

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Universität Leipzig.)

Haberlandts *Crataegomespilus*-Studien, ein Beitrag zur Frage der vegetativen Hybridisation.

Von FRIEDRICH BERGANN.

Wenn heute der Begriff der vegetativen Hybridisation, um den es in Deutschland jahrzehntelang praktisch still war, wieder aktuell geworden ist, so vor allem unter dem Einfluß der modernen sowjetischen Biologie. Es ist daher verständlich, daß dieses Problem heute vorwiegend an Hand der uns jetzt zugänglich werdenden sowjetischen Literatur behandelt wird, zumal im deutschen Schrifttum seit HANS WINKLERS Monographie vom Jahre 1912, in der die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten untersucht wurde, nur verschwindend wenig über den Gegenstand veröffentlicht worden ist. Ziemlich einheitlich wurde der ablehnende Standpunkt übernommen, den WINKLER damals präziserte:

„Werfen wir, am Schlusse unserer Erörterungen angelangt, einen kurzen zusammenfassenden Rückblick auf die behandelte Frage, so ergibt sich als Gesamtergebnis die Feststellung, daß bisher kein einziger Fall bekannt geworden ist, der es bewiese oder auch nur wahrscheinlich machte, daß bei der Pfropfsymbiose der eine Partner in seinen spezifischen Eigenschaften durch den Einfluß des anderen selbst oder in seiner Nachkommenschaft auch nur im geringsten verändert wird. Und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß eine solche direkte spezifische Beeinflussung durch die Pfropfung überhaupt nicht erzielbar ist. Mit anderen Worten: Modifikations- oder Beeinflussungs-Pfropfbastarde sind faktisch unmöglich ...“

Auch heute noch ist diese Auffassung in ihren Grundzügen für die Stellung zahlreicher Biologen maßgebend und motiviert das in den letzten Jahrzehnten auffallend geringe Interesse für den Gegenstand. Andererseits liegen aber Ansatzpunkte vor, die es gestatten, sich dem Problemkreis einmal auf einem anderen als dem üblichen Wege zu nähern — nämlich von der Chimärenforschung her. Es soll hier an einige der letzten Arbeiten GOTTLIEB HABERLANDTS, des Altmeisters der physiologischen Pflanzenanatomie, erinnert werden, Veröffentlichungen, die im Zusammenhang mit den schwebenden Fragen von großer Bedeutung erscheinen. HABERLANDT hat diese Untersuchungen als Emeritus in Berlin ausgeführt, die Publikationen sind in den Jahren 1926 bis 1941 erschienen. Diese Arbeiten sind — so scheint es — bei den deutschen Botanikern weniger bekannt geworden, zumal sie nicht in der botanischen Fachpresse, sondern zumeist in den schwerer zugänglichen Berichten der Preußischen Akademie der Wissenschaften veröffentlicht worden sind.

Jene klassischen Pfropfbastarde, die wir jetzt als Chimären bezeichnen, fanden im vergangenen Jahrhundert vor allem unter dem Einflusse DARWINS in einer breiteren Öffentlichkeit starkes Interesse, bei der

offiziellen Wissenschaft hingegen keine glückliche Aufnahme. So wurde Adams Goldregen, der noch näher zu besprechen sein wird, von Autoritäten wie NÄGELI, VÖCHTING (1892) und LOTSY (noch 1906) als gewöhnlicher Kreuzungsmischling angesprochen, obwohl nie eine der zahlreich versuchten Kreuzungen zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*, den beiden „Eltern“ des *Laburnum Adami*, geglückt ist. Der schlechte Bericht des Gärtners ADAM wurde — im Gegensatz zu DARWINS Stellungnahme — ziemlich allgemein als unglaubwürdig abgetan, bis er endlich 1911 durch BUDER seine volle Bestätigung und ADAM damit seine Rehabilitierung fand.

Neben *Laburnum Adami* und den *Bizarrien*, ebenfalls durch Pfropfung entstandene und seit etwa 1640 bekannte Chimären aus Citrone und Orange, wurden am bekanntesten die 1898 zuerst beschriebenen *Crataegomespili* von Bronvaux, mit denen sich auch HABERLANDT in seinen letzten Veröffentlichungen eingehend beschäftigt hat.

Diese Pfropfmischlinge aus Weißdorn, *Crataegus monogyna*, und Mispel, *Mespilus germanica*, entstanden in dem Dardarschen Garten zu Bronvaux bei Metz an einer etwa 100jährigen Mispel, deren Krone auf einem Weißdornstamm saß. An der Verwachsungsstelle waren Ästchen hervorgebrochen, von denen sich zwei als Zwischenformen zwischen Mispel und Weißdorn erwiesen und die überdies noch untereinander verschieden waren. Beide Zweige sind in der Folgezeit durch Pfropfung auf *Crataegus*-Unterlagen viel vermehrt und in zahlreichen botanischen Gärten angepflanzt worden. Die eine Form, *Crataegomespilus Dardari*, ähnelt stark der Mispel, die andere, *Crataegomespilus Asnieresii*, mehr dem Weißdorn. Das sonderbare Verhalten dieser Weißdornmispeln, insbesondere ihre Neigung, in ganzen Zweigen oder gar Ästen zu Weißdorn, Mispel oder der anderen Mischlingsform zurückzuschlagen, ist viel untersucht worden und hat zu einer ganzen *Crataegomespilus*-Forschung geführt, deren wichtigste Ergebnisse hier in Kürze wiedergegeben werden sollen.

Die Aufgabe, Wesen und Zustandekommen dieser auf die Dauer nicht mehr zu negierenden Pfropfbastarde aufzuklären, wurde zuerst erfolgreich von WINKLER in Angriff genommen, dem es 1907 gelang, durch Verpfropfung von Nachtschatten mit Tomate bewußt derartige Mischformen zu erzeugen. Er glaubte zunächst, durch Verschmelzung je zweier artfremder Körperzellen zu einer „Somatozygote“ Analoga zu wirklichen Bastarden, sogenannte Burdonen, erhalten zu haben.

Die Aufklärung über die wirkliche Natur der WINKLERSchen Pfropfbastarde, der sich WINKLER übrigens später anschloß, erfolgte durch ERWIN BAUR. Ausgehend von eigenen Untersuchungen an Weißbrandpelargonien deutete er die Mischlinge WINKLERS ebenso wie die klassischen Pfropfbastarde als Sektorial- bzw. Periklinalchimären. In einer derartigen Chimäre treten nach BAUR die Gewebe zweier verschiedener, nahe verwandter Pflanzen miteinander in engen Kontakt und bauen, in ihrer Spezifität durchaus getrennt und deutlich unterschieden, gemeinsam das neue Individuum auf. Sektorialchimären sind Organismen, deren Vegetationspunkten Sektoren fremder Gewebe beigegeben sind. Daher zeigen sie stets die beiden vereinigten Formen rein und unverändert nebeneinander, wobei allerdings die Trennungslinie auch mitten durch ein Blatt oder ein anderes Organ führen kann. Periklinalchimären sind Formen, bei denen der gesamte Kern des Vegetationskegels, von der einen Komponente gebildet, in einem ein- oder mehrschichtigen Mantel der anderen steckt. Auch Komplikationen dieser einfachsten Anordnungstypen sind denkbar. Wie schon bemerkt, ist es nach BAUR und WINKLER für derartige Doppelgeschöpfe bezeichnend, daß die beiden fremden, aber dennoch zu gemeinsamer Leistung vereinigten Gewebe rein und unverändert nebeneinander existieren.

Diese Chimärentheorie hat sich in der Folge als überaus fruchtbar und klärend erwiesen. Alle Sonderbarkeiten im Verhalten der Pfropfbastarde wurden begrifflich, insbesondere die solange unverständlichen häufigen Rückschläge zu den Ausgangsformen. Wenn also *Laburnum Adami* ein *Laburnum vulgare* ist, das in einer Epidermis von *Cytisus purpureus* steckt, dann wird bei einem Defekt dieser *Purpureus*-Haut der Goldregen zutage treten, an einem Vegetationspunkt beispielsweise als Rückschlag, als Goldregensproß. Kommt es dagegen durch Einziehung tangentialer Zellwände zur Verdoppelung oder Vervielfältigung der *Purpureus*-Epidermis mit anschließender Sproßentwicklung, so gibt es einen Rückschlag zu *Cytisus purpureus*.

Laburnum Adami ist fast steril, die wenigen gewonnenen Samen liefern reine *Laburnum-vulgare*-Pflanzen. Das wird verständlich, wenn man weiß, daß die Sexualzellen der Angiospermen stets von der zweitäußeren Zellschicht des Vegetationskegels stammen. Eine einschichtige Periklinalchimäre muß also in ihrer Deszendenz der Innenkomponente folgen.

Wenn nun *Crataegomespilus Asniervesii* eine Periklinalchimäre mit Mispel-epidermis und innerem Weißdorn-epithel ist, dann müssen durch Selbstung erhaltene *Asniervesii*-Sämlinge sich als Weißdornpflanzen erweisen. Das ist in der Tat der Fall.

Crataegomespilus Dardari, eine Periklinalchimäre, bei der Weißdorn-epithel in einem zweischichtigen Mispelmantel steckt, ist leider völlig steril. An sich müßten ihre aus Selbstbestäubung zu erzielenden Sämlinge reine Mispelpflanzen sein. Diese Sterilität kann, ebenso wie die geschwächte Fertilität bei *Laburnum Adami*, von der Chimärentheorie nicht erklärt werden. Dagegen lassen sich die häufigen Rückschläge in die Stammformen sowie die Umschläge

beider Chimären ineinander, wie eben ausgeführt, in bestechender Weise verständlich machen.

Wenn man ERWIN BAURS Arbeit aus dem Jahre 1910 liest, dann spürt man hinter knappen, lapidaren Sätzen die Freude des Forschers, der eine alte und bedeutsame Frage endgültig entschieden zu haben glaubt. Probleme, die die Forschung Jahrzehnte beschäftigt hatten, schienen tatsächlich gelöst.

Selbstverständlich mußte die Erklärung der sogenannten „Pfropfbastarde im engeren Sinne“ als Chimären auch anatomisch und nach Möglichkeit zytologisch gesichert werden.

BAUR selbst berichtet 1910 über eigene Befunde an den *Crataegomespilus*. 1910 und 1911 veröffentlicht JOHANNES BUDER seine Studien an *Laburnum Adami*, von denen heute noch Abbildungen in den Lehrbüchern gezeigt werden. 1915 bringt der BUDER-Schüler JOHANNES MEYER eine ausführliche Arbeit über die *Crataegomespilus* von Bronvaux heraus, in der die Angaben BAURS in allen Punkten bestätigt und erweitert werden.

Damit könnte nun die Chimärenfrage endgültig gelöst und lehrbuchfähig geworden sein. In Wirklichkeit hat sie aber inzwischen an Problematik eher zugenommen. 1926 veröffentlicht HABERLANDT, damals 72-jährig, seine „Untersuchungen über den Blattbau der *Crataegomespilus* von Bronvaux und ihrer Eltern“, deren Ergebnis „überraschenderweise mit der herrschenden Annahme, die *Crataegomespilus* seien Periklinalchimären, im Widerspruch steht“. HABERLANDT hat in einer Reihe weiterer Arbeiten das Gebiet mit aller Gründlichkeit analysiert, so daß wir keine Veranlassung haben, seine Ergebnisse irgendwie in Zweifel zu ziehen.

Um Klarheit und Überblick über die Frage zu gewinnen, erscheint es zweckmäßig, die Verlautbarungen der einzelnen Forscher zum Problem einander wörtlich gegenüberzustellen. BAUR schrieb 1910:

„Summa summarum steht also mit meiner Deutung, daß die „Pfropfbastarde“ *Laburnum Adami* und die *Crataegomespilus* Periklinalchimären sind, alles in Einklang was man an ihnen hat beobachten können. Alles, was sonst unverständlich und rätselhaft an ihrem Verhalten ist, erklärt sich in der einfachsten Weise ohne jede komplizierte Hypothese“.

Speziell zu den *Crataegomespilus* sagt BAUR in der gleichen Veröffentlichung:

„Bei den Pelargonien ist es leicht, des auffallenden Farbenunterschiedes wegen, an einem Blatt z. B. zu sehen, welche Zellen dem einen, welche dem anderen Komponenten angehören. Bei den ‚Pfropfbastarden‘ ist das nicht so leicht, und vor allem ist es schwer, die Unterschiede im Bild zu demonstrieren, aber immerhin sind die Befunde doch deutlich genug. Zunächst bei *Crataegomespilus Asniervesii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß die Blattepidermis vollkommen derjenigen von *Mespilus* gleicht. Glücklicherweise ist die Blattepidermis von *Crataegus* sehr von der von *Mespilus* verschieden, vor allem sehr verschieden behaart. Das ganze Blattinnere des *Crataegomespilus Asniervesii* ist nicht von dem von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von demjenigen von *Mespilus* verschieden. Ein sicheres Urteil bekommt man natürlich nur, wenn man eine große Zahl von Schnitten vergleicht. Die *Crataegomespilus* sind ja in allen botanischen Gärten zu finden, und es kann jedermann leicht versuchen, sich selber ein Urteil zu bilden. Was für die Anatomie der Blätter gilt, das gilt auch mutatis mutandis für die Frucht, die eine typische

Crataegus-Frucht mit *Mespilus*-Epidermis ist. . . *Crataegomespilus Dardari* ist nach seiner Blattanatomie zu schließen, ein *Crataegus* mit zwei Zellschichten *Mespilus* außen, das ist für mich das Resultat der Vergleichung einer großen Anzahl von Blättern. Damit stimmt auch der Bau der Früchte, deren genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gerade hier ganz klare Resultate geben wird.“

1915 berichtet JOHANNES MEYER über die *Crataegomespili*,

„daß beide Mischlinge Periklinalchimären sind, deren Kernkomponente artreine Zellen von *C. monogyna*, deren Mantelkomponente solche von *M. germanica* enthält.“

Lassen wir nun HABERLANDT zu Worte kommen. 1926 heißt es:

„Das Gesamtergebnis der vorliegenden Untersuchungen läßt sich, soweit es sich um die ermittelten Beobachtungstatsachen handelt, folgendermaßen kurz zusammenfassen: Im anatomischen Bau der Laubblätter der *Crataegomespili* stellen die histologischen Merkmale teils Mittelbildungen zwischen den Merkmalen der beiden Eltern, *Mespilus germanica* und *Crataegus monogyna*, vor, teils mosaikartige Kombinationen der elterlichen Merkmale.“

1927 schreibt HABERLANDT:

„Obwohl die Chimärentheorie in anatomischer Hinsicht nur schwach fundiert ist, so wird sie doch gegenwärtig von der großen Mehrzahl der Forscher — in Deutschland wenigstens — als richtig angenommen. Die experimentelle Herstellung der *Solanum*-Chimären durch H. WINKLER und die Untersuchungen BUDERS über *Laburnum Adami*, das sicher eine Periklinalchimäre ist, haben eine Voreingenommenheit geschaffen, die der unbefangenen kritischen Würdigung der Beobachtungstatsachen nicht förderlich war.“

Es muß übrigens erwähnt werden, daß die Chimärennatur der *Crataegomespili* nicht allein von HABERLANDT angefochten worden ist. Auf seiner Seite stehen der französische Botaniker LUCIEN DANIEL, der zu seinem Urteil auf Grund der Untersuchung zweier 1909 neu entdeckter *Crataegomespili*, *Cr. Bonnierii* und *Cr. Brunii*, gelangte, und der Engländer F. E. WEISS, der übrigens die in Oberflächenansicht gerade bzw. gewellt erscheinenden Seitenwände der Epidermiszellen von *Crataegus* bzw. von *Mespilus* entdeckte und HABERLANDT zu seinen eingehenden Untersuchungen veranlaßte. Das Problem kompliziert sich auch noch in anderer Weise: es sind seit 1900 noch eine Reihe weiterer *Crataegomespili* entdeckt worden. So fand 1935 HJELMQUIST in Lund auf einem *Crataegomespilus Asnieresii* nicht weniger als drei neue Mischlingsformen.

Aber wieder zurück zu HABERLANDT. Er schreibt 1927,

„daß diese Pfropfbastarde, wenn sie auch entwicklungsgeschichtlich bzw. genotypisch Periklinalchimären sein sollten, es phänotypisch bestimmt nicht sind. Die Blattepidermis von *Crataegomespilus Asnieresii* ist nichts weniger als eine reine Mispelhaut. Auch bei *Crataegomespilus Dardari* nicht. Das gilt mutatis mutandis auch für das Blattinnere“.

Es handelt sich hier um eine recht heikle Situation: die Angaben der Forscher stehen einander diametral gegenüber. Besonders beachtlich ist, daß nicht etwa Differenzen zwischen Deutungen und Interpretationen, sondern zwischen rein anatomischen Befunden auftreten. Die Beobachtungstatsachen, die von zwei verschiedenen Parteien am gleichen Objekt ermittelt werden, stimmen nicht überein.

KRENKE, der Moskauer Pflanzenphysiologe, äußert sich 1933 in Hinblick auf diese Differenzen:

„In jedem Falle kann also nur dann das Urteil gefällt werden, daß eine spezifische Beeinflussung des Reises von seiten der Unterlage vorliegt, wenn die Variationsbreite der betreffenden als Reis verwendeten Art oder Varietät vollkommen bekannt ist, und wenn die gefundene Abweichung außerhalb des Bereiches dieser Variationsbreite fällt“.

Diese Forderungen sind in der Tat völlig berechtigt. Aber der Vorwurf, HABERLANDT habe es in diesem Punkte an der nötigen Vorsicht fehlen lassen, trifft nur bedingt auf die später noch zu erörternde Frage der Wellung der Epidermis-Seitenwände zu und gefährdet die Gesamtleistung HABERLANDTS in keiner Weise. HABERLANDT selbst hat 1930 die unvermutete Altersvariabilität von *Crataegus* entdeckt und in seinen weiteren Arbeiten und Schlußfolgerungen berücksichtigt. Der Forderung nach hinreichender Feststellung der Variationsbreite der Chimärenkomponenten hat HABERLANDT u. a. durch Untersuchung des Blattbaues von *Crataegus*- und *Mespilus*-Formen verschiedenster Herkünfte und Standorte, von Sonnen- und Schattenblättern, auch von sexuellen Bastarden zwischen Mispel und Weißdorn weitgehend entsprochen.

Bemerkenswert ist, welche Stellung BAUR gegenüber HABERLANDT bezogen hat. BAUR ist einer direkten Auseinandersetzung aus dem Wege gegangen und hat bis zu seinem Tode 1933 nichts zu der von HABERLANDT aufgerissenen Problematik geäußert. Das gilt in der wissenschaftlichen Publizistik ganz allgemein als Annahme und Bestätigung der zuletzt verlautbarten Meinung, in diesem Falle also der HABERLANDTS. Sonderbar ist allerdings, daß auch in der BAURSchen Vererbungslehre von 1930 die Frage überhaupt nicht berührt wird. HABERLANDT schreibt darüber:

„Es muß befremden, daß BAUR in seiner soeben erschienenen 7.—11. ‚völlig neu bearbeiteten‘ Auflage seiner ‚Einführung in die Vererbungslehre‘ die Ergebnisse meiner Untersuchungen und auch die wichtige Arbeit von F. E. WEISS vollkommen ignoriert. Noch immer heißt es da (S. 297): ‚bei *Crataegomespilus Asnieresii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß die Blattepidermis vollkommen der von *Mespilus* gleicht‘. Ebenso unrichtig ist die nachfolgende Bemerkung: ‚das ganze Blattinnere ist nicht von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von dem von *Mespilus* verschieden‘. Da BAUR meine Arbeiten kennt und im Literaturverzeichnis auch zitiert, ist mir ein solches Verschweigen neuer Tatsachen, die zunächst freilich gegen die Periklinalchimärentheorie zu sprechen schienen, unverständlich.“

Dabei hat sich HABERLANDT in seinen späteren Arbeiten wieder mehr der Chimärentheorie genähert, allerdings unter wesentlicher Abänderung der ursprünglichen Fassung dieser Konzeption. Während er anfangs geneigt schien, einer Burdonentheorie der *Crataegomespili* gegenüber der Chimärentheorie die gleiche Berechtigung zu geben, hat er später letztere vorgezogen. Dabei mußte jedoch eine in unserem Zusammenhang entscheidend wichtige Vorstellung dieser Theorie fallen — die Vorstellung der völlig artrein nebeneinander und miteinander lebenden Zellen der Komponenten.

WINKLER präzierte 1912 folgendermaßen:

„Es erübrigt sich, an dieser Stelle auf die sehr wichtige Tatsache einzugehen, daß die Chimärenpartner ihre spezifische Selbständigkeit vollkommen beibehalten . . .“

Und weiter unten:

„Daß bei der Pfropfsymbiose, und sei sie noch so innig und langdauernd, die Spezifität beider Komponenten durchaus gewahrt bleibt.“

In dieser Form, das möchte hier besonders hervorgehoben werden, bildet ja die Theorie eine der stärksten Stützen für die Ablehnung der Möglichkeit von Beeinflussungspfropfbastarden. Der Gedankengang ist dabei recht einleuchtend. Wenn zwei Symbionten, die Jahrzehnte oder gar Jahrhunderte hindurch im wohl engsten überhaupt denkbaren Kontakt miteinander gestanden haben, nicht die geringste Neigung zeigen, sich einander durch ein- oder wechselseitigen Austausch der Charaktere anzugleichen, wie sollte dann bei den üblichen Pfropfungen ein solcher Einfluß erwartet werden können, und zwar unter Bedingungen, unter denen nur ein unvergleichlich geringerer Kontakt zwischen den Partnern besteht. WINKLER formulierte 1912:

„Den allerschlagendsten Beweis aber dafür, daß selbst bei der denkbar innigsten und sehr lange dauernden Pfropfsymbiose beide Symbionten ihre spezifische Eigenart in jeder Hinsicht beibehalten, sich also gegenseitig absolut nicht spezifisch beeinflussen, liefern uns die Chimären, speziell der *Cytisus Adami* . . . Bekanntlich hat es sich herausgestellt, daß der *Cytisus Adami* eine Periklinalchimäre mit einer Lage *Cytisus purpureus* außen und einem Kern *Cytisus laburnum* ist. . . . Eine innigere Symbiose als sie hier zwischen den Geweben zweier verschiedener Arten realisiert ist, läßt sich kaum vorstellen. Insbesondere befindet sich die eine Epidermislage des *Cytisus purpureus* in vollkommenster ernährungsphysiologischer Abhängigkeit von dem *laburnum*-Gewebe, da sie chlorophyllfrei ist. . . . Trotzdem sind Rückschläge zu *Cytisus laburnum* wie besonders zu *Cytisus purpureus*, wie sie alljährlich ja in großer Zahl noch heute erscheinen, immer vollständig und in jeder Hinsicht artrein. Genau das gleiche gilt von den *Crataegomespilus* und den *Solanum*-Pfropfbastarden, auch bei ihnen sind die Rückschläge zu den Elterarten immer und ausnahmslos, soweit bis jetzt die Beobachtungen reichen, vollkommen artrein. Freilich dauert bei ihnen die Chimärensymbiose noch nicht so lange wie bei dem *Cytisus Adami*, immerhin lange genug, um die Schlußfolgerung zu rechtfertigen, daß, wenn hier sich keine spezifische Beeinflussung der Chimärenpartner zeigt, man eine solche zwischen den Symbionten einer gewöhnlichen Pfropfung erst recht nicht erwarten können.“

Soweit die Argumentation WINKLERS, der die *Crataegomespili* in ihrem Verhalten den übrigen bekannten Chimären gleichstellt. Wird nun aber im Falle der *Crataegomespili* gezeigt, daß es allen bisherigen Vorstellungen zum Trotz doch eine wechselseitige spezifische Beeinflussung der Pfropfpartner gibt, so muß im Prinzip auch die Möglichkeit von Beeinflussungspfropfbastarden oder, wie DANIEL und seine Schüler und die Sowjetbiologen sich ausdrücken, von vegetativen Hybriden zugegeben werden. Damit wird letzten Endes auch eingeräumt, daß Außenfaktoren gegenüber anderslautenden Thesen sehr wohl einen bestimmenden spezifischen Einfluß auf die gern für weitgehend autark gehaltene Zelle ausüben können. Das wiederum bedeutet nichts weniger als eine Gefährdung der Fundamente so einflußreicher Forscher, wie es BAUR und WINKLER sind. Es ist daher nicht verwunderlich, daß WINKLER, obwohl er die *Crataegomespili* selbst nicht untersucht hat, die HABERLANDTSCHE Position entschieden bekämpft. Ihm

mußte an der Integrität der spezifischen Charaktere der Chimärenpartner gelegen sein, nicht nur, um seine 1912 geäußerten Ansichten aufrechterhalten zu können — die gegenseitige Beeinflussung der Partner hätte hätte ihm die Möglichkeit genommen, das Gewebe seiner *Solanum*-Burdonen von dem der reinen *Solanum*-Arten mit Sicherheit zu unterscheiden.

„Wir können Untersuchungen über die Möglichkeit echter Pfropfbastarde erst dann ausführen, wenn wir wissen, inwieweit sich beide Pfropfkomponenten gegenseitig an sich zu beeinflussen vermögen. Wenn durch das Pfropfen an sich schon sehr wesentliche Veränderungen der benutzten Arten möglich wären, so wäre damit natürlich eine sehr erhebliche Fehlerquelle gegeben, die bei den Untersuchungen über Pfropfbastarde auf das genaueste berücksichtigt werden müßte (WINKLER 1912).“

WINKLER greift daher 1934 in die Diskussion ein und versucht hinsichtlich der Frage der Zellwandwelligkeit in den Epidermiszellen zu zeigen,

„daß es nicht nötig ist, bei *Crataegomespilus Asniervesii* eine spezifische Beeinflussung der *Mespilus*-Epidermis durch das *Crataegus*-Mesophyll anzunehmen.“

HABERLANDT nimmt 1934 und 1935 in drei Arbeiten zu diesen Einwänden Stellung und widerlegt die WINKLERSCHEN Gedankengänge:

„Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß der Erklärungsversuch WINKLERS betreffs des Zustandekommens der Geradlinigkeit der Seitenwände der oberseitigen Blattepidermis von *Crataegomespilus Asniervesii* versagt und daß nach wie vor eine spezifische Beeinflussung der *Mespilus*-Epidermis seitens des *Crataegus*-Mesophylls angenommen werden muß. Allein, wenn selbst WINKLER recht behalten hätte, so ist doch nicht zu vergessen, daß sich seine Erklärung nur auf ein einziges Merkmal im Bau von *Cr. Asniervesii* beschränkt. Ich konnte aber in meiner ersten Abhandlung über den Blattbau der *Crataegomespili* zeigen, daß sich diese Pfropfbastarde in bezug auf eine ganze Reihe von histologischen Merkmalen als ‚Mischlinge‘ erweisen.“

HABERLANDT führt hier einige Beispiele an:

„Bei *Crataegus monogyna* treten am Rande der Spaltöffnungsapparate besonders kräftige Kutikularleisten auf (HABERLANDT I, S. 179, Fig. 5). Bei *Crataegomespilus Asniervesii* und *Dardari* findet man zuweilen dieselben Kutikularleisten vor, wenn auch weniger scharf ausgeprägt (S. 181, Fig. 7 F, S. 183, Fig. 9 B). Wie kann dies anders erklärt werden als durch eine spezifische Beeinflussung der *Mespilus*-Haut seitens des *Crataegus*-Mesophylls? Die Haare von *Cr. Asniervesii* verhalten sich in bezug auf Zahl und Verteilung wie die von *Mespilus*, doch sind sie stark verbogen und geschlängelt wie bei *Crataegus* (S. 185). Bei *Cr. Dardari* sind die Haare gleichfalls Mittelbildungen, doch mit starker Annäherung an *Mespilus*. Schließlich soll noch auf den Gefäßbündelverlauf in den Blattstielen der *Crataegomespili* hingewiesen werden, der häufig eine Mittelbildung darstellt und sehr variabel ist.

All dies wird nur verständlich, wenn man eine gegenseitige Beeinflussung beider Partner annimmt.“ (HABERLANDT 1934, S. 188.)

Im Jahre 1935 veröffentlicht WINKLER unter dem charakteristischen Titel „Chimären und Burdonen. Die Lösung des Pfropfbastardproblems.“ ein Sammelreferat, in dem HABERLANDT weder im Text noch im Literaturverzeichnis auch nur genannt wird. Von den *Crataegomespili* wird lediglich angegeben, sie seien „Periklinalchimären (BAUER 1910, MEYER 1915)“. Es zeigt sich, daß WINKLER völlig auf den bereits 1912 eingenommenen Standpunkt verharrt. In Sonderheit ist nach seiner Ansicht der Vegetationspunkt einer Chimäre aus rein artigem Gewebe beider Arten aufgebaut. Weiter heißt es:

„Daß die spezifische Umwandlung eines Pfropfsymbionten durch den andersartigen Partner keine Beobachtungstatsache ist, habe ich (1912) eingehend dargelegt, und es ist seitdem nicht bekannt geworden, was zu einer Änderung des Standpunktes führen müßte, wonach der eine Pfropfpartner durch den Einfluß des anderen artfremden Partners in seinen spezifischen Eigenschaften in keinerlei Weise dauernd verändert wird.“

Auf die wichtige Frage nach der Dauer solcher Veränderungen spezifischer Eigenschaften wird noch zurückzukommen sein. Alles in allem stellt die Chimärentheorie BAURS und WINKLERS eine folgerichtige Fortsetzung der bereits 1892 durch VÖCHTING ausgesprochenen Leugnung der Beeinflussungspfropfbastarde dar. Diese Leugnung ist offensichtlich die grundlegende, die primäre Konzeption, die Vorstellung der artrein zusammenlebenden Chimärenpartner hingegen nur die notwendige Konsequenz dieser Prämisse.

BAUR und WINKLER, das ergibt sich im ganzen, waren jedenfalls gleichermaßen nicht geneigt, die durch Klarheit und Übersichtlichkeit bestechenden, von ihnen in langen Jahren ausgearbeiteten und gestützten Vorstellungen angesichts der HABERLANDT'schen Beobachtungen wieder aufzugeben oder auch nur teilweise zu verändern. WINKLER zumal, der um diese Zeit meinte, mit der endlich gelungenen und bewiesenen Erzeugung eines Burdonen sein Lebenswerk abgerundet und gesichert zu haben, war offensichtlich nicht gewillt, seine grundlegenden Positionen zu revidieren.

Auch RUDLOFF, damals Müncheberg, wird in seinem Sammelreferat von 1931, das offensichtlich von BAUR inspiriert ist, HABERLANDT nicht gerecht, wenn er schreibt:

„Die wichtigsten Untersuchungen über Pfropfbastarde liegen um zwei Jahrzehnte zurück. Die meisten Fragen, welche die Genetik an diesem Problem interessieren, wurden gelöst.“

Wenn es schließlich heißt:

„Der Streit um die Natur der *Crataegomespili* wurde erst kürzlich durch HABERLANDT zugunsten der Periklinalchimärentheorie entschieden“, so wird mit dieser Formulierung HABERLANDT geradezu zum Parteigänger BAURS und WINKLERS gemacht!

Tatsächlich hat HABERLANDT, der sich 1926 und 1927 eine Entscheidung noch versagte, sich 1930 dahin ausgesprochen, daß die *Crataegomespili*, jedenfalls *Cr. Asnieresii*, doch Periklinalchimären seien. Entgegen der Meinung RUDLOFFS hat er damit aber keineswegs einer Periklinalchimärentheorie in der Fassung BAURS und WINKLERS zugestimmt. Um ganz klar zu formulieren: Obwohl die *Crataegomespili* nach Aufbau und Entwicklungsgeschichte offenbar Periklinalchimären sind, zeigen die anatomische Befunde HABERLANDTS, daß, zumindest in diesem Falle, die mit der Theorie eng verbundene Vorstellung von der Integrität der spezifischen Charaktere unhaltbar ist.

Laburnum Adami scheint nach BUDER tatsächlich eine Mantelchimäre zu sein, in der die beiden Gewebe artrein erhalten bleiben, ein Organismus, der also den Vorstellungen BAURS und WINKLERS völlig entspricht. Um so entschiedener muß betont werden, daß die *Crataegomespili* diesen Vorstellungen weitgehend nicht

entsprechen. Wenn wir *Laburnum Adami* oder die WINKLERSchen *Solanum*-Chimären als Prototypen von Periklinalchimären betrachten und dabei Nachdruck auf die Integrität der spezifischen Charaktere legen, dann sind die *Crataegomespili* eben keine Periklinalchimären, sondern möglicherweise Burdonen. Oder aber wir gestehen den Partnern einer solchen Chimäre wechselseitige spezifische Beeinflussbarkeit grundsätzlich zu, dann muß die Theorie in ihrer wesentlichen Grundlage abgeändert und die Lehre von der grundsätzlichen Unmöglichkeit von Beeinflussungspfropfbastarden zu Grabe getragen werden. Eine dritte Möglichkeit ist nicht gegeben.

Es wird in diesem Zusammenhang von Interesse sein zu erfahren, welche Beobachtungen HABERLANDT dazu bestimmten, sich aus seiner zunächst recht vorsichtigen Haltung heraus schließlich für die Chimärennatur der *Crataegomespili* zu entscheiden. Er stellte fest, daß *Asnieresii*-Sämlinge sich hinsichtlich ihrer Blattanatomie im wesentlichen wie *Crataegus*-Sämlinge verhalten. Die überraschende Tatsache, daß die ursprünglich für ein typisches *Mespilus*-Merkmal gehaltene Wellung der Epidermis-Seitenwände auch bei jungen *Crataegus*-Pflanzen auftritt, ist in unserem Zusammenhang ohne Belang, höchstens insofern von Interesse, als WINKLER dieses strittige Merkmal zum Ausgangspunkt seiner Kritik an HABERLANDT nahm. An den Sämlingen machte nun HABERLANDT Beobachtungen, die hier wieder von besonderer Bedeutung sind.

„Von dem soeben erörterten Gesichtspunkt aus ist vielleicht auch eine auffallende Beobachtungstatsache zu betrachten, auf die ich schon früher bei der Untersuchung der Blätter von *Asnieresii*- und *Crataegus*-Sämlingen gestoßen bin (HABERLANDT 1930, S. 391, 392). Beide sind echte *Crataegus-monogyna*-Pflanzen, und doch treten die *Mespilus*-Merkmale, die den Blättern beider Sämlingsarten eigentümlich sind, bei den *Asnieresii*-Sämlingen bedeutend später zurück, die reinen *Crataegus*-Merkmale prägen sich entschieden später aus als bei den *Crataegus*-Sämlingen.“

Wichtig ist noch von HABERLANDTS Befunden, daß auch die Rückschlagszweige an den *Crataegomespili* noch die Merkmale des früheren Partners zeigen. So sind beispielsweise die Spaltöffnungen am *Crataegus*-Rückschlag von *Cr. Asnieresii* im allgemeinen Mittelbildungen zwischen *Crataegus* und *Mespilus*, ähnlich wie bei *Crataegomespilus Asnieresii*. Auch hinsichtlich der Behaarung der Blattes machen sich die *Mespilus*-Merkmale bemerkbar.

Entsprechend kommen an den Blättern der *Dardari*-Rückschläge nach *Mespilus* mehr oder minder abnorm gebaute Spaltöffnungen vor, wie HABERLANDT sie für *Crataegomespilus Dardari* beschrieb und abbildete. Auch in der beschränkten Zahl der Membranleisten an den Polen der Spaltöffnungen sowie an Eigentümlichkeiten der Blattbehaarung zeigt sich der nachwirkende Einfluß der *Crataegus*-Komponente.

Um zusammenzufassen: es sind uns hier aus HABERLANDTS Arbeiten vor allem drei Beobachtungen wichtig:

Erstens die Feststellung einer wechselseitigen spezifischen Beeinflussung der Komponenten in der Chimäre,

zweitens die Feststellung einer nachwirkenden spezifischen Beeinflussung der einen Komponente durch die andere in den Rückschlagszweigen, und

drittens die Feststellung einer nachwirkenden spezifischen Beeinflussung der einen Komponente durch die andere in den Sämlingen von *Crataegomespilus Asmieresi*.

Soweit die rein anatomischen Befunde. Sie scheinen geeignet, die Probleme der Pfropfsymbiosen, deren extremer Spezialfall die Chimäre ist, vor allem die Frage nach der Möglichkeit einer vegetativen Hybridisation in einem neuen Lichte erscheinen zu lassen. Diese Befunde sind bedeutsam als empirische Ausgangspunkte weittragender Überlegungen und Folgerungen. HABERLANDT hat nicht gezögert, seine Beobachtungen in dieser Richtung auszuwerten. Ihm drängte sich die Frage nach der Physiologie der beobachteten Wechselwirkungen auf. Auf welche Weise machen sich die beobachteten Einflüsse des einen Partners auf den anderen geltend, und zwar nicht nur in benachbarten, sondern auch in den örtlich weit entfernten Geweben der Rückschlagszweige, ja sogar über die Eizelle hinweg in der nächsten Generation?

HABERLANDT nimmt an, daß

„artspezifische morphogene Substanzen von den Kernen der einen Komponente ausgeschieden werden, die in die andere Komponente übertreten und hier in Kombination mit den morphogenen Substanzen der Kerne dieser Komponente zur Entstehung von Mittelbildungen führen“.

Er schließt weiter:

„Die Reichweite des Kerneinflusses einer Zelle reicht weit über ihre Grenzen hinaus. Die morphogenen Substanzen, die der Kern ausscheidet, passieren zahlreiche Zellwände und Protoplasten.“ (HABERLANDT 1941).

Wenn diese Vorstellungen im großen und ganzen richtig sind, wobei es gleichgültig ist, ob wir uns hinsichtlich der Vorstellung von der dominierenden Bedeutung des Kernes bei der Produktion der morphogenen Substanzen HABERLANDT anschließen oder nicht, so macht das Auftreten dieser Substanzen in den teilweise sehr umfänglichen Rückschlagszweigen oder gar -ästen eine weitere Annahme notwendig. Da es unwahrscheinlich wäre, die Quelle dieser Stoffe außerhalb des Rückschlagszweiges oder -astes, also im Chimärenteil des Baumes zu suchen, sieht sich HABERLANDT zu der Hypothese veranlaßt, daß sich die morphogenen Substanzen

„nach Art eines Virus fortwährend vermehren und so im ganzen Verzweigungssystem des Rückschlagsastes dauernd wirksam sind (HABERLANDT 1941).“

Mit Hilfe von Stimulantien bewurzelte Rückschlagsstecklinge, deren Austreiben sich verzögerte, konnten von HABERLANDT leider nicht mehr untersucht werden, so daß diese Hypothese experimentell bisher noch nicht überprüft wurde.

Es ist wohl in diesem Zusammenhange nicht nötig, HABERLANDTs Vorstellungen über das Verhältnis der morphogenen Substanzen zu den in den Chromosomen des Kernes lokalisierten Genen im einzelnen zu verfolgen. Ob also

„die Teilchen der morphogenen Substanzen selbst Gene sind, die sich als ‚Mikrogene‘, wie man sie nennen könnte, von den primären Genen der Chromosomen, den ‚Makrogeneren‘, ablösen und in das Cytoplasma einwandern“ (HABERLANDT 1941),

diese Fragen sind im Rahmen unserer Problematik zunächst nebensächlich.

Übrigens hat bereits 1914 ARTHUR MEYER auf Grund der von WINKLER und BUDER gemachten Angaben Vorstellungen über eine „gegenseitige protoplasmatische Beeinflussung der artfremden Zellen“ entwickelt, die denen HABERLANDTs ganz ähnlich sind. MEYER behauptete damals schon eine wechselseitige spezifische Beeinflussung der Komponenten von Pfropfschimären und nahm dabei die Wanderung plasmatischer Elemente an. Auch die Frage einer Vermehrung dieser übergewanderten „Vitüle“ in der artfremden Zelle wird bereits berührt. Diese bemerkenswerte Veröffentlichung hat anscheinend kaum irgendwelches Echo gefunden, auch HABERLANDT ist sie offensichtlich entgangen.

Will man nun die *Crataegomespili* von BRONVAUX genauer charakterisieren, als es vor HABERLANDTs Untersuchungen möglich war, dann wäre folgendes zu sagen:

Ein *Crataegomespilus* ist eine Periklinalchimäre, deren beide Partner, ihrer Herkunft nach *Crataegus-Gewebe* und *Mespilus-Gewebe*, Beeinflussungspfropfbastarde im Sinne WINKLERS sind. Letzteres erweist sich nicht allein bei der anatomischen Analyse, sondern auch noch dann, wenn die Partner, sich aus dem Chimärenverband lösend, als „Rückschläge“ wieder selbständig werden. Das bedeutet: Die *Crataegomespili* sind Periklinalchimären und — in der Terminologie DANIELS und der Sowjetbiologen — vegetative Hybriden zugleich. Über die Erblichkeit der bewirkten Veränderungen oder etwa gar über die Art und Weise ihrer Vererbung darf aus dem Terminus „Bastard“ bzw. „Hybrid“ von vornherein natürlich nichts präjudiziert werden. Weder kann eine direkte, vor allem eine konstante Weitergabe der bewirkten Änderungen im Sinne einer „Vererbung erworbener Eigenschaften“, noch ein Erbgang im Sinne des Mendelismus, etwa eine Aufspaltung, vorausgesetzt werden. Im Gegenteil ist zu erwarten, daß die Deszendenz der erhaltenen Formen nicht im Rahmen der Chromosomenvererbung liegt, sondern eher den Beziehungen folgt, die der sogenannten plasmatischen Vererbung zugrunde liegen. Wer daher, um nicht vorzugreifen, die Ausdrücke Bastard und Hybrid hier lieber vermeiden und auf Verschmelzungsvorgänge von Zellen bzw. Zellkernen beschränkt wissen möchte, wer wegen der Frage der Wirkungskdauer der wechselseitigen Einflüsse besondere terminologische Vorsicht walten lassen will, der möge dem Mentor (Erzieher) MITSCHURINS den Alumnus (Zögling) beigesellen, wobei wahrscheinlich, wie auch bei den *Crataegomespili*, infolge des wohl zumeist auf Wechselseitigkeit beruhenden Verhältnisses der Partner zunächst offenbleiben muß, welcher von beiden Symbionten nun der vorwiegend aktive, der Mentor, welcher der vorwiegend passive, der Alumnus, ist. Immerhin wird diese Unterscheidung einen gewissen praktischen Wert haben können und jeweils vom Erfolg des Eingriffes aus beurteilt werden müssen. Von den beiden Chimärenpartnern *Crataegus* und *Mespilus* scheint jedenfalls *Mespilus* der stärkere zu sein. Wie es kommt, daß manche Gewebe, wie *Laburnum-Gewebe* und *Cytisus-Gewebe* im *Adami*-Verband, auf die wohl unvermeidlich stets ausgetauschten morphogenen Substanzen wechselseitig nicht wahrnehmbar anzusprechen scheinen, darüber ist heute noch keine Aussage möglich. Einige Angaben BUDERS lassen es aber als möglich erscheinen, daß in einer in Aussicht

genommenen Nachuntersuchung des Objektes neue Tatsachen ermittelt werden.

So wenig günstig es für die Entwicklung einer modernen Transplantationsphysiologie wäre, durch Übernahme vorbelasteter oder verbrauchter Begriffe die gegenseitige Verständigung zu erschweren, so unangebracht wäre auch der scholastische Versuch, die Fakten der sogenannten „vegetativen Hybridisation“ definitionsmäßig für unmöglich zu erklären. Tatsachen kann man nicht durch Definitionen aus der Welt schaffen. Im übrigen sollte man in einer Zeit, in der sich in der Genetik große Umwälzungen anbahnen, mit begrifflichen Voraussetzungen vorsichtig sein und die noch zu sammelnden und zu sichtenden Tatsachen nicht zu eng mit überkommenen Vorstellungen verketten wollen.

WINKLER ist in dieser Beziehung in seiner Terminologie nicht immer glücklich gewesen. Insbesondere ist der Terminus Modifikations-Pfropfbastard, wenn er heute überhaupt noch verwendet werden soll, einer begrifflichen Klärung und Detaillierung auf Grundlage der jetzigen Erkenntnisse dringend bedürftig.

Wenn der Bestimmungsbegriff Modifikation von WINKLER im Sinne der Genetik gemeint war, und das anzunehmen ist angesichts des unverkennbaren BAURschen Einflusses auf WINKLER gerade in dieser Frage das Nächstliegende, dann ist er, wenn er die beobachteten oder auch nur behaupteten Erscheinungen in ihrer Gesamtheit wirklich umfassen soll, entschieden zu eng und stellt eine unzulässige Vorausnahme im Sinne einer Einschränkung dar. Der Begriff Beeinflussungspfropfbastard dagegen ist in dieser Hinsicht unverbindlich und läßt alle Möglichkeiten offen. Auch die Frage, was zum Wesen einer spezifischen Beeinflussung gehört, ist von den Autoren jeweils recht verschieden beantwortet worden. Hier muß ebenfalls, um zukünftig Mißverständnisse zu vermeiden, Klarheit geschaffen werden.

Es steht dabei weniger zur Diskussion, ob man die beobachteten Fakten vegetative Hybridisationen nennen soll, oder nicht; daß sie zunächst einmal als Fakten anzuerkennen sind, ist das Wesentliche.

Immerhin dürften an dieser Stelle einige Klarstellungen über letzteren Begriff zweckmäßig sein.

Die Termini „Pfropfbastarde“ und „vegetative Hybridisation“ traten bereits Mitte des vorigen Jahrhunderts auf, als nähere Einsichten in die Befruchtungsverhältnisse der Pflanzen noch fehlten. Sie dienten als rein deskriptive Sammelbezeichnungen für recht verschiedene Erscheinungen und sind damals viel diskutiert worden (vgl. H. LINDEMUTHS „Vegetative Bastarderzeugung durch Impfen“ vom Jahre 1878). FOCKE, der bereits den Begriff „Bastard“ auf geschlechtlich erzeugte Wesen beschränkte, sprach deshalb 1881 von Pflanzen-Mischlingen, um auch die Pfropfbastarde mit in seine Betrachtungen einreihen zu können, wobei er den Ausdruck „Mischling“ wählte, „um damit möglichst allgemein eine Verbindung zwischen zwei normalerweise nicht zusammengehörigen organischen Typen bezeichnen, einerlei, auf welchem Wege eine solche Verbindung entstanden ist“.

Nicht weniger als drei Gruppen von Erscheinungen wurden unter Pfropfbastardierung bzw. vegetativer Hybridisation verstanden: erstens Adventivsprosse aus Pfr opfstellen, die deutlich intermediären Charakter

zeigten und erhalten blieben (wie *Laburnum Adami*, die *Crataegomespili*, *Pyrocodyonien* und *Bizarrien*), zweitens die Erscheinungen der infektiösen Chlorose, die um 1700 zuerst beobachtet und bald darauf beschrieben wurden. „Drittens endlich“, um ERWIN BAUR (1910) zu Worte kommen zu lassen, „gebrauchte man den unklaren Terminus vegetative Bastardierung auch für die oft sehr ausgesprochene formative Beeinflussung, die vielfach zwei zusammengepfropfte Pflanzen aufeinander ausüben. Heute ist man sich aber wohl ganz allgemein klar darüber, daß diese formative Beeinflussung im Grunde genommen nur eine bestimmte Art von Ernährungsmodifikation ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat und die in keiner Weise etwa den modifizierten Pflanzling in seinen erblichen Eigenschaften ändert“.

BAUR bestritt 1910 grundsätzlich die Möglichkeit einer Pfropfbastardierung. Höchstens die noch völlig hypothetischen Burdonen WINKLERS war er geneigt, als Pfropfbastarde gelten zu lassen:

„Man wird wohl gut tun, die Ausdrücke Bastardbildung auf vegetativem Wege, Pfropfbastarde usw. zu kassieren und für wirkliche durch Verschmelzung von vegetativen Zellen entstandene Pfropfbastarde zu reservieren, von denen wir freilich heute noch keinen kennen und die es vielleicht überhaupt nicht gibt“ (BAUR 1910, 1).

In den BAURschen Referaten über WINKLERS Veröffentlichungen aus dem gleichen Jahre tritt der Ausdruck Pfropfbastarde gewissermaßen nur noch in Gänsefüßchen auf. Es heißt dort über WINKLERS *Solanum*-Chimären:

„WINKLER deutet alle diese eigentümlichen Zwischenformen als Pfropfbastarde (Sperrung von BAUR!). Ref. hat schon in dem Referate über WINKLERS frühere Arbeit darauf hingewiesen, daß er den Beweis noch nicht für erbracht hält, daß hier wirklich Pfropfbastarde vorliegen, sondern daß es ihm sehr viel wahrscheinlicher ist, daß hier Periclinalchimären vorliegen, analog den Periclinalchimären von *Pel. zonale*. . . . Den sicheren Beweis dafür, daß Pfropfbastarde vorliegen, könnte WINKLER nur dadurch erbringen, daß er zeigt, daß schon eine einzelne Zelle seiner Pfropfbastarde eine Kombination der beiden Elternarten darstellt.“ . . . „Daß übrigens auch die bisher als ‚Pfropfbastarde‘ gedeuteten *Cytisus Adami*, *Crataegomespilus Dardari* usw. Periclinalchimären zwischen den beiden Stammarten sind, dafür spricht alles.“ . . . „Ganz ähnliche Bedenken gegen die Ansicht WINKLERS, daß in *S. tubingense*, *Darwinianum* usw. Pfropfbastarde vorlägen, wie sie Ref. geäußert hat, spricht in der hier noch zu referierenden Arbeit auch E. STRASBURGER aus“ . . . (Sperrungen sämtlich von BAUR, BAUR 1910, 2).

Da also 1910 für BAUR die gegenseitigen formativen Beeinflussungen der Pfropfpartner nichts mit Bastardierung zu tun haben, die vermeintlichen Pfropfbastarde *Laburnum Adami*, *Crataegomespilus Asneresii*, *Crataegomespilus Dardari* usw. aber sozusagen als bloße Periklinalchimären entlarvt und die WINKLERSchen Burdonen reine Vorstellungsgebilde sind, so ist für BAUR damals durchaus der Standpunkt vertretbar, daß es, sofern nicht doch noch der Nachweis eines wirklichen Burdo erbracht wird, Pfropfbastarde bzw. eine vegetative Hybridisation überhaupt nicht gibt.

Das wäre eine klare terminologische Scheidung gewesen. Leider ist sie nicht allgemein in Aufnahme gekommen, nicht einmal im deutschsprachigen Schrifttum. WINKLER als der Klassiker des Gebietes hat an den alten Bezeichnungen festgehalten und sie damit geradezu unterstrichen und festgelegt. Von ihm stammt, wie allgemein bekannt, die Dreigliederung der Pfropfbastarde in Beeinflussungspfropfbastarde,

Chimären und Burdonen (WINKLER 1912), die er 1935 und auch in seinen späteren Arbeiten unverändert aufrechterhalten hat und die auch in keiner Weise angefochten worden ist.

Ebenso sind in Frankreich LUCIEN DANIEL und seine Schüler trotz BAURS Ausführungen bei ihrer Terminologie verblieben. Gerade das, was für BAUR „nur eine bestimmte Art von Ernährungsmodifikation ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat“, wird von DANIEL bemerkenswerterweise als eine solche bezeichnet:

„Quand ces caractères nouveaux qui apparaissent sur l'une des plantes greffées se trouvent appartenir à son conjoint, l'on est en présence d'un hybride ou d'un métis de greffe.“ (DANIEL, *Les variations spécifiques dans la greffe ou hybridation asexuelle*. 1902. Zitiert nach WINKLER 1912).

Ganz Ähnliches verstanden und verstehen in der Sowjetunion MITSCHURIN und seine Schüler unter vegetativer Hybridisation. Auf alle Fälle, das muß im Interesse der begrifflichen Klärung besonders betont werden, wird dabei an irgendwelche Burdonenbildung nicht gedacht.

Aber auch BAUR selbst hat in späteren Jahren seine Bedenken gegen eine Erweiterung seines engen Bastardbegriffes über die Zellverschmelzung hinaus fallen gelassen und in den folgenden Auflagen seiner Einführung in die experimentelle Vererbungslehre „Pfropfbastarde im engsten Sinne des Wortes“, nämlich Burdonen, von „Pfropfbastarden im engeren Sinne“, den Chimären, unterschieden. Wenn BAUR es auch vermeidet, nun drittens von „Pfropfbastarden im weiteren Sinne“ zu sprechen, so ist doch offensichtlich, daß die von ihm strikt abgelehnte gegenseitige Beeinflussung der Pfropfpartner, eben die „vegetative Hybridisation“ der alten Schule, größtenteils hierher gehört. Diese Gruppe von Erscheinungen tritt, gewissermaßen als logische Kategorie, bei BAUR und WINKLER gleichermaßen auf, wenn schon von beiden die faktische Existenz derartiger Bildungen mit aller Entschiedenheit bestritten wird.

Wichtig ist, daß BAUR die Chimären, die doch mit Bastardierung (im Sinne einer Kernverschmelzung) nicht das geringste zu tun haben, jetzt selbst Pfropfbastarde nennt, sogar Pfropfbastarde im engeren Sinne!

Damit dürften die immer wieder auftauchenden Bedenken gegen die Verwendung des Ausdruckes „vegetative Hybridisation“ zu zerstreuen sein. Wer freilich auch heute noch nur Kernverschmelzungsvorgänge als Bastardierungen angesprochen wissen will, der könnte, angesichts der unverminderten Schwierigkeiten eines wirklich überzeugenden Burdonen-Nachweises, auch heute noch Pfropfbastarde bzw. vegetative Hybriden als nicht nachgewiesen ansehen. Das würde aber, soweit ich sehe, dem international üblichen und von WINKLER und BAUR bestätigten Sprachgebrauch widersprechen.

Man wird daher heute, vor allem dann, wenn man auf eine internationale Diskussion des Problems Wert legt, um die Begriffe „Pfropfbastard“ und „vegetative Hybridisation“ schwerlich herumkommen. Mißverständnisse sind wohl nicht zu befürchten, zumal niemand, der diesen Terminus gebraucht, dabei an Zell- oder Kernverschmelzung denkt. Wenn es den Chimären recht ist, Bastarde genannt zu werden, dann müßte das auch den spezifischen Beein-

flussungen, sofern sie als solche nachgewiesen werden, billig sein. Von vegetativen Mischlingen im Sinne FOCKES zu sprechen, würde nur ein zweifelhafter Gewinn sein. Solange also von „vegetativer Hybridisation“ rein deskriptiv im Sinne einer wechselseitigen spezifischen Beeinflussung gesprochen wird, sind irrigere Auffassungen kaum möglich. Selbstverständlich muß angestrebt werden, beobachtete Fakten richtig und möglichst treffend zu bezeichnen. Wäre der Terminus nicht bereits für ganz andere Inhalte vergeben, so könnte man versucht sein, von alternativer „Assimilation“ (Angleichung, Anähnelung) der Pfropfpartner zu sprechen. Aber zunächst ist es wohl sinnvoller, nach weiteren verwandten Tatsachen zu forschen und diese höchst umstrittenen Sachverhalte in jeder Beziehung zu sichern, als, um eine Bemerkung BAURS zu variieren, einen Namen für etwas zu machen, dessen Existenz noch fragwürdig ist.

Um nochmals zu präzisieren:

Unter der einstweiligen Bezeichnung „vegetative Hybridisation“ sind rein deskriptiv Erscheinungen zusammengefaßt worden, die etwas anderes als Modifikationen im üblichen Sinne und dadurch gekennzeichnet sind, daß durch sie die normale modifikative Variationsbreite des einen Pfropfpartners deutlich (d. h. gesichert) sowie spezifisch, und zwar in Richtung auf den anderen Pfropfpartner hin, überschritten wird, die aber ebensowenig mit Mutationen etwas zu tun haben. Daß es tatsächlich so etwas gibt, einen dritten, bisher zumeist geleugneten oder übersehenen Weg bzw. Modus der Variation, das erscheint durch die Arbeiten HABERLANDTS als sichergestellt. —

Die Hypothese HABERLANDTS von der Wanderfähigkeit morphogener Substanzen erinnert übrigens an Gedankenvorgänge, die zuerst 1868 von DARWIN vertreten wurden. Dessen „provisorische Hypothese der Pangenesis“ nahm ebenfalls kleinste Teilchen, die „gemmules“, an, Keimchen, die, vom Orte ihrer Erzeugung ausgehend, den gesamten Organismus durchströmen und als die Vehikel der somatischen Induktion eine Vererbung erworbener Eigenschaften ermöglichen sollten. Auch HABERLANDT muß annehmen,

„daß die morphogenen Substanzen bzw. die Mikrogene weit über die Zellgrenzen hinaus . . . sich im Pflanzenkörper verbreiten (HABERLANDT 1941).“

Die Berührungspunkte dieser Vorstellungen mit den Problemen der Entstehung und Wanderung pflanzlicher Viren sowie mit den Parallelen, die man zwischen Genen und Viren gezogen hat, sind unverkennbar. Damit wachsen die HABERLANDTSchen Untersuchungen in ihrer Bedeutung weit über den eigentlichen Gegenstand hinaus. Was die Problematik der Pfropfbastardforschung anlangt, so wäre in kurzer Zusammenfassung des Wesentlichen zu sagen:

Zweifellos sind die *Crataegomespili*, ungeachtet des unerwarteten Mischcharakters der Partnergewebe, Periklinalchimären und keine Burdonen. Wenn sie aber Periklinalchimären sind, dann kann, auf welche Weise auch immer die wechselseitige spezifische Beeinflussung der Partner erfolgen mag, die zuletzt von WINKLER so nachdrücklich vertretene Lehre von der Unmöglichkeit der Existenz sogenannter Beeinflussungspfropfbastarde nicht länger aufrechterhalten werden. Sie ist durch die von HABERLANDT vorgebrachten Beobachtungstatsachen widerlegt. Neben

der erwiesenen Chimärenbildung und der denkbaren Burdonenentstehung hat die dritte Möglichkeit, die wechselseitige spezifische Beeinflussung der Pfropfpartner, Realität.

Literatur.

1. BAUR, E.: Pfropfbastarde. Biol. Zbl. **30**, 497—514 (1910). — 2. BAUR, E.: Referat über WINKLER, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Z. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre **3**, 111—113 (1910). — 3. BAUR, E.: Einführung in die Vererbungslehre. 1930. — 4. BUDER, J.: Studien an *Laburnum Adami*. I. Die Verteilung der Farbstoffe in den Blütenblättern. Ber. dtsch. bot. Ges. **28**, 188—192 (1910). Studien an *Laburnum Adami*. — 5. BUDER, J.: II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Z. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **5**, 209—284 (1911). — 6. DARWIN, CH.: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsche Ausgabe, Stuttgart 1878. — 7. FOCKE, W. O.: Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin 1881. — 8. GLUSTSCHENKO, I. J.: Die vegetative Hybridisation von Pflanzen. Berlin 1950. — 9. HABERLANDT, G.: Über den Blattbau der *Crataegomespili* von Bronvaux und ihrer Eltern. S.-B. preuß. Akad. Wiss., physik.-math. Kl. **170**—208 (1926). — 10. HABERLANDT, G.: Sind die *Crataegomespili* von Bronvaux Verschmelzungspfropfbastarde oder Periklinalchimären? Biol. Zbl. **47**, 129—151 (1927). — 11. HABERLANDT, G.: Das Wesen der *Crataegomespili*. S.-B. preuß. Akad. Wiss., physik.-math. Kl. **374**—394 (1930). — 12. HABERLANDT, G.: Was sind die *Crataegomespili*? Biol. Zbl. **51**, 253—259 (1931). — 13. HABERLANDT, G.: Zur Physiologie und Pathologie der Spaltöffnungen. II. Mitteilung: Die Spaltöffnungen von Artbastarden. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl.

115—151 (1934). — 14. HABERLANDT, G.: Blattepidermis und Palisadengewebe der *Crataegomespili* und ihrer Eltern. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. **178**—190 (1934). — 15. HABERLANDT, G.: Über die Sonnen- und Schattenblätter der *Crataegomespili* und ihrer Eltern. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. **365**—376 (1934). — 16. HABERLANDT, G.: Über den Blattbau sexueller Bastarde zwischen Mispel und Weißdorn. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. **120**—143 (1935). — 17. HABERLANDT, G.: Beiträge zum *Crataegomespilus*-Problem. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. **480**—499 (1935). — 18. HABERLANDT, G.: Über das Wesen der morphogenen Substanzen. S.-B. preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl. **3**—10 (1941). — 19. HABERLANDT, G.: Erinnerungen, Erkenntnisse und Betrachtungen. Berlin 1933. — 20. HJELMQUIST, H.: Ein paar neue *Crataegomespili*. Hereditas **22**, 376—394 (1937). — 21. KRENKE, N. P.: Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. Deutsche Ausgabe von Busch und Moritz. Berlin 1933. — 22. LINDEMUTH, H.: Vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirtschaftliche Jahrbücher **7**, 887—939 (1878). — 23. MEYER, ARTHUR: Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pfropfbastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 447—456 (1914). — 24. MEYER, JOHANNES: Die *Crataegomespili* von Bronvaux. Z. ind. Abst.- u. Vererbungslehre **13**, 193—233 (1915). — 25. MITSCHURIN, I. W.: Ausgewählte Werke. Moskau 1949. — 26. RUDLOFF, G.: Pfropfbastarde (Sammelreferat). Züchter **3**, 15—28 (1931). — 27. VÖCHTING, H.: Über Transplantation am Pflanzkörper. Tübingen 1892. — 28. WINKLER, H.: Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena 1912. — 29. WINKLER, H.: Über zwei *Solanum*-Chimären mit Burdonenepidermis. Planta **21**, 613—656 (1934). — 30. WINKLER, H.: Chimären und Burdonen. Die Lösung des Pfropfbastardproblems. Der Biologe **279**—290 (1935).

(Zentralforschungsanstalt für Pflanzenzucht Müncheberg/Mark.)

Zwillingauslese als Möglichkeit zur Züchtung von Fremdbefruchtern.

Von KARL ZIMMERMANN.

Mit 2 Textabbildungen.

Die Züchtung der fremdbefruchtenden Kulturarten ist, wenn auch nicht gerade vernachlässigt, so doch bei weitem nicht mit der Intensität betrieben worden, wie diejenige der selbstbefruchtenden Arten. Sie erfordert einen wesentlich größeren Aufwand und die Anwendung umständlicher Verfahren. Die Hybridmaiszüchtung, das Kleinwanzelebener Verfahren zur Züchtung von Zuckerrüben, das Petkuser Schema der Roggenzüchtung, die Pärchenzüchtung bei Futterrüben sind Versuche zur züchterischen Bearbeitung der Fremdbefruchter, die Teilerfolge gebracht haben. Andere fremdbefruchtende Kulturarten, insbesondere Futterleguminosen (Luzerne, Klee), Gräser, Gemüse u. a. sind heute mehr oder weniger unverändert gegenüber den Wildformen. Eine planmäßige Kombinationszüchtung kann mit diesen Arten mangels der Möglichkeit, zu reinen Linien zu gelangen, nicht betrieben werden. Auch die Heterosiszüchtung, sowie die Mutationszüchtung einschließlich der Polyploidiezüchtung, scheitert teilweise an der Möglichkeit, homozygotes Pflanzenmaterial zu erhalten. Andererseits enthalten die Fremdbefruchter gerade wegen dieser Umstände noch eine erhebliche Leistungsreserve. Warum soll es nicht gelingen, aus dem Roggen die gleiche Leistungsfähigkeit herauszuzüchten, wie sie der Weizen heute aufweist? Zu Beginn der planmäßigen Züchtungsarbeit am Weizen war dessen Ertragsniveau nicht höher als das heutige des Roggens.

Ob bei der Roggenzüchtung in den vergangenen Jahrzehnten überhaupt ein Züchtungsfortschritt erzielt worden ist, kann nur schwer nachgewiesen werden, da Verbesserung der Ackerkultur und Züchtung in der gleichen Richtung liefen. Daß der Züchtungserfolg bei allen Futterpflanzen sehr gering ist, kann leicht dadurch bewiesen werden, daß Wildformen von Gräsern und Leguminosen den Zuchtsorten im Ertrag nicht wesentlich nachstehen.

Im folgenden soll auf eine Möglichkeit hingewiesen werden, der Züchtung von Fremdbefruchtern einen neuen, vielleicht entscheidenden Auftrieb zu geben. TSCHERMAK (1) hat in einer neueren Arbeit über „Reizbefruchtung“ den Anstoß zu einer Reihe von Versuchen gegeben. Er behauptet, durch den Bestäubungsreiz die Auslösung der Zellteilung in der unbefruchteten haploiden Eizelle bewirken zu können. Die Bestäubung erfolgt mit totem Pollen, Talkpuder, Mehl und anderen Stoffen. Die Versuche wurden von ihm an Arten aus zahlreichen Familien, jedoch an einem sehr kleinen, wahrscheinlich zu kleinen Material durchgeführt. In vielen Fällen soll es zum Fruchtansatz gekommen sein. Nachprüfungen an mehreren Stellen haben nicht zu dem gleichen Erfolg geführt. TSCHERMAK sagt, daß die Überführung der Haplophase in die Diplophase automatisch erfolge, was ich für unwahrscheinlich halte. Immerhin ist vom Nestor der Pflanzenzucht ein Weg gewiesen, der für die