

Aus der Forschungsstelle für Geschichte der Kulturpflanzen, Berlin-Dahlem, und dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

## Untersuchungen an autotetraploidem *Triticum monococcum*

Von G. STAUDT

Mit 5 Abbildungen

Autopolyploide von Arten der Gattung *Triticum* sind im Gegensatz zu Amphidiploiden (Zusammenstellungen bei SEARS 1948 und 1956) wenig bekannt. Erstmals sind von DORSEY (1936) durch Hitze-schocks Polyploide von *T. durum*, *T. polonicum* und *T. aestivum* (= *vulgare*) hergestellt worden. Teils gingen die Pflanzen vor dem Ährenschieben zugrunde, teils waren sie völlig steril (z. B. 12 x-*T. aestivum*). Die gleichen Erfahrungen machte PETO (1938), dessen autopolyploide Pflanzen von *T. aestivum* völlig steril waren.<sup>1</sup> 1939 erhielt DORSEY nach Colchizinbehandlung eine Chimärenpflanze von *T. monococcum*, deren tetraploide Schosse aber nicht zur Reife kamen. ZHEBRAK (1948, 1958) hat autopolyploide Pflanzen von *T. durum* und *T. Timopheevi* hergestellt, die aber im Gegensatz zu Allopolyploiden sehr steril waren. CUA (1946) erhielt durch Colchizinbehandlung autotetraploide Pflanzen von *T. boeoticum* (= *T. aegilopoides* var. *boeoticum*) und *T. durum* var. *hordeiforme*. Neuerdings hat RÁJHÁTHY (1957) seine Beobachtungen an autotetraploidem *T. monococcum* veröffentlicht, mit denen unsere Ergebnisse, über die bereits kurz berichtet worden ist (STAUDT 1957), teilweise übereinstimmen.

Von besonderem Interesse für die Phylogenie ist die Entdeckung einer tetraploiden Form von *T. boeoticum* var. *melanorubrum* in Armenien durch TUMANIAN (1937). Da die tetraploide Form im Nachbau konstant geblieben ist, wertet sie TUMANIAN als eigene Art: *T. Jerevani*. In den Zusammenstellungen der Arten der Gattung *Triticum* von ZHUKOVSKY (1950, 1955) ist diese „Art“ jedoch nicht mehr erwähnt worden.

Da autopolyploide Sippen von *Secale cereale* und *Hordeum sativum* gut bekannt sind, teilweise sogar schon praktische Bedeutung gewonnen haben, war es von Interesse, den Einfluß der Polyploidie auf die Arten der Gattung *Triticum* — speziell der diploiden und tetraploiden Arten — zu studieren. Unsere Colchizinierungen wurden mit dem Ziel ausgeführt, autotetraploide Sippen von *T. monococcum* und *T. dicoccum* für weitere Kreuzungen zu besitzen. Von *T. dicoccum* wurde eine autopolyploide und eine aneuploide Pflanze (2n = 44) erhalten (STAUDT 1958). Über die autotetraploiden *T. monococcum* wird im folgenden berichtet.

<sup>1</sup> Nach brieflicher Mitteilung von T. RÁJHÁTHY sind auch die von ihm hergestellten autopolyploiden *T. aestivum*-Pflanzen völlig steril gewesen.

### Ergebnisse der Colchizinbehandlung

In Vorversuchen wurden je 100 Körner von *T. monococcum* L. var. *Hornemanni* Clem. (Sippe T. 482, Württemberg) in Petrischalen 12 h angekeimt und danach mit verschiedenen Konzentrationen einer wäßrigen Colchizinlösung verschieden lang behandelt (Tab. 1). Eine 6 oder 12 h angewandte 0,025% Colchizinlösung zeigte den besten Erfolg.

Tabelle 1. Der Effekt einer Colchizinbehandlung auf 12 h angekeimte Körner von *T. monococcum*.

Konzentration der Colchizinlösung	Dauer der Behandlung in h					
	3	6	12	24	48	72
0,25%	+	++	++	++	—	—
0,025%	—	+	+	++	++	—
0,0025%	—	—	—	—	—	—

+ Einige Keimlinge zeigten deutliche Symptome einer Polyploidisierung. Wachstum war gehemmt, Koleoptilen und Radiculae waren stark verdickt.  
— Die Keimlinge zeigten keinerlei Veränderungen gegenüber den Kontrollen.  
++ Die Dosierung wirkte tödlich, alle Keimlinge starben.

Auf Grund dieser Ergebnisse wurden am 12. 3. 1953 je 200 Körner 6 und 12 h mit einer 0,025% Colchizinlösung behandelt. Die Keimlinge wurden in Kästen pikiert und im feucht gehaltenen Gewächshaus bei 20°—25°C kultiviert. Nach 7 Tagen waren von den 6 h behandelten Körnern 158 (= 79,0%) gekeimt; 57 Keimpflanzen sahen völlig normal aus und wurden entfernt. Dagegen waren von den 12 h behandelten Körnern nur 16 (= 8,0%) gekeimt; alle Keimpflanzen wiesen typische Polyploidisierungsmerkmale auf: Koleoptilen stark verdickt, 1. Laubblatt verdickt, gestaucht und dunkelgrün. Anfang April wurden alle Pflanzen ins Freiland gepflanzt. Da die Verdoppelung der Chromosomenzahl meist eine Reduktion der Fertilität bewirkt, wurden nach der Reife die Ähren aller Pflanzen auf reduzierten Samenansatz selektiert. 5 Ähren mit stark vermindertem Kornansatz wurden ausgelesen.

Im Frühjahr 1954 wurden die Körner in Petrischalen zum Keimen ausgelegt und vor dem Auspflanzen die Chromosomenzahlen aller Pflanzen ( $C_2$ ) bestimmt. Diese Untersuchungen hatten folgendes Ergebnis (Tab. 2): Tetraploide Pflanzen konnten nur aus Körnern von 3 Ähren der Pflanze 52,502/29 isoliert werden. Neben tetraploiden wurden aber auch diploide und 3 aneuploide (2n = 27 und 2n = 29) Pflanzen gefunden. Aneuploide in Nachkommen-schaften autopolyploider Pflanzen können auf Unregelmäßigkeiten im Ablauf der Meiosis zurückgeführt werden (RANDOLPH 1935, MÜNTZING, TOMETORP

Tabelle 2. Chromosomenzahlen der  $C_2$ -Pflanzen.

Ähren-Nr.	Colchizin- behandlung in $C_1$	Anzahl Körner	Anzahl der gekeimten Körner	Anzahl Pflanzen mit		
				$2n = 14$	$2n = 28$	$2n = 28 \pm 1$
1. 53,502/29	12 h	7	7		6	1
2. 53,502/29	12 h	2	2		2	
3. 53,502/29	12 h	21	21	6	13	2
4. 53,506/32	12 h	4	4	4		
5. 53,501/40	6 h	25	23	23		

und MUNDT-PETERSEN 1937, DORSEY 1939). Das Vorhandensein diploider und tetraploider Körner in einer Ähre weist auf den Chimärencharakter der  $C_1$ -Pflanze hin.

Bei der Untersuchung der Mitosen von  $2x-T. monococcum$  konnten 2 Paar SAT-Chromosomen festgestellt werden (Abb. 1). Dies steht in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von SMITH (1936) und PATHAK (1940), jedoch nicht mit denen von TJIO und LEVAN (1950), welche für *T. monococcum*

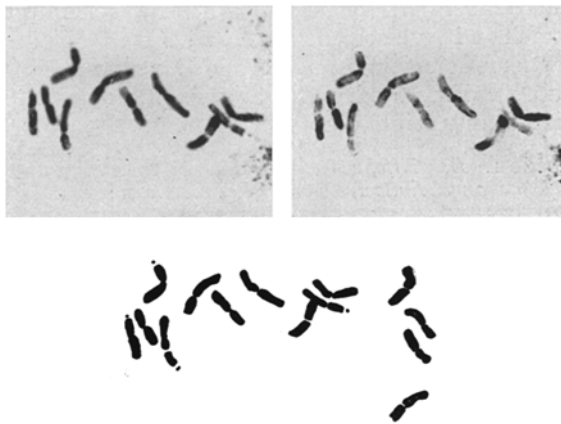


Abb. 1. Mitose von *Triticum monococcum*  $2n = 14$  (54,101/3), Mikrophotographien in 2 Einstellungen mit 4 SAT-Chromosomen (Vorbehandlung: Oxychinolin; Färbung: Karminessigsäure; Vergr. ca. 1000  $\times$ ).

nur ein Paar SAT-Chromosomen angeben. Ebenfalls nur ein Paar SAT-Chromosomen haben RILEY, UNRAU und CHAPMAN (1958) bei *T. boeoticum* (= *T. aegiloides*) gefunden. Die Satelliten unterscheiden sich etwas in ihrer Größe. Beide Paare sind jedoch sehr viel kleiner als die Satelliten von *T. dicoccum*.

1955 wurden ca. 50  $C_3$ -Pflanzen, die von geselsteten  $C_2$ -Pflanzen abstammten, auf ihre Chromosomenzahl hin geprüft: alle hatten  $2n = 28$  Chromosomen. Eine wiederholte Untersuchung (1958/59) an größerem Material ergab 3% Aneuploide in Nachkommenschaften tetraploider Pflanzen.

#### Vergleich zwischen diploidem und autotetraploidem *T. monococcum*

Eine vergleichende Untersuchung an di- und tetraploiden Pflanzen wurde sowohl 1954 an den cytologisch untersuchten  $C_2$ -Pflanzen, als auch 1955 an  $C_3$ -Pflanzen vorgenommen. Die Werte stimmten in beiden Jahren im wesentlichen überein. Im folgenden werden nur die Werte für 1955 mitgeteilt. Die Verrechnung der Meßwerte erfolgte mit Hilfe des t-Testes. Die P-Werte wurden in der t-Tafel von PÄTAU (1943) abgelesen und zur

Kennzeichnung der Signifikanz von Differenzen folgende Symbole verwendet: \*P = 5%, \*\*P = 1%, \*\*\*P = 0,1%.

Die tetraploiden Pflanzen unterscheiden sich schon im Rosettenstadium von den diploiden durch ihre dunklere grüne Blattfarbe, geringere Bestockung und mehr aufrechten Wuchs der Bestockungstrieb. Im ausgewachsenen Zustand erreichen sie nur 75% der Pflanzenhöhe und Bestockung der diploiden Pflanzen (Tab. 3). Während für die diploiden Pflanzen eine gute Standfestigkeit durch hohe Elastizität der Halme charakteristisch ist, sind die tetraploiden Halme trotz ihrer relativen Kürze und Dicke sehr viel weniger widerstandsfähig gegen Windschäden. Obwohl die Ährchenanzahl reduziert ist, sind die Ähren der  $4x$ -Pflanzen im Durchschnitt um 13 mm länger. Dieses beruht auf einer Verlängerung der Spindelglieder: die Ährendichte beträgt nur 67% der Diploiden. Die  $4x$ -Ähren erhalten dadurch sowie durch die verlängerten Ährchen ihr charakteristisches Aussehen (Abb. 2). Die Zähne der Hüllspelzen sind meist etwas länger und spitzer (Abb. 3a—c). Alle anderen morphologischen Merkmale sind nicht verändert. Die Vorspelzen sind stets gespalten, das terminale Ährchen ist meist völlig reduziert, stets aber steril.

Die Entwicklung der tetraploiden Pflanzen ist verzögert. Bis zum Ährenschieben der 1. Ähre sind es durchschnittlich 2,5 Tage, bis zur Ernte 4,7 Tage. Noch größer ist der Unterschied bei der 2. und 3. Ähre, die 8,3 und 8,6 Tage später zur Reife kamen. Auffallend ist, daß während der rund 40tägigen Reifezeit eine relativ größere Verzögerung auftritt als während der über 100tägigen Ährenschiebezeit (Tab. 4).

Die ♀-Fertilität wurde durch die Anzahl Körner pro Ährchen an den Ähren der 3 längsten Halme bestimmt. Sie variierte bei den tetraploiden Pflanzen stärker — von 0—1,19 — als bei den diploiden — von 0,80—1,59 —. Leider standen nur 15  $2x$ -Pflanzen zur Verfügung, so daß die Werte für die Abb. 4 auf die Anzahl ( $n = 379$ ) der  $4x-T. monococcum$ -Pflanzen umgerechnet werden mußten. Daraus ergibt sich die etwas unnatürliche Variationskurve für  $2x-T. monococcum$ . Erstaunlich ist, daß mindestens 25% der  $4x$ -Pflanzen mit ihrer ♀-Fertilität im Variationsbereich der  $2x$ -Pflanzen liegen. 9 Pflanzen oder 2,4% waren dagegen völlig, weitere 10 Pflanzen fast völlig steril. Man könnte annehmen, daß es sich hierbei um  $\pm$  sterile aneuploide Pflanzen handelt. Im Durchschnitt von 15 Pflanzen beträgt die ♀-Fertilität der  $4x$ -Pflanzen 0,67 Körner pro Ährchen, was einer Verminderung um 34% entspricht (Tab. 5). Die Häufigkeit 2-körniger Ährchen ist bei di- und tetraploiden

Tabelle 4. Physiologische Merkmale von di- und tetraploidem *T. monococcum*.

1955	n	Ährenschiebezeit: Anzahl Tage von der Aussaat bis zum Schieben der 1. Ähre	Reifezeit: Anzahl Tage vom Ährenschieben bis zur Reife der 1. Ähre	Vegetationszeit: Anzahl Tage von der Aussaat bis zur Reife der 1. Ähre
		$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
2x	15	104,7 $\pm$ 0,317 <sup>1</sup>	38,9 $\pm$ 0,720	143,7 $\pm$ 0,746
4x	15	107,2 $\pm$ 0,683 <sup>1</sup> < **	40,9 $\pm$ 0,707 < *	148,4 $\pm$ 0,686 < ***
2x = 100				
4x =		102,39%	105,14%	103,27%

<sup>1</sup> Die Werte sind hier um einen Tag niedriger als in Tabelle 3 (STAUDT 1957), weil der Tag des Ährenschiebens nicht mitgerechnet wurde.

Tabelle 3. Morphologische Merkmale von di- und tetraploidem *T. monococcum*.

1955	n	Bestockung Anzahl Halme/Pflanze $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Halmhöhe des längsten Halms (cm) $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Ährenlänge der längsten Ähre/Pflanze (mm) $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Ährenanzahl der längsten Ähre/Pflanze $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Dichte der längsten Ähre/Pflanze $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	Ährenlänge (1954) mm $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Ährenbreite (1954) mm $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Längen-Breiten- Index Ährenlänge/ Ährenbreite
2x	15	5,9 $\pm$ 0,301	94,3 $\pm$ 3,448	59,4 $\pm$ 1,363	28,1 $\pm$ 0,535	47,5 $\pm$ 0,781	50	11,9 $\pm$ 0,175	4,1 $\pm$ 0,038	2,91
4x	15	4,5 $\pm$ 0,365	71,5 $\pm$ 2,107	72,5 $\pm$ 2,685	23,2 $\pm$ 0,662	32,2 $\pm$ 0,787	100	13,5 $\pm$ 0,055	4,9 $\pm$ 0,045	2,74
2x=100										
4x=										
		76,27%	75,82%	122,05%	82,56%	67,79%		113,45%	119,51%	94,16%

<sup>1</sup> Die Dichte wurde berechnet: Ährenzahl  $\times 100$  :  
Spindellänge in mm

Tabelle 5. Fertilität und Kornmerkmale von di- und tetraploidem *T. monococcum*.

1955	n	♀-Fertilität Anzahl Körner/Ähren <sup>1</sup> $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Anzahl Körner/Pflanze $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Anzahl Körner/Ähre $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1000-Korngewicht/Pflanze $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Korngewicht/Pflanze (g) $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	Kornlänge mm $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Kornbreite mm $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Längen- Breiten-Index Kornlänge/ Breite
2x	15	1,01 $\pm$ 0,054	166,5 $\pm$ 15,57	24,9	21,8 $\pm$ 0,772	3,7 $\pm$ 0,432	40	7,2 $\pm$ 0,073	1,7 $\pm$ 0,31	4,20
4x	15	0,67 $\pm$ 0,046	52,7 $\pm$ 6,804	14,8	28,4 $\pm$ 2,244	1,6 $\pm$ 0,207	40	8,3 $\pm$ 0,084	2,0 $\pm$ 0,31	4,17
2x=100										
4x=										
		66,34%	31,65%	59,43%	130,28%	43,24%		115,27%	117,65%	99,29%

<sup>1</sup> Ausgewertet wurden die Ähren der 3 längsten Halme.

Pflanzen fast übereinstimmend (12—13%), die Kornanzahl pro Ähre beträgt dagegen bei den tetraploiden nur 59%. Die Kornanzahl pro Pflanze ist stark herabgesetzt, sie beträgt nur 32% der 2x-Pflanzen. Hier wirken sich verringerte Bestockung, Ährchenanzahl pro Ähre und Fertilität gleichsinnig negativ aus. Die 4x-Körner sind breiter und länger bei ungefähr gleichem Längen-Breiten-Index. Die Epidermis der 4x-Körner ist leicht gekräuselt, die Körner haben daher einen weißlichsilbrigen Schein. Das Tausendkorngewicht ist mit 130% gegenüber den 2x-Pflanzen stark erhöht. Trotzdem bleibt der „Ertrag“ der 4x-Pflanzen unter 50% (Tab. 5).

Abb. 2. Ähren von *Triticum monococcum* 2n = 14 (54,101/1) rechts; 2n = 28 (54,97/12) links.

Die Pollenfertilität (gemessen am prozentualen Anteil der morphologisch gut aussehenden Pollenkörner) variiert bei den Tetraploiden von 8—75% mit einem deutlichen Maximum zwischen 60—70%. Die auffallend niedrige Pollenfertilität der Pflanze 55,45/47 verdient besondere Beachtung, zumal die ♀-Fertilität einen durchaus durchschnittlichen Wert aufweist. Eine Korrelation zwischen ♀- und ♂-Fertilität konnte bei dem geringen untersuchten Material nicht festgestellt werden (Tab. 6).

Tabelle 6. Pollenfertilität von di- und tetraploidem *T. monococcum*.

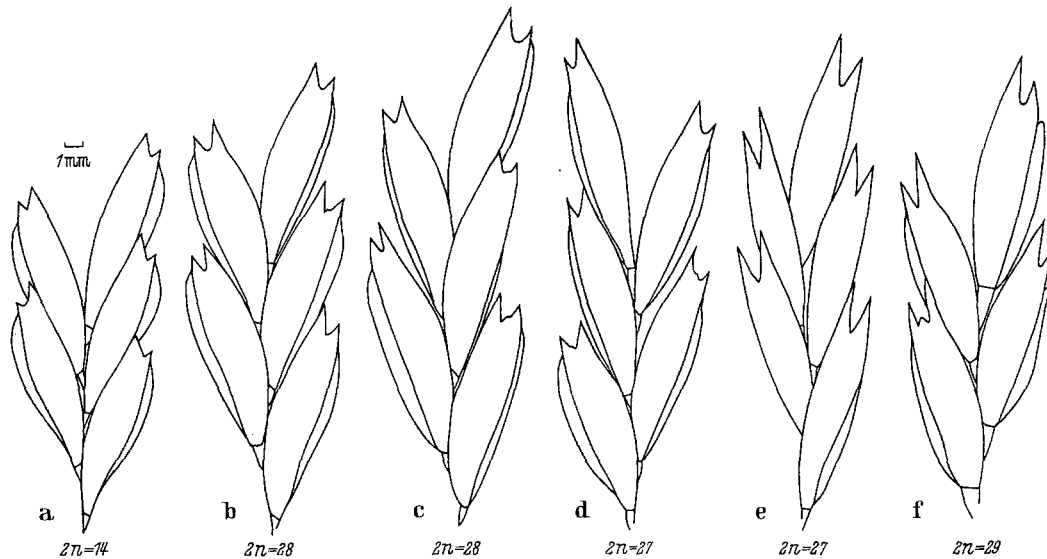
	2n	n	gut	% gut	zum Vergleich: ♀-Fertilität
54,101/2	14	1575	1548	98,3	1,76
54,97/10	28	673	471	70,0	0,22
14	28	1234	826	66,9	0,81
26	28	1063	770	72,4	0,19
27	28	880	591	67,2	0,63
30	28	102	72	70,6	0,30
55,45/47	28	3605	289	8,0	0,53
13	28	2747	1415	51,5	0,59
55,39/8	28	2069	1547	74,8	0,63
55,48/25	28	1786	1089	61,0	0,66
54,97/2	27	952	339	35,6	0
18	27	1119	636	56,8	0,58
17	29	3852	0	0	0

Tabelle 7. Vergleich zwischen  $4x-C_2-T. monococcum$  und den aneuploiden Pflanzen.

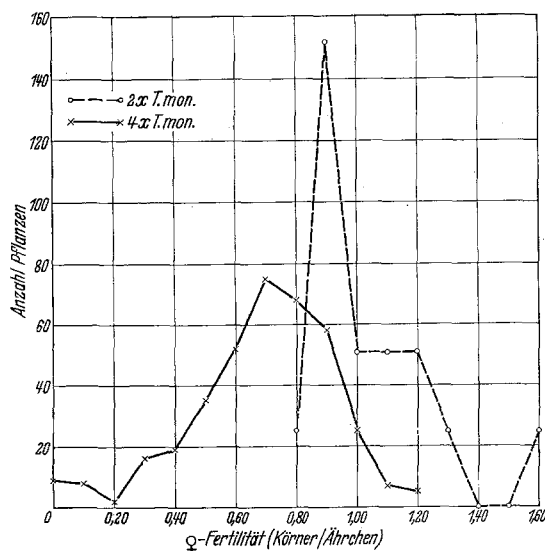
1954	Bestockung	Halmlänge (cm)	Ährenlänge (mm)	Ährchenzahl	Dichte	♂-Fertilität	♀-Fertilität	Ährenschieben	Reife
$4x$	$\bar{x}$ 7,9 min.—max. 5 — 12	$\bar{x}$ 69,9 min.—max. 55 — 80	$\bar{x}$ 73,1 min.—max. 52 — 91	$\bar{x}$ 22,7 min.—max. 19 — 27	$\bar{x}$ 31,5 min.—max. 27,0—36,5	$\bar{x}$ 68,2% min.—max. 8,02—74,8%	$\bar{x}$ 0,68 min.—max. 0,19—2,10	min. — max. 23. Juni—5. Juli	min. — max. 18. Sept.—5. Okt.
54,97/18 ( $2n=27$ )	14	69	100	30	30,0	56,8%	0,58	21. Juni	18.—25. Sept.
54,97/2 ( $2n=27$ )	3	71	71	23	32,4	35,6%	—	2.—5. Juli	24. Sept.
54,97/17 ( $2n=29$ )	2	38	34	11	32,4	—	—	21. Juli— 6. Aug.	14.—18. Okt

Tabelle 8. Vergleich zwischen reinen tetraploiden und tetraploiden Pflanzen aus der Nachkommenschaft einer aneuploiden Pflanze ( $2n = 27$ ) von *T. monococcum* (Topfkultur).

1955	n	Halmlänge (cm) $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Bestockung $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Ährenschiebezeit $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	Reifezeit $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
$4x$	9	$72,2 \pm 1,509$	$7,7 \pm 0,850$	$221,7 \pm 0,527$	$45,6 \pm 0,500$
$4x \text{ ex } 2n = 27$	9	$74,9 \pm 1,230 > *$	$6,9 \pm 1,034 > *$	$221,0 \pm 0,500 > *$	$46,0 \pm 0,500 > *$

Abb. 3. Hüllspelzen von *T. monococcum* 54,101/2 ( $2n = 14$ , fertil) (a); 54,97/11 ( $2n = 28$ , fertil) (b); 54,97/9 ( $2n = 28$ , teilweise fertil) (c); 54,97/18 ( $2n = 27$ , teilweise fertil) (d); 54,97/2 ( $2n = 27$ , steril) (e); 54,97/17 ( $2n = 29$ , steril) (f).

Die aneuploiden Pflanzen wichen mehr oder weniger frühzeitig von den übrigen  $4x-C_2$ -Pflanzen ab. Die Pflanze 54,97/18 ( $2n = 27$ ) schoßte vor allen Pflanzen und hatte auffallend blaugrünes Laub. Die Ähren wurden früh geschoben und reiften am Anfang

Abb. 4. Variationskurven der ♀-Fertilität von  $2x$ - und  $4x$ -*T. monococcum*.

der allgemeinen Erntezeit aus (Tab. 7). Morphologisch zeichnete sie sich durch hohe Bestockung, lange Ähren und hohe Ährchenanzahl aus, während Halmlänge, Ährendichte, ♀- und ♂-Fertilität mit den übrigen  $4x-C_2$ -Pflanzen übereinstimmte. Das unterste Ährchen war an fast allen Ähren abstehend (Abb. 5) und die Hüllspelzen etwas gedreht; im oberen Viertel der Ähre war oft das Spindelglied einzelner Ährchen reduziert, so daß die beiden gegenüberliegenden Ährchen fast auf gleicher Höhe standen. Von den 48 aus Selbstungen hervorgegangenen Körnern keimten nur 11, die alle Pflanzen mit  $2n = 28$  Chromosomen ergaben. Diese Pflanzen stimmten in allen Merkmalen mit den reinen tetraploiden Pflanzen überein (Tab. 8).

Die 2. Pflanze mit  $2n = 27$  (54,97/2) unterschied sich bis auf die ♀-Fertilität und Morphologie der Hüllspelzen nicht von den tetraploiden Pflanzen, in deren Variationsbereich alle Meßwerte in Tab. 7 liegen. Die Ähren waren steril; die Hüllspelzen waren sehr schmal und lang und mit langen spitzen Zähnen versehen (Abb. 3 und 5).

Stark abweichend war die Pflanze 54,97/17 mit  $2n = 29$  Chromosomen. Die 2 Ähren wurden sehr spät geschoben und reiften erst Mitte Oktober. Die Halme wurden nur 38 und 29 cm lang, die Ährenlänge

und Ährchenanzahl war stark reduziert. Die Ähren waren ♀ und ♂ völlig steril und die Hüllspelzen, wie bei den anderen aneuploiden Pflanzen, lang und spitz gezähnt (Abb. 3 und 5, Tab. 7).

### Meiosis

Der Meiosisablauf wurde 1958 an 2 Pflanzen studiert. Die Anzahl der Multivalenten wurde in der Metaphase I bestimmt. Hieraus lassen sich jedoch keine Aussagen über das ursprüngliche Paarungsverhalten der homologen Chromosomen machen, wohl aber über die Häufigkeit von Partnerwechsel und Chiasmenbildung der Vierergruppen. Die Zahl der Multivalenten (Tri- und Quadrivalente) variierte zwischen 0—7 pro Zelle mit einem Maximum zwischen 3 und 4. Durchschnittlich wurden 3,2 bzw. 3,4 Multivalente pro Zelle beobachtet (Tab. 9). Der Anteil der Trivalenten war gering; er variierte von 0—3 und betrug durchschnittlich 0,3—0,5 pro Zelle. Die Zahl der Univalenten stimmt in den meisten Fällen mit der Zahl der Trivalenten überein. Sehr vereinzelt traten durch Chiasmenausfall überzählige Univalente auf. Hinsichtlich der Konfigurationen in M I überwiegt bei den Bivalenten die Ringbildung (69%), bei Quadrivalenten Viererring und Viererkette (68%).

Tabelle 9. Häufigkeit von Multivalenten in der Metaphase I.

	Anzahl Quadrivalente (oder Trivalente und Univalente)								n	Anzahl pro Zelle	
	0	1	2	3	4	5	6	7		Multivalente	Trivalente
4x mon. 1.	2	2	9	14	12	4	1	1	45	3,2	0,3
4x mon. 2.		1	9	10	21	3	2		46	3,4	0,5
2x mon.	96								96		

Möglicherweise liegt die wahre Multivalentenanzahl etwas über der hier angegebenen. Auch MÜNTZING (1951) weist darauf hin, daß bei der Analyse der eindeutig identifizierbaren Zellen unwillkürlich Zellen mit niederen Multivalentenanzahlen bevorzugt werden.

Die Verteilung der Tochterchromosomen in der Anaphase I ist zu 71% normal 14:14. Eine 13:15- oder seltener eine 12:16-Verteilung wurde in einer Häufigkeit von 13% und andere Störungen zu 15% beobachtet ( $n = 134$ ). Diese Störungen können von zurückbleibenden Univalenten, von nicht sich synchron trennenden Tri- und Quadrivalenten oder von je 2 zusammenhängenden zum gleichen Pol orientierten Chromosomen eines Quadrivalents hervorgerufen werden. Da Viererringe und Ketten in der M I meist in der sogenannten Zickzackanordnung vorliegen, ist eine normale Verteilung der Chromosomen möglich. Anders bei senkrecht zur Metaphaseebene orientierten Ketten und ausgebreiteten Viererringen. Hier kann es ohne weiteres zu den beobachteten Störungen kommen. Bis zur Telophase I erreichen aber auch die meisten der sich nicht normal verhaltenden Chromosomen die Tochterkerne, so daß nur noch 7,6% Störungen beobachtet werden konnten. Nur sehr vereinzelt werden Mikronuklei gebildet. Die Häufigkeit von Störungen in der Äquationsteilung — Zurückbleiben und unregelmäßige Verteilung während der Anaphase II — läßt sich am besten durch die Häufigkeit der Mikronuklei in den Tetraden ausdrücken. 15,8% ( $n = 192$ ) der Tetraden hatten 1,2 oder 4 Mikronuklei.



Abb. 5. Ähren von *Triticum monococcum*  $2n = 27$  (54,97/18) teilweise fertil, links;  $2n = 27$  (54,97/2) steril, Mitte;  $2n = 29$  (54,97/17) steril, rechts.

### Diskussion der Ergebnisse

Die Reaktion der verschiedensten Pflanzenarten auf künstliche Polyploidisierung ist hinreichend bekannt (vgl. SCHWANITZ 1948—1952 und MÜNTZING 1958), so daß wir unsere Diskussion auf wenige Punkte beschränken können.

Der Vergleich mit artifiziellen Polyploiden von *Hordeum sativum* (FREISLEBEN 1942, MÜNTZING 1948), *Secale cereale* (MÜNTZING 1951) und *T. monococcum* (RÁJHÁTHY 1957) zeigt, daß die drei Arten mehr oder weniger einheitlich auf eine Chromosomenverdoppelung reagieren. Bestockung, Ährchenzahl, Ährendichte und ♀-Fertilität sind bei allen verringert, die Halmlänge nur bei *Hordeum* und *T. monococcum*. Die Ähren sind länger, die Körner größer und schwerer. Teilweise verhält sich *Secale* etwas abweichend, was auf die durch die Allogamie bedingte Heterozygotie des Materials zurückzuführen ist.

Negativ für alle künstlichen Polyploiden, besonders für die Getreide, wirkt sich die herabgesetzte Fertilität aus. Früher neigte man dazu, die Fertilitätsverminderung wesentlich auf die mechanischen Störungen beim Ablauf der Meiosis zurückzuführen, die nach Bildung von Multivalenten auftreten können (DARLINGTON 1937).

Eingehende Untersuchungen der Fertilität autopolyploider reiner Linien machten es wahrscheinlich, daß der Grad der Fertilitätsverminderung vom jeweiligen Idiotypus bestimmt wird. Heterozygote Pflanzen zeigten meist eine auffallend bessere Fertilität (LINDSTROM und HUMPHREY 1933, EMSWELLER und RUTTLE 1941, RANDOLPH 1941, QUADT 1949), und es gelang, aus Kreuzungsnachkommenschaften Pflanzen mit guter, ja sogar mit erhöhter Fertilität und Leistungsfähigkeit auszuwählen (STRAUB 1946, MÜNTZING 1943, KUCKUCK und LEVAN 1955, QUADT 1955). Diese Ergebnisse weisen auf eine genische Ursache der Fertilität hin und lassen sich er-

klären, wenn man eine Dosisabhängigkeit des Wirkungsmaximums der betreffenden Gene in Betracht zieht. Hierfür hat MELCHERS (1946) ein instruktives Modellbeispiel entwickelt. In bezug auf die Fertilität könnte es sich dabei natürlich auch um die Selektion maximal günstig wirkender Allel-Kombinationen von Genen handeln, die den Meiosisablauf steuern. Das mag für einzelne Beispiele zutreffen. GILLES und RANDOLPH (1951) fanden bei *Zea Mays* nach 10jähriger Selektion auf Fertilität und Wüchsigkeit eine Abnahme der Quadrivalentfrequenz von 8,47 auf 7,46 und erklären diesen Vorgang mit einer Selektion günstiger Genkombinationen für Chromosomenpaarung. Für andere, z. B. *Antirrhinum* und *Lycopersicon esculentum* konnte eine Fertilitätserhöhung ohne signifikante Unterschiede im Meiosisablauf festgestellt werden. Die Untersuchungen von SPARROW, RUTTLE und NEBEL (1942) an sterilen Bastarden innerhalb der 4x-*Antirrhinum*-Sippen und fertilen Bastarden zwischen den Sippen ergaben keine Korrelation zwischen Multivalentenzahl in Metaphase I und Höhe der Fertilität. QUADT (1955) konnte keine Unterschiede im Meiosisablauf zwischen hoch fertilen und weniger fertilen autotetraploiden Tomatenselektionen feststellen. Bei autotetraploidem *Trifolium hybridum* ist die Fertilitätsverminderung nicht mit Störungen während der Meiosis verbunden; die Höhe der Fertilität wird genisch kontrolliert (ARMSTRONG und ROBERTSON 1956).

Ob es sich bei erfolgreicher Selektion auf höhere Fertilität stets um Gene handelt, die die Fertilität spezifisch beeinflussen, muß dahingestellt bleiben. LEVAN (1945) hat darauf hingewiesen, daß die Gametenbildung vielleicht als der empfindlichste Indikator für eine Störung des genotypischen Gleichgewichts einer Pflanze angesehen werden kann. Man könnte daher geneigt sein, die primäre Fertilitätsverminderung Autopolyploider auf ein gestörtes idiotypisches Gleichgewichtssystem innerhalb der Zelle zurückzuführen. Als Beispiel für die Abhängigkeit der Fertilität von Gendosis oder einem verschiedenen mehr oder weniger gestörten genotypischen Gleichgewicht können die oben beschriebenen Aneuploiden gelten.

Bei dem von uns untersuchten autotetraploiden *T. monococcum* beträgt die durchschnittliche Fertilitätsverminderung 35%, und zwar sowohl im ♀- als auch im ♂-Geschlecht. Streng genommen darf man Samenansatz und Pollenfertilität jedoch nicht miteinander vergleichen, da letztere haplontisch, die Höhe des Samenansatzes haplontisch und diplontisch bedingt sein kann. Der Meiosisablauf (Anaphase I) war zu 30% gestört, wobei es sich bei der Hälfte der Störungen um Fehlverteilungen der Chromosomen handelte. Da nur 3% Aneuploide in Nachkommenschaften tetraploider Pflanzen gefunden wurden und in der Nachkommenschaft einer 27-chromosomigen Pflanze nur Pflanzen mit 28 Chromosomen auftraten, kann angenommen werden, daß Gameten mit abnormen Chromosomenzahlen bei *T. monococcum* meist letal sind, zumindest aber in ihrer Befruchtungsmöglichkeit benachteiligt sind. Die Bildung von Univalenten, die entweder während der Anaphase I ungleich verteilt oder eliminiert werden, oder die sich bereits in M I teilen und Störungen der Äquationsteilung verursachen, dürfte einen wesent-

lichen Anteil an der Fertilitätsverminderung der tetraploiden Pflanzen haben. MYERS (1943 a und b) konnte bei *Dactylis glomerata* eine signifikante negative Korrelation sowohl zwischen Univalenten- und Chiasmafrequenz als auch Univalentenfrequenz und Samenansatz feststellen. Nach MYERS sollte bei Autopolyploiden eine Selektion auf hohe Chiasmafrequenz und niedrige Quadrivalenthäufigkeit die gewünschte Fertilitätserhöhung ergeben.

Auffallend stärker war der Fertilitätsrückgang bei dem von RÁJHÁTHY untersuchten tetraploiden *T. monococcum*. Von 14 Pflanzen erreichten 2 ungefähr 20% der diploiden ♀-Fertilität, 6 Pflanzen nur 1% oder darunter. Die übrigen Pflanzen waren völlig steril. Aber auch die diploiden Pflanzen zeigten im Vergleich mit dem von uns untersuchten diploiden Material (1,01 Körner/Ährchen) einen sehr schlechten Ansatz: nur 0,53 Körner/Ährchen, d. h. in jedem 2. Ährchen ein Korn. Keine *T. monococcum*-Herkunft unseres Sortiments hat in mehrjähriger Beobachtung einen solchen schlechten Ansatz gezeigt. Vielleicht waren ungünstige Umweltverhältnisse wirksam, oder es bestehen bezüglich der Fertilität große genetische Unterschiede zwischen beiden Sippen.

Die von RÁJHÁTHY und uns beobachtete große Variabilität der Tetraploiden bezüglich der Fertilität und anderer Merkmale stimmt mit Befunden an anderen Objekten überein. Da das Ausgangsmaterial homozygot war, dürfte diese Variabilität als individuelle Reaktion auf mannigfache Umweltverhältnisse aufzufassen sein, auf die bekanntlich künstliche Polyploide besonders leicht reagieren.

### Phylogenetische Fragen

Schon 1930 hat AASE die Vermutung ausgesprochen, daß die Emmerreihe allopolyploider Natur sei. Auf Grund von cytologischen Untersuchungen durch JENKINS (1929) an Bastarden *T. turgidum* × *Aegilops speltoides* zog sie — unter Vorbehalt — neben *T. monococcum* *Aegilops speltoides* als zweite Ursprungsart in Betracht. Heute stehen *Ae. speltoides* oder die Arten der Sektion *Sitopsis* im Mittelpunkt der Diskussion um die Herkunft des B-Genoms (SARKAR und STEBBINS 1956, SEARS 1956, RILEY, UNRAU und CHAPMAN 1958), und die allopolyploide Entstehung der Emmerreihe wird allgemein angenommen.

Von wenigen Autoren (CAMARA 1935, v. ROSENSTIEL 1950, SCHRIMPF 1951) ist dagegen die Ansicht vertreten worden, daß die tetraploiden Arten durch Autopolyploidie entstanden sind. Im Laufe der Evolution sollen sich die Chromosomen des einen A-Genoms zum B-Genom umgebildet haben. Einen solchen Vorgang hat neuerdings SEARS (1956) als höchst unwahrscheinlich bezeichnet. Auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse sei es schwer vorstellbar, daß ein Chromosomensatz einer autopolyploiden Sippe durch Gen- und Chromosomenmutationen stark abgeändert wird, während der andere von diesen Vorgängen verschont bleibt.

Deswegen muß auch die Annahme von TUMANIAN (1937) abgelehnt werden, der *T. Timopheevi* direkt von *T. monococcum* var. *Hornemannii* ableitet: „The facts established by us, indicate that this wheat (*T. Timopheevi*)<sup>1</sup> is a tetraploid form of the cultivated

<sup>1</sup> Klammer vom Verfasser.

monococcal var. *Hornemanni*, which is a constant associate of *T. Timopheevi*." Unsere autotetraploiden *T. monococcum* var. *Hornemanni* lassen aber in keiner Weise eine Abänderung der Merkmale zu *T. Timopheevi* erkennen, widerlegen also die Annahme TUMANIANS. Sie mag auf einzelne mehr oder weniger übereinstimmende Merkmale zurückzuführen sein. Beide Arten haben flache und sehr dichte Ähren. Die Ährchen sind relativ schmal und langgestreckt, die Hüllspelzen sind bis unten scharf gekielt (nicht geflügelt), und der Zahn ist nach außen gebogen oder gerade. Das für viele Formen der Emmerreihe typische Merkmal — einwärts gebogener Zahn der Hüllspelzen — fehlt bei *T. Timopheevi*. Abweichend von der Emmerreihe und übereinstimmend mit *T. monococcum* sind die hohlen Halme. Außerdem muß auf die guten Resistenzeigenschaften beider Arten hingewiesen werden (FLAKSBERGER 1935, S. 338). Abweichend von allen anderen Weizen ist die dichte, weißliche Behaarung der Blattscheiden und -spreiten von *T. Timopheevi*.

Nach den cytologischen Untersuchungen von KIHARA und LILIENFELD (1934) besitzt *T. Timopheevi* die Genome AAGG. Spätere Untersuchungen (KOSTOFF 1937, MATSUMURA 1950 und SACHS 1953) haben grundsätzlich die gleichen Ergebnisse gezeigt: die Chromosomen des B- und G-Genoms sind zumindest teilweise homolog. Die Interpretation hat sich aber in Richtung auf eine ursprüngliche Übereinstimmung beider Genome verschoben. Denn SACHS konnte 1953 zeigen, daß eine Sippe von *T. dicoccoides* aus dem Irak in der  $F_1$  mit *T. Timopheevi* 13,90 Bivalente bildet, daß also eine normale Paarung der Chromosomensätze beider Arten stattfinden kann. Eine andere Sippe von *T. dicoccoides* aus Syrien-Palästina zeigte in  $F_1$ -Bastarden mit *T. Timopheevi* 10,00 Bivalente, was mit der Bivalentenhäufigkeit in  $F_1$ -Bastarden zwischen *T. Timopheevi* und anderen tetraploiden Arten übereinstimmt. Innerhalb der Art *T. dicoccoides* existieren also in der Chromosomenstruktur differente Sippen, die nach der bisher üblichen Terminologie mit den Genomformeln AG bzw. AB bezeichnet werden müßten. Auf Grund dieser Ergebnisse vertritt SACHS die Meinung, daß alle cytologisch differenzierten tetraploiden Arten von einem 28chromosomigen Prototyp abgeleitet werden könnten. Unterstützt wird diese Ansicht — soweit sie die Genomhomologien betrifft — durch die Untersuchungen von RILEY, UNRAU und CHAPMAN (1958). In Kreuzungen mit *Aegilops speltoides* verhält sich *T. Timopheevi* ähnlich wie ein AB-Weizen.

Die große Variabilität innerhalb der 4x-Spelzweizen läßt vermuten, daß phänotypisch verschiedene tetraploide Weizen durch Kombination verschiedener Genotypen, sowohl des A- als auch des B-Genom-Trägers, entstanden sind (SARKAR und STEBBINS 1956). Dabei sind bei *T. dicoccoides-dicoccum* wahrscheinlich die Gene des B-Genoms ausschlaggebend für die morphologischen Merkmale gewesen. Wie aus den Untersuchungen an tri- und hexaploiden Bastarden *T. dicoccum*  $\times$  *T. monococcum* hervorgeht, wird der Habitus dieser Bastarde wesentlich durch die Merkmale von *T. dicoccum* bestimmt, obwohl einem B-Genom zwei A-Genome gegenüberstehen (SCHIEMANN und STAUDT 1958). Ob die Gene des B-Genoms epistatisch oder vielleicht auch dominant

wirken, müßte in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Die obengenannten Ähnlichkeiten zwischen *T. monococcum* und *T. Timopheevi* geben uns Hinweise für die Suche nach dem hypothetischen  $B_{Timopheevi}$ -Genom-Träger.

### Zusammenfassung

Tetraploide Pflanzen wurden aus Körnern einer reinen Linie von *T. monococcum*, die mit einer 0,025% Colchizininlösung behandelt worden waren, isoliert. Halmlänge, Bestockung, Ährchenzahl pro Ähre und Ährendichte der tetraploiden Pflanzen sind reduziert. Die Entwicklung bis zur Reife der 1. Ähre ist um 4–5 Tage, bis zur Reife der 2. und 3. Ähre um 8–9 Tage verzögert. Kornansatz pro Ährchen und Pollenfertilität sind um durchschnittlich 35% verringert. Trotz erhöhten Tausendkorngewichts bleibt der Ertrag unter 50%.

Die möglichen Ursachen der bei fast allen artifizierten Autopolyploiden beobachteten Fertilitätsverminderung werden diskutiert. Bei 4x-*T. monococcum* kann zumindest ein Teil der Fertilitätsverminderung auf Störungen der Meiosis zurückgeführt werden. Durchschnittlich wurden 3–4 Quadrivalente pro Zelle gebildet. In 30% der Anaphasen I wurden Störungen beobachtet. Gameten mit anormalen Chromosomenzahlen, die zu 13% auftraten, sind wahrscheinlich größtenteils letal. In der Nachkommenschaft einer 27-chromosomigen Pflanze wurden nur Pflanzen mit  $2n = 28$ , in Nachkommenschaften tetraploider Pflanzen nur 3% Aneuploide aufgefunden.

Außer einer Verlängerung der Ährchen und der Zähne der Hüllspelzen konnten keinerlei morphologische Veränderungen bei den Tetraploiden festgestellt werden. Der Hypothese TUMANIANS, *T. Timopheevi* sei eine tetraploide Form der Varietät *Hornemanni* von *T. monococcum*, kann daher und besonders auf Grund der vorliegenden cytologischen Untersuchungen nicht zugestimmt werden.

### Literatur

1. AASE, H. C.: Cytology of *Triticum*, *Secale* and *Aegilops* hybrids with reference to phylogeny. Res. Stud. State Coll. Wash. 2, 5–60 (1930). — 2. ARMSTRONG, J. M. und R. W. ROBERTSON: Studies of colchicine induced tetraploids of *Trifolium hybridum* L. I. Cross and self-fertility and cytological observations. Canad. J. agr. Sci. 36, 255–266 (1956). — 3. CAMARA, A.: Ann. Inst. Sup. Agron., Lisboa 7, 29–61 (1935), zitiert nach SEARS (1948). — 4. CUA, L. D.: zitiert nach Wis Nr. 1 (1954), (1949). — 5. DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. 2. Aufl. London 1937. — 6. DORSEY, E.: Induced polyploidy in wheat and rye. J. Heredity 27, 155–160 (1936). — 7. DORSEY, E.: Chromosome doubling in the cereals. J. Heredity 30, 393–395 (1939). — 8. EMSWELLER, S. L., und M. L. RUTTLE: Induced polyploidy in floriculture. Biological Symposia 4, 114–130 (1941). — 9. FLAKSBERGER, K. A.: Wheat. Flora of cultivated plants 1 (1935). — 10. FREISLEBEN, R.: Untersuchungen an tetraploiden Kulturgersten. Forschungsdienst Sonderheft 16, 361–364 (1942). — 11. GILLES, A., und L. F. RANDOLPH: Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of 10 years. Am. J. Bot. 38, 12–16 (1951). — 12. JENKINS, J. A.: Chromosome homologies in wheat and *Aegilops*. Am. J. Bot. 16, 238–245 (1929). — 13. KIHARA, H., und F. LILIENFELD: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *T. Timopheevi* Zhuk. Cytologia 6, 87–122 (1934). — 14. KOSTOFF, D.: Chromosome behaviour in *Triticum* hybrids and allied genera. I. Interspecific hybrids with *Triticum timopheevi*. Proc. Indian Acad. Sci. 5, 231–236 (1937). — 15. KUCKUCK, H., und



- A. LEVAN: Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Leinsippen und an tetraploiden Kreuzungsnachkommenschaften nach vieljähriger Selektion. Züchter 21, 195—205 (1951). — LEVAN, A.: Aktuelle Probleme der Polyploidiezüchtung. Arch. Julius-Klaus-Stift. Erg. Bd. 20, 142—152 (1945). — 17. LINDSTROM, E. W., und L. M. HUMPHREY: Comparative cytogenetic studies of tetraploid tomatoes from different origins. Genetics 18, 193—200 (1933). — 18. MATSUMURA, S.: Chromosome conjugation and fertility of triploid wheat hybrids and their offsprings. Rep. Kihara Inst. Biol. Res. (Seiken Zihô) Nr. 4, 31—42 (1950). — 19. MELCHERS, G.: Die Ursachen für bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Z. Naturforsch. 1, 160—165 (1946). — 20. MÜNTZING, A.: Fertility improvement by recombination in autotetraploid *Galeopsis pubescens*. Hereditas 29, 201—204 (1943). — 21. MÜNTZING, A.: Experiences from work with induced polyploidy in cereals. In „Svalöf 1886—1946“ Lund 324—337 (1948). — 22. MÜNTZING, A.: Cytogenetic properties and practical value of tetraploid rye. Hereditas 37, 17—84 (1951). — 23. MÜNTZING, A.: Polyploidiezüchtung. In KAPPERT-RUDOLF: Hdb. Pflanzenzüchtung Bd. 1 (1958). — 24. MÜNTZING, A., G. TOMETORP und L. MUNDT-PETERSEN: Tetraploid barley produced by heat treatment. Hereditas 22, 401—406 (1937). — 25. MYERS, W. M.: Increased meiotic irregularity accompanying inbreeding in *Dactylis glomerata* L. Genetics 28, 383—397 (1943). — 26. MYERS, W. M.: Analysis of variance and covariance of chromosomal association and behavior during meiosis in clones of *Dactylis glomerata*. Bot. Gaz. 104, 541—552 (1943). — 27. PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). Biol. Zbl. 63, 152 (1943). — 28. PATHAK, G. N.: Studies in the cytology of cereals. J. Genetics 39, 437 bis 467 (1940). — 29. PETO, F. H.: Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. V. Doubling the chromosome number in *T. vulgare* and  $F_1$  of *T. vulgare*  $\times$  *A. glaucum* by temperature treatments. Canad. J. Res. 16, 516—529 (1938). — 30. QUADT, F.: Untersuchungen über die Fertilität experimentell erzeugter tetraploider reiner Linien und Bastarde der Tomate. Z. Pflanzenzüchtung 28, 1—22 (1949). — 31. QUADT, F.: Beobachtungen an den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde. Züchter 25, 241—245 (1955). — 32. RÄJHÄTHY, T.: Tetraploides *Triticum monococcum* L. ( $2n=28$ ). Züchter 27, 85—89 (1957). — 33. RANDOLPH, L. F.: Cytogenetics of tetraploid maize. J. Agric. Res. 50, 591—605 (1935). — 34. RANDOLPH, L. F.: The influence of heterozygosity on fertility and vigor in autotetraploid maize. (Abstract). Genetics 27, 163 (1941). — 35. RILEY, R., J. UNRAU und V. CHAPMAN: Evidence on the origin of the B genome of wheat. J. Heredity 49, 91—98 (1958). — 36. ROSENSTIEL, K. V.: Weizen. In ROEMER-RUDOLF: Hdb. Pflanzenzüchtung 2, (1950). — 37. SACHS, L.: Chromosome behavior in species hybrids with *Triticum timopheevi*. Hereditas 7, 49—58 (1953). — 38. SARKAR, P., und G. L. STEBBINS: Morphological evidence for the origin of the B genome in wheat. WIS Nr. 3, 20 (1956). — 39. SARKAR, P., und G. L. STEBBINS: Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. Am. J. Bot. 43, 297—304 (1956). — 40. SCHIEMANN, E. und G. STAUDT: *Triticum*  $\times$  *dicoccum*, ein Amphidiploid mit den Genomen AAAABB. Züchter 28, 166—184 (1958). — 41. SCHRIMPF, K.: Ein Beitrag zur Phylogenie und Systematik der Gattung *Triticum*. Z. Pflanzenzüchtung 31, 42—71 (1952). — 42. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I—XIV. Züchter 19—22, (1948—1952). — 43. SEARS, E. R.: The cytology and genetics of wheats and their relatives. Adv. Genetics 2, 239—270 (1948). — 44. SEARS, E. R.: The B genome of *Triticum*. WIS Nr. 4, 8—10 (1956). — 45. SEARS, E. R.: The systematic, cytology and genetics of wheat. In KAPPERT-RUDOLF: Hdb. Pflanzenzüchtung 2 (1956). — 46. SMITH, L.: Cytogenetic studies in *Triticum monococcum* L. and *T. aegilopoides* Bal. Miss. Univ. Agri. Exp. Sta. Res. Bull. 248, 1—38 (1936). — 47. SPARROW, A. H., M. L. RUTTLE und B. R. NEBEL: Comparative cytology of sterile intra- and fertile intervarietal tetraploids of *Antirrhinum majus* L. Am. J. Bot. 29, 711—715 (1942). — STAUDT, G.: Some notes on autotetraploid *Triticum monococcum*. WIS Nr. 5, 1—2 (1957). — 49. STAUDT, G.: Spontane Bastarde zwischen *Triticum dicoccum* und *Triticum monococcum*. Z. Pflanzenzüchtung 40, 262—265 (1958). — 50. STRAUB, J.: Die Züchtung von Polyploiden mit positivem Selektionswert. Z. Naturforsch. 1, 342—345 (1946). — 51. TJO, J. H. und A. LEVAN: The use of oxiquinoline in chromosome analysis. Ann. Estacion Exp. De Aula Dei 2, 21—64 (1950). — 52. TUMANIAN, M. G.: The occurrence in nature of polyploid mutations in wild monococcal wheat. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS 16, 325—327 (1937). — 53. ZHEBRACK, A. R.: Bericht Tagung der W. I. Lenin-Akademie der Landwirtschafts-Wissenschaften der S. U. Verl. Kultur und Fortschritt, Berlin 1948. — 54. ZHEBRACK, A. R.: Polyploidy in wheat. Proc. X. Int. Cgr. Gen., 332 (1958). — 55. ZHUKOVSKY, P. M.: Kulturpflanzen und ihre Verwandten (russisch). Moskau 1950. — 56. ZHUKOVSKY, P. M.: Probleme der Botanik Bd. 2 (russisch). Moskau und Leningrad 1955.

Aus dem Forstbotanischen Institut München

## Das Verhältnis von Transpiration und Assimilation als physiologische Kenngröße, untersucht an Pappelklonen\*

Von JÜRGEN RÜSCH

Mit 6 Abbildungen

### Einleitung

Neben der Freude am wachsenden Baum bewegt den Pappelanbauer in erster Linie der Gedanke an den Holzzuwachs seiner Bäume. Im Vordergrund seiner Überlegungen, auch über die Sortenwahl, steht letzten Endes die Stoffproduktion, über deren Höhe er sich als Durchschnitt eines längeren Zeitraums durch Zuwachsmessungen jeweils nachträglich Aufschluß gibt.

Physiologisch geht die Stoffproduktion vor allem auf die beiden Stoffwechselvorgänge Assimilation und Transpiration zurück. Während die Rolle der Assimilation als Grundlage des organischen Substanz-

gewinns eindeutig und klar ist, bedarf die der Transpiration einer Erörterung. — Man weiß, daß der Salztransport von der Wurzel mit dem Transpirationsstrom erfolgt (Zusammenfassendes bei KISSER). Obwohl die Salzaufnahme in den Wurzeln an den Atmungsstoffwechsel gebunden ist, geht eine Erhöhung des Transpirationsstroms mit einer Förderung der Salzaufnahme einher (FREELAND; die Salzaufnahme im gesamten betrachtet, der Anteil einzelner Ionen kann sich hierbei verschieben, SCHMIDT). Denn mit zunehmender Geschwindigkeit des Transpirationsstroms nimmt die Salzkonzentration im Gefäßwasser wohl ab, aber nicht proportional (JAHNEL; PETRISCHEK; BÖTTICHER u. BEHLING, die u. a. auch *Populus*-Stecklinge untersuchten). In reiner Betrachtung des Nährsalztransportes könnte man daher

\* Nach einem vor der Landesgruppe Bayern des Deutschen Pappelvereins am 27. 2. 59 in München gehaltenen Vortrag.