser Schichten (L<sub>2</sub>) chlorophylldefekt und für die charakteristische Weißbrandbildung verantwortlich ist. Die äußere Scheitelschicht (L<sub>1</sub>) bleibt in der Regel sowohl bei der Blatt- als auch bei der Achsenbildung unaufgespalten und erzeugt dann nur die Epidermis. Sie führt, wie schon die Untersuchungen KÜMMLERS und RENNERS zeigten, die wir voll bestätigen können, in ihren Schließzellen stets wohlentwickelte Chloroplasten. Nimmt L<sub>1</sub> gelegentlich doch einmal an der Mesophyllbildung teil, und diese Fälle ereignen sich nicht selten, vor allem an den Stielrändern, dann erzeugt sie normales frischgrünes Binnengewebe. Es entstehen dann inselartige grüne Zellkomplexe, die stets unmittelbar unter der Epidermis angelagert, im übrigen aber vom zentralen grünen Binnengewebe des Blattes durch farbloses, L<sub>2</sub>-bürtiges Gewebe isoliert sind. Diese grünen Sprengel treten außer an den Rändern

<sup>1</sup> Bei derartigen blühenden Salleron-Pflanzen erreichten einzelne Internodien die Länge von 10—20 mm.

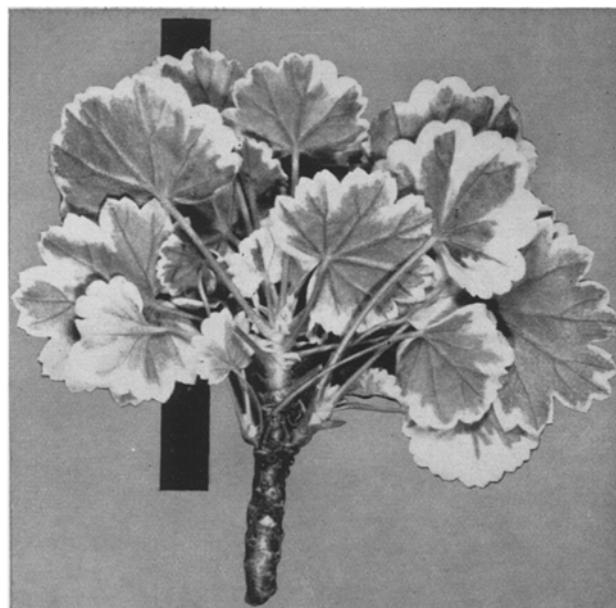
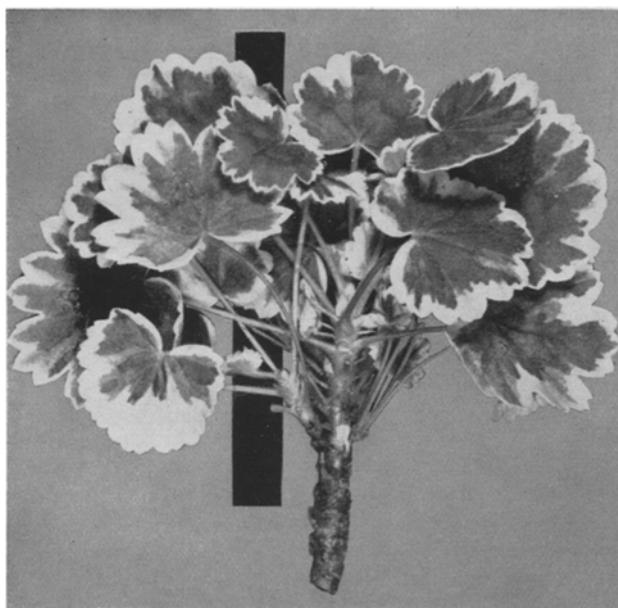


Abb. 1. Sproßstück von „Madame Salleron“, die Stauchung der Internodien zeigend. Der überdeckte Maßstab (schwarzer Papierstreifen) ist 1 cm breit und 10 cm lang. Aufnahme des gleichen Sproßstückes, links die Oberseiten, rechts die Unterseiten der Blätter zeigend.

der Stipeln gelegentlich auch in den weißen Randarealen der Mittelblätter auf, besonders bei solchen, bei denen chlorophylldefektes Mesophyll das grüne, von  $L_3$  erzeugte zentrale Binnengewebe weitgehend oder ganz aus der Lamina verdrängt hat (vgl. hierzu KÜSTER 1919, RENNER 1936a, 1936b).

### C. Erörterung der angewandten experimentell-histogenetischen Methoden und der theoretisch möglichen Ergebnisse

Die spezifische periklinalchimäre Konstitution eines Sproßscheitels führt beim Aufbau eines pflanzlichen Kormus, entsprechend der Anordnung der Chimärenkomponenten in diesem Scheitel, zu einer ganz bestimmten und charakteristischen Verteilung des mutativ markierten Zellmaterials auf die einzelnen Dauergewebe. Die auf diese Weise schließlich erreichte typisch chimärische Anatomie von Achsen, Blättern, Blütenorganen und Früchten ist aber auch anders gedeutet worden — vor allem KÜSTER (1919 bis 1942) und NOACK (1922, 1924, 1930) postulierten (im Gegensatz zu BAUR, der an der Vorstellung einer bereits im Sproßscheitel vorliegenden Differenzierung in normales und chlorophylldefektes Gewebe festhielt) eine wesentlich später eintretende Sonderung innerhalb der Gewebe in grüne und chlorophylldefekte Zellen: beide Forscher rechneten mit inäqualen somatischen Teilungen, die erst während der Phyllogenese stattfinden sollten. Aus bis dahin undifferenzierten Zellen sollten sowohl normale chlorophyllführende als auch chlorophylldefekte de novo entstehen und die bekannte Musterbildung bewirken. Für die endgültige Entscheidung, daß nicht nur die zahlreichen Weißbrand-, Weißherz- und Weißkernformen des *Pelargonium zonale*, sondern darüber hinaus noch eine Fülle anderer Weißbuntheiten tatsächlich Periklinalchimären im Sinne BAURS sind, waren daher die entwicklungsgeschichtlichen Beweisführungen RENNERS (1936a, 1936b) und seiner Schülerinnen (RENNER und VOSS 1942, THIELKE 1948, 1951, 1954) außerordentlich bedeutsam.

In der hier vorliegenden Arbeit spielt die wesentliche Rolle eine weitere mögliche Richtung der Beweisführung für vorliegende Chimärie: das histogenetische Experiment.

Chimärenumlagerungen und -entmischungen erfolgen zuweilen spontan — es gibt Formen, die in dieser Beziehung äußerst labil sind, für andere allerdings ist eine beträchtliche Stabilität der Scheitelkonstitution charakteristisch. Periklinalchimären sind als solche nachgewiesen, wenn es gelingt, sie bewußt und sicher auf experimentellem Wege entweder in ihrer Konstitution zu verändern, also zu andersartigen Periklinalchimären umzulagern, oder sogar in ihre Komponenten zu zerlegen.

In unserem Zusammenhange lag uns daran, derartige experimentelle Umlagerungen und Entmischungen bei „Madame Salleron“ zu erreichen und auf diese Weise aus der Sorte noch weitere, einwandfrei voneinander unterscheidbare Klone zu erzielen.

#### 1. Methode der Wurzelsprosse

Die klassische Methode der bewußten Chimärenentmischung ist die von BATESON (1916) angegebene Provokation von Adventivsprossen aus isolierten Wurzeln, ein Verfahren, das allerdings nur für Pflanzen verwendbar ist, die aus der Wurzel Sprosse zu regenerieren vermögen. Die Pelargonien gehören zu diesen Pflanzen. BATESONS Methode beruht im Grunde darauf, daß bei der Stecklingsvermehrung solcher Pflanzen die Wurzeln der Stecklinge endogen, im Achseninneren, angelegt werden und die Rinde durchbrechen. Handelt es sich bei dieser Bewurzelung von *Pelargonium*-Stecklingen um periklinalchimäre Klone, so entstehen und bestehen die gebildeten Wurzeln am Ende ausschließlich aus Zellmaterial der Innenkomponente, also aus  $L_3$ -Gewebe, aus welchem dann, wenn der Regenerationsversuch erfolgreich verläuft, ein nicht mehr chimärischer, sondern in seinen Schichten und Geweben anlagenmäßig homogener Sproß hervorgeht, sozu-

sagen als eine „Individualisation“ der im Ausgangsscheitel der Chimäre vorliegenden  $L_3$ . Es gelingt hier also, aus Zellmaterial eines bestimmten Idiotyps, der in der untersuchten Pflanze lediglich als Binngewebe vorkommt, eine neue Pflanze zu erzeugen, die in ihren sämtlichen Schichten und Geweben nur noch aus Abkömmlingen der ursprünglichen  $L_3$ -Zellen besteht.

Nehmen wir einmal an, daß die drei aktiven Schichten eines Scheitels,  $L_1$ ,  $L_2$  und  $L_3$ , sämtlich idiotypisch voneinander verschiedenseien, und bezeichnen wir diese drei Idiotypen entsprechend ihrer Lagerung in der Reihenfolge von außen nach innen mit A (in  $L_1$ ), B (in  $L_2$ ) und C (in  $L_3$ ), so ergeben sich bei Sproßregeneration aus den Wurzeln eines derartigen „Gewebemischlings“ oder Heterohistonten, wie wir ihn zukünftig nennen werden, Scheitel von anderer, nämlich nun nicht mehrchimärischer Kon-

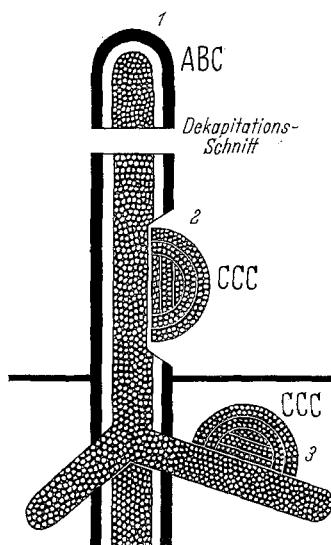


Abb. 2. Schema des BATESON-Versuches und des ASSEYEVA-Versuches. Einem bewurzelten Steckling werden durch Dekapitation und Augenblendung sämtliche Sproßscheitel genommen. Er regeneriert an den Wurzeln bzw. aus den Blendstellen neue Sprosse. — 1. Der entfernte Terminal scheitel (Konstitution ABC); 2. Wundstelle der Augenblendung, Bildung eines Ersatzscheitels (Konstitution CCC); 3. Scheitelbildung (Konstitution CCC) an der endogen entstandenen Stecklingswurzel. — In beiden Versuchen wird die Chimäre ABC nach CCC entmischt. Idiotypus A (in  $L_1$ ): schwarz; Idiotypus B (in  $L_2$ ): weiß; Idiotypus C (in  $L_3$ ): geringelt.

stitution — aus dem Heterohistonten ABC erhalten wir den Homohistonten CCC (Abb. 2).

Die BATESON-Entmischung war nicht immer einfach zu erreichen, aber sie gelang schließlich bei sämtlichen der zahlreichen von uns bearbeiteten chimärischen *Pelargonium*-Klone. Es erwies sich als zweckmäßig, nicht in gärtnerischer Weise isolierte Wurzelstücke auszulegen, sondern einfach stärkere Wurzeln ganz und ungestört in der Erde zu belassen und lediglich unweit ihrer Austrittsstelle aus der Achse abzutrennen, im übrigen aber unverändert im Topfe weiterzukultivieren. Die Verluste an Wurzeln, die nicht zur Sproßregeneration zu bewegen waren, blieben in unseren Versuchen recht groß, aber es genügte, aus einer größeren Anzahl von Versuchspflanzen wenigstens einen oder einige Wurzelsprosse zu erhalten, die dann später verklont werden konnten.

## 2. Methode der Augenblendung

Versuche, direkt aus dem Achseninneren  $L_3$ -bürtige Adventivsprosse dadurch zu erhalten, daß man den Versuchspflanzen durch Dekapitierung und Blendung der Achselknospen sämtliche Sproßscheitel nimmt und dann Sproßregenerate aus der Mitte der Wundfläche, sofern solche gebildet werden, auswachsen läßt oder als Stecklinge benutzt, ein Verfahren, mit dem zuerst ASSEYEVA (1927, 1931) bei der Kartoffel große Erfolge hatte (Abb. 2), waren bei „Madame Salleron“ aus technischen Gründen, nämlich wegen der starken Internodienstauchung,

von vornherein aussichtslos. Sie blieben aber auch bei einer Reihe anderer chimärischer Pelargonien ohne sicheren Erfolg.

## 3. Methode der Parallelincision

Dagegen kamen wir durch systematische Verletzung der Achselknospen<sup>1</sup> (nach Entfernung der Blätter) zu positiven Resultaten, freilich nicht mit der hohen Sicherheit des BATESON- oder des ASSEYEVA-Testes.

Mit Hilfe eines einfachen Gerätes aus 10 starken Rasierklingen, deren Schneiden im Abstande von ca. 0,5 mm parallel montiert waren, wurde mehrfach und unter Änderung der Schnittrichtung über die entblätterten Achsen hinweggeschnitten. Erstaunlicherweise wurden diese Eingriffe trotz der gesetzten vielfältigen Verwundungen relativ gut vertragen, wenn auch besonders stark geschädigte Achsenstücke des öfteren eintrockneten. Ob bei diesem von uns in der Folge als Parallelincision bezeichneten Verfahren einzelne Achselknospen wirklich getroffen wurden oder nicht, ob die verletzten Scheitel dann am Leben blieben und austrieben, blieb dem Zufall überlassen und konnte nach dem Erfolg der erzielten Umlagerungen oder Entmischungen beurteilt werden. Der Prozentsatz auf diese Weise erreichter „rearrangements“ war im Verhältnis nur gering.

## 4. Röntgenbestrahlung

Hinsichtlich ihrer Ausbeute ungleich günstigere Resultate als mit der eben beschriebenen Methode der Parallelincision erhielten wir bei „Madame Salleron“ durch Bestrahlung von jungen Stecklingspflanzen mit Röntgendifos in der Größenordnung von 1500 r — 3000 r<sup>2</sup>. Jedes einzelne Individuum zeigte mehrfach, allerdings zumeist nur partiell an einzelnen Blättern, die erwarteten Umlagerungen der Schichten, darüber hinaus auch gewisse Verschiebungen im Farbton des grünen Mittelfeldes, die durch Riesenwachstum  $L_2$ -bürtiger Zellen zustande kommen (vgl. STEIN 1929, 1930, 1933). Bereits ASSEYEVA (1927, 1931) benutzte Röntgenstrahlen zur Entmischung von periklinalchimären Kartoffelsorten sehr erfolgreich, sie erzielte vor allem die Verdoppelung bzw. Vermehrung der  $L_1$  der behandelten Scheitel bis zur Individualisierung der Außenkomponente. Wir werden nächstens über weitere Erfahrungen mit Röntgenstrahlen als Mittel der Chimärenspaltung und -umlagerung bei einem anderen besonders günstig gelagerten Objekt berichten<sup>3</sup>.

## 5. Blattstecklingsmethode

Schließlich gelangte noch eine fünfte Umlagerungs- bzw. Entmischungsmethode zur Anwendung:

<sup>1</sup> Auch hier liegen bereits gewisse Erfahrungen von BEIJERINCK (1901), BUDER (1911), ASSEYEVA (1931), THIELKE (1950) vor.

<sup>2</sup> Herrn Prof. Dr. habil. W. HOLLMANN, der uns liebenswürdigerweise die Benutzung des Bestrahlungsgerätes des Potsdamer Krankenhauses ermöglichte, sei auch an dieser Stelle unser verbindlichster Dank für sein Entgegenkommen ausgesprochen.

<sup>3</sup> In diesen Versuchen haben wir sowohl Periklinalteilungen an äußeren Scheitelschichten als auch Durchbrüche der Innenkomponente, also des Chimärenkernes durch den Mantel, erreichen können. Danach scheinen Röntgenstrahlen ein überaus wertvolles Mittel der Chimärenentmischung darzustellen, vornehmlich bei der Erzeugung  $L_1$ -bürtiger Individuen.

das Blattstecklingsverfahren. Bekanntlich besitzen die von der Mutterpflanze abgetrennten Blätter zahlreicher Angiospermen die Fähigkeit, zu bewurzeln und schließlich auch Sprosse zu bilden (vgl. HAGEMANN 1931). Das Verfahren wurde im Sinne der Chimärenentmischung wiederum zuerst von BATESON (1921, 1926) benutzt, es wird gegenwärtig in

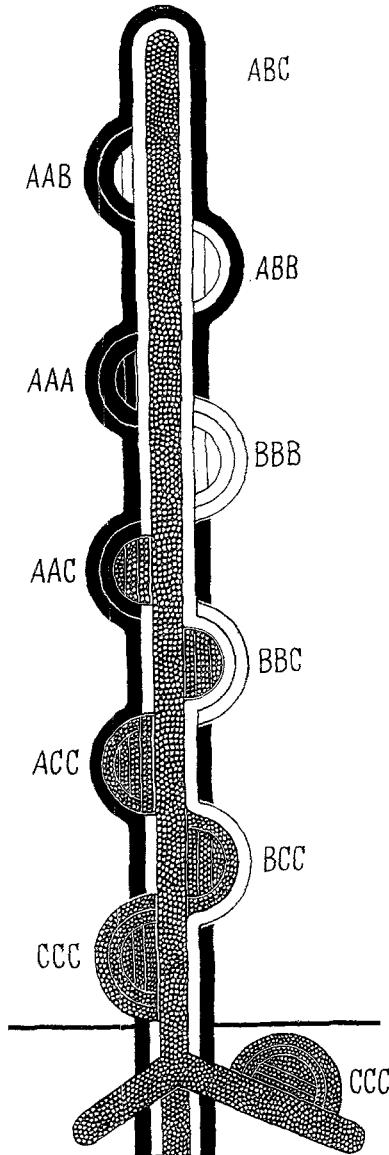


Abb. 3. Prinzipielle Möglichkeiten der Umlagerung bzw. Entmischung eines trichimären Scheitels durch Schichtenverdoppelung bzw. Mantelperforation unter Voraussetzung unveränderter Schichtenfolge.

zahlreichen eigenen Versuchen erfolgreich angewendet (BERGANN 1957). Wir können den Entmischungserfolg BATESONS an *Pelargonium*-Blattstecklingen bestätigen, so bei den chimären Sorten „Freak of Nature“, „Happy Thought“, „Mrs. Pollock“, „Mrs. Parker“, „Wilhelm Langguth“ und „Cloth of Gold“. Es wurde in sämtlichen genannten Fällen stets die Innenkomponente  $L_3$  individualisiert.

In anderen Fällen jedoch, so bei „Madame Salleron“, konnten wir nach vielmonatiger Kultur, während der die meisten der Blätter schließlich eingingen, bisher stets nur identische Reproduktion der Sorte beobachten (4 weißrandige Regenerate von etwa 300 weißrandigen Blättern). Da ein Austreiben einer zufällig mitabgerissenen Achselknospe ange-

sichts der beträchtlichen Länge der Kulturzeiten (etwa 6—8 Monate) wohl ausgeschlossen ist, zumal die Abrißstellen daraufhin geprüft wurden, scheint uns das Ergebnis dafür zu sprechen, daß das Gewebe des Blattgrundes am „Salleron“-Blatt (entsprechend auch bei einigen anderen Objekten) bei der Sproßregeneration die drei obersten Schichten unaufgespalten und in ihrer ursprünglichen Anordnung in den neuen Scheitel übernimmt, daß also die entscheidenden ersten Teilungen bei der Anlage des neuen Scheitels in der Tiefe der dritten Zellschicht des Blattgrundes erfolgen, wobei die beiden oberen offenbar ohne jede periklinale Aufspaltung remeristematisiert werden. Eine anatomisch-histogenetische Verifikation dieser Schlußfolgerung steht allerdings noch aus. —



Abb. 4. Schema der Schichtenverdoppelung (Reduplikation) im Initialfeld eines trichimären Scheitels. — a) Reduplikation in  $L_1$ ; b) Reduplikation in  $L_2$ .

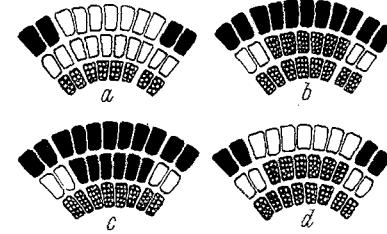


Abb. 5. Schema der Schichtensprengung (Perforation) im Initialfeld eines trichimären Scheitels. — a) Perforation in  $L_1$ , Lückenschluß durch  $L_2$ -bürtiges Zellmaterial; b) Perforation in  $L_2$ , Lückenschluß durch  $L_3$ -bürtiges Zellmaterial; c) Perforation in  $L_3$ , Lückenschluß durch  $L_1$ -bürtiges Zellmaterial; d) Perforation in  $L_1$  und  $L_2$ , Lückenschluß in  $L_1$  durch  $L_2$ -bürtiges Zellmaterial, Lückenschluß in  $L_2$  durch  $L_3$ -bürtiges Zellmaterial.

Zu welchen Ergebnissen Schichtenumlagerungen an periklinalchimären Sproßscheiteln überhaupt führen und welche Wege der Histogenese dabei vom pflanzlichen Organismus eingeschlagen werden können, soll an Hand der Abb. 3, 4 und 5 näher erläutert werden.

Die drei Sproßscheitelschichten sind — wie bereits in Abb. 2 — mit den Buchstaben A, B und C symbolisiert, wobei jedes dieser Symbole einen eigenen, von den beiden anderen idiotypisch unterschiedlichen Zellklon darstellt.

Eine Pflanze mit derartig konstituierten Scheiteln bezeichnen wir in Übereinstimmung mit KRENKE (1933) als Trichimäre. Wie in größerem Rahmen ausführlicher darzustellen und nachzuweisen sein wird (BERGANN, noch unveröffentlicht), vollziehen sich Umlagerungen oder Entmischungen an chimären Scheiteln fast ausnahmslos auf der Grundlage zweier nicht allzu seltener histogenetischer Anomalien, einmal der Schichtenverdoppelung (Reduplikation), zum anderen der Schichtensprengung (Perforation).

Im Falle der Reduplikation erfahren die Zellen einer der Mantelschichten eine periklinale Durchteilung, wobei die bisherige Innenkomponente  $L_3$  (Idiotypus C) aus dem aktiven Scheitel abgedrängt wird (Abb. 4). Im Falle der Perforation (Abb. 5) erfährt die eine oder andere der beiden Außenschichten (oder auch beide gleichzeitig) eine Sprengung,

und die in der Deckschicht bzw. den Deckschichten entstandene Zellücke wird durch Binnenmaterial (B bzw. C) wieder geschlossen<sup>1</sup>.

Unter der Voraussetzung, daß bei diesen histogenetischen Anomalien die Schichtenfolge, von außen nach innen A-B-C, unverändert bleibt, sind neun verschiedene neue Scheitelkonstitutionen denkbar, von denen drei (AAA, BBB, CCC) Homohistonten, die übrigen sechs (AAB, ABB, AAC, BBC, ACC, BCC) Heterohistonten, und zwar nur noch gewöhnliche Dichimären sind. Drei dieser Dichimären, in deren Scheiteln sich nur noch zwei unterschiedliche Idiotypen gegenüberstehen, sind Monektochimären (ABB, ACC, BCC), die restlichen drei Diektochimären (AAB, AAC, BBC).

Perforation beider Außenschichten, allerdings nicht am Sproßscheitel selbst, liegt im ASSEYEVAs Versuch vor, im Grunde auch im BATESON-Versuch, da die L<sub>3</sub>-bürtigen Stecklingswurzeln die Außenschichten durchbrochen haben. Durch Parallelincision oder Röntgenbestrahlung lassen sich jedoch an den Scheiteln selbst sowohl Reduplikationen als auch Perforationen auslösen, zuweilen auch beide Anomalien in Kombination. So können Umlagerungen nach ABB, AAB und AAA als Reduplikationen bzw. Doppelreduplikationen, nach BCC und ACC als Perforationen entstehen. AAC, BBC und BBB kommen als Kombinationen von Perforationen mit Reduplikationen bzw. Doppelreduplikationen zu stande. Setzt man Abweichungen von der hier als feststehend angenommenen Reihenfolge der drei Idiotypen voraus, so sind selbstverständlich zwischen ihnen noch viele andere Verbindungen möglich. Solche regelrechten Umkehrungen der Chimärenpartner untereinander sind zwar histogenetisch nicht völlig ausgeschlossen, dürften aber doch ziemlich selten sein, so selten jedenfalls, daß wir bei unseren Experimenten mit ihnen nicht ohne weiteres rechnen können. Daß sie in besonders gelagerten Fällen möglich sind, darauf hat BUDER (1911) auf Grund seiner anatomischen Studien an *Laburnum Adami* hingewiesen.

#### D. Experimentelle Ergebnisse

RENNER (1936a, S. 259) hat „Madame Salleron“ als Mesochimäre des status (viridi-)albotunicatus charakterisiert: „Ich vermute, daß es sich hier wie bei anderen sich ähnlich verhaltenden Weißbrandpelargonien um Mesochimären handelt, mit potentiell grüner Epidermis, farblosem Hypodermale und grünem Kern. Die farblosen Zweige werden dann oft nicht nur idiotypisch farbloses Gewebe besitzen, sondern darüber eine normale Epidermis, und sobald das Dermatogen Mesophyll erzeugt, ist der grüne ‚Rückschlag‘ da. Es ist hier auch daran zu erinnern, daß bei ‚Madame Salleron‘ die Inversion der Albotunicatio zu Albonucleatio öfter beobachtet worden ist, und daß auch diese Erscheinung mit der Annahme eines mesochimärischen Baues sich am besten verträgt.“

<sup>1</sup> Durch Röntgenbestrahlung verursachte Perforationen am Scheitel mit darauffolgender Füllung der Lücke durch Zellmaterial aus dem Scheitelinneren haben SAGAWA und MELLOQUIST (1957) am Fall der Sportsorten des Nelkenklones „William Sim“ überzeugend beschrieben.

Noch im gleichen Jahre hat RENNER (1936b, S. 462) den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis für das atypische Teilungsverhalten der Epidermis an jungen Blättern erbracht: „Häufig sind grüne Sprenkel an den Rändern der kleinen, dünnen Nebenblätter. Wie danach zu erwarten, fand ich schon unter wenigen untersuchten Querschnitten die Oberhaut einzelner junger Stipeln stellenweise periklinal aufgeteilt . . . Daß die Inversion der Albotunicatio in Albonucleatio mit Spaltung der Epidermis zusammenhangt . . . , ist mir jetzt nicht mehr zweifelhaft.“

Wir können RENNERS Urteil in vollem Umfange bestätigen, dabei aber in einem wichtigen Punkte wesentlich erweitern: „Madame Salleron“ ist zwar hinsichtlich der Verteilung der Potenzen zur Chlorophyllausbildung eine typische Mesochimäre. Aber die Idiotypen der L<sub>1</sub> und L<sub>3</sub>, beide chlorophyllbildend, sind dennoch unterschiedlich, allerdings in ganz unerwarteter Richtung. Individualisiert man nämlich im BATESON-Test aus L<sub>3</sub>-Gewebe Homohistonten, so erhält man ausnahmslos zwar tiefgrüne, aber stark zwergwüchsige Pflanzen, die niemals blühen<sup>1</sup> und oft noch lange nach ihrer Regeneration aus isolierten Salleron-Wurzeln monströs verbildete Blattflächen zeigen.

L<sub>1</sub>-Homohistonten, die wir durch Parallelincision bzw. Röntgenbestrahlung, aber auch durch Spontanumlagerung aus der albonucleaten Inversionsform erhalten, sind dagegen ausgesprochen hochwüchsig und blühwillig, dabei tiefgrün wie die L<sub>3</sub>-Zwerge.

Das bedeutet, daß „Madame Salleron“ als Chimäre bezeichnet werden muß, weil nicht weniger als drei voneinander einwandfrei unterscheidbare Idiotypen sich in ihren Scheiteln gegenüberstehen und an der Entwicklung des Kormus teilnehmen:

1. Ein grüner, hochwüchsiger, blühwilliger Idiotypus, der in der Außenkomponente, also in L<sub>1</sub> vorliegt und den wir entsprechend unserem Schema mit A benennen.
2. ein ebenfalls hochwüchsiger und gleichfalls blühwilliger, aber chlorophylldefekter Idiotypus B, von dem die Zwischenkomponente L<sub>2</sub> des Salleron-Scheitels gebildet wird, und schließlich
3. ein grüner, zwergwüchsiger und nicht-blühender Idiotypus C, der das Zellmaterial der Innenkomponente L<sub>3</sub> liefert.

Diese drei in „Madame Salleron“ vorliegenden unterschiedlichen Idiotypen A, B und C konnten, soweit dies nicht bereits spontan geschieht, von uns entmischt bzw. umgelagert werden, und es wurden die folgenden „Individualisationen“ zu Homohistonten bzw. „rearrangements“ zu Heterohistonten erhalten:

#### I. Homohistonten

1. AAA — grüne, hochwüchsige Pflanzen, Internodien ca. 7—10 cm lang, Pflanzen im Freiland eine Höhe von 40—60 cm erreichend, blühwillig, Blüte

<sup>1</sup> Von etwa 40 bisher erhaltenen Regenerations-Sprossen ist bis Ende 1959 noch kein einziger hochwüchsig geworden oder gar zur Blütenbildung geschritten. Lediglich zwei in Köpenick (Institut für Zierpflanzenbau) 1958 aufgefunden niedrigwüchsige grüne Stecklingspflanzen, die aber Heterohistonten der Konstitution BCC sind, streckten sich und gelangten 1959 zur Blüte. Die Internodienlänge betrug in diesen Fällen bis zu 30 mm.

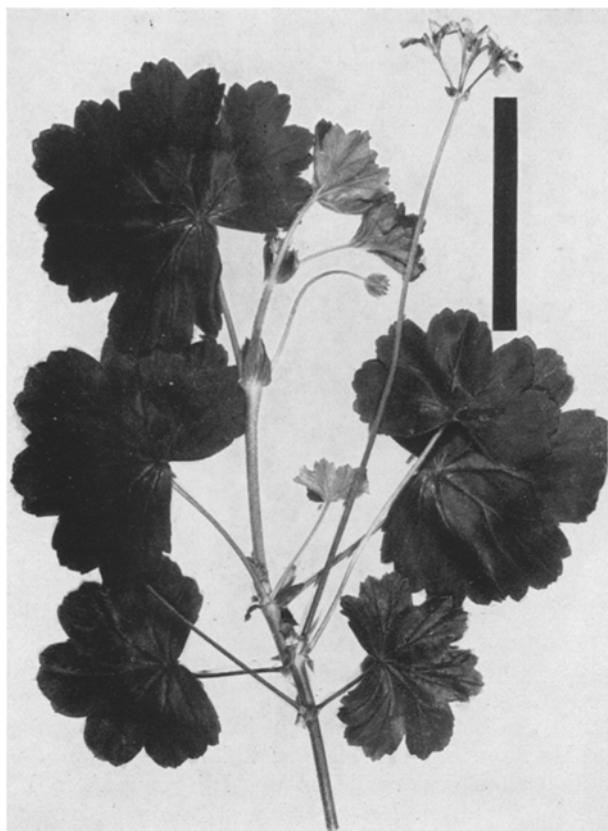


Abb. 6. AAA-Sproßstück in Blüte. Der beigelegte schwarze Papiermaßstab ist der gleiche wie in Abb. 1, 9 und 14.

einfach, rosafarben, Samenansatz bisher nicht beobachtet. Häufig durch Spontanumlagerung aus AAB entstehend, Blattfläche groß, glatt, lange spitze Blattzähne (Abb. 6 und 7).

2. BBB — reinweiße Sprosse, die isoliert nicht lebensfähig sind und bisher zur Weiterentwicklung der Triebe nicht gebracht werden konnten. Im Gegensatz zu den ebenfalls reinweißen ABB-Sprossen ohne Chlorophyll in der Epidermis. Grünsprengel treten bei BBB (im Gegensatz zu ABB) niemals auf. Mit voller Sicherheit im BATESON-Versuch aus AAB zu erhalten, geht aber bald wieder ein. Entsteht spontan als Wurzelsproß an AAB-Individuen, gelangt aber wohl nur an kräftigen Mutterpflanzen dieser Konstitution zur vollen Entwicklung bis zur

Blüte. Diese Form lag offenbar KÜMMLER (1922, S. 615) vor, der ihre Schließzellen als chlorophyllfrei beschrieb (Abb. 8).

3. CCC — grüne, zwergwüchsige Pflanzen, Achse stark gestaucht, Pflanzen im Freiland höchstens 15—20 cm Höhe erreichend. Mit völliger Sicherheit aus ABC („Madame Salleron“) im BATESON-Versuch (40 Fälle) zu erhalten. Zuerst gebildete Blätter in der Regel monströs verbildet, von lederartiger Beschaffenheit, bullos, Blattunterseite eingekrümmmt, Folgeblätter im allgemeinen weitgehend normalisiert<sup>1</sup>. Blattfläche stets wesentlich kleiner als bei

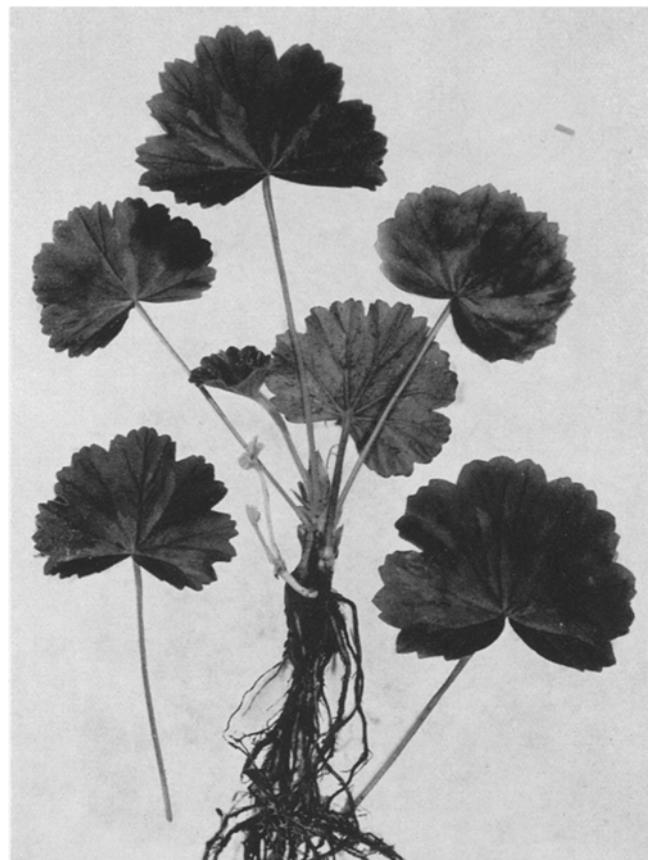


Abb. 8. BBB-Sproß an der Wurzel eines jungen AAB-Stecklings. Die seitlich aufgelegten Blätter sind typische AAB-Blätter. Internodien noch kaum gestreckt, Blätter noch nicht wesentlich größer als bei „Madame Salleron“. Die Aufnahme zeigt den Steckling kurze Zeit nach der Entnahme von seiner „Madame Salleron“-Mutterpflanze im Frühjahr 1959. Beachte das blaßgrün durchscheinende farblose L<sub>a</sub>-Mesophyll.

AAA, Blattzähne abgerundet. Blütenbildung entsprechend dem Verhalten von „Madame Salleron“ bisher niemals beobachtet (Abb. 9, 10, 11).

Nach den eingangs geschilderten Fällen von Achsenstreckung und Blütenbildung bei „Madame Salleron“ und dem entsprechenden Verhalten von zwei BCC-Individuen muß auch bei CCC mit dem gelegentlichen Auftreten derartiger Erscheinungen gerechnet werden. Um diese Möglichkeit zu prüfen, werden die erhaltenen CCC-Pflanzen ausgiebig verklont werden.



Abb. 7. Im Vordergrund „Madame Salleron“, dahinter ihr AAA-Abkömmling in reichblühendem Bestand.

<sup>1</sup> Bei einigen im Sommer 1959 ausgespflanzten Stecklingen scheint die Verbildung der Blätter längere Zeit anzuhalten, so daß fast der Eindruck zweier differenter CCC-Klone entsteht, eines mit kleinen, aber flachen Blattspreiten und eines anderen, dessen Blattspreiten stets bullos verbildet sind (Abb. 12). Dieser unerwartete Befund wird weiter beobachtet.

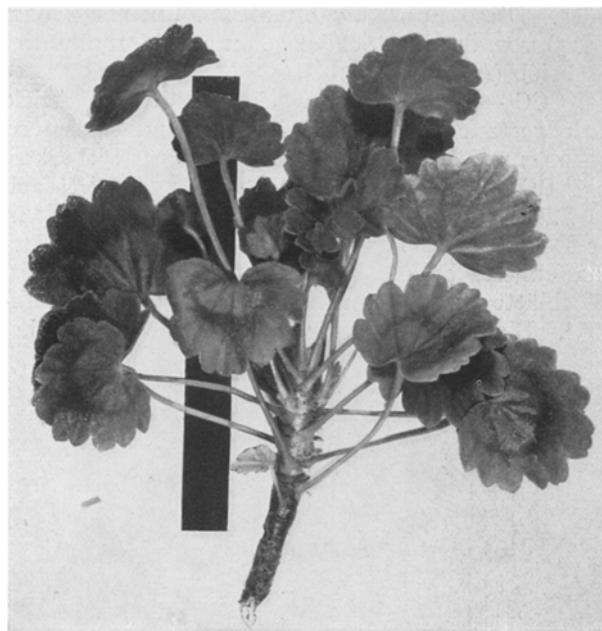


Abb. 9. CCC-Sproßstück.

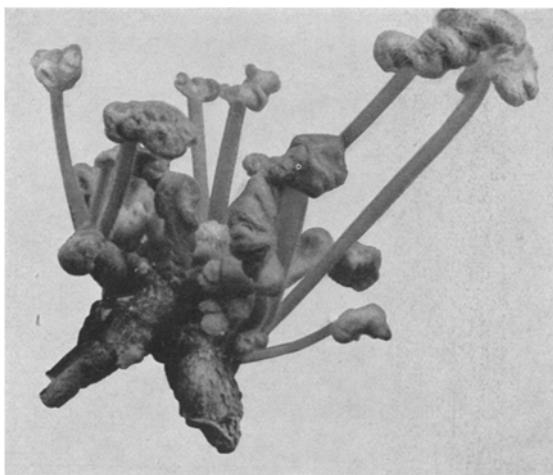


Abb. 10. Junge monströse CCC-Austriebe an isolierter „Madame Salleron“-Wurzel (BATESON-Versuch).

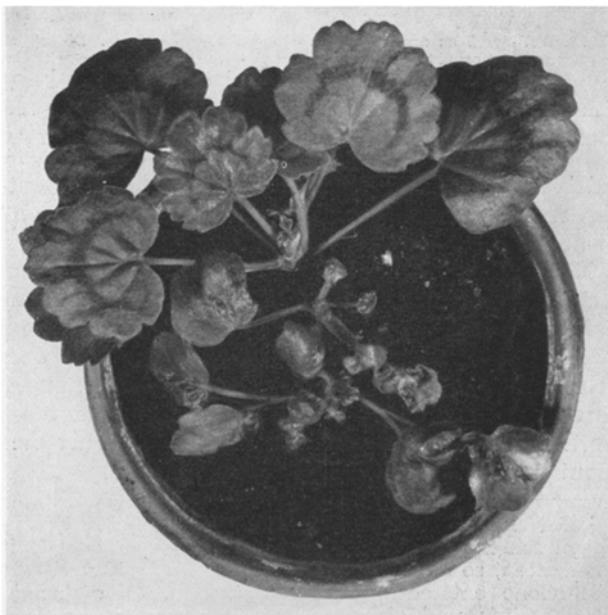


Abb. 11. CCC-Wurzelaustriebe an isolierten „Madame Salleron“-Wurzeln, unten monströs verbildete Blätter, oben weitgehend normalisierte Blattform.

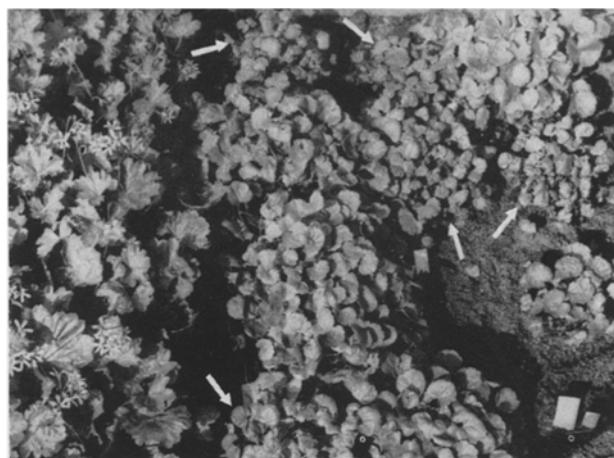


Abb. 12. CCC-Pflanzen im Bestand, links daneben blühende AAB-Pflanzen. Die CCC-Pflanzen sind relativ unterschiedlich, einige zeigen weitgehend normalisierte, andere (Pfeile) noch stark bulbose Blätter. Aufnahme September 1959.

## II. Heterohistonten

4. ABB — reinweiße Blätter und Austriebe an Salleron-Pflanzen, häufig spontan auftretend, besonders gehäuft nach Röntgeneinwirkung, isoliert nicht lebensfähig. An den Stipelrändern und auch am Rande der Blattlamina zeigen sich nicht selten grüne Flecken, die ebenso wie die Chloroplasten in den Schließzellen das Vorliegen des Idiotypus A in  $L_1$ -Position verraten. Bei guter Konstitution des tragenden Salleron-Individuums Hochwüchsige und Blütenbildung zeigend. Die von THIELKE (1954) untersuchten Rückschlagssprosse gehörten offenbar sämtlich zu diesem Typ (Abb. 13).

5. AAB — die bereits mehrfach erwähnte und beschriebene Inversionsform. Hochwüchsige. Die grüne Blattfläche lässt in ihrem Zentrum ein mehr

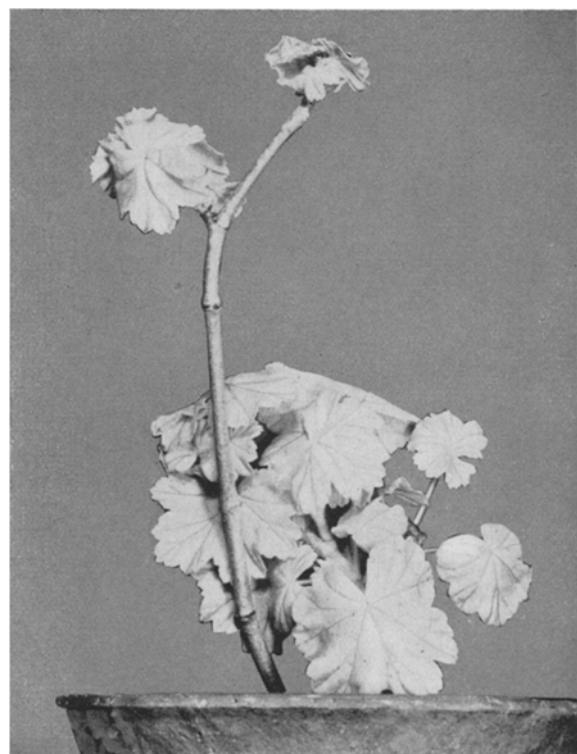


Abb. 13. Reinweiße ABB-Sprosse. Die „Madame Salleron“-Mutterpflanze beider Sprosse wurde durch Karton abgedeckt. Links vorjähriger, rechts diesjähriger Sproß. Aufnahme Mai 1959.

oder weniger aufgeteiltes, zerschlitztes Binnengewebefeld blaßgrün durchscheinen. Das chlorophylldefekte, auf B in  $L_3$ -Position zurückgehende innere Mesophyll ist besonders gut bei jüngeren Blättern zu erkennen. Achse im Gegensatz zur grünen von AAA weiß, häufig mit grünen,  $L_2$ -bürtigen Streifen, ebenso die Blattstiele. Spontan entstehend, auch durch Parallelincision und Röntgenbestrahlung zu erhalten.

Erreicht Höhe und Habitus von AAA, ist blühwillig wie diese, Samenansatz bisher nicht beobachtet. Blattgröße und Zähnung entsprechen AAA. Neigt, wie bei Diektochimären häufig zu beobachten, zur Entmischung nach der Außenkomponente AAA (Abb. 14).

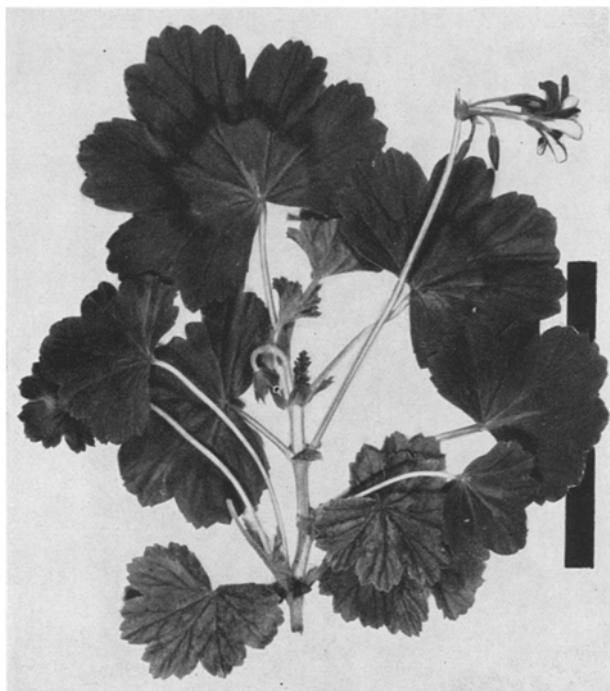


Abb. 14. Blühender AAB-Sproß. Beachte die bleichen Achsen und Blattstiele.

6. BCC — niedrigwüchsige, normalerweise in allen Teilen reingrüne Form, die aber nicht selten an den Stipeln und am Rande der Blätter lokal begrenzte weiße Sprengel oder Sektoren, lokal begrenzte Randstücke oder auch regelrechte Weißbrandblätter bildet, die auf partielle Reduplikationen von B (hier in  $L_1$ -Position) zurückzuführen sind. Eine „eversporting variety“, aus der durch Reduplikation der chlorophyllfreien  $L_1$  die folgende Form BBC entsteht. Blattgröße und Blattform etwa wie bei „Madame Salleron“. Keine Blütenbildung<sup>1</sup> (Abb. 15 und 16).

<sup>1</sup> Im Herbst 1959 trat indessen an zwei von etwa 200 Individuen doch Blütenbildung und Internodienstreckung auf.



Abb. 15. BCC-Pflanze, niedrigwüchsig. Im Mittelfeld ein Blatt mit fast geschlossenem weißen Rand (BBC).

7. BBC — niedrigwüchsige Weißbrandform, von der Ausgangsform ABC („Madame Salleron“) nur dadurch zu unterscheiden, daß an den Stiel- bzw. Mittelblatträndern Grünsprengel niemals auftreten. Schließzellen stets ohne Chlorophyll. Diese Form ist bisher nur in einzelnen Blättern aufgetreten, sie liegt als vermehrbare Sorte einstweilen noch nicht vor.

8. und 9. ACC bzw. AAC — reingrüne, niedrigwüchsige Formen, kaum größer und kräftiger als ABC- bzw. CCC-Typen, vorerst weder voneinander noch von kräftigen CCC-Typen mit Sicherheit unterscheidbar. Schließzellen führen stets Chloroplasten. Beide Formen müßten bei Parallelincision, vor allem Röntgenbestrahlung, und auch spontan Individualisationen nach A, also hochwüchsige Pflanzen des Typs AAA, ergeben, besonders häufig bei AAC.

Die von uns erhaltenen bzw. erzeugten Typen stimmen somit sowohl in ihrer Anzahl als auch hinsichtlich ihrer Konstitution durchaus mit den von uns als möglich vorausgesagten überein.

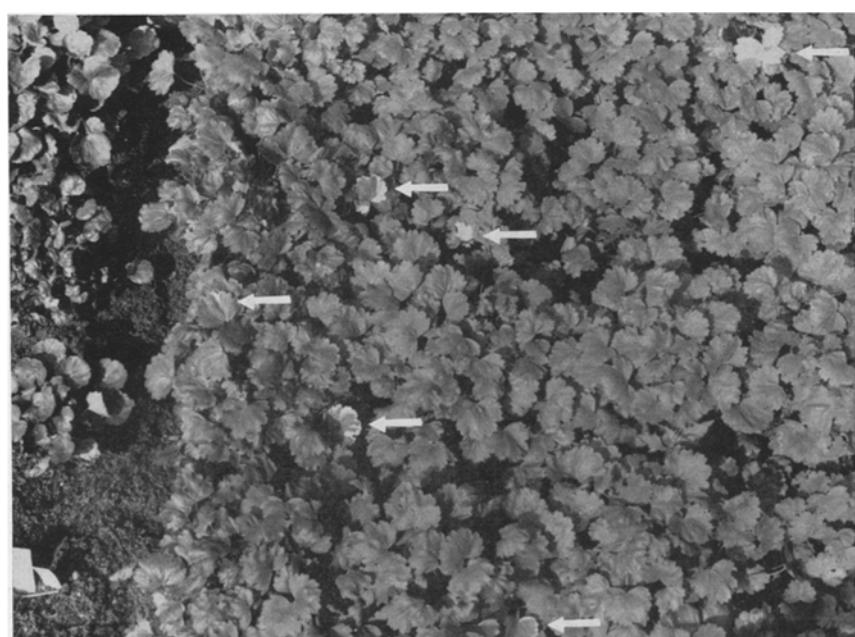


Abb. 16. BCC-Pflanzen im Bestand. An 6 Stellen (Pfeile) weiße Randbildungen zeigend. Links im Bild 3 CCC-Pflanzen.

Die bewußte Umlagerung und Entmischung der durch somatische Mutation zwangsläufig entstehenden Periklinalchimären erweist sich nicht nur als brauchbarer und sicherer, sondern auch als notwendiger Weg in der Pflanzenzüchtung, wenn schon die Eindeutigkeit und Überschaubarkeit dieses Weges nicht immer in solchem Maße gegeben ist wie bei „Madame Salleron“ und anderen ähnlich günstig gelagerten Modelfällen. Dieser Weg, der allerdings einige Kenntnisse der pflanzlichen Anatomie und Histogenese voraussetzt, ist in der praktischen Züchtung bewußt bisher kaum beschritten worden, obwohl die vor allem von der Chimärenforschung erarbeiteten Voraussetzungen bereits seit Jahrzehnten bekannt sind.

#### E. Diskussion

Somatische Variationen vollziehen sich nicht „in irgendwelchen vegetativen Zellen eines Vegetationskegels“ derart, daß bei weiterer Entwicklung der ganze Sproß aus den mutierten Zellen herzuleiten ist“ (OEHLKERS 1927, S. 171), sondern sie sind als ausgesprochene Ein-Zell-Akte primär nur auf eine Zelle des Scheitels beschränkt, und diese eine Zelle liegt in einer der drei aktiven Sproßscheitelschichten, entweder in  $L_1$ ,  $L_2$  oder  $L_3$ . Bei ihrer Teilung liefert sie im Laufe der Zeit einen ganzen Klon abgeänderter Zellen, der entsprechend den Besonderheiten des Scheitelwachstums bei Angiospermen in  $L_1$  und  $L_2$  rein flächig, in  $L_3$  auch in Form eines mehrere Zelllagen mächtigen Gewebestranges (gemäß den sowohl periklinal als auch antiklinal erfolgenden Teilungen dieser Schicht) in den Ausgangsscheitel eingebaut ist. Die somit zuerst entstehenden Periklinalchimären sind noch unvollständig, Meriklinalchimären im Sinne von JØRGENSEN und CRANE (1927). Bei ihnen liegen noch keine geschlossenen Mäntel abgeänderter Zellen vor. Die geschlossenen, d. h. homogen abgeänderten Mäntel vollständiger Periklinalchimären können aber sehr leicht, besonders bei der Achselknospenbildung, aus diesen Meriklinalchimären entstehen. Auf dem hier in Kürze angedeuteten Wege kommt es zur Ausbildung nicht nur von Dichimären, sondern auch von Trichimären.

Es mag hier von Interesse sein, einmal der faktischen Entstehungsgeschichte einer derartigen Trichimäre nachzugehen, so wie wir es rein theoretisch für den Fall des „Little Dandy“ bereits versucht haben (BERGANN 1954).

DARWIN (1868) verdanken wir den Hinweis auf einen in Gardener's Chronicle (1861, S. 968) gegebenen Bericht LINDLEY'S über „Little Dandy“, ein weißrandiges Zwerg-Pelargonium, das spontan

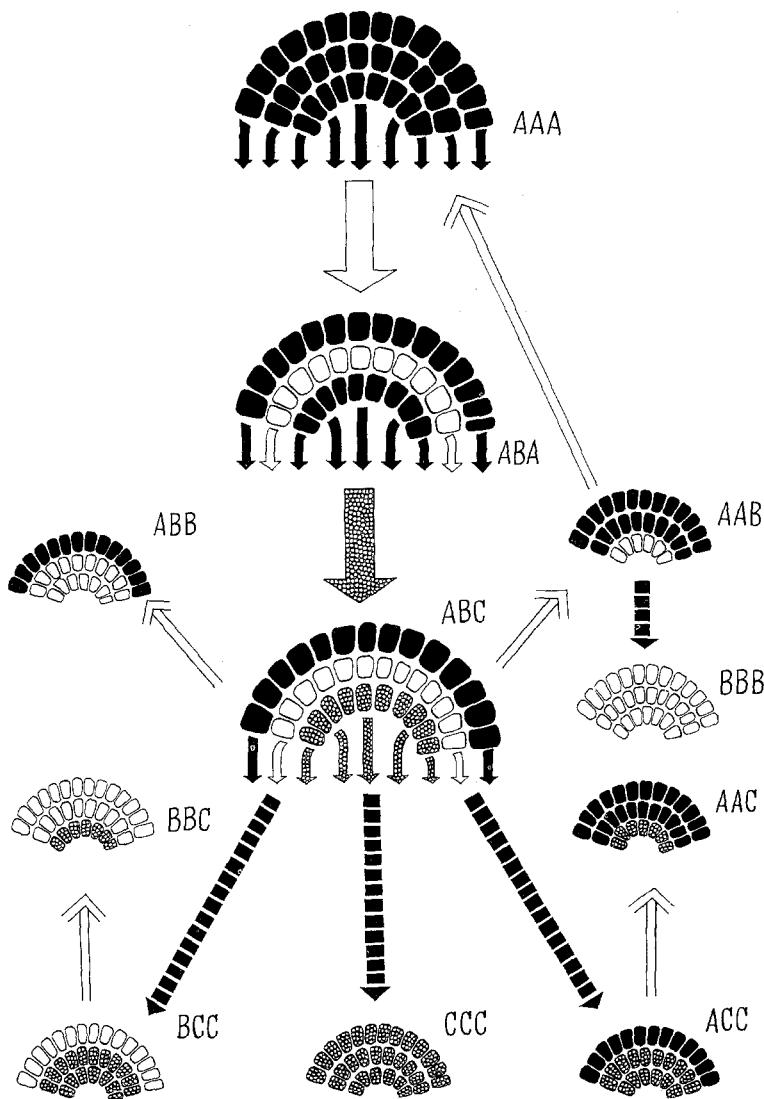


Abb. 17. Entstehung und vegetative Abkömmlinge der Trichimäre *Pelargonium zonale* Ait. „Madame Salleron“. Schemata der Scheitelkonstitutionen.

zwei voneinander verschiedene reingrüne Klone sportete, einen niedrigwüchsigen und einen hochwüchsigen. Das Verhalten von „Little Dandy“ scheint völlig dem der „Madame Salleron“ zu entsprechen. Die deshalb naheliegende Vermutung, daß „Little Dandy“ nichts weiter als ein Synonym der „Madame Salleron“ sei, besteht aber auf alle Fälle zu Unrecht; denn wir wissen, daß „Madame Salleron“ wesentlich später entstand, nämlich erst 1877 in Frankreich<sup>1</sup>.

Während von „Little Dandy“ nur angegeben wird, daß es ein Sport eines der alten großblättrigen Scarlet-Pelargonien war, ist die Entstehungsgeschichte der „Madame Salleron“ in allen Einzelheiten bekannt.

Aus einem um 1830 in England kultivierten hochwüchsigen *Pelargonium zonale fothergillii* entstand durch Chlorophylldefekt-Mutation in  $L_2$  eine typi-

<sup>1</sup> Den Herren A. SIMMONDS, London, und J. DUPOUY, Paris, sei an dieser Stelle unser verbindlichster Dank für ihre wertvollen Literaturhinweise ausgesprochen.

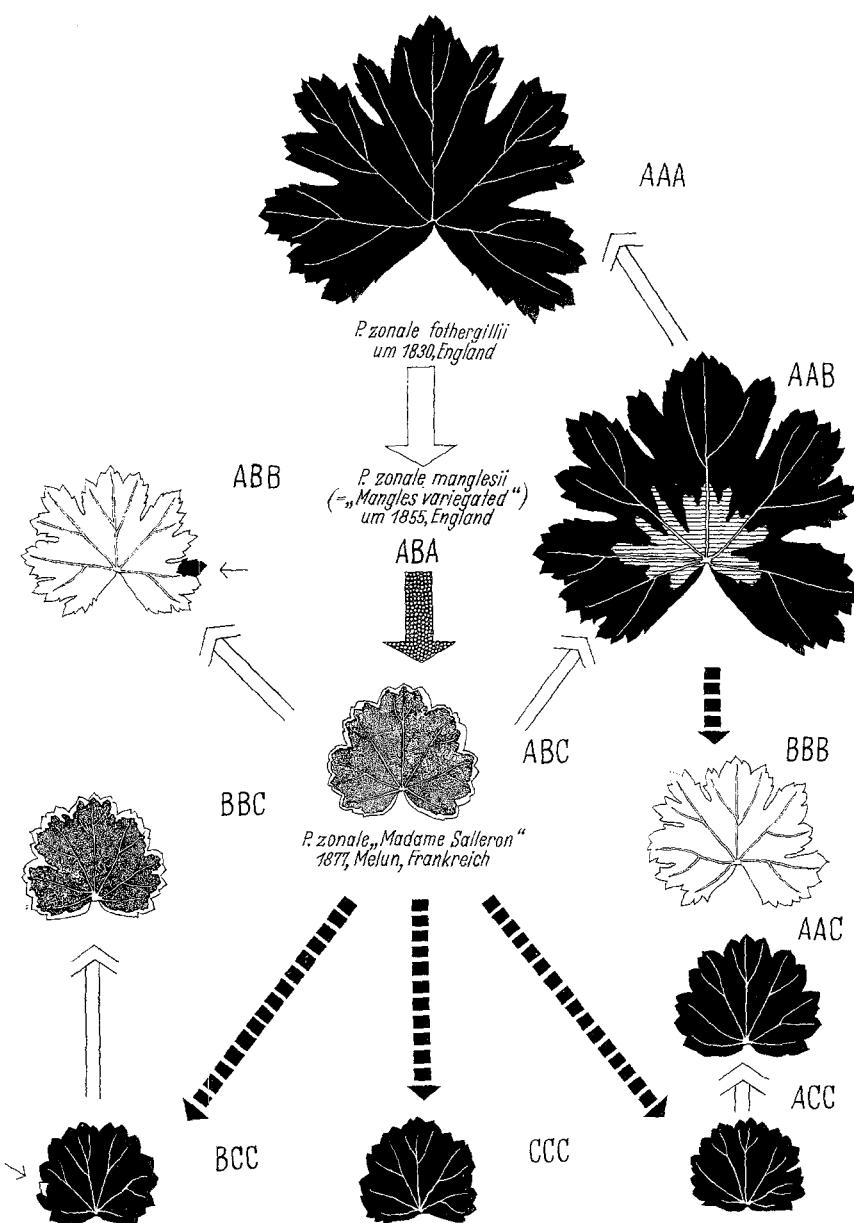


Abb. 18. Entstehung und vegetative Abkömmlinge der Trichimäre *Pelargonium zonale* Ait., „Madame Salleron“. Form, Zeichnung und Größenverhältnis der Blätter. Halbschematisch. Auf etwa ein Drittel der natürlichen Größe verkleinert.

sche Mesochimäre von der Scheitelkonstitution grün-weiß-grün, die um 1855 unter der Bezeichnung „Mangle's variegated“ (auch *P. zonale manglesii*) in England vermehrt wurde. Aus dieser ebenfalls hochwüchsigen Form, die in der Folge auch auf dem Kontinent Verwendung fand, entstand 1877 „Madame Salleron“ durch einen zweiten Mutationsschritt, der diesmal in  $L_3$  erfolgte und zu Zwergwüchsigkeit und Verlust der Blühwilligkeit dieses  $L_3$ -Gewebes und damit auch der ganzen Pflanze führte:

„En 1877, M. Pierre Mathieu, jardinier chez M. Salleron, à Melun, remarquait dans une bordure de *Pelargonium manglesii* une plante qui lui paraissait malade; à la fin de la saison, cette plante avait poussé, mais elle avait pris un aspect particulier et se distinguait de ses voisines par son port compact, bien fourni de feuilles, en forme de boule régulière. M. Mathieu multiplia cette plante, et, après d'être assuré qu'elle était bien fixée, lui donna le nom de „Madame Salleron“, rendant hommage à la maîtresse

de la maison où il était jardinier. Cette variété est donc un *Pelargonium manglesii* dégénéré“ (CAPPE 1895).

Der jetzt vorliegende Status einer Trichimäre wurde somit durch zwei voneinander völlig unabhängige, zeitlich über 20 Jahre auseinanderliegende und in ganz verschiedener Richtung erfolgende Mutationsschritte erreicht, wobei diese beiden Ereignisse in verschiedenen Schichten des Ausgangsscheitels erfolgten, das eine in  $L_2$  (um 1855), das zweite in  $L_3$  (1877).

In den Abb. 17 und 18 ist die Entstehungsweise der „Madame Salleron“ wiedergegeben, gleichzeitig der Stammbaum ihrer von uns experimentell erzeugten vegetativen Abkömmlinge. Die vom Zentrum „Madame Salleron“ aus durchgeföhrten GeWEBE-DISOZIATIONEN bzw. „REARRANGEMENTS“ sind durch schräg oder senkrecht abwärts gerichtete, in ihrer Kontur unterbrochene Pfeile dargestellt, sofern es sich dabei um Perforationen handelt; Reduplikationen sind durch schräg oder senkrecht aufwärtsweisende, doppelt konturierte Pfeile symbolisiert.

Im Falle der „Madame Salleron“ ist von besonderem Interesse, daß die Veranlagung der  $L_3$  für die Wuchsform der gesamten Pflanze entscheidend ist. Die Tendenz zum Hochwuchs, die für beide Außenpartner charakteristisch ist, kann sich gegenüber

dem Einfluß der Innenkomponente nicht durchsetzen. ABC, die Trichimäre, ist im Wuchs entsprechend kurz und gestaucht wie CCC, und unter normalen gärtnerischen Bedingungen blühen beide Formen im allgemeinen nicht. Daß beide Außenpartner, A und B, ihrer Neigung zu Hochwüchsigkeit in ihrer Verbindung mit C nicht folgen können, nimmt nicht wunder, wenn man bedenkt, daß  $L_1$  und  $L_2$  höchstens drei bis vier äußere Zellschichten der Achse liefern, während  $L_3$  das gesamte übrige Binnengewebe, also den Hauptteil der primären Rinde, den Kambiumring, sowie den gesamten Holzteil aus sich entstehen läßt. Daß tatsächlich der Innenpartner einer Chimäre für das Achsenwachstum, insbesondere für seine Länge verantwortlich ist, zeigen auch die klassischen Pfropfchimären.

*Cytisus purpureus*, der einschichtige Außenpartner des *Laburnum Adami*, ist nur ein fußhoher Strauch. *Laburnum Adami* selbst erreicht mit 4—7 Metern durchaus die Höhe des Innenpartners *Laburnum*

Tabelle 1. Einige charakteristische Merkmale der „Madame Salleron“ und ihrer vegetativen Abkömmlinge.

Typus und Scheitelkonstitution <sup>1</sup>	Blattfärbung und -zeichnung	Plastiden der Schließzellen	Blattquerschnitt (Schema)	Ungewisse Abmessungen <sup>2</sup> ausgereifter Blätter			Internodienlänge in mm	Blütenansatz
				Spreitenbreite in mm	Spreitenlänge in mm	Blattstielänge in mm		
„Madame Salleron“ ABC g-w-gz	weißrandig, Mittelfeld staubgrün, tiefgrüne Sprenkel an Stipeln und Mittelblatträndern treten gelegentlich auf	grün		40—60	30—40	70—90	3	nein <sup>4</sup>
AAA g-g-g	tiefgrün	grün		100—135	80—100	100—150	70—100	ja
BBB <sup>3</sup> w-w-w	reinweiß, tiefgrüne Sprenkel treten niemals auf	farblos						
CCC gz-gz-gz	tiefgrün	grün		30—45	25—35	70—90	3	nein
ABB g-w-w	reinweiß, tiefgrüne Sprenkel treten gelegentlich auf	grün		50—70	40—50	80—100	35—50	ja
AAB g-g-w	tiefgrüner, breiter Rand, blaßgrün durchscheinendes Mittelfeld	grün		100—135	80—100	100—150	70—100	ja
BCC w-gz-gz	tiefgrün, weiße Blattzähne an Mittelblättern oder Stipeln treten gelegentlich auf	farblos		35—50	25—35	70—90	3	nein <sup>4</sup>
BBC w-w-gz	weißrandig wie „Madame Salleron“, Mittelfeld staubgrün, tiefgrüne Sprenkel an Stiel- u. Mittelblatträndern treten niemals auf	farblos		30—50	30—40	70—90	3	nein
ACC <sup>5</sup> g-gz-gz	tiefgrün	grün		30—50?	30—40?	70—90?	3?	nein
AAC <sup>5</sup> g-g-gz	tiefgrün	grün		40—60?	35—45?	70—90?	3?	nein

<sup>1</sup> Bezeichnung der drei Idiotypen

A (grün hochwüchsig) = g (im Schema schwarz) — B (weiß hochwüchsig) = w (im Schema farblos) — C (grün zwergwüchsig) = gz (im Schema geringelt).

<sup>2</sup> Die Messungen wurden an in Frühbeet kultivierten Stecklingen durchgeführt.<sup>3</sup> Beobachtungen zahlenmäßig noch nicht auswertbar.<sup>4</sup> Vgl. hierzu die auf S. 362, 366 und 369 genannten Ausnahmen.  
<sup>5</sup> ACC sowie AAC sind einstweilen mit Sicherheit von CCC nicht zu unterscheiden. Die angegebenen Werte wurden daher mit Fragezeichen versehen.

*anagyroides*, *L. anagyroides* und *L. Adami* blühen beide in Trauben von 10—20 cm Spindellänge, während *Cytisus purpureus* niemals Trauben erzeugt, seine Blüten sitzen einzeln oder zu mehreren in den Blattachseln.

Im Falle der *Crataegomespili* von Bronvaux bestimmt ebenfalls der Innenpartner, *Crataegus mono-*

*gyna*, die Länge der Blütenstiele und die Bildung entsprechender Blütenstände bei beiden Mischlingen. Der Außenpartner beider Chimären, *Mespilus germanica*, trägt bekanntlich an den Enden der Kurztriebe nur einzelne und ungestielte Blüten.

Wenn also Wuchsformvarianten gärtnerisch und forstwirtschaftlich wichtiger Gehölze und auch krau-

tiger Klonpflanzen als somatische Mutationen entstehen, so muß angenommen werden, daß hier Mutationen in  $L_3$  vorliegen, daß es sich also auch hier um die Entstehung von Periklinalchimären handelt, zumal nicht wenige dieser Varianten dazu neigen, durch sogenannte Rückschläge in einzelnen Zweigen und Ästen zur hochwüchsigen Ausgangsform, die ja in  $L_1$  und  $L_2$  noch vorliegt, zurückzukehren. An anderer Stelle werden Beispiele solcher Varianten und ihres Verhaltens gegeben werden.

Auf welche Weise diese  $L_3$ -Mutationen zustande kommen und welcher Art Abänderung den bewirkten, Jahrzehnte und offenbar auch Jahrhunderte hindurch im wesentlichen unverändert andauernden Zwergwuchs bedingt, darüber ist einstweilen noch nichts bekannt. Möglicherweise könnte eine Analyse der Karyogramme hier weiterführen und gleichzeitig die Frage der gelegentlichen, aber wohl nur teilweisen Normalisierung von  $L_3$  klären.

Eine weitere Schlußfolgerung allgemeiner Art kann aus dem geschilderten Verhalten der „Madame Salleron“ gezogen werden. Treten zwei verschiedene Idiotypen zur Bildung eines geschichteten Sproßscheitels zusammen (sei es durch Ppropfung oder durch Mutation), so besteht grundsätzlich eine Mehrzahl von Anordnungsmöglichkeiten dieser beiden Idiotypen, und von einer dieser möglichen Scheitelkonstitutionen ausgehend, können die anderen entweder sämtlich oder wenigstens teilweise durch die geschilderten Umlagerungen zustandekommen. Das bedeutet, daß bereits eine einzige somatische Mutation innerhalb eines einzigen Sproßscheitels zum Auftreten mehrerer, voneinander einwandfrei unterscheidbarer Varianten führen kann.

Diese Tatsache scheint uns eine recht naheliegende Möglichkeit der Erklärung zu geben für die aus der praktischen Züchtung nicht selten berichteten „gleitenden Abänderungen“ an vegetativ vermehrten Kulturvarietäten. Innerhalb solcher „Familien“ von Knospensports, wie sie in der Folge einzelner Mutationsgeschehnisse jeweils auftreten, lassen sich häufig zwischen der Ausgangsform und einem extrem abgeänderten Typ mehrere verbindende Zwischenformen beobachten, deren Interpretation als verschieden konstituierte periklinalchimäre Typen zwischen zwei Homohistonten recht naheliegt. So kann man beim Studium von Gehölzvarianten neben Rückschlägen zum Ausgangstyp nicht selten mehrere solcher Übergangsformen am gleichen Individuum nebeneinander beobachten. Auch die Tatsache, daß es in den *Crataegomespili* von Bronvaux zwei eindeutig unterscheidbare Zwischenformen periklinalchimärischer Konstitution zwischen Mispel und Weißdorn gibt, daß bei WINKLERS *Solanum*-Chimären sogar vier intermediäre Typen auftreten, die in einer sehr eindrucksvollen Reihe zwischen Tomate und Nachtschatten vermitteln, gehört hierher. Daß es sich aber dabei natürlich nicht um echte gleitende Veränderungen, sondern durchaus um Reihen einzelner diskontinuierlicher Typen handelt, braucht nicht nochmals betont zu werden.

Diese Untersuchungen wurden im Rahmen eines seit 1956 laufenden Forschungsauftrages durchgeführt. Für die Gewährung der Mittel sei dem Zentralen Amt für

Forschung und Technik beim Forschungsrat der Deutschen Demokratischen Republik geziemender Dank ausgesprochen.

## F. Zusammenfassung

1. *Pelargonium zonale* Ait. „Madame Salleron“ ist eine Trichimäre im Sinne KRENKES: in ihrem Sproßscheitel liegen drei voneinander einwandfrei unterscheidbare Idiotypen (A, B und C) vor. Idiotypus A entspricht dem alten englischen *Pelargonium zonale foetherillii*, Idiotypus B entstand um 1855 durch Chlorophyllverlustmutation in  $L_2$  (Auftreten von „Mangle's variegated“ = *P. z. manglesii*), und Idiotypus C entstand durch Mutation in Richtung Zwergwüchsigkeit in  $L_3$  im Jahre 1877 in Melun (Frankreich), womit der trichimäre Status der Sorte „Madame Salleron“ erreicht war, der sich bis heute unverändert erhalten hat.

2. Bei vegetativer Vermehrung und Provokation von Schichtenumlagerungen an den Sproßscheiteln von „Madame Salleron“ gelingt es, eine Reihe einwandfrei voneinander unterscheidbarer und vegetativ konstanter Typen zu gewinnen. Diese neuen „Sorten“ stellen einmal Individualisationen der drei Idiotypen A, B und C dar, zum anderen Teil sind sie Umlagerungsformen, also ebenfalls Periklinalchimären wie „Madame Salleron“, jedoch von anderer Scheitelkonstitution.

3. Der Scheitelbau der Angiospermen bringt es mit sich, daß ein einzelnes Mutationsereignis innerhalb eines solchen Scheitels primär niemals einen homogen abgeänderten Sproß ergibt, sondern stets zur Konstituierung einer Periklinalchimäre führt, die durch Umlagerung bzw. Entmischung eine ganze Reihe verschiedener Sproßvarianten ergeben kann. Sogenannte „gleitende Veränderungen“ innerhalb vegetativ vermehrter Sorten werden auf derartige rein histogenetische Vorgänge zurückgeführt.

4. Treten innerhalb von Klonsorten vegetativ beständige Änderungen der Wuchsform (Zwerg-, Hoch- oder Drehwüchsigkeit) auf, so kann auf Erbänderungen in  $L_3$  geschlossen werden.

5. Am Beispiel des chimärischen *Pelargonium*-Klones „Madame Salleron“ werden Wege und Erfolgsmöglichkeiten einer anatomisch-histogenetisch orientierten Staudenauslese demonstriert.

## Literatur

1. ASSEYeva, T.: Bud mutations in the potato and their chimical nature. J. Gen. 19, 1—26 (1927). —
2. ASSEYeva, T.: Bud mutations in the potato. Bull. Appl. Bot. Gen. Plant Breed. 27, 194—218 (1931). —
3. BATESON, W.: Root cuttings, chimaeras and sports. J. Gen. 6, 75—80 (1916). — 4. BATESON, W.: Root cuttings and chimaeras II. J. Gen. 11, 91—97 (1921). —
5. BATESON, W.: Segregation. J. Gen. 16, 201—236 (1925/26). — 6. BAUR, E.: Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin 1924. — 7. BEIJERINCK, M. W.: Über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *C. Adamii*. Bot. Zeit. 59, 113—118 (1901). — 8. BERGANN, F.: Praktische Konsequenzen der Chimärenforschung für die Pflanzenzüchtung. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ., Leipzig, math.-nat. Reihe, 4, 281—291 (1954). — 9. BERGANN, F.: Einige Konsequenzen der Chimärenforschung für die Pflanzenzüchtung. Z. Pflanzenzüchtung 34, 113—124 (1955). — 10. BERGANN, F.: Untersuchungen an den Blüten und Früchten der *Crataegomespili* und ihrer Eltern. Flora (Jena) 143, 219—268 (1956). — 11. BERGANN, F.: Gelungene experi-

mentelle Entmischungen und Umlagerungen bei bekannten oder vermuteten Periklinalchimären. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **70**, 355—360 (1957). — 12. BERGANN, F.: Die züchterische Auswertung der intraindividuellen (somatischen) Variabilität von Kulturpflanzen durch bewußte Auslösung von Regenerationsvorgängen. Wiss. Z. Päd. Hochsch. Potsdam, **3**, 105—109 (1957). — 13. BERGANN, F.: Die Sproßvariation als anatomisches, histogenetisches und genetisch-züchterisches Problem. (Noch unveröffentlicht). — 14. BUDER, J.: Studien an *Laburnum Adami*. II. Allg. anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Z. Vererbungslehre **15**, 209—284 (1911). — 15. CAPPE, L.: Origine du pelargonium „Madame Salleron“. Jardin, 234—235 (1895). — 16. CHITTENDEN, R. J.: Studies in variegation. J. Gen. **16**, 43—61 (1925). — 17. CHITTENDEN, R. J.: Vegetative segregation. Bibliographia genetica **111**, 357—399 (1927). — 18. DARWIN, Ch.: The Variation of Animals and Plants under Domestication. London 1868. Deutsche Ausgabe Stuttgart 1878. — 19. DERMEN, H.: Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. Amer. J. Bot. **34**, 32—43 (1947). (Weitere Lit. s. BERGANN 1955). — 20. HAGEMANN, A.: Untersuchungen an Blattstecklingen. Gartenbauwiss. **6**, 69—195 (1931). — 21. JONES, W. NEILSON: Plant chimaeras and graft hybrids. London 1934. — 22. JØRGENSEN, C. A., and M. B. CRANE: Formation and morphology of *Solanum* chimaeras. J. Gen. **18**, 247—272 (1927). — 23. KRENKE, N. P.: Wundkompenstation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. Berlin 1933. — 24. KRUMBHOLZ, G.: Untersuchungen über die Schenkung der Oenotherenbastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jen. Z. Naturw. **62**, 187—260 (1925). — 25. KÜMMEL, A.: Über die Funktion der Spaltöffnungen weißunter Blätter. Jahrb. wiss. Bot. **61**, 610—669 (1922). — 26. KÜSTER, E.: Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biol. Zbl. **39**, 212—251 (1919). — 27. KÜSTER, E.: Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Laubgehölze. Mitteil. Dtsch. Dendrolog. Ges. **28**—**55** (1919—1942). — 28. KÜSTER, E.: Beiträge zur Morphologie der panaschierten Gewächse. Biol. Zbl. **54**, 89—95 (1934). — 29. NOACK, K.: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Jahrb. wiss. Bot. **61**, 459—534 (1922). — 30. NOACK, K.: Vererbungs-

versuche mit buntblättrigen Pelargonien. Verhandl. physik.-med. Ges., Würzburg, **49**, 45—93 (1924). — 31. NOACK, K.: Untersuchungen an *Pelargonium zonale* „Freak of Nature“. Z. Botanik **23**, 309—327 (1930). — 32. OEHLKERS, F.: Erblichkeitsforschung an Pflanzen. Wiss. Forschungsberichte, naturwiss. Reihe **18**, Dresden und Leipzig 1927. — 33. REICHARDT, A.: Experimentelle Untersuchungen über den Effekt von Röntgenstrahlen in der vegetativen Vermehrung einer alten Rebsorte. Gartenbauwiss. **2**, 355—413 (1955). — 34. RENNER, O.: Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) **30**, 218—290 (1936a). — 35. RENNER, O.: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschieter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. Flora (Jena) **30**, 454—466 (1936b). — 36. RENNER, O., und M. Voss: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschieter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dracaena*. Flora (Jena) **35**, 356—376 (1942). — 37. RISCHKOW, V.: Die Verbreitung des Chlorophylls und der Peroxydasegehalt der Epidermis buntblättriger Pflanzen. Biol. Zbl. **43**, 501—512 (1927). — 38. ROTI, L.: Untersuchungen über die periklinal bunten Rassen von *Pelargonium zonale*. Z. Vererbungslehre **45**, 125—159 (1927). — 39. SAGAWA, Y., und G. A. L. MEHLQUIST: The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. Amer. J. Bot. **44**, 397—403 (1957). — 40. SATINA, S., A. F. BLAKESLEE and A. G. AVERY: Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploid in periclinal chimaeras. Amer. J. Bot. **27**, 895—905 (1940). — 41. SCHEIBE, A.: Einführung in die Allgemeine Pflanzenzüchtung. Stuttgart 1951. — 42. THIELKE, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschieter Blätter. Planta (Berl.) **36**, 2—33 (1948). — 43. THIELKE, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. Planta (Berl.) **36**, 154—177 (1948). — 44. THIELKE, Ch.: Über die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Gräsern. Planta (Berl.) **39**, 402—430 (1951). — 45. THIELKE, Ch.: Die histologische Struktur des Sproßvergängungskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschieter Formen. Planta (Berl.) **44**, 18—74 (1954). — 46. WINKLER, H.: Chimären und Burdonen. Der Biologe, Heft 9, 279—290 (1935).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Kleinwanzleben  
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Vegetative Zuckerrüben im sechsten Vegetationsjahr

Von PETER CURTH

Mit 2 Abbildungen

In der Regel beenden die Zuckerrüben nach  $1\frac{1}{2}$  Jahren den Lebenszyklus mit der Reifung ihrer Samen, vorausgesetzt, daß sie zwischen den beiden Vegetationsjahren einen durch den natürlichen Winter bewirkten Kältereiz erhalten, der eine unbedingte Voraussetzung für den Übergang in die reproduktive Phase zu Beginn des zweiten Vegetationsjahres darstellt. Bleibt dieser Kältereiz aus, z. B. infolge zu hoher Mietentemperaturen während abnormal warmer Wintermonate, so blühen und fruchten die Zuckerrüben im zweiten Jahre nicht, sie behalten ihre vegetative Gestalt. Derartige Erscheinungen sind sowohl im Freiland als auch bei Gewächshauskulturen sehr häufig beobachtet worden, und man bezeichnet solche Typen allgemein als Trotzer. Noch weit interessanter sind jedoch Beobachtungen, nach denen Rübenpflanzen, die sich bereits im Stadium des Schossens befinden, wieder einen vegetativen Habitus annehmen, wenn sie nämlich Temperaturen von etwa

$+30^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt werden. In letztgenannten Fällen bilden sie sich entweder zu Krautschosser- oder gestielten Rosettentypen um. All diese Erscheinungen geben den Anlaß zu der Fragestellung, welches Alter normalerweise zweijährige Rüben erreichen können, wenn sie dauernd vegetativ gehalten werden. Hierzu wurde folgende Versuchsmethode ausgewählt:

Material: Kleinwanzlebener N; Aussaat im Freiland am 13./14. 5. 1954.

Erste Kältebehandlung im Kühlkeller (Herbst 1954) mit erstem Vernalisationserfolg (Bildung normaler Schosser).

Erste Wärmebehandlung während des Schossens (Frühjahr 1955) mit erstem Devernalisierungserfolg (Bildung gestielter Blattrosetten).

Zweite Kältebehandlung im Kühlkeller (Herbst 1955) ohne zweitem Vernalisationserfolg.

Dritte Kältebehandlung im Kühlkeller (Herbst 1956) mit teilweise zweitem Vernalisationserfolg (Bildung gestielter Blattrosettenschosser).