

(Sektion für Rebenzucht des Instituts für Pflanzenbau der UdSSR, Leningrad.)

Variabilität und Vererbung des Geschlechts bei der Rebe.

Von

A. M. Negrul.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Februar 1936.)

Die Frage des Geschlechts bei der Rebe hat eine sehr große theoretische und praktische Bedeutung, da mit ihr die Fragen über den Ursprung der kultivierten Reben, über den Artbestand der kultivierten und wilden Formen und die Frage des Ernteertrages der kultivierten Reben verbunden sind.

Wie bei allen Pflanzen, wird das Geschlecht der Rebe bestimmt durch die Form der Blüten und das Funktionieren der männlichen und weiblichen Gametophyten. Der Form der Blüte nach zeichnen sich die Arten und Varietäten der Rebe durch eine ziemlich große Variabilität aus; dieselbe äußert sich in der Struktur der Blüte. Im vorliegenden Artikel werden wir solche Merkmale, wie die Form des Fruchtknotens, Färbung und Form der Nektarien, Form der Narbe usw. nicht besprechen; diese Merkmale haben eine gewisse Bedeutung für die Ampelographie, stehen aber in keinerlei Zusammenhang mit der Bestimmung des Geschlechts.

Die bekannten Blütentypen der Gattung *Vitis* teilen wir in 3 Kategorien ein: 1. gewöhnliche Typen; 2. seltene und 3. anomale Typen (Abb. 1—18).

Alle wildwachsenden *Vitis*-Arten sind getrennt geschlechtlich und zweihäusig. Die einen Individuen besitzen nur männliche Blüten, in den anderen funktionieren nur weibliche Blüten. Unter den wilden Arten sind nur wenige hermaphrodite Formen bekannt. Über die Blütenform der Rebe im amerikanischen Formenbildungszentrum gibt es ziemlich viele Angaben.

Stout (1921) schreibt: „It appears that wild species of American grapes consist only of staminate plants and imperfect hermaphrodites except perhaps for rather rare cases when individuals are found bearing some or even all perfect flowers.“

Bei Dorsey (1914) finden wir folgende Beschreibung: „In the wild the grape is dioecious, and fertile pollen borne by the pistillate flower with reflected stamens is rare if it occurs at all.“

Bailey untersuchte sämtliche amerikanische Rebenarten. Er kommt zu dem Schluß, daß „the perfect hermaphrodite flowers (with long erect stamens) are commonly described in connection with our native grapes. I have not seen them in any species in the wild although hundreds of clusters have been examined with the exception of a *V. Californica* from Oregon.“

Die Angaben von Bailey sind einem Briefe Wellingtons entnommen, welcher im östlichen Massachusetts 65 Dickichte der wilden *V. Labrusca* untersucht hat. Darunter waren 36 Dickichte mit männlichen (♂) und 29 mit funktionell weiblichen (♀) Blüten.

Thomas Walter (1788) beobachtet bei den Reben in Karolina ♂ und ♀ Blüten und stellt diese Pflanzen zur Klasse der *Dioecia*. Michaux (1803) setzt Zweihäusigkeit aller Rebenformen voraus. William Bartram (1804) behauptet, daß alle Rebenformen, welche er in den Vereinigten Staaten beobachten konnte, polygam sind, d. h. die einen Individuen hermaphroditische Blüten (*pentandria monogynia*) und die anderen männliche besitzen.

De Candolle (1824) teilt die Reben in 2 Gruppen ein: in hermaphroditische Arten der Alten Welt und zweihäusige polygame Arten der Neuen Welt.

Somit sehen wir, daß nach der Ansicht sämtlicher Autoren die wildwachsenden amerikanischen Reben zweihäusig sind. Dieses wird auch durch einige experimentelle Daten bestätigt. So z. B. säte Ziegler (1921) in Deutschland Samen von *V. riparia* aus und erhielt 56 ♂ und 59 ♀ Pflanzen (135 blühen überhaupt nicht). Bei Kreuzung der Sorte Flowers (*V. rotundifolia*) ♀ mit der wilden *V. rotundifolia* ♂ erhielt Stuckey (1919) 41 ♀ und 45 ♂ Sämlinge und in einer zweiten ebensolchen Kombination 9 ♀ und 7 ♂ usw. Nur Reimer (1910) gibt an, daß er im Walde eine *V. rotundifolia*-Pflanze mit ♀-Blüten gefunden habe. Diese Pflanze wurde „Hope“ benannt und von Detjen (1917) für Kreuzungszwecke ausgenutzt.

Die in Amerika kultivierten Formen besitzen funktionell ♀ und ♀ Blüten. Munson (1909) setzt voraus, daß man die Entwicklung von ♀ Blüten bei *Vitis* durch „Kultur und Stimulation“ fördern kann. Diese Ansicht teilen eine Reihe Autoren, welche voraussetzen, daß die ♀ kultivierte Form von *V. silvestris* sich aus der ♂ Form entwickelt hat. Jedoch ist diese Ansicht nicht bestätigt worden, da die Form von Blüte jedenfalls nicht so variabel ist, als daß sie unter Einwirkung der Kultur variieren könnten. Die Hauptrolle gehört hier der natürlichen Zuchtwahl, jedoch bleibt die Frage über den Ursprung der ♀ Formen offen, wenn unter den wilden Formen nur ♀ oder ♂ existieren.

Die Hauptmenge der amerikanischen kultivierten Sorten stellt entweder reine *V. vinifera* (Kalifornien) oder deren Bastarde (östliche

Staaten) dar. Ihre ♀ Natur ist verständlich, da sie von *V. vinifera* abstammen. Jedoch existieren einige Sorten, wie z. B. Concord, Wyoming, Norton, Worden, welche reine amerikanische Arten oder deren Bastarde darstellen und trotzdem ♀ Blüten besitzen. Auch hier, ebenso wie in den oben angeführten Fällen von *V. californica* und *V. rotundifolia* stellt die ♀ Form ein Rätsel dar.

Die asiatischen Arten *V. amurensis*, *V. Coignetiae* u. a., welche wildwachsend in Ostasien, China, Manschurei und Japan angetroffen werden, sind zweihäusig (Viala 1910, Tarasoburo Susa 1927). In der mittelasiatischen Abteilung des Institutes für Pflanzenbau Tarnau gibt es Sämlinge aus natürlichen Populationen von *V. amurensis*, unter denen 72 ♀ und 79 ♂ Pflanzen gezählt werden konnten (5 von letzteren hatten schwach entwickelte Fruchtknoten).

Die wildwachsende Rebe *V. vinifera silvestris* Gmel. ist zweihäusig nach den Beobachtungen von Rathay, Gmelin, Döll, Bronner, Portele u. a. Rathay, Baranov (1930) und Sellheim (unveröff.) stellten unter den ♂ Formen der wilden Reben solche mit partiell entwickelten Stempeln fest (ints.). Vielfach wird das Zahlenverhältnis zwischen ♀ und ♂ Formen der wilden Reben mit 1:1 angegeben. Die Zählungen von Zschokke in der bayrischen Pfalz ergaben 37 ♂ und 9 ♀. Auch Borovikov (1935) weist auf den niedrigen Prozent von ♀ Formen bei der Dneprowschen Wildrebe hin. Er erklärt diese Erscheinung durch Vernichtung der fruchttragenden Formen seitens der Bevölkerung. Unter den wilden Dneprowschen Rebendickichten beobachtete Borovikov (1935) auch ♀ Formen (die Natur dieser Rebe ist ungewiß, vielleicht handelt es sich um verwilderte Formen).

Die wilden Reben der Vorgebirge von Thian-Schan, Darvaz und Tadzhikistan besitzen hermaphroditische und weibliche Blüten (Baranov 1927, 1930). Dieser Autor betrachtet die aufgefundenen Reben als verwilderte *V. vinifera* ssp. *sativa* De Candolle. Popov M. betrachtet sie als wilde *V. vinifera* ssp. *spontanea* Pop.

Die wildwachsenden Reben vom Kopetdag besitzen ♀, ♂ und ♀ Blüten. Die Zählungen von Frolova in den Gebirgsklüften ergaben 885 ♂, 482 ♀ und 1365 ♀ Reben. Somit ergaben die ♂ und ♀ Samen in bezug auf die ♀ das Verhältnis 1:1. Diese Formen betrachten Popov, Baranov, Negrul und Frolova (unveröff.) als natürliche Bastarde von *V. vinifera* ssp. *sativa* De Candolle und ssp. *Silvestris* Gmel.

Unter den kaukasischen wilden Reben wiegen ♂ und ♀ vor, aber es werden auch hermaphroditische angetroffen, welche entweder durch Verwilderung oder durch natürliche Bastardierung von wilden und kultivierten Formen entstehen (Bachmeier, unveröff.).

Die kultivierten Formen von *V. vinifera* ssp. *sativa* De Candolle besitzen ♀ und funktionell ♀ Blüten.

Somit sehen wir, daß als Grundformen der Blüte bei allen Arten der Gattung *Vitis* die männlichen, funktionell weiblichen und hermaphroditischen betrachtet werden können.

Auf Grund zahlreicher Literaturangaben können folgende Eigenschaften dieser Blütentypen als sicher gelten:

Funktionell weiblicher Blütentypus.

Es existieren Stempel und Staubgefäße, jedoch sind letztere nach unten gekrümmt (Abb. 1 u. 4). Der Pollen hat eine dreieckige Gestalt, besitzt keine Poren, keimt nicht auf künstlichen Nährmedien und ist befruchtungsunfähig.

Die cytologische Untersuchung der Entwicklung von männlichen Geschlechtszellen bei einer Reihe funktionell weiblicher Sorten zeigte das Vorhandensein organisatorischer Ursachen für die Pollensterilität (Dorsey 1917, Ivanova-Paroijskaya 1930). Die Reduktionsteilung und Tetradenbildung geht regelmäßig vor sich, jedoch degenerieren der generative und der vegetative Kern bei der Mikrosporenteilung. Der weibliche Gametophyt dieser Sorten funktioniert gewöhnlich normal. Diese Beobachtungen bestätigten sich an über 100 weiblichen Sorten, jedoch einige Sorten gaben auch bei Selbstbestäubung keimfähige Samen. Darauf weisen Prinz (1925), Steingruber (1927) u. a. hin. Romanova im Jahre 1934 fand in Magaratsch 7 solcher Sorten. Es ist ferner gezeigt worden, daß der Pollen weiblicher Sorten bei Kreuzung derselben mit anderen Sorten auch keimfähige Samen ergeben kann (Prinz 1925, Dalmaso 1934). Jedoch, wie der Autor des vorliegenden Artikels bereits gezeigt hat (Negrul 1933), kann die Bildung von Samen bei Selbstbestäubung nicht nur durch Pollenfertilität erklärt werden, da auch Fälle apomiktischer Entwicklung möglich sind. Andererseits existiert die Arbeit von Wanner (1934), welcher auch Fälle von Pollenwachstum in künstlichem Milieu bei funktionell weiblichen Sorten beobachtet hat.

In seltenen Fällen, besonders bei Bastardformen bieten Blüte und Pollen kein klares morphologisches Bild: die Staubgefäße sind nicht genug oder spiralig gekrümmt (Abb. 1, 4 u. 7), die Pollenkörner sind teils dreieckig, teils unbestimmter Form oder fäßchenartig. Solche Formen können nur schwer zu einem bestimmten Geschlecht zugerechnet werden. Jedoch beobachteten wir in diesem Jahr unter den 300 Bastarden nur 4—5 Sämlinge mit solchen Abweichungen.

Hermaphroditische Blüte.

Die hermaphroditische Blüte der Rebe (Abb. 2 u. 5) unterscheidet sich von der funktionell weiblichen durch gerade aufrecht stehende Staubgefäße und durch länglichen fäßchenförmigen porigen fertilen Pollen. Pollensterilität, welche bei diesen Sorten in dem einen oder

anderen Grade vorhanden sein kann, trägt einen fakultativen Charakter. Der weibliche Gametophyt funktioniert gewöhnlich normal. Eine Ausnahme bilden samenlose Sorten.

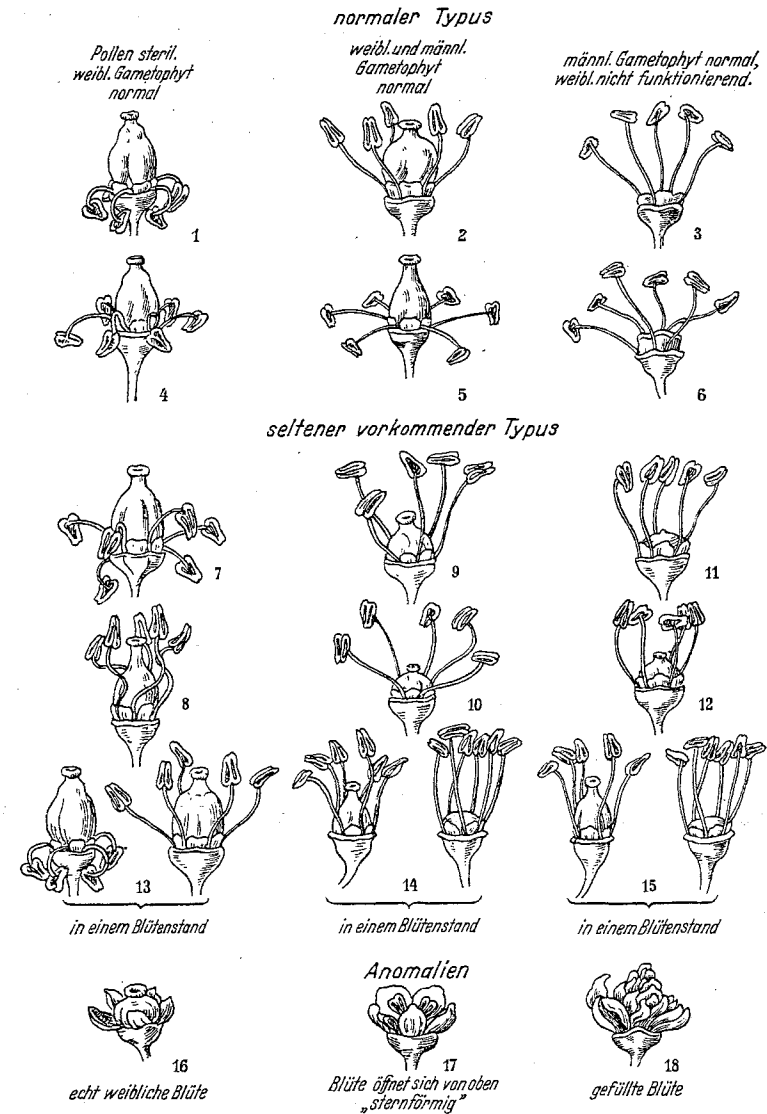


Abb. 1—18. Variabilität der Blütenform bei der Rebe (Gruppenvariabilität).

Die männlichen Formen.

Die männlichen Formen (Abb. 3 u. 6) unterscheiden sich von den funktionell weiblichen und hermaphroditischen durch eine große Anzahl Blütenstände und Blüten in denselben. Die männlichen Blüten besitzen gerade Staubgefäße, fäßchenförmigen fertilen Pollen und nicht ausgebildete Fruchtknoten.

Die embryologische Untersuchung der männlichen Blütenformen (Dorsey 1912, Baranov und Raykova 1928) zeigte bei denselben (sogar bei Fehlen von Griffel und Fruchtknoten) den Beginn von Samenknochenentwicklung und manchmal sogar die Bildung vom Embryosack. In Abhängigkeit von der Entwicklung des Fruchtknotens wird die Entwicklung der Samenknoche in dem einen oder anderen Stadium aufgehalten. In einigen intersexuellen Formen degeneriert der fertige Eiapparat. Dies gestattet die Schlußfolgerung, daß die männliche Rebenblüte, ebenso wie die weibliche, männliche und weibliche Elemente besitzt, wobei aber nur der männliche Gametophyt funktioniert.

Somit gibt es bei der Rebe keine abgegrenzte morphologische oder physiologische Geschlechtstrennung, und jedes Geschlecht trägt in sich die Anlagen des anderen Geschlechts. Die von uns gewonnenen Daten sprechen für eine große Nähe der männlichen und hermaphroditischen Blüten. Bei manchen männlichen Rebenformen trifft man (wenn auch selten) in einem Blütenstande männliche, hermaphroditische Blüten (Abb. 11, 12 u. 15) und alle Übergangsformen zwischen ihnen (ints.), wobei unter besonders günstigen Bedingungen einige Eizellen nicht degenerieren und Befruchtung und Beerenbildung erfolgen kann. Diese Formen gelten gewöhnlich für männlich, entwickeln aber in gewissen Jahren Früchte.

Bei der wilden Rebe in Kopetdag wurde Fruchtbildung auf männlichen Formen von Baranov und Raykova (1930) beobachtet. Dorsey (1912) teilt mit, daß McWhite einen männlichen Busch von *V. riparia* × *V. Labrusca* besaß, welcher im Verlauf der letzten 30 Jahre 2mal Trauben entwickelte. Ähnliche Fälle sind bei den Sorten *V. cordifolia* × *V. riparia*, *V. riparia* × *V. rupestris*, 101—14 u. a. von Millardet (1892), Booth (1902), Munson (1899) u. a. beobachtet worden.

Bei den Bastarden *V. solonis* × *V. riparia* und *Duchess* × *Seibel* (2) beobachtete Stout (1921) ♂ und ♀ Blüten in derselben Pflanze. Der zweite Bastard entwickelte Beeren von verschiedenen Dimensionen, wobei ein Teil derselben samenlos war.

Viala und Millardet haben darauf hingewiesen, daß ♂, ♀ und intersexuelle Formen innerhalb desselben Blütenstandes auch bei den wilden Arten *V. riparia* und *V. rupestris* beobachtet werden können. Dasselbe beobachtete Rathay (1893) bei *V. riparia* und *V. aestivalis* und Sellheim bei der wilden Rebe der Krim. Autor beobachtete ♂ und ♀ Blüten

innerhalb eines Blütenstandes von *V. Pagnucii* in Odessa und intersexuelle Blütentypen bei 5 Sämlingen von *V. amurensis* in Mittelasien. Jedoch gibt es nicht nur bei männlichen Formen Übergänge zu hermaphroditischen, sondern auch bei ♀ Formen trifft man, wenn auch selten, Übergänge zur männlichen Form (Abb. 9, 10 u. 14). So beobachtet Mach (1888) bei den Sorten *Caberné Fran*, *Cadarca* und *Hars Levelû* innerhalb eines Blütenstandes unter ♀ auch einzelne ♂ Blüten. Die Existenz von ♂ Übergangsformen bei ♀ Sorten beobachtete Merzhanian (1919) beim Bastard *Mourvèdre* × *rupestris* 1202, *Bolgarev* (1928) bei den Sorten Runder Muskat und *Lacrima dolce*, *Tupikov* (1930) bei *Caberné franc*. 1934 beobachtete der Verf. in Magaratsch (Krim) alle Übergänge zur männlichen Blüte bei der Sorte *Zante rot*, desgleichen *Bytschkova* bei einem Sämling *Nimrang* × *Saperavi* (in Tarnau, Mittelasien) und *Mirzoyan* beim Bastard *Caberné* × *Saperavi* (Magaratsch). Bei *Viala* (1910) finden wir einen Hinweis, daß die spanischen Rebenzüchter eine Form von *V. vinifera* mit männlichen Blüten gezüchtet haben (padre). *Viala* setzt voraus, daß es sich um eine Knospenmutation handelt. Bei *Rathay* finden wir eine Angabe, daß ein gewisser *Kolbruner* eine Variation des Roten Veltliners mit männlichen Blüten aufgefunden habe.

Alle diese Angaben sprechen dafür, daß *V. vinifera* männliche Blütenformen entwickeln kann. Konstant tritt diese Eigenschaft nur bei einigen Sorten auf, welche sich durch besonders leichte Modifizierbarkeit in der Blütenform auszeichnen. Letztere ist einigen Sorten und Bastarden eigen, bleibt konstant bei vegetativer Vermehrung und ist augenscheinlich erblich bedingt.

Die Frage, ob bei den Reben ähnliche Übergangsformen vom hermaphroditischen zum funktionell weiblichen Typus existieren, bleibt offen. Oberlin (1899), Couderc und Rathay (1893) verneinen diese Frage, ebenso wie die Existenz von Pflanzen mit ♀ und ♂ Blüten in demselben Blütenstande. Gard (1913) setzt voraus, daß die Elemente der ♂ Blüte mehr variabel sind, als die ♀ Elemente. Derselben Ansicht sind auch Baranov und Ivanova-Parojskaya (1930).

Es gibt aber auch einen entgegengesetzten Standpunkt: Pautynsky (1903) behauptet, daß unter Einwirkung von Propfung ♂ Sorten ♀ werden können. Viala soll in Amerika Rebensträucher mit ♀ und ♂ Blüten an derselben Pflanze gesehen haben. Morio behauptet, daß die Blütenformen im hohen Grade von der Nahrung abhängig und überhaupt sehr variabel sind usw. Jedoch haben sich alle diese Behauptungen in bezug auf ♀ Blüte nicht bestätigt. Wir haben bereits hingewiesen (Negrul 1934), daß es keinen einzigen sicher bewiesenen Fall von Vorhandensein innerhalb eines Blütenstandes ♀ und ♂ und ♀ und ♂ Blüte existiert.

Die den morphologischen Merkmalen nach (ungenügende Krümmung der Staubgefäße usw.) als Übergangsformen betrachteten Blüten müssen in bezug auf ihren Pollen geprüft werden. In einigen Fällen wird die Frage durch die dreieckige oder fäßchenförmige Form des Pollens entschieden werden können. Es ist sehr wahrscheinlich, daß zu den Übergangsformen die Pflanzen mit spiralförmigen Staubgefäßen und normalen Pollen (Abb. 8) zugerechnet werden müssen, wie z. B. die von Stout (1921) beschriebenen Bastarde F_2 Salem \times Worden, 34 Sämlinge Winchell \times Diamond und die Inzuchtsämlinge der Sorte Janesville.

Bedingungsweise können als Übergangsformen die ♀ Sorten betrachtet werden, bei denen ein Teil des Pollens fertil ist.

Alle diese zweifellosen oder strittigen Fälle von Intersexualität (laut Stout 1921) stellen bei der Rebe jedenfalls eine ungewöhnliche Erscheinung dar; jedoch sind sie von großem theoretischem Interesse für die Deutung der Geschlechtsvererbung der Rebe.

Außer den obenerwähnten gewöhnlichen oder seltenen Blütenformen, können wir noch eine besondere Form von Anomalien aufstellen. Zu dieser Kategorie gehören echte ♀ Blüten, Blüten, welche sich sternförmig öffnen und gefüllte Blüten.

Die echt ♀ Blüte (Abb. 16) besitzt gar keine Staubgefäße (extremer Fall von Geschlechtsdimorphismus) und ist nur bei der Sorte Mourvèdre festgestellt. Ein solcher Fall wurde von Tupikov (1927) beschrieben und von Baranov (1927) embryologisch untersucht. Diese Blütenart, welche sich durch Öffnen der Blumenkrone von oben (sternförmig), durch einen 5—6fächrigen Fruchtknoten auszeichnet, veranlaßt die ♀ Sorte Mourvèdre in eine andere Gattung oder sogar Unterfamilie zu stellen. Es unterliegt aber gar keinem Zweifel, daß diese Form eine regressive Knospenmutation der gewöhnlichen ♂ Sorte Mourvèdre darstellt. Als Beweis dient die völlige Identität dieser Sorten nach allen ihren Merkmalen, ausgenommen Blüte und Frucht. Die von Tupikov erhaltenen Bastarde zwischen diesen Formen erwiesen sich alle als ♂.

Eine weitere Anomalie stellt die Sternenform der Blüte dar (Abb. 17); sie entsteht, wenn die Blütenkrone sich von oben öffnet. Solche Blüten entstehen auch manchmal infolge von Modifikation von normalen Blüten, z. B. bei den Sorten Terret (Frankreich), Laska (St. Michaelis), bei wilden Varietäten von *V. riparia* usw. Manchmal ist solch eine Blütenform allen Pflanzen des betreffenden Klons eigen und vererbt sich vegetativ, z. B. der von Lazarevsky (1927) in Magaratsch abgesonderte Klon der ungarischen Sorte Furmint usw. Dieser Blütentypus ist anderen Gattungen der Familie *Vitaceae* eigen. Ihr Auftreten in der Gattung *Vitis* kann man als Rückschlag zu den ursprünglichen Formen betrachten.

Zu weiteren Anomalien der Rebenblüten muß die Bildung doppelter Blumenkronen (*chloranthie*) und Aszidienbildungen gerechnet werden (Abb. 18). Erstere wurden beobachtet bei den Sorten Laska, Clairette, Gamays u. a. Bei der Sorte Gamays hat Pulliat diese Form durch vegetative Vermehrung fixiert. Augenscheinlich stellen auch diese letzteren Knospenmutationen dar, welche durch vegetative Vermehrung erhalten worden sind.

Alles, was zur Zeit über die Variabilität der Rebenblüte bekannt ist, gestattet die Schlußfolgerung, daß das Geschlecht der Rebe, trotz Fehlen von scharf abgegrenztem Dimorphismus, doch ziemlich konstant — wenigstens bei den gewöhnlichen Formen ist. Bei den Reben beobachtet man keine Modifikationen der Blüten, wie bei Hanf, vielen Cucurbitaceen u. a.; die Rebensorten besitzen eine fest bestimmte Blütenform und die einzelnen, selten vorkommenden Ausnahmen stehen in keinerlei Widerspruch zu dem Obengesagten, da die leichte Modifizierbarkeit in diesen Fällen den Grundtypus nicht verdeckt. Die bestimmte organische Natur des Geschlechts der Rebe wird auch durch ihren Vererbungsmodus bestätigt.

Da in der Literatur keine Übersichten über die Vererbungen des Geschlechts der Rebe existieren, so führen wir hier ein möglichst vollständiges Material an.

Natürliche und künstliche Kreuzung ♀ und ♂ Formen innerhalb wildwachsender Arten (Tab. 1) gibt in der Nachkommenschaft ♀ und ♂ Formen im Verhältnis 1:1. Somit haben wir es hier mit dem gewöhnlichen Typus der Geschlechtsvererbung zu tun.

Tabelle 1. Materialien zur Genetik des Geschlechtes der Reben. Intraspezifische Kreuzungen.

№	♀ × ♂	Anzahl der Sämlinge			Quellen
		♀	♂	♂	
1	<i>V. amurensis</i> Rupr.	72	—	64 + 5 (ints)	Tarnau (Mitt.-Asien)
2	<i>V. vinifera</i> ssp. <i>Silvestris</i> Gmel.	50%	—	50%	Baranov, Borovikov, Engelman u. a.
3	<i>V. riparia</i> Michx.	59	—	56	Ziegler 1921
4	<i>V. rotundifolia</i> Michx.	50	—	52	Stuckey 1919.
	„ „ „	1509	—	1420	Dorsey 1917.
5	<i>V. Labrusca</i> L.	29	—	36	Wellington. (Aus Bailey.)

Bei Kreuzung von Sorten innerhalb von *V. vinifera* sind folgende Kombinationen möglich: 1. die ♀ Sorte wird vom Pollen der ♂ bestäubt und 2. 2 ♂ werden untereinander gekreuzt.

Im ersten Falle (Tab. 3) treten in der Nachkommenschaft ♀ und ♂ Formen im Verhältnis von 1:1¹ auf; im zweiten geben einige Sorten

¹ ♂-Formen benehmen sich in diesem Falle wie ♂.

Tabelle 2. Kreuzung und Selbstbestäubung innerhalb *V. vinifera* L.

Nummer	Benennung der Kreuzungen	Gesamtanzahl der Sämtl.	Anzahl der Sämtlinge			Quellen
			♀	♂	♂	
I.						
1	Gros Guillaume × Black Manukka	9	—	9	—	Snyder 1931
2	Muscat Alexandr × Sultanina	6	—	2	—	„
3	M. Alexandr × Sultanina rosea	11	—	5	—	„
4	M. Alexandr × Damas rosea	21	—	7	—	„
5	Riesling (selbstbest.)	—	—	+	—	Ziegler 1933
6	Riesling × Sylvaner	—	—	+	—	„
7	Sylvaner × Riesling	—	—	+	—	„
8	Riesling × Malingre	—	—	+	—	„
9	Riesling × Sylvaner	—	—	20	—	Müller, Thurgau u. Kobel 1924
10	(Riesling × Sylvaner) × Riesling	—	—	6	—	desgl.
11	Riesling × Gutedel	—	—	15	—	desgl.
12	Riesling × Traminer	67	—	38	—	Ziegler u. Morio 1927
13	Traminer × Riesling	29	—	18	—	desgl.
14	Riesling × Sylvaner	91	—	36	—	desgl.
15	Sylvaner × Riesling	233	—	67	—	desgl.
16	Traminer × Sylvaner	41	—	23	—	desgl.
17	Sylvaner × Traminer	27	—	8	—	desgl.
Im ganzen				254		
II.						
1	Sylvaner (selbstbest.)	—	26	180	—	Ziegler 1933
2	Riesling × Sylvaner F_2	—	6	16	—	Müller, Thurgau, Kobel 1924
3	Goldriesling × Sylvaner	—	1	4	—	desgl.
4	Sylvaner × Gutedel	—	2	10	—	desgl.
5	Rauschling × Gutedel	—	1	7	—	desgl.
6	Trollinger × Burgunder	—	4	12	—	desgl.
7	Burgunder × Laska	—	7	18	—	desgl.
8	Trollinger × Laska	—	4	14	—	desgl.
9	Laska (selbstbest.)	—	1	4	—	desgl.
10	M. Alexandr × Black Manukka	54	6	15	—	Snyder 1931
11	M. Alexandr × Ponatiri	33	6	16	—	„
12	M. Alexandr × Alicante Bouchet	27	2	12	—	„
13	M. Alexandr × Grand noire	17	1	9	—	„
14	M. Alexandr × Malaga	37	4	16	—	„
15	Olivette bl. × Olivette noire	41	1	8	—	„
16	Cabernet × Saperavi	21	3	9	—	Krim
17	Muscat Alexandr × Kischmischw.	62	17	32	—	Tarnau (Mitelasien)
18	Rka-Ziteli (Inzucht)	7	2	5	—	desgl.
19	Hussaine (Inzucht)	—	4	10	—	—
Im ganzen			92	397		

nur ♀ Nachkommen (Tab. 2 I), andere geben ♀ und ♀ Nachkommen im Verhältnis 3:1 (Tab. 2 II). Das Fehlen von ♂ Formen bei Kreuzung kultivierter Sorten von *V. vinifera* beobachteten ebenfalls *Viala* (1910) und *Cuderc* (laut *Viala*).

Tabelle 3. Kreuzungen innerhalb von *V. vinifera*.

Nummer	Bastarde ♀ × ♂	Gesamtanzahl d. Pflanzen	Anzahl der Sämtlinge			Quellen
			♀	♂	♂	
1	Nimrang × Hussaine	130	34	30	—	Tarnau (Mitelasien)
2	Nimrang × Saperavi	51	21	30	—	desgl.
3	Nimrang × Kischmisch	95	36	42	—	desgl.
4	Nimrang × Muscat Alex.	94	50	32	—	desgl.
5	Nimrang × Rka-Ziteli	8	3	2	—	desgl.
6	Nimrang × Taifi	15	4	8	—	desgl.
7	Nimrang × Vermentino	192	3	5	—	desgl.
8	Taschly × Chasselas musqué	56	5	8	—	desgl.
9	Tschausch × Alburla	2	2	—	—	Krim
10	Chasselas bican × Muscat Alex.	24	9	7	—	„
Im ganzen			167	164		

Den ersten Versuch der genetischen Deutung des Geschlechts bei der Rebe machte *Valleau* (1916). Er betrachtet das männliche Geschlecht als heterogam. Für das weibliche Geschlecht wird die Formel (nach *Goldschmidt*) FF , für das männliche Geschlecht FM und für die Hermaphroditen $FFM = FH$ gegeben. Warum $FM = H$ — ist unklar. Die möglichen weiteren Kombinationen werden gedeutet als HH -hermaphroditisch, HM -männlich.

Die Hypothese von *Valleau* stimmt mit den Ergebnissen der Untersuchungen der Geschlechtsvererbung innerhalb von Arten überein. Sie ist aber nicht ganz verständlich. Betrachten wir deshalb diese Angaben von einem etwas anderem Gesichtspunkte.

Das Geschlecht der Rebe wird charakterisiert durch eine Gesamtheit morphologischer und physiologischer Merkmale, welche ihrerseits durch eine Gesamtheit von Faktoren bedingt werden. Alle diese Faktoren, welche das Geschlecht der Reben bestimmen, liegen in einem Chromosomenpaar, weswegen die Geschlechtsmerkmale der Rebe gekoppelt vererbt werden. Im weiteren werden wir von Chromosomen sprechen, da wir die Gene der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale nicht kennen; voraussetzend, daß das weibliche Geschlecht die Chromosomen f und f besitzt; dieselben enthalten die Gene, welche die primären Geschlechtsmerkmale bestimmen: Sterilität von Pollen und Fertilität der Eizelle, und ferner die sekundären Merkmale: gekrümmte Staubgefäße, dreieckige Pollenform, Fehlen von Poren.

Das männliche Geschlecht ist heterogametisch und besitzt die Chromosomen F und f . Das Chromosom F trägt dominante Faktoren, welche die primären Merkmale bedingen: einen unausgebildeten weiblichen und einen normal entwickelten männlichen Gametophyt, und ferner sekundäre Merkmale: unausgebildete Fruchtknoten, Fehlen von Griffeln, gerade Staubgefäße, fäßchenförmigen Pollen.

Hermaphroditismus entsteht infolge von Mutationen im Chromosom F , wobei die dominanten Gene, welche das Fehlen von Fruchtknoten und die Sterilität des weiblichen Gametophyten bestimmen, in ihre Allelomorphen übergehen. Solch ein Chromosom bezeichnen wir als F_n . Somit können hermaphroditische Formen durch $F_n f$ und durch $F_n F_n$ bezeichnet werden.

Von dieser Voraussetzung ausgehend, können wir die Geschlechtsverhältnisse innerhalb einer Art durch folgendes Schema darstellen:

1. $\varphi \times \sigma \quad ff \times Ff = 1 \varphi | ff | : 1 \sigma | Ff |$
2. $\varphi \times \sigma \quad ff \times F_n f = 1 \varphi | ff | : 1 \sigma | F_n f |$
3. $\sigma \times \sigma \quad F_n f \times F_n f = 1 \varphi | ff | : 3 \sigma | F_n f, F_n F_n |$
4. $\sigma \times \sigma \quad F_n F_n \times F_n F_n = \sigma | F_n F_n |$

Das völlige Übereinstimmen theoretischer und faktischer Daten bestätigt die Heterogametie des männlichen und hermaphroditischen Geschlechts und die dominante Natur der Faktoren im Chromosom F .

Illustrieren wir nun unsere Auffassung durch eine Reihe konkreter Beispiele:

Die Sorte Riesling (σ) gibt bei Selbstbestäubung nur hermaphroditische Formen (s. Tab. 2 I); folglich muß sie als $F_n F_n$ bezeichnet werden. Die Sorte Sylvaner (σ) spaltet auf in 1 (φ) : 3 (σ); also ist sie $F_n f$. Alle F_1 -Bastarde der Sorte Riesling sind hermaphroditische Formen (vgl. Tab. 2—6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15). Die Rückkreuzung (Riesling \times Sylvaner) \times Riesling gibt, wie erwartet, nur hermaphroditische Formen (10). In F_2 Riesling \times Sylvaner erhielten wir 1 (weiblich) : 3 (hermaphroditisch), was auch mit den vorausgesetzten Formeln ($F_n F_n \times F_n f = F_n F_n + F_n f$) übereinstimmt. Selbstbestäubung von $F_n f$ gibt Spaltung in F_2 . Zu der Formel $F_n F_n$ gehören augenscheinlich die Sorten Riesling, Traminer, Black Manukka u. a. Die Formel $F_n f$ besitzen Gutedel, Laska, Burgunder, Portugieser, Sylvaner, Muscat Alexandr u. a.

Betrachten wir nun, wie sich das Geschlecht bei interspezifischen Rebenarten vererbt. Bei Kreuzung hermaphroditischer Formen mit männlichen können 2 Fälle vorausgesetzt werden.

1. $F_n F_n \times Ff = 1 F_n F | \sigma | + 1 F_n f | \sigma |$
2. $F_n f \times Ff = ff | \varphi | + F_n f | \sigma | + Ff | \sigma | + F_n F (\sigma)$.

Die neue Form $F_n F$ muß infolge der Dominanz der Faktoren im Chromosom F männlich sein. Die faktischen Ergebnisse (Tab. 4)

Tabelle 4. Interspezifische Kreuzungen σ und σ .

Einfache und dreifache Bastarde $\varphi \times \sigma$	Gesamtanzahl d. Pflanzen	Anzahl der Sämlinge			Quellen
		φ	σ	σ	
Riesling \times Sylvaner \times Aramon \times rup. G. I	—	—	5	9	Müller, Turgau u. Kobel 1924
Burgunder \times Aramon \times rup. G. I	—	—	7	7	desgl.
Riesling \times Sylvaner \times riparia \times rup. II A	—	—	1	4	desgl.
Riesling \times riparia \times rupestr. II-A	—	—	2	2	desgl.
Sylvaner \times riparia \times rupestr. II-A	—	—	0	3	desgl.
Burgunder \times rupestris du Lot	—	—	8	6	desgl.
Riesling \times Aramon rupestr. G. I	298	—	64	119	Ziegler u. Morio 1929
Riesling \times Aramon rupestr. G. 2	473	2	235	203	desgl.
Sylvaner \times Aramon rupestr. G. 2	255	1	55	108	desgl.
Plavay \times riparia \times rupestr. 101-14	—	—	1	3	Negrul (unveröff.) Odessa
Plavay \times Aramon \times rupestr. G. 1	—	—	3	4	desgl.
Sereksiya \times Aramon \times rupestr. G. 1	—	—	2	2	Odessa 1930
Sereksiya \times riparia	—	—	1	2	"
Koptschak \times rupestris du Lot	—	—	18	40	"
Plavay \times rupestris du Lot	—	1	3	12	"
Alimtschak \times ripar. \times rupestr. 101-14	—	—	9	25 + 3 (ints)	"
Blauer Burgunder \times riparia \times Berland 420-A	—	41	—	29 + 11 (ints)	Kobel 1933
Riesling \times Sylvaner \times riparia \times Berland 157-11	—	62	—	46 + 40 (ints)	"
Riesling \times Sylvaner \times riparia \times Berland 34-2	—	6	—	3	"
595 Oberlin \times Wa 11-47 (ints)	—	50	—	38 + 15 (ints)	"
595 Oberlin \times Wa 1-102 σ	—	42	—	18 + 15	"
H_2 (V. rotundif. \times V. Munson.) V. \times V. 28 K ₂ B ₂ (V. Munson.)	—	—	1	2	Dearing 1917

bestätigen das Vorhandensein von 2 Spaltungstypen: bei den einen Bastarden spalten nur σ und σ Formen heraus; bei den anderen erscheinen auch φ . Die faktischen Zahlen stimmen in einigen Kombinationen nicht mit den theoretisch erwarteten überein. Es spalten zu viel σ und zu wenig φ heraus. Außerdem treten zu viele intersexuelle Formen auf (Viala 1910, Kobel 1933).

Bei Kreuzungen von *V. rupestris* (σ Blüten) \times *V. vinifera* (σ Blüten) entstehen in F_1 Sämlinge mit φ und σ Blüten ($ff \times F_n f = F_n f + ff$): es fehlen die σ Blüten (Viala 1910).

Bei Kreuzung der hermaphroditischen Formen untereinander (Rückkreuzung oder Selbstbestäubung von F_2) müssen nach unserer Voraussetzung entweder nur hermaphroditische Formen ($F_n F_n \times F_n F_n$) oder 3 (σ): 1 (φ), d. h. $F_n f \times F_n f$ auftreten. Eine Reihe Kombinationen (vgl. Tab. 5) zeigt eine gute Übereinstimmung der empirischen und theoretischen Daten, aber in einigen Kombinationen spalten unerwarteterweise männliche Formen heraus.

Tabelle 5. Interspezifische Kreuzungen $\sigma \times \sigma$.

Nummer	Kreuzungen und Selbstbestäubungen der σ -Formen.	Gesamtanzahl d. Pflanzen	Anzahl der Sämlinge			Quellen
			φ	σ	σ	
1	Riesling \times Mourvèdre \times rup. 1202	182	—	127	—	Ziegler u. Morio 1927
2	Sylvaner \times Mourvèdre \times rup. 1202	381	23	128	—	Morio 1929
	Desgl.	—	33	178	1	„
3	Sylvaner \times rupestris Terras 20.	58	1	8	1	„
4	595 u. 605 Oberlin \times Bl. Burgund.	—	1	10	—	Kobel, 1933
5	595 u. 605 Oberlin \times Riesling \times Sylvaner	—	7	17	—	„
6	595 Oberlin \times Rauschling	—	3	10	—	„
7	595 Oberlin (Selbstbestäubung)	—	17	62	—	„
8	1604 Oberlin („)	—	1	9	—	„
9	605 Oberlin („)	—	2	7	—	„
10	595 Oberlin \times 605 Oberlin.	—	7	21	—	„
11	595 Oberlin \times 604	—	5	9	—	„
12	595 Oberlin \times Wa 1—101	—	21	49	—	„
13	Wa 11—67 \times 595 Oberlin	—	8	18	—	„
14	Couderc 141—51 (Selbstbest.)	—	4	5	—	Negrul(unveröff.) Odessa
15	Seibel 1000 (Selbstbestäubung)	—	3	9	—	desgl.
16	Mourvèdre \times rupestr. 1202 (Sbst.)	—	16	62	—	desgl.
17	Chasselas rose \times rupestr. 4401 (S.)	—	41	114	6	desgl.
18	Oberlin 595 (Selbstbest.)	—	3	31	29	desgl.
19	„ 605 („)	—	—	8	1	desgl.
20	„ 604 („)	—	2	46	16	desgl.

Wie ist diese Erscheinung zu deuten? Entweder muß in solchem Falle, trotz der Anwesenheit des Chromosoms $F_n f$ das Geschlecht durch die Autosomen des interspezifischen Bastards beeinflußt werden, oder aber muß vorausgesetzt werden, daß interspezifische Bastardierung die Mutabilität der Gene erhöht ($F_n \rightarrow F$). Beides ist wahrscheinlich, da ja Fälle von Bestimmung des Geschlechts durch zahlreiche Gene, welche teilweise in den Autosomen liegen, bekannt sind (Dobzhansky und Schultz 1931, Winge 1934). Außerdem sind Fälle von Erhöhung der Mutabilität bei interspezifischen Bastarden festgestellt (Belgowsky 1934). Daß es sich hier um irgendwelche Änderungen im Chromosom $F \rightleftharpoons F_n$ handelt, wird auch durch andere Tatsachen bestätigt. Oben haben wir die Frage über Entstehung hermaphroditischer Formen

und zweigeschlechtlicher amerikanischer Arten offen gelassen. Kehren wir nun zu dieser Erscheinung zurück.

Auf Grund des Obengesagten können wir voraussetzen, daß die hermaphroditischen Formen aus männlichen durch Einwirkung interspezifischer Bastardierung ($F \rightarrow F_n$) entstehen. Die intersexuellen Formen, welche desgleichen oft bei interspezifischen Bastarden auftreten, kann man als Kleinmutationen betrachten, welche in den Genen entstehen, welche die Größe des Fruchtknotens und den Grad der Entwicklung der Samenknope bestimmen ($F \rightarrow F_1, F_2, F_3 \dots F_n$).

Sehr interessant ist der Fall von experimentell erhaltenen hermaphroditischen Blütenformen in der Untergattung *Muscadinia*, welcher unsere Ansicht völlig bestätigt.

Dearing (1917) kreuzte die Sorte Iden (*V. rotundifolia*), welche weibliche Blüten besitzt, mit der wilden *V. Munsoniana* (mit nur männlichen Blüten); dabei erhielt er außer vielen weiblichen und männlichen Sämlingen 1 hermaphroditisches Individuum (H_1). Ein zweiter solcher Sämling (H_2) spaltete heraus in der Kreuzung Scuppernong (*V. rotundifolia*) \times Waldrebe σ . Diese Sämlinge, ebenso wie die wilde Form Hope (Detjen 17) erwiesen sich hermaphroditisch ($F_n f$). Bei ihrer Bestäubung mit Pollen von männlichen Formen (d. h. $F_n f \times F f$) gaben sie σ , φ und σ Formen, wurden dagegen mit ihrem Pollen φ Formen bestäubt ($f f \times F_n f$), so entstanden φ und σ Formen im Verhältnis 1:1 (ungew.), aber manchmal erschienen unerwarteterweise auch σ Formen (Tab. 6). Einige Pflanzen variierten in bezug auf Blüten (ints).

Tabelle 6. Vererbung des Geschlechts bei einigen Bastarden *V. rotundifolia* \times *V. Munsoniana*.

Nummer	Kreuzungen $\sigma \times \sigma$	Anzahl der Sämlinge			Quellen
		φ	σ	σ	
1	James (<i>V. rotundifolia</i>) \times H_2 (<i>V. rotundifolia</i> \times <i>V. Munsoniana</i>)	11	10	—	Dearing 1917
2	Scuppernong (<i>V. rotundifolia</i>) \times H_2	4	4	—	—
3	Thomas (<i>V. rotundifolia</i>) \times H_2	5	4	—	—
4	Eden (<i>V. rotundifolia</i>) \times H_2	4	14	1	—
5	Flowers (<i>V. rotundifolia</i>) \times H_2	4	5	1	—
6	V. 16 R. 6 B. 2 (<i>V. Munsoniana</i>) \times H_2	7	14	—	—
7	V. 8 R. 3 B. 3 (<i>V. Munsoniana</i>) \times H_2	1	1	—	—
8	Scuppernong \times Hope	361	348	—	Detjen 1917
9	Thomas \times Hope	228	197	—	„
10	James \times Hope	74	79	—	„
11	Flowers \times Hope	53	39	—	„
	$\sigma \times \sigma$	752	715	2	
12	H_2 (<i>V. rotundifolia</i> \times <i>V. Munsoniana</i>) \times V. 28 R. 2 B. 2 (<i>V. Munsoniana</i>)	—	1	2	Dearing 1917
13	Hope \times σ (?)	21	31	21	Detjen 1917

Also ist in der Gattung *Muscadinia*, die vor kurzem ausschließlich durch ♀ (*ff*) und ♂ (*Ff*) Formen vertreten war, eine große Anzahl ♀ (*F_nf*) und intersexueller Formen gewonnen wurden. Wie in den obengenannten Fällen, kann man auch hier den Übergang *Ff* → *F_nf* durch Mutation erklären oder durch Einwirkung einer gewissen Kombination von autosomalen Genen.

Um die Richtigkeit unserer Voraussetzung zu prüfen, muß aber noch eine Reihe spezieller Versuche durchgeführt werden.

Auf Grund aller Angaben über Variabilität und Vererbung des Geschlechts bei der Rebe können die unten folgenden Schlußfolgerungen aufgestellt werden:

1. Bei Entwicklung des Geschlechts bei Reben tritt kein extremer Dimorphismus auf. Jede Geschlechtsform trägt die Analogen des entgegengesetzten Geschlechtes in sich (mit Ausnahme des echt weiblichen).

2. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtsformen, welche primäre und sekundäre Merkmale betreffen, sind genetischer Natur und modifizieren bei den meisten Formen in geringem Maße.

3. Bei intraspezifischen Kreuzungen sind alle diese Unterschiede durch einige Gene bedingt, welche in einem Paar Geschlechtschromosomen gekoppelt liegen; infolgedessen geht die Vererbung des Geschlechts nach einem relativ einfachen Schema vor sich.

4. Im Zusammenhang damit vererben sich nach einem einfachen Schema: die Pollensterilität der Reben (infolge von Degeneration der vegetativen und generativen Kerne in den Mikrosporen) und die Sterilität des weiblichen Gametophyten; also kann für die Rebe die Existenz von Genen für Degeneration der Kerne in den Mikrosporen und für Degeneration des Eiapparates ähnlich den Genen für Reduktionsteilung, welche von *Sapéhin, L* (1931) aufgefunden worden sind, als bewiesen gelten.

5. Das männliche Geschlecht der Rebe ist heterogametisch.

6. In dem Chromosom *F*, welches dominante Geschlechtsgene enthält, sind Mutationen in Richtung der Entwicklung von Fruchtknoten häufig („Kleinmutationen“). Infolgedessen entwickelten sich Intersexe. Erreicht der Fruchtknoten normale Dimensionen, wobei keine Degeneration vom Eiapparat vor sich geht, so wird die Blüte hermaphroditisch (*F_nf*). Also ist der Unterschied zwischen männlichen und hermaphroditischen Formen genetischer Natur. Diese Auffassung erklärt die Entstehung hermaphroditischer Formen und die obenerwähnte Nähe zwischen letzteren und männlichen Formen. In einigen interspezifischen Kombinationen stimmt der Modus der Geschlechtsvererbung mit den angeführten Schemata nicht überein. Die Ursachen sind noch nicht aufgeklärt.

8. Die erhaltenen Daten gestatten die Schlußfolgerung, daß alle Arten der Gattung *Vitis* zweihäusig sind. Die hermaphroditische Blütenform ist in dieser Gattung aus der männlichen Form entstanden. Die große Anzahl von Sorten mit hermaphroditischen Blüten erklärt sich durch künstliche Auslese und durch Entstehung einer großen Anzahl von Sorten aus Samen hermaphroditischer Sorten.

9. Da die männlichen und weiblichen Sorten einen geringen wirtschaftlichen Wert besitzen, so muß man bei Kreuzung innerhalb von *V. vinifera* und bei interspezifischen Kreuzungen von den Sorten der Formel *F_nF_n* ausgehen.

Literaturverzeichnis.

- Baranov, P.* (1927), Arb. d. Ak-kaväkschen Versuchsst. für Irrig., Lief. 4 — Ber. dtsh. bot. Ges. **45**, 1. — *Baranov, P.*, u. *J. Raykova* (1929), Bull. of appl. bot., of. gen. and pl. br. 1. — *Bailey, L.* (1934), Gentes Herbarum. 4. The species of Grapes peculiar to North America V. III, F. IV. — *Belgovsky, M. L.* (1934), Ber. Ak. W. USSR. **4**, Nr 1/2, 108—110. — *Bolgarev, P.* (1928), Arb. d. Inst. f. spez. Kult. am Kubaner landw. Inst. **2**, 119—137. — *Boroiskov, G.* u. *V. Zolov* (1935), Wilde Weinreben der Ukraine (im Druck). — *Dalmasso, G.* (1934), Contributo allo studio della biologia florale della vitae. I. Osservazioni e ricerche sull'autogamia ed eterogamia della vitae. Treviso. — *Dearing, Ch.* (1917), J. of Hered. **9**. — *Detjen, L. K.* (1917), N. C. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull. **12**. — *Dobzhansky, F.*, u. *J. Schultze* (1931), Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **14**, 513, 568. — *Dorsey, M.* (1912), Bull. Torrey bot. Club **39**, 2 — Amer. Br. Ass. Rpt. 7/8. — *Gard, M.* (1913), C. r. Soc. Biol. Paris **226**. — *Ivanova-Parovjskaja, M.* (1929/30), Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. 1. — *Kobel, F.* (1933), Landw. Jb. Schweiz H. 2. — *Lazarevsky, M.* (1934), Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. VIII, 2; 213—229. — *Mach* (1888), Tir. Landw. Blatt Nr 1314. — *Merzhanian* (1919), Ber. Odess. Stat. f. Weinbau **1**, Lief. 1. — *Morio* (1929), Mitt. dtsh. Landw. Ges. **33**. — *Müller-Thurgau* u. *E. Kobel* (1924), Landw. Jb. Schweiz. — *Negrul, A. M.* (1930), Züchter **2**, — (1934), Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. VIII, 2. — *Steingruber, P.* (1927), Blütenbiologische Untersuchungen an der Rebe. Babo-Festschrift. — *Stout, A. B.* (1921), New York St. Techn. Bull. **82**, 3—16. — *Stuckey, H. B.* (1919), Georgia Exp. Sta. Bull. **133**. — *Susa, T.* (1927), Mem. Hort. Soc. New York **3**. — *Tupikov, M. A.* (1929/30), Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. Lief. 1. — *Valleau, W.* (1916), Amer. Naturalist **50**. — *Oberlin, Eh.* (1889), Die Geschlechtsverhältnisse der Reben und die Hybridisation. Mainz. — *Pautynsky, M.* (1903), Untersuchung der Form von Blüte, Pollen, und des Pollenwachstums bei verschiedenen Rebensorten. Notizen Kais. Ges. landw. südl. Pfl. — *Prinz, J. I.* (1925), Künstliche Bestäubung der Rebensorte Tavkveri. Mat. über Schäd. Gandzha. — *Rathay, E.* (1888/89), Die Geschlechtsverhältnisse der Reben. Wien: Wilh. Frick. — *Snyder, E.* (1931), Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. **28**. — *Wanner, E.* (1934), Kühn-Arch. **37**. — *Viala, P.*, et *F. Perchontre* (1910), Ampelographie. — *Winge, Ö.* (1934), C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Sér. phys. **21**, 1, 1—50. — *Ziegler, A.*, u. *Morio* (1923), Landw. Jb. f. Bayern H. 2/3. — *Ziegler, A.* (1933), Das Weinland Nr 1.