

La greffe comme facteur de variation des caractères des symbiotes : étude sur la chimère péricleine *Pelargonium zonale* à liséré blanc

Autor(en): **Stroun, M. / Cortési, R.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **68 (1958)**

PDF erstellt am: **16.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-47915>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

La greffe comme facteur de variation des caractères des symbiotes

Etude sur la chimère péricline *Pelargonium zonale* à liséré blanc

Par M. Stroun et R. Cortési

Institut de Botanique, Université de Genève

Manuscrit reçu le 21 avril 1958

Hybridation végétative

Les travaux de Lyssenko (19) et de son école, (Bazavlouk 3; Glavinic 11, 12; Glouchtchenko 13, 14, 15) sur l'hybridation végétative des végétaux posent à nouveau le problème de l'influence du soma sur les caractères héréditaires.

Aussi nous semble-t-il important de réexaminer aujourd'hui la question des chimères. En effet, c'est sur ce matériel que Winkler (27, 28) a montré que deux tissus provenant de deux races différentes et réunis dans une même plante conservent leurs caractères morphologiques et physiologiques propres. Chaque symbiote transmet ses caractères à sa descendance sans subir l'influence de son voisin.

Sur la base de ces résultats, de nombreux auteurs (Darlington 9; Guilliermond 17; Guyénot 18, etc.), admettant «que des races ou des espèces différentes peuvent être réunies, enchevêtrées l'une dans l'autre, donner ainsi naissance à une unité morphologique et physiologique, sans rien perdre de leurs attributs spécifiques» (Guyénot 18), concluent que «le fait que des éléments histologiques peuvent conserver leur intégrité génétique, tout en participant à la formation d'un seul organisme, permet, semble-t-il, de mieux comprendre l'indépendance réciproque des gènes, lorsqu'ils se trouvent juxtaposés, d'une façon beaucoup plus intime, dans un même zygote et dans toutes les cellules d'un même individu. Ce sont là des faits qui contribuent à montrer l'extraordinaire stabilité des patrimoines héréditaires et leur faible dépendance vis-à-vis de leur milieu» (Guyénot 18).

Ces observations et conclusions s'opposent à celles d'auteurs plus anciens (Burbank 20; Daniel 7, 8; Mitchourine 22), qui soutenaient «l'existence d'hybrides de greffe qui forment une série parallèle aux hybrides sexuels» (Daniel 8) et indiquaient que «le greffage ébranle parfois la stabilité des symbiotes et devient alors un puissant agent de variation»

(Daniel 8). Ils ajoutaient qu'on peut «greffer des plantes n'ayant pas encore varié, en vue de provoquer l'ébranlement des caractères de l'espèce et de l'amener à l'état d'affolement» (Daniel 8).

But du travail

Dans le cadre des recherches sur l'hybridation végétative qu'a entreprises l'un d'entre nous (Stroun 6, 21, 23, 24, 25), nous nous sommes pro-

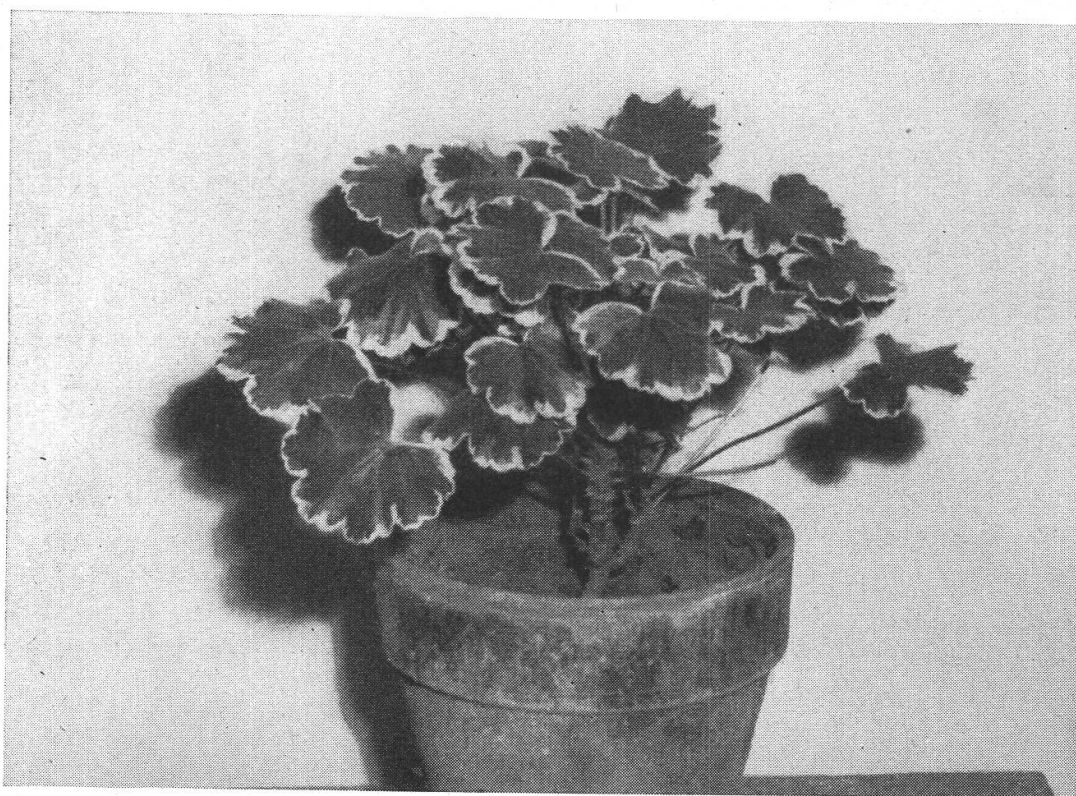


Figure 1
Plante mère

posé d'examiner la variabilité des caractères chez une chimère reproduite par bouture.

Rappelons que la reproduction végétative (bouturage, marcottage, par bourgeons, etc.) est considérée dans la pratique comme la voie conservant avec le maximum d'ampleur les caractères héréditaires d'une plante.

Matériel

Sur les conseils de notre collègue Bazavlouk, nous avons choisi comme matériel d'étude une variété de *Pelargonium zonale* à feuilles à liséré blanc que l'on cultive dans la région de Genève.

Le *Pelargonium zonale* à liséré blanc a été étudié par Baur (1, 2) qui a montré qu'il s'agit d'une chimère péricleine: les deux assises superficielles

de cellules du point végétatif, la couche externe et la couche interne sont constituées, l'une (l'externe), par des cellules possédant des plastes incolores, l'autre (l'interne) par des cellules à chloroplastes. On a ainsi un organisme mixte formé d'une plante verte dans une enveloppe blanche (Bergann 5).

Le *Pelargonium zonale* à feuilles à liséré blanc que nous avons utilisé se présente sous la forme d'un petit buisson plus ou moins globuleux formé d'un grand nombre de pousses assez courtes garnies de nombreuses feuilles. Celles-ci sont vertes avec un bord blanc étroit, leur limbe est plus ou moins largement découpé et la longueur des entre-nœuds oscille entre 0,2 cm et 1 cm (voir figure 1). Très rarement apparaissent des feuilles isolées soit complètement blanches, soit entièrement vertes, soit encore panachées, mais de toute manière leur bourgeon respectif ne se développe jamais. Dans la région de Genève, l'année de leur bouture, ces plantes ne fleurissent jamais.

Technique

Pour favoriser d'une part la séparation des deux symbiotes et d'autre part rompre l'équilibre physiologique type de cette variété en vue de permettre à de nouveaux caractères (s'ils se forment) de s'affirmer, nous avons utilisé une technique de bouturage un peu spéciale: Les plantes mères¹ ont été coupées en petits morceaux de 2 à 3 cm après avoir été privées de toutes leurs feuilles. Ces boutures ont alors été placées horizontalement dans une caissette de sable et à 1 cm de profondeur. Nous avons maintenu une humidité constante et dans ce but nous avons recouvert la caissette d'une plaque de verre afin d'empêcher une trop rapide évaporation. La température de la serre variait entre 15° et 18°. Au cours du mois suivant (janvier 1957) sont apparus les rejetons.

Résultats

A la suite de ce traitement nous avons obtenu, à côté de plantes mères type, un certain nombre de ces rejetons présentant des modifications morphologiques, physiologiques et histologiques importantes par rapport à la souche initiale.

Modifications morphologiques et physiologiques

A *Plante du type mère décrite plus haut*

(les lettres alphabétiques suivantes se rapportant aux rejetons dont les feuilles sont représentées sur la figure 2).

¹ Nous entendons par ce terme ou par celui de plantes types les individus choisis comme base de l'expérience.

B *Plantes à petites feuilles à liséré blanc*

A part la taille *réduite* des feuilles, le comportement de ce rejeton est similaire à celui de la souche initiale.
Cette plante n'a pas fleuri.

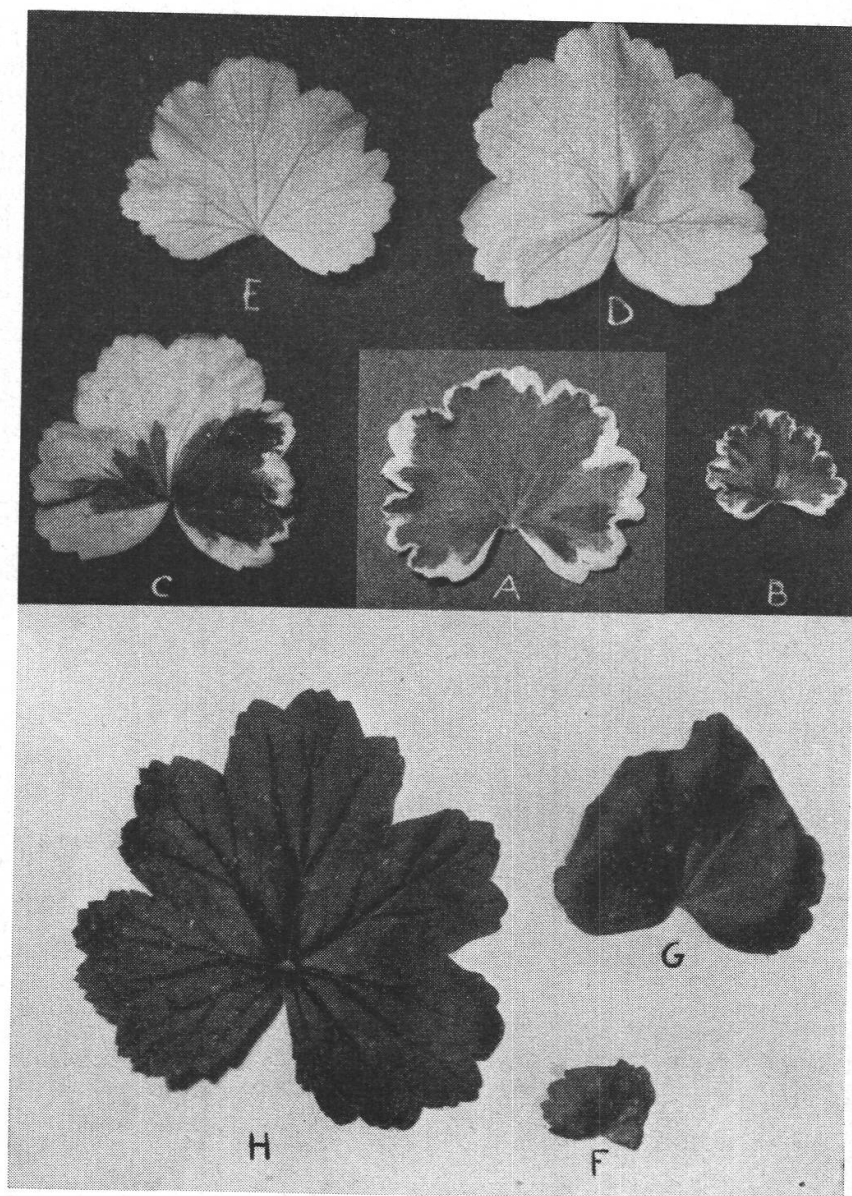


Figure 2

Feuilles de la plante mère et des rejetons

C *Plante à feuilles panachées et légèrement plus grandes*

Sur un rejeton qui, après bouturage, a formé d'abord des feuilles normales sont apparues, dans la suite, des feuilles légèrement plus grandes et panachées:

1. moitié blanches moitié vertes ;
2. blanches avec une partie verte en forme d'éventail allant de l'échancrure du limbe à sa portion marginale ;
3. blanches avec deux taches vertes, l'une sur la moitié gauche et l'autre sur la moitié droite du limbe.

Nous avons alors supprimé la pousse à feuille normale et depuis ce moment ne se sont développées sur la plante que des feuilles panachées et de taille plus grande (voir figure 3).

Cette plante n'a pas fleuri.

D *Plante à grandes feuilles blanches avec une petite tache verte au centre du limbe*

Sur un rejeton à feuilles à liséré blanc normal, mais de taille plus

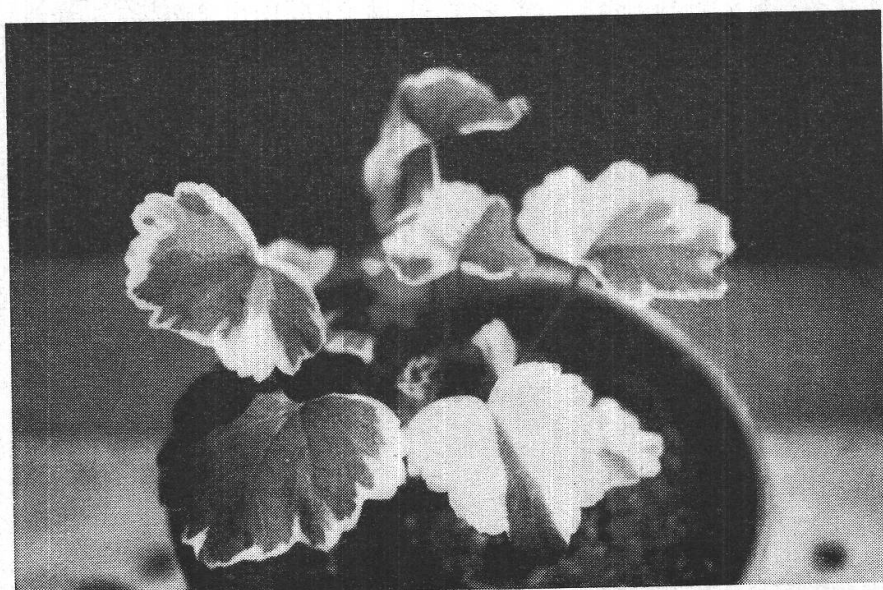


Figure 3
Plante à feuilles panachées

grande que celles de la plante type, sont apparues des pousses à grandes feuilles blanches avec une petite tache verte au centre du limbe (voir figure 4).

Cette plante n'a pas fleuri.

E *Plante à feuilles complètement blanches et de taille normale*

Plusieurs rejetons ont donné des feuilles complètement blanches, sans aucune tache (voir figure 5).

Ces plantes, après apparition de la troisième ou quatrième feuille, ont dégénéré par carence chlorophyllienne.

Sur deux rejetons à feuilles du type mère sont apparues des pousses à feuilles complètement blanches se développant normalement.

Aucune de ces plantes n'a fleuri.

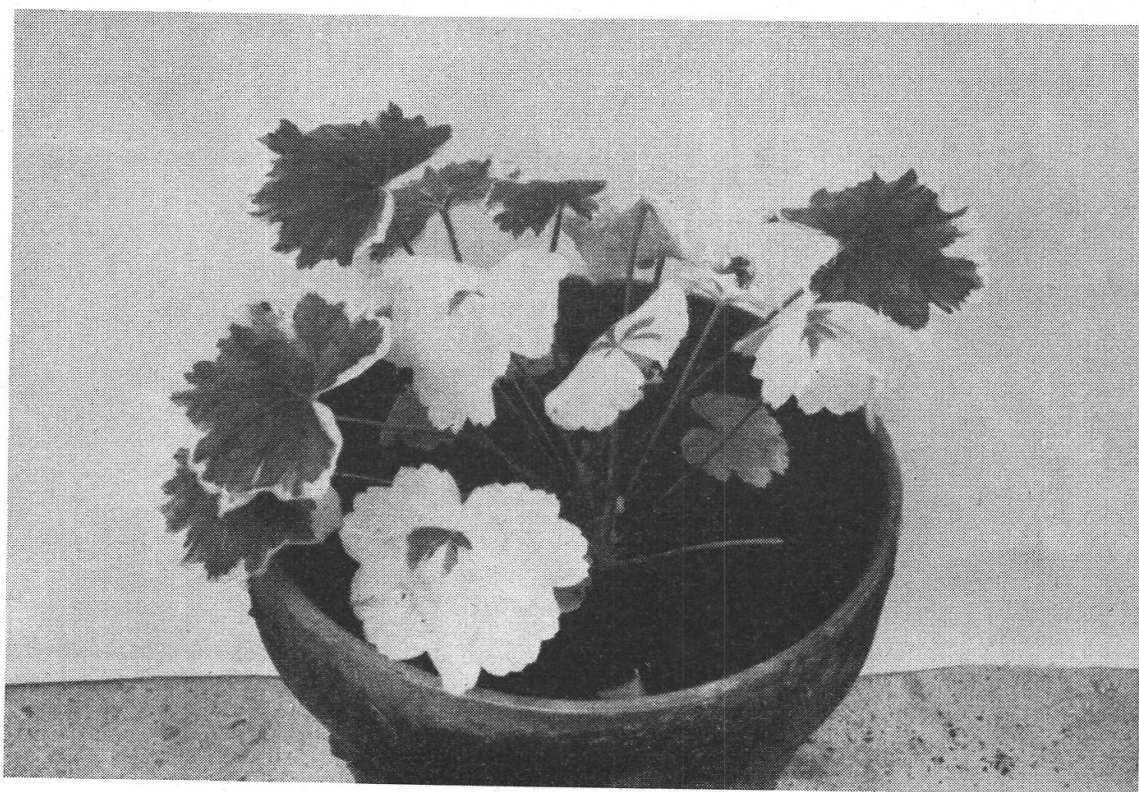


Figure 4

Plante à grandes feuilles blanches avec une petite tache verte au centre du limbe

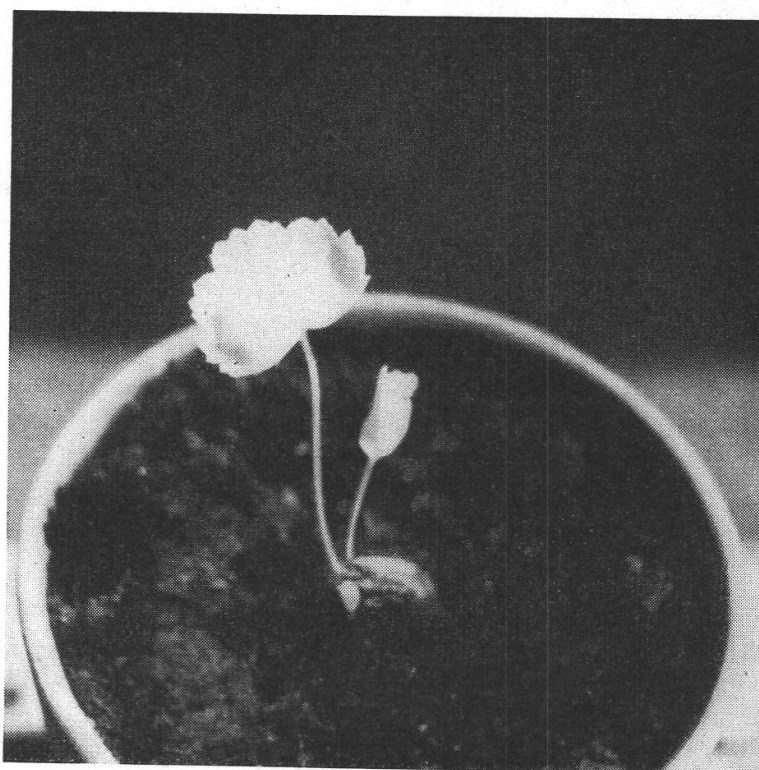


Figure 5

Plante à feuilles complètement blanches

F *Plante à petites feuilles entièrement vertes*

Un rejeton a donné de petites feuilles vertes dont la forme se différencie nettement de la souche mère. Le limbe est peu découpé sur ses bords. Ceux-ci sont repliés vers la face inférieure. A sa base, au voisinage de l'insertion du pétiole, on ne retrouve pas le découpage en forme de cœur caractéristique de la feuille type (limbe non cordiforme).

Cette plante n'a pas fleuri.

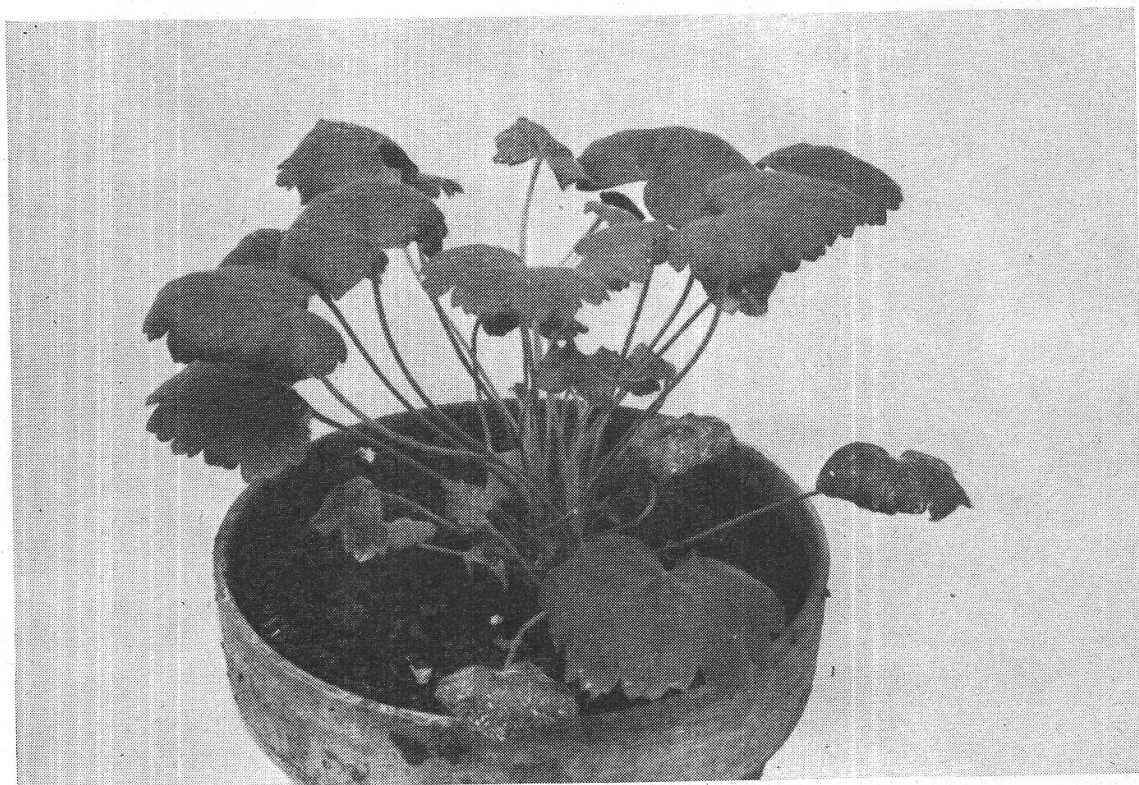


Figure 6

Plante à feuilles entièrement vertes et à bord replié vers la face inférieure

G *Plante à feuilles entièrement vertes et à bord replié vers la face inférieure*

Un rejeton a présenté des feuilles complètement vertes et de taille sensiblement plus grande que la normale. Le limbe est ici cordiforme mais son bord est replié vers la face inférieure. De plus, les entrenœuds étaient légèrement plus grands (1 à 2 cm) que les entrenœuds normaux (voir figure 6).

Cette plante n'a pas fleuri.

H *Plante à feuilles géantes complètement vertes*

Un rejeton est apparu présentant des feuilles géantes entièrement vertes. Les entrenœuds atteignaient 4 à 7 cm et la plante elle-même ne présentait plus l'allure d'un buisson globuleux mais son port

était plus dégagé, plus élané. Le limbe des feuilles était découpé en lobes beaucoup plus accusés que d'habitude, chacun de ceux-ci continuant cependant à être lacinié comme les feuilles ordinaires. Enfin (nouveau), cette plante a fleuri quatre mois après le bouturage (voir figure 7).

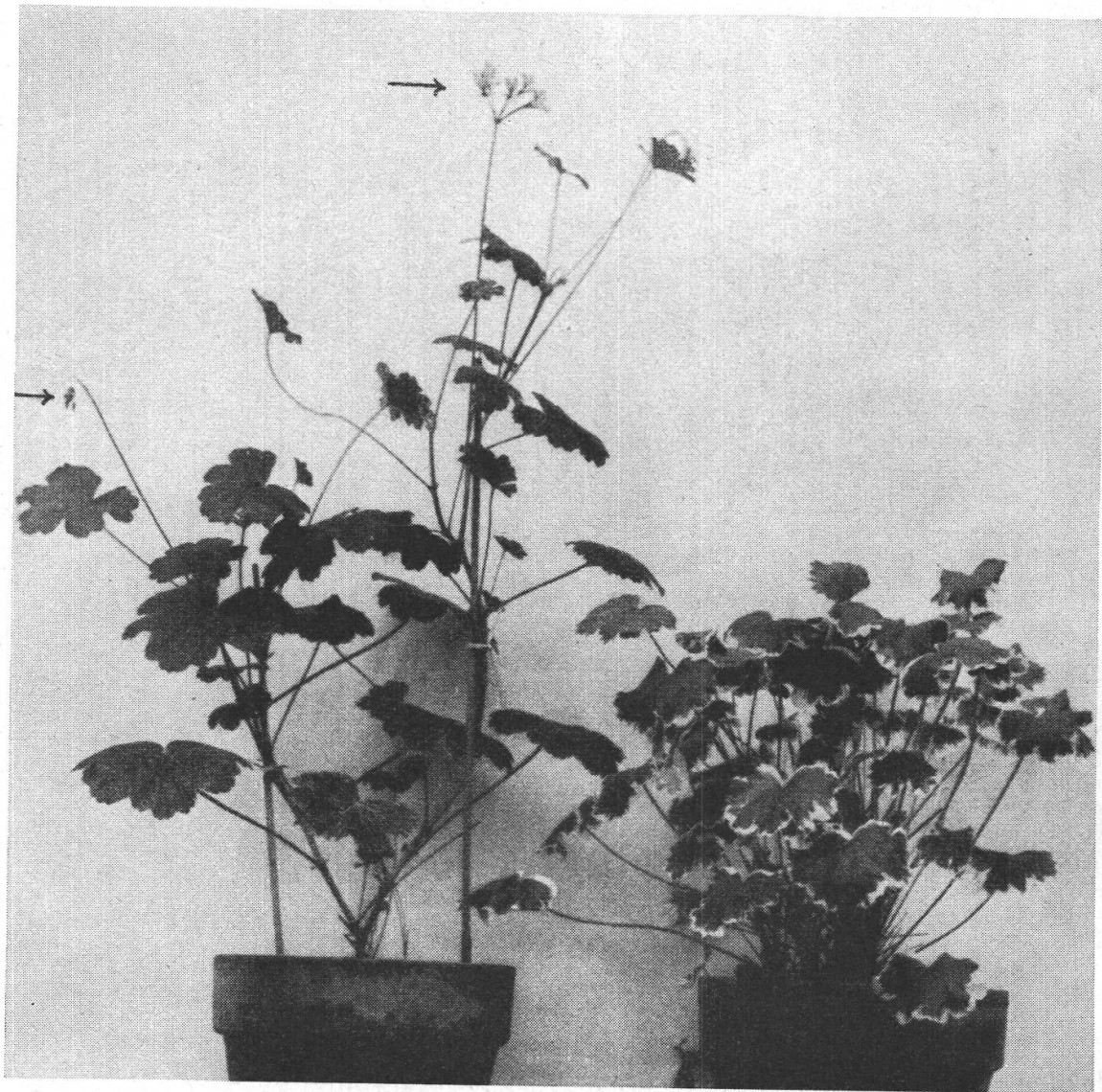


Figure 7

A droite: plante type

A gauche: plante à feuilles géantes complètement vertes. Les fleurs sont indiquées par les flèches

En résumé, au point de vue morphologique, nous observons donc des variations:

1. *dans la taille* des feuilles par rapport aux feuilles des plantes de type mère. Cette modification ne peut être attribuée à la présence ou à

l'absence du parenchyme incolore comme l'ont assuré certains auteurs (Weiss 26). En effet, nous obtenons des rejets dont les limbes entièrement blancs (E) sont plus grands que des limbes de rejeton complètement verts (F) et des rejets à feuilles blanches avec une petite tache verte (D) près de l'échancrure elles-mêmes plus grandes que des feuilles vertes à liséré blanc (A).

2. La *forme des feuilles* est aussi dans certains cas modifiée. La partie marginale est parfois repliée vers la face inférieure du limbe; celui-ci n'est pas toujours cordiforme (comme dans le *Pelargonium type*). Il apparaît sur le limbe des lobes manifestes.
3. Le *port de la plante* entière subit parfois des changements par suite de l'élongation des entre-nœuds qui entraîne un dégagement de tout l'appareil foliaire.

Du point de vue physiologique, tandis que les rejets ne fleurissent ordinairement pas, la floraison exceptionnelle de l'un d'eux, la première année, semble indiquer une variation importante de son métabolisme.

Soulignons que ces diverses variations se sont montrées *stables*. En effet, après plus d'une année, ces nouveaux caractères se sont maintenus et reproduits dans des boutures classiques tirées de ces plantes. Aussi n'est-il pas possible d'expliquer de tels phénomènes comme le résultat d'une désorganisation fonctionnelle *temporaire*.

Modifications histologiques

Les variations morphologiques que nous venons de rapporter dans le paragraphe précédent sont accompagnées de changements anatomiques. Il est intéressant d'en citer quelques-uns, en particulier pour ce qui concerne le tissu épidermique (échantillon prélevé sur l'épiderme inférieur des feuilles)¹.

Cellules épidermiques

Nous avons considéré leur forme, les ondulations de leur membrane et leurs dimensions respectives dans les rejets comparativement aux mêmes caractères dans le type mère.

- Les *dimensions* des cellules varient dans des proportions assez importantes. La taille de celles-ci n'est pas obligatoirement en relation avec la grandeur du limbe. Par exemple dans le cas de petites feuilles (B, F), on aperçoit des cellules géantes, de même que dans les feuilles complètement vertes (G) de grandeur à près normale. Par contre, les plus grandes feuilles (C, D, H) présentant de petites cellules épidermiques semblables à celles des feuilles du type de la

¹ Les préparations histologiques ont été faites par M. P. Martin.

souche mère. L'analyse chromosomique effectuée dans les racines de ces plantes a montré que l'augmentation de la taille des cellules n'était pas reliée à un phénomène de polyploidie¹.

— Si la forme des cellules ne présente pas de différences marquées, par

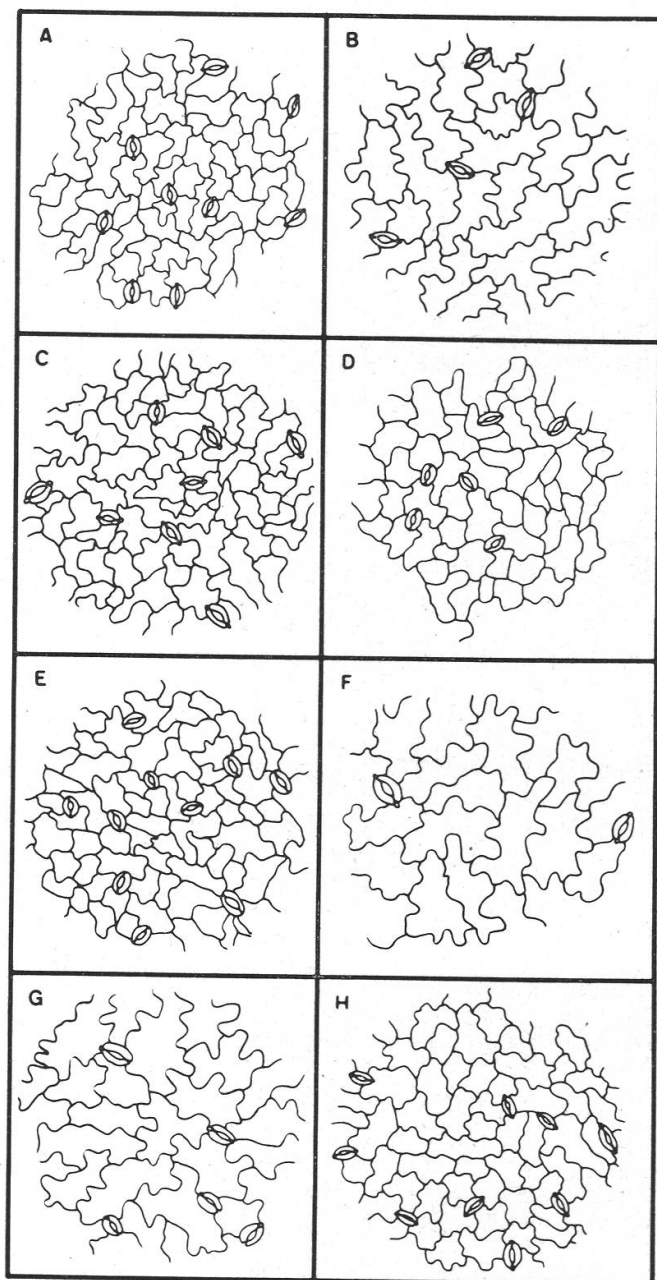


Figure 8
Cellules épidermiques des feuilles
des différentes plantes (les lettres
correspondent à celles de la
figure 2)

contre les *ondulations* de leurs membranes sont plus accusées dans le cas des cellules géantes (B, F, G) que chez celles du type mère (A) et des autres rejetons à petites cellules (C, D, E, H). (Voir figure 8).

¹ Nous remercions le Dr E. Oehler qui nous a fait l'analyse chromosomique.

Stomates

Nous avons également examiné les dimensions, la forme et le nombre des stomates dans le tissu épidermique foliacé des divers rejets comparativement aux mêmes caractères du type mère.

- Comme pour les cellules épidermiques, les *dimensions* des stomates sont indépendantes de la grandeur de la feuille en général.
- Les stomates de la souche mère sont caractérisés par deux excroissances polaires auxquelles nous donnerons le nom d'*oreillettes*. En général, les stomates des tissus verts ont deux oreillettes, ceux des tissus incolores sont dépourvus de ce caractère. Dans le cas du rejeton G (feuille entièrement verte à bord replié vers la face inférieure), on trouve une disposition intermédiaire, c'est-à-dire l'existence d'une seule oreillette.
- Le *nombre* des stomates par unité de surface (représentée par le champ du Lanamètre de Reichert, grossissement : $500\times$) varie dans une proportion importante selon les rejets. Quand la plante type, sur la surface donnée, présente en moyenne 9 stomates, le rejeton C en montre 9, le rejeton D 7, le rejeton E 9, le rejeton H 9, le rejeton B 4, le rejeton F 3, le rejeton G 4.

Le nombre de stomates sur l'épiderme inférieure chez les feuilles à petites cellules est donc le double de celui de l'épiderme inférieur des feuilles à grandes cellules.

En résumé, on constate que les cellules du tissu épidermique foliaire chez les divers rejets diffèrent parfois du type mère au point de vue taille et ondulations des membranes.

La forme, la grandeur et le nombre des stomates chez certains d'entre eux ne sont pas toujours conformes à ceux du type mère.

Discussion et conclusion

Les modifications observées dans les rejets de la chimère étudiée par nous confirment les faits notés par Bazavlouk (4) sur le comportement d'une chimère péricline d'une autre variété de *Pelargonium* à liséré blanc. Il est intéressant de rappeler ici l'opinion de Darwin (10) qui, soulignant l'influence que peuvent avoir réciproquement deux tissus s'unissant en une seule plante, écrivait que, par exemple «dans le *Pelargonium* et quelques autres plantes, la panachure est généralement accompagnée d'un rapetissement... Lorsque ces variétés naines retournent par bourgeons ou par rejets au feuillage ordinaire, les nouvelles plantes conservent quelquefois leur petite taille. Il est remarquable que les plantes propagées de branches ayant fait retour du feuillage panaché au feuillage uni, ne ressemblent pas toujours à la plante primitive à feuillage simple, dont est provenue la branche panachée; et il semblerait qu'une plante, passant par variation de bourgeon de feuilles unies à feuilles panachées, et reve-

nant de feuilles panachées aux feuilles unies, soit généralement et à quelque degré, affectée de manière à revêtir un aspect un peu différent». Darwin ajoutait que «le principe du retour à des caractères perdus n'explique pas, dans tous les cas, l'apparition de caractères nouveaux par variation de bourgeon...».

Il est évident que pour expliquer les variations de caractères observés, on doit avoir recours à l'une des hypothèses proposées par Darwin.

Si l'on retient l'hypothèse de l'apparition de *nouveaux* caractères, on doit conclure que contrairement aux affirmations de Winkler (27, 28) et d'autres auteurs, la greffe, c'est-à-dire la soudure des tissus de plantes différentes, ébranle la nature d'un organisme et «devient alors un puissant agent de variation» (Daniel : 8).

Si l'on retient l'hypothèse du retour aux caractères anciens de la souche primitive non panachée, du fait de la diversité des caractères nouveaux de rejeton à rejeton de même couleur, il faut supposer que la souche primitive était elle-même hybride, d'où potentialité multiple d'un même caractère. Mais alors il faut aussi admettre que les diverses cellules d'un organisme sont hétérogènes du point de vue génétique, d'où disjonction somatique possible dans certains cas de déséquilibre de l'organisme.

De toute manière, que l'on retienne l'une ou l'autre de ces hypothèses, «il faut envisager une chimère comme un organisme composé de cellules et tissus de qualités différentes qui se trouvent non pas en état de conjonction mécanique, mais en état d'union physiologique» (Bazavlouk 4). Les variations des caractères des tissus de races différentes découlent des modifications des processus d'assimilation provoquées par la vie symbiotique.

Résumé

Le but du travail a été d'examiner si, comme le soutiennent Winkler, Guyénot, Darlington, etc., les deux races des chimères «peuvent être réunies, enchevêtrées l'une dans l'autre, donner ainsi naissance à une unité morphologique et physiologique, sans rien perdre de leurs attributs spécifiques», ou si comme l'affirment Daniel, Lyssenko, etc., le greffage ébranle parfois la stabilité des symbiotes et devient alors un puissant agent de variation.

Le matériel utilisé pour cette étude a été le *Pelargonium zonale* à liséré blanc qui est une chimère péricline.

Les résultats obtenus montrent que :

- la séparation des symbiotes crée de profondes modifications morphologiques, physiologiques et histologiques chez les rejetons (boutures);
- ces modifications sont stables.

Ces phénomènes peuvent être expliqués par deux hypothèses :

- l'état de greffe engendre dans les tissus de chaque composante des variations;

- la séparation des symbiotes permet le retour aux caractères de leurs souches respectives. Mais dans ce cas, pour expliquer les phénomènes observés, il faut admettre aussi l'hétérogénéité génétique des tissus et cellules de ces souches.

De toute manière, il faut envisager une chimère comme un organisme composé de cellules et tissus de qualités différentes qui se trouvent non pas en état de conjonction mécanique, mais en état d'union physiologique. Les variations des caractères des tissus de races différentes découlent des modifications des processus d'assimilation provoquées par la vie symbiotique.

Summary

The purpose of this paper is to examine whether, as is maintained by Winkler, Guyénot, Darlington, etc., the two races of chimaeras "may be united, entangled in each other, and thus bring forth a morphological and physiological unit without losing any of their specific characters", or whether, as is confirmed by Daniel, Lyssenko etc. that grafting sometimes comes as shock to the stability of the symbionts and then turns out to be potent factor of variation.

The material used for this study was the "*Pelargonium zonale*" with white edges which is a pericline chimaera.

The results achieved show that:

- the separation of symbionts brings about marked morphological, physiological and histological changes in suckers (cuttings),
- these changes are stable.

Such phenomena may have two explanations:

- changes may result in the tissues of each constituent as a consequence of grafting,
- a reversal to the characteristics of the original strains becomes possible by the separation of the symbionts. In this case however, in order to account for the phenomena observed, genetic heterogeneity of strain tissues and cells has to be assumed.

In any case, a chimaera has to be considered as an organism composed of cells and tissues varying in quality, not in a state of mechanical conjunction but in a state of physiological union. Variations in the characteristics of tissues from different races derive from changes in the process of assimilation caused by symbiotic growth.

Bibliographie

1. Baur, E. Das Wesen und die Erblchkeitsverhältnisse des «Varietates albomarginatae hort.» von *Pelargonium zonale* Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1909.

2. Baur, E. Propfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. dtsc. bot. Ges., 27, 1909.
3. Bazavlouk, V.I. Union des chimères chez les hybrides de greffe de Pomme de terre. Bull. Ac. Sc. URSS, 2, 1940.
4. — Les qualités héréditaires des cellules de *Pelargonium zonale*. Travaux de l'Institut Génétique de l'URSS, 17, 1950.
5. Bergann, F. Die züchterische Auswertung der intraindividuellen (somatischen) Variabilität von Kulturpflanzen durch bewußte Auslösung von Regenerationsvorgängen. Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule Potsdam, 1, 1957.
6. Chodat, F., et Stroun, M. Place de l'hybridation végétative dans l'information générale de l'hérédité. Archives des Sciences, Genève, vol. 9, 2, 1956.
7. Daniel, L. La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis. Annales des Sciences Naturelles, Botanique, 8, 1898-1899.
8. — Etudes sur la greffe. Imprimerie Oberthur, t. 3, 1930.
9. Darlington, C. D. Le mystère de la vie. Librairie Arthème Fayard, Paris, 1957.
10. Darwin, C. De la variation des animaux et des plantes. Reinwald Ed., Paris, 1868.
11. Glavinic, R. Hybridation végétative des plantes. Bibliothèque Scientifique, vol. 1, fasc. 2, Belgrade, 1952.
12. — L'hybridation végétative de diverses espèces du genre *Gossypium*. Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle du Pays Serbe, Série B, Livre 5-6, 1954.
13. Glouchtchenko, I. E. Données expérimentales sur l'hybridation des Tomates par greffe, Agrobiologie, 3, 1946.
14. — L'hybridation végétative des plantes, Moscou, 1948.
15. — Lucien Daniel et l'état actuel du problème de l'hybridation végétative des plantes. Colloque International de Rennes sur l'hybridation végétative, 1957.
16. Guerorguieva, R. Variation des hybrides végétatifs chez quelques Solanées. Institut Central des Recherches agronomiques, Publications scientifiques, Sofia, 1, 1947.
17. Guilliermond, A., et Mangenot, G. Biologie végétale. Masson et Cie, Paris, 1946.
18. Guyénot, E. L'Hérédité. G. Doin et Cie, Paris, 1947.
19. Lyssenko, T. D. Agrobiologie, Ed. en Langues étrangères, Moscou, 1953.
20. Mathon, Cl.-Ch. Daniel, Mitchourine et Burbank. Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, 12, 1956.
21. Mathon, Cl.-Ch., et Stroun, M. Remarques sur l'hybridation végétative des Céréales. Transports d'embryons sur albumens étrangers. Communication au Colloque sur l'hybridation végétative organisé dans le cadre du VIII^e Congrès International de Botanique, Paris, 1954.
22. Mitchourine, I. V. Oeuvres choisies, Editions en Langues étrangères, Moscou, 1952.
23. Pilet, P.-E., et Stroun, M. Etude physiologique et biochimique (auxines-oxydases) de la «Greffes embryonnaire» du *Triticum Vulgare* Host. Revue générale de Botanique, avril 1958.
24. Stroun, M. La transplantation embryonnaire des Céréales. Niles de l'Ac. Sc. URSS, 5, 1955.
25. — Contribution à l'étude du développement des céréales (le photostade, l'hybridation végétative). Encyclopédie biologique, Ed. Lechevalier, Paris, 1955.
26. Weiss, F. E. Graft Hybrids and Chimaeras. Journal of the Royal Horticultural Society, 65, 7 et 8, 1940.
27. Winkler, H. *Solanum tubingen*se, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. dtsc. bot. Ges., 26, 1908.
28. — Die Chimären-Forschung als Methode der experimentellen Biologie, Würzburg, 1914.