

- 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. RUTLE 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; PETRISCHKE; 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.

für die Transpiration wie im Falle der Assimilation sagen, daß das Gesamtergebnis für die Pflanze desto besser sei, je größer sie ist. Daneben wird man der Transpirations-„Leistung“ auch einen Bestimmungswert für die Fähigkeit beimessen können, sich mit dem meist beschränkt verfügbaren Wasser versorgen zu können.

Gegenüber dieser einseitigen und absoluten Betrachtung der Transpiration gilt für ihre Beurteilung in Verbindung mit Assimilations- und Ertragsbestimmungen, „daß jener Wasserhaushalt für die Pflanze als der vorteilhafteste anzusehen ist, bei dem der größte Stoffgewinn durch geringsten Wasserverbrauch erreicht wird“ (BIEBL). Hierzu verbindet man die Transpiration mit dem Substanzgewinn in Form des Verhältnisses in der Vegetationszeit verbrauchtes Wasser : gewonnene Trockensubstanz (= „Transpirationskoeffizient“) relativ miteinander, oder man bezieht die gebildete Trockensubstanz auf 1 Liter transpiriertes Wasser (= „Produktivität der Transpiration“, s. a. KOCH). Diese Beurteilung der Transpiration gilt ganz allgemein für Pflanzen, die nicht unbeschränkt mit Wasser versorgt sind — was bei unseren Standorten die Regel sein dürfte. Indessen zeigen Beobachtungen an ausreichend mit Wasser versorgten Pflanzen, daß „die Transpiration sehr häufig nicht nur ohne Schaden, sondern sogar zum Nutzen für die Pflanze wesentlich eingeschränkt werden kann“ (MAXIMOW). SIMONIS fand beim Vergleich trocken und feucht aufgezogener Inkarnatkleepflanzen, daß die Trockenpflanzen zwar mehr (pro Blattfläche) assimilieren, dennoch aber einen geringeren Ertrag aufweisen als die Feuchtpflanzen, weil diese ihre Assimilate statt in die Vergrößerung des Wurzelsystems in die der Assimilationsorgane anlegten. Die Transpiration ist also doch mehr ein „lästiges Übel“ infolge der notwendigen Anpassungen, sie aufrechtzuerhalten. — Diese Befunde erklären im übrigen zwanglos, daß der Ertrag von Pflanzen im Windschutz größer ist, obwohl deren CO₂-Versorgung behindert ist, wie RÜSCH am natürlichen und künstlichen Windschutz experimentell nachweisen konnte.

Darüber hinaus erlangt die physiologische Kennziffer auch allgemeinwirtschaftliche Bedeutung: Im Zuge der Wasserverknappung bei heutzutage positiver Einschätzung der im Lande anfallenden Wassermengen fragt man sich allen Ernstes z. B. an der Ruhr, ob man sich noch weiter den „Luxus“ unwirtschaftlich transpirierender Baumarten leisten kann.

Wir dürfen also im ganzen sagen, daß die Beziehungen von Wasserverbrauch und gebildeter Trockensubstanz oder, zurückgeführt auf die Stoffwechsel-

vorgänge, $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ eine sehr interessante Verhältnissgröße und wichtige physiologische Kennziffer darstellen und daß es für die allermeisten Bedingungen als vorteilhaft gilt, zu einem möglichst kleinen Wert dieses Verhältnisses zu gelangen, und zwar durch Beeinflussung der Umweltfaktoren, wie Bodenstruktur, Düngung (vor allem ARLAND und seine Schule; ARLAND 1929 u. 1955, ARLAND u. ENZMANN), Windschutz u. a., aber auch durch Wahl geeigneter Sorten als Ergebnis darauf gerichteter Züchtung, durch Bemühungen um absolute Beeinflussung der Einzelgrößen: Senkung der Transpiration, Steigerung der Assimilation (vgl. auch HUBER 1957 b).

So haben wir uns im Rahmen des Schwerpunktprogramms der Deutschen Forschungsgemeinschaft¹ „Genetik der Waldbäume“ durch eingehende Untersuchung der Transpiration und Assimilation am Beispiel von Pappelklonen bemüht, eine geeignete Methode zum Herausarbeiten genetischer Unterschiede hinsichtlich des Verhältnisses $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ zu entwickeln, um dem praktischen Züchter diese wichtige physiologische Kennziffer, die eine bestimmte Voraussage für die künftige Stoffproduktion seiner Individuen erlaubt, für seine Auslesearbeit an die Hand geben zu können. Erst die großen instrumentellen Fortschritte des letzten Jahrzehnts in der Analyse der beiden Gase CO₂ und Wasserdampf mit der Entwicklung der URAS-Technik haben diesen aussichtsreichen Weg gangbar gemacht, die Stoffproduktion durch direkte Messung der Assimilation und Transpiration zu erfassen. Der URAS erlaubt die minutenweise höchst genaue direkte Messung sowohl von CO₂ als auch Wasserdampf, weil beiden Gasen die dem Meßprinzip zugrundeliegende Ultrarotabsorption eigen ist. Über solche Messungen von Assimilation und Transpiration mit zwei URAS-Geräten als Parallelregistrierung, wobei beide Gaswechselvorgänge zwangsläufig denselben Bedingungen unterliegen, soll im folgenden berichtet werden. Das gleichzeitig mit-erfaßte Verhältnis $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$, welches eine hervorragende Kennziffer für die Assimilationsökonomie darstellt, soll dagegen einer weiteren Arbeit vorbehalten sein (HUBER u. RÜSCH).

Methodik

Es wurde nach der bei Gaswechselversuchen mit dem URAS üblichen Methode verfahren, die Veränderung eines über die Pflanze geleiteten Luftstromes gegenüber der Vergleichsluft zu registrieren. Einen wesentlichen Fortschritt stellt demgegenüber die willkürliche künstliche Belichtung bei Assimilationsversuchen durch die fast sonnenlicht-gleiche Xenon-Hochdrucklampe von OSRAM dar (RÜSCH u. MÜLLER, dort auch weitere methodische Einzelheiten); hierzu wurden die Versuchspflanzen in die „Heliotron“ genannte kreisrunde Belichtungsapparatur eingestellt. Zur größeren analytischen Schärfe wurde grundsätzlich am einzelnen unversehrten Blatt gemessen, worüber jeweils eine geeignet große flache Blattküvette zu schieben und mit einem Schaumgummistück am Stiel abzudichten war. Zu jedem Versuch wurden zugleich fünf Pflanzen — die sechste Meßstelle dient der Vergleichsluft — und ihre Blattküvetten senkrecht im gleichen Abstand im Kreise so um die Lichtquelle angeordnet, daß für alle Objekte eine gleiche Beleuchtungsstärke und überhaupt gleiche Bedingungen gewährleistet waren.

Die Veränderung der Lichtstärke geschieht stufenlos mit dem eingebauten Regeltransformator. Zur Temperaturregulierung, d. h. besonders zur Abführung schädlicher Küvettenwärme, dient ein direkt auf die Küvettenfläche gerichteter regelbarer, sehr starker Luftstrom. Die durch Widerstandsthermometer mitregistrierte Temperatur zeigte, daß es im allgemeinen gelang, die Küvetten Temperatur auch bei hohen Lichtstärken in vernünftigen Grenzen zu halten. Die derart wirksame Kühlung führte auf der anderen Seite zu starker Wasserdampfkondensation auf der inneren Küvettenfläche, welche damit die Wasserdampfregistrierung verfälschen würde. Um ihr wirksam zu begegnen, erhöhten wir den Küvetten durchfluß mit einer weiteren großen „Abluft“-Pumpe auf ein Vielfaches der üblichen Werte, was im Hinblick auf die Assi-

¹ Auch an dieser Stelle sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft für ihre großzügige Unterstützung der vorliegenden Arbeit geziemend gedankt.

milationsregistrierung auch zur Gewißheit führt, daß eine Verfälschung der Ergebnisse durch zu starke Erniedrigung der CO_2 -Konzentration bei geringem Durchfluß ausgeschlossen ist. Es ergab sich also für jede einzelne Küvette folgende Durchflußanordnung:

- 1 l/min. für CO_2 -URAS
- 1 l/min. für H_2O -URAS
- 4 l/min. „Abluft“, direkt abgesogen.
- 6 l/min.

(Aus Gründen der Steuerung der Registriergeräte war die Nutzung ein- und desselben Luftstroms für beide URAS-Geräte nicht möglich.)

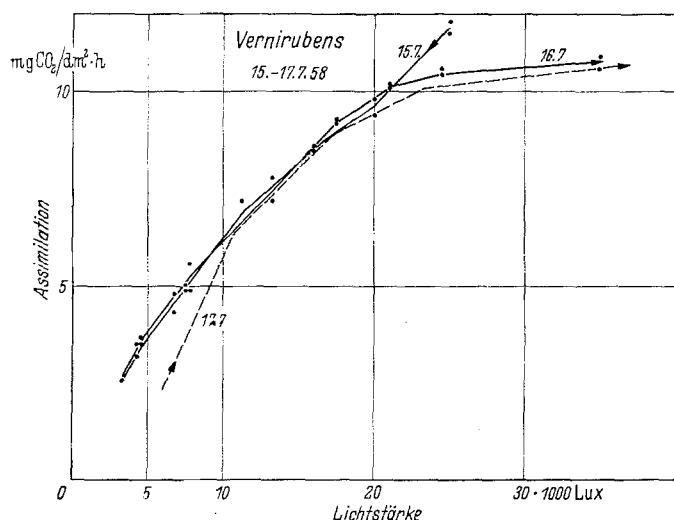


Abb. 1. Lichtabhängigkeitsversuch an *Populus euramerikana vernirubens*, aufgetragen als Assimilation (Ordinate) über der Lichtstärke (Abszisse). Erläuterungen im Text.

Im ganzen ergibt sich damit eine Versuchsanordnung, die die Messung von Transpiration und Assimilation parallel unter weitgehend natürlichen Bedingungen und am natürlichen Objekt laufend und exakt gestattet. — Während der Quotient $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ eine dimensionslose Verhältniszahl darstellt, ist es zur absoluten Betrachtung von Transpiration bzw. Assimilation in $\text{mg H}_2\text{O} (\text{CO}_2)/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ erforderlich, neben der jeweiligen Blattgröße auch die Durchflußmengen miteinzubeziehen. Hier war mit der laufenden Kontrolle von den sechs Meßstellen zu je drei Durchflüssen bei der bekannten Schwierigkeit, einen Durchfluß konstant zu halten, ein erheblicher Arbeitsaufwand unumgänglich¹.

Versuchsmaterial

Hierzu wählten wir vier euramerikanische Pappelklone (*Populus euramerikana* ...) *vernirubens*, *marilandica*, *Flachslanden* und *seratina* und zogen diese als Stecklinge, im zweiten Jahr als 1/2-Aufwüchse, in 25 cm-Töpfen im Freien heran. Zur Gaswechsellmessung wurde im allgemeinen je eine Pflanze dieser vier Klone auf die Meßstellen 1—4 ins Heliotron eingestellt und in 2—3tägigem Rhythmus gegen andere ausgewechselt, während wir auf Nr. 5 Vertreter unserer Hauptholzarten Fichte, Tanne, Kiefer, Lärche, Eiche, Buche, Esche u. Erle zum Vergleich durchprüften. Besonderes Augenmerk wurde auf die Auswahl „vergleichbarer“ Blätter, die für die betreffende Pflanze oder den Klon „repräsentativ“ (WEBER) gelten können, verwandt. Bei dem wesentlich verschiedenen Habitus, besonders der unterschiedlichen Internodienlänge, der untersuchten Klone war uns dies nur durch den Augenschein möglich.

¹ Ich danke auch hier Herrn Oberpräparator J. HEY und Frau SCHRETTENBRUNNER für ihre Mithilfe.

Ergebnisse

1. Assimilation

Zur Festlegung der optimalen Beleuchtungsstärke für unsere Registrierungen machten wir zunächst eine Reihe Lichtabhängigkeitsversuche, wovon einer als Assimilationsleistung aufgetragen in Abb. 1 für den Klon *vernirubens* graphisch und im einzelnen Ablauf dargestellt ist: Der Versuch begann am 15. 7. 58 bei 25 000 Lux, Lichtstärke fallend bis 3 000 Lux, am 16. 7. umgekehrt steigend bis 35 000 Lux, am 17. 7. Wiederholung mit steigender Lichtstärke. — Es ergibt sich ein gutes Zusammenfallen der täglichen Lichtabhängigkeitskurven und im ganzen der bekannte Verlauf einer Exponentialkurve mit asymptotischer Annäherung an einen Assimilationshöchstwert.

Fast 20 solcher Lichtabhängigkeitsversuche sind in der folgenden Abb. 2 zusammengefaßt und für alle Klone wiedergegeben. Diese gut gesicherten Mittelkurven biegen nach einem steilen Anstieg bis 20 000 Lux bei 25 000 Lux und noch größeren Lichtstärken wieder ab, was auf die größere Atmung und beginnenden Spaltenschluß bei der in diesem Bereich hoher Lichtintensitäten nicht ganz vermeidbaren höheren Temperatur zurückzuführen ist. Als optimale Beleuchtungsstärke ergibt sich hieraus für unsere Versuche 20 000 bis 25 000 Lux, ein Bereich, in dem die maximale Assimilationsleistung immer erreicht ist und sich geringe Expositionsunterschiede der Objekte zur Lichtquelle nicht auswirken. — Im ganzen zeigt der Vergleich der in der Abb. 2 wiedergegebenen Assimilationskurven, daß die einzelnen Klone dicht zusammen liegen, die Unterschiede in der Assimilationsleistung sind demnach gering und scheinen keine Aussage zuzulassen. Die optimalen Assimilationswerte selbst liegen mit ca. $13 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ erstaunlich hoch; Einzelwerte reichen sogar bis an 30 mg heran.

Die folgende Tabelle zeigt nun die als arithmetische Mittel zusammengefaßten Assimilationswerte des Sommers 1958, mit denen wir eine Aussage zum Klonvergleich machen können. Betrachten wir das Jahresmittel, was durch fast 400 Einzelwerte belegt

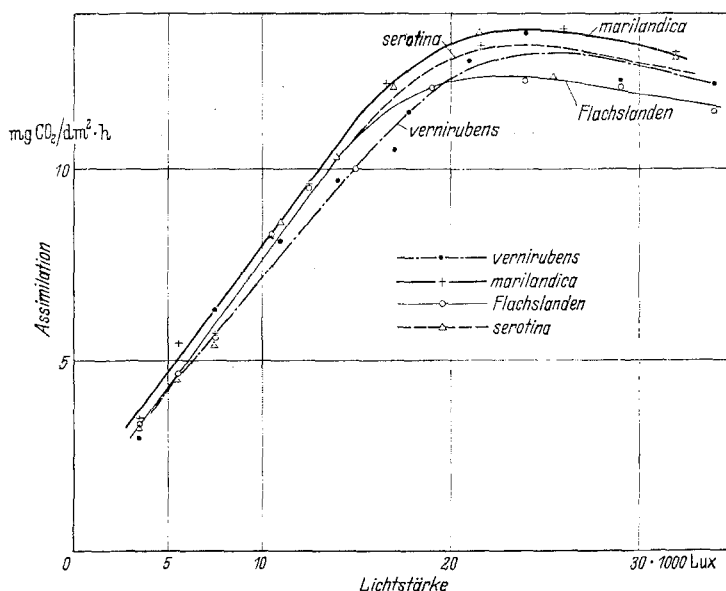


Abb. 2. Mittelkurven der Lichtabhängigkeit, aufgetragen als Assimilation (Ordinate) über der Lichtstärke (Abszisse).

ist, ergibt sich wieder, daß die Assimilation der untersuchten Pappelklone nur geringe Unterschiede untereinander aufweist. Die untersuchten Klone *vernirubens*, *marilandica*, *Flachslanden* und *serotina* stellen offenbar in physiologischer Hinsicht ein sehr einheitliches Material dar, Erwartungen in große Assimilationsunterschiede müssen also zurückgeschraubt werden, jedenfalls sind diese nur sehr gering. Immerhin scheint der größere Assimilations-Mittelwert des Klons *marilandica*, den auch die Lichtabhängigkeitskurven auswiesen, als signifikanter Unterschied gegenüber den anderen Klonen gelten zu können.¹ — Die Aufgliederung der Jahresmittel nach Lichtstärken größer und kleiner als 20 000 Lux scheint eine bessere Assimilationsleistung des Klons *Flachslanden* bei geringerer Belichtung gegenüber *vernirubens* und *serotina* zu erweisen: <20 000 Lux mit 9,0 eindeutig an zweiter Stelle, mit 11,9 >20 000 Lux aber eindeutig an letzter Stelle.

2. Transpiration

Laufend und zugleich mit den Assimilationswerten wurde die Transpiration mit Hilfe des (zweiten) URAS gemessen und für jede Meßstelle in 6-Minuten-Punktfolge registriert. Die gefundenen Transpirationswerte liegen zwischen 80 und über 1000 mg H₂O/dm² · h. Da 1 dm² Pappelblattfläche ungefähr 1 g wiegt, bedeutet das, daß die untersuchten Pappelklone maximal durchaus ihr eigenes Blattgewicht an Wasser in der Stunde verdampfen können. Aussagegewicht für den Klonvergleich haben wiederum die arithmetischen Mittel (s. erste Zeile der nebenstehenden Tabelle) aus fast 300 Einzelwerten. Es ergibt sich, daß die Durchschnittswerte zwischen rund 500 und 600 mg H₂O/dm² · h liegen und die Unterschiede untereinander klein sind, was in der gleichen Richtung auf die große Einheitlichkeit der untersuchten Klone hinweist. Übrigens liegen die Transpirationswerte der mitgeprüften Laubholzarten Eiche, Buche, Esche und Erle in der gleichen Höhe. — Immerhin können wir festhalten, daß *vernirubens* am sparsamsten transpiriert, daß *marilandica* mit 573 mg H₂O/dm² · h an zweiter Stelle noch gut abschneidet.

3. $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$

Der Verlauf der Versuche zeigte, daß es bei genauer Synchronisierung der beiden URAS-Registriergeräte in der Tat möglich ist, den gemessenen Werten der Assimilation die der Transpiration für jeden Zeitpunkt und direkt im Quotienten $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ zuzuordnen, denn unsere Versuchsanordnung, besonders mit den hohen Durchflußmengen, arbeitet hin-

sichtlich der Registrierung beider Gaswechselkomponenten praktisch verzögerungsfrei. Im einzelnen schwanken die ermittelten Werte (als Ausdruck extremer Bedingungen) zwischen 10 und 300; doch wenden wir uns mit der Betrachtung zunächst den

Tabelle 1. *Arithmetische Mittelwerte der (Netto-) Assimilation 1958 in mg CO₂/dm² · h jeweils in 1. Spalte (A), 2. Spalte Zahl der Bestimmungen (Z).*

	vernirubens		marilandica		Flachslanden		serotina	
	A	Z	A	Z	A	Z	A	Z
Jahresmittel	10,7	408	12,1	371	10,8	383	10,7	389
aufgegliedert nach								
Lichtstärken (Lux)								
> 20 000	12,9	256	13,9	219	11,9	232	12,5	236
< 20 000	7,2	152	9,6	152	9,0	151	8,0	153

allgemein gewichtigen Mittelwerten zu (s. zweite Zeile der folgenden Tabelle. Darunter ist zum leichten Vergleich noch einmal die Assimilation angegeben.¹).

Die arithmetischen Mittelwerte, jeweils aus über 250 Wertepaaren gebildet, liegen zwischen rund 50 und 60. Auf den ersten Blick scheinen diese Werte (erfreulich!) niedrig zu liegen, vergleicht man sie mit den von STOCKER (1954) für verschiedene Pflanzen für das Verhältnis $\frac{\text{Wasserverbrauch}}{\text{Trockensubstanz}}$ in der Höhe von 200—1000 angegebenen. Ganz abgesehen von dem anderen Bezug (Assimilation-Trockensubstanz), haben wir aber in den Blättern, an denen unsere Werte gewonnen wurden, die reinen Produktionsstätten vor uns — gegenüber den „unproduktiven“ Organen, wie Stengel, Vegetationspunkt und vor

Tabelle 2. *Arithmetische Mittelwerte 1958, jeweils 2. Spalte Zahl der Bestimmungen (Z).*

	vernirubens		marilandica		Flachslanden		serotina	
		Z		Z		Z		Z
Transpiration: mg H ₂ O/dm ² · h	527	294	573	293	618	299	636	301
Transpiration	56,0	262	50,1	267	62,0	260	62,6	267
Assimilation								
(Assimilation: mg CO ₂ /dm ² · h)	10,7	408	12,1	371	10,8	383	10,7	389

allem Wurzel. Außerdem gehen in den Transpirationskoeffizienten $\left(\frac{\text{Wasserverbrauch}}{\text{Trockensubstanz}}\right)$ als Maßzahl des Wasserhaushaltes einer ganzen Vegetationsperiode auch die unproduktiven Zeiten, wie die Nächte mit ihren großen Atmungsverlusten z. B., ein. Ein Urteil darüber, ob die absolute Höhe unserer Mittelwerte nun als groß oder klein zu werten ist, müssen wir uns so lange versagen, bis mehr direkt vergleichbares Material vorliegt. Im übrigen müssen wir bei unseren Mittelwerten berücksichtigen, daß in sie Einzelwerte von den verschiedensten Bedingungen eingegangen sind, z. B. mit verschiedener (kleinerer) Lichtstärke. Das Ziel dieser Arbeit ist ja der Klonvergleich, sie hat also in erster Linie eine relative Betrachtung zum Gegenstand.

¹ Übrigens ergibt die einfache Division der Transpiration durch die Assimilationswerte deshalb in keinem Fall den aufgeführten $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ -Wert, weil dieser aus den Quotienten der Einzelwerte gemittelt wurde und der Mittelwert von Quotienten bekanntlich nicht mit dem Quotienten der Mittelwerte übereinstimmt. Darüber hinaus setzen sich die Transpirations- bzw. Assimilationswerte aus weiteren zusätzlichen Einzelwerten zusammen, vgl. Zahl der Werte, jeweils zweite Spalte.

¹ Daß sich dies nicht in einem höheren Wachstum äußern muß, mag im Falle des Klons *marilandica* der Hinweis zeigen, daß *marilandica* ja das beste Holz hat.

Im Klonvergleich ergeben sich für die $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ werte wiederum nur geringe Unterschiede, immerhin ist *marilandica* mit seinem Wert von 50,1 eindeutig — vor allem gegenüber *Flachsländen* und *sero-*

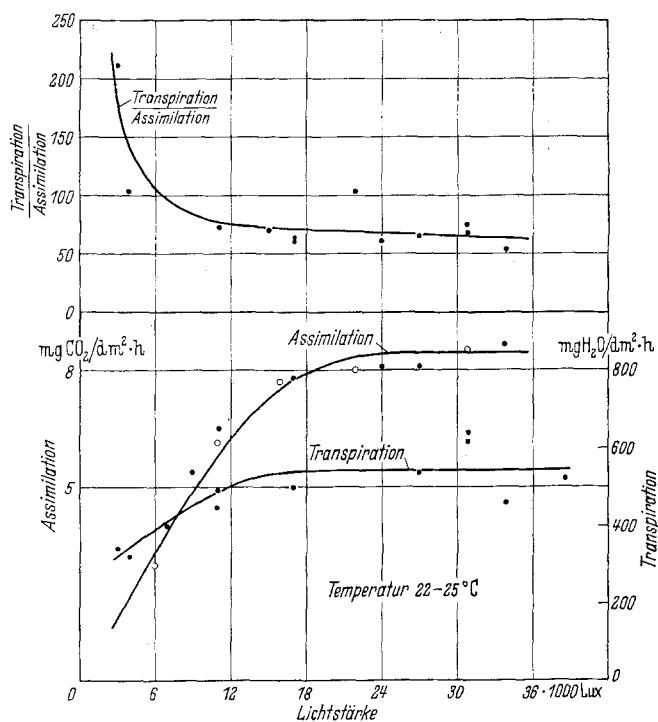


Abb. 3. unten: Assimilation (linke Ordinate) und Transpiration (rechte Ordinate) aufgetragen über der Lichtstärke (Abszisse), darüber das Verhältnis $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ (Ordinate) über der gleichen Abszisse. *vernirubens*, 8. 8. 58.

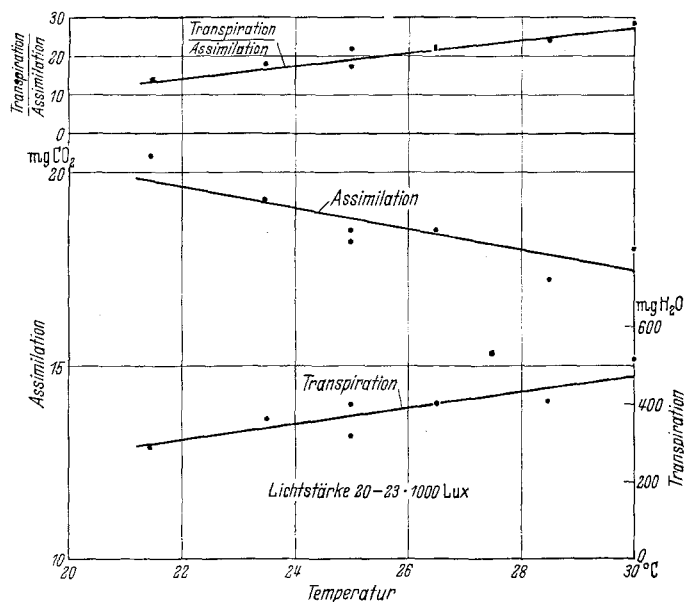


Abb. 4. unten: Assimilation (linke Ordinate) und Transpiration (rechte Ordinate) über der Temperatur (Abszisse), darüber $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ (Ordinate) über der gleichen Abszisse. *vernirubens*, 19. 9. 58.

tina — am kleinsten, was in guter Übereinstimmung in das positive Bild paßt, was wir uns von diesem Klon auf Grund seiner absolut höchsten Assimulationsleistung und seiner zweitkleinsten Transpiration schon machen konnten. Wir möchten *marilandica* nach dieser Untersuchung mit „am besten“ bewerten. —

Das Verfahren der direkten Zuordnung der Transpiration zur Assimilation, verbunden mit der Regi-

strierung der wichtigsten Wachstumsfaktoren, erlaubt darüber hinaus noch eine schlüssige Analyse der Bedingungsabhängigkeit dieses Quotienten, die im folgenden für die Abhängigkeit von Licht und Temperatur dargestellt werden soll, weil hiervon naturgemäß die größte Abhängigkeit besteht. Die Transpiration — in unserm Falle im wesentlichen eine Funktion der Temperatur¹ — im Zähler stehend, die Assimilation — im wesentlichen vom Licht abhängig — im Nenner, beeinflussen dabei einzeln und gemeinsam den Wert dieses Quotienten. Zunächst seien zwei Einzelergebnisse wiedergegeben, bei denen jeweils einer der beiden Faktoren (möglichst) konstant gehalten wurde.

Abb. 3 zeigt die Darstellung von Assimilation, Transpiration und des Verhältnisses beider in Abhängigkeit von der Lichtstärke. Mit von 3000 Lux aus ansteigender Lichtstärke steigt die Transpiration nur wenig an (es war rein technisch doch nicht ganz möglich, die Temperatur vollkommen gleich zu halten, sie veränderte sich von 22 auf 25°C), wogegen die Assimilation steil bis 20000 Lux dem Vielfachen des (geringen) Ausgangswerts als Maximum zustrebt. Dementsprechend ist das Verhältnis von beiden Gaswechselgrößen bei geringer Lichtstärke anfangs mit 200 sehr groß, dessen Kurve fällt bis 12000 Lux stark ab, um sich dann bald auf etwa 70 einzustellen. Mit anderen Worten: Im Bereich unterhalb von 12000 Lux ist die Transpiration zunehmend weniger „produktiv“, weil die Assimilation nicht optimal arbeiten kann; es wird relativ Wasser verschwendet.

Die folgende Abb. 4 zeigt die analoge Darstellung mit der Abhängigkeit von der Temperatur: Mit von 21° aus bis auf 30°C ansteigender Temperatur steigt die Transpiration von 300 auf 480 mg H₂O/dm² · h, wobei allerdings die Assimilation von 20 auf 17,5 mg abfällt (gesteigerte Atmung). Das Verhältnis $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ steigt daher verstärkt auf das Doppelte an (denn die Transpiration erleidet offenbar, etwa durch beginnenden Spaltenschluß, keine Einbuße bei 30°C), im Grunde zeigt sich nämlich, daß die Temperatur — über eine Steigerung der Transpiration — dessen Größe nicht so stark beeinflusst wie die Lichtstärke. —

Sieht man über den Grundsatz „ceteris paribus“ hinweg und ordnet alle Werte $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ ungeachtet des jeweiligen anderen Faktors einmal nach verschiedenen Lichtstärken und zum anderen nach verschiedenen Temperaturen, dann ergeben sich Werte, wie sie graphisch in den beiden folgenden Abbildungen dargestellt sind, zu denen jeweils allein nur deshalb drei Klone herangezogen worden sind, weil der vierte die schöne Übersichtlichkeit beeinträchtigt hätte. Abb. 5 zeigt die Abhängigkeit von der Lichtstärke, aufgegliedert in den Gruppen < 5000 Lux, 5—10000, 10—15000 und > 15000 Lux. Das Verhältnis $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ fällt von 110 bis 140 im Bereich unterhalb von 5000 Lux mit steigender Lichtstärke, und zwar langsamer abnehmend, auf 40

¹ Die Variation des Feuchtefaktors lag außerhalb unseres Versuchsprogramms; sie führt zu starker Verschiebung des Quotienten, durch Wasserdampfsättigung z. B. läßt sich die Transpiration weitgehend unterdrücken, ohne daß die Assimilation beeinträchtigt wird (Stocker 1956).

bis 55 ab. Es zeigt sich, daß vom Gesichtspunkt der optimalen Wasserausbeute eine Lichtstärke von 15 000 Lux ausreichend sein kann, worauf auch die Einzeldarstellung (Abb. 3) hinwies. Die entsprechende Darstellung der Ergebnisse in der Abhängigkeit von der Temperatur, Abb. 6, ergibt wieder eine gegenüber der Lichtstärke geringere Abhängigkeit des Quotienten von der Temperatur, denn die Werte steigen mit steigender Temperatur nur auf etwa das 1,5fache an. Man kann dem Kurvenverlauf aber auch entnehmen, daß das Verhältnis $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ erst oberhalb von 26°C stärker ansteigt.

Zusammenfassung

1. Der Quotient $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ stellt — analog dem Transpirationskoeffizienten und — reziprok: der „Produktivität der Transpiration“ — eine wichtige physiologische Kennziffer dar. Es gilt als vorteilhaft, daß sein Wert klein sei.

2. Mit einer Versuchsanordnung, die die Parallelregistrierung von Transpiration und Assimilation unter weitgehend natürlichen Bedingungen erlaubt, wurden ausgedehnte Messungen an Pappelklonen zu diesem Quotienten durchgeführt, um genetische Unterschiede hinsichtlich dieser Kennziffer herauszuarbeiten.

3. Die untersuchten Pappelklone erwiesen sich hinsichtlich Assimilation, Transpiration und des Quotienten aus beiden Größen als sehr einheitliches Material. Eine leichte Überlegenheit des Klons *marilandica* scheint gesichert zu sein. Von den übrigen Klonen nutzt *Flachslanden* Schwachlicht am besten aus, während er bei Starklicht allen andern unterlegen ist.

4. Die Versuche erlauben eine schlüssige Analyse der Abhängigkeit des Quotienten von Licht und Temperatur, wobei sich eine wesentlich stärkere Abhängigkeit vom Licht ergibt.

Literatur

1. ARLAND, A.: Das Problem des Wasserhaushaltes bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in kritisch-experimenteller Betrachtung. Wiss. Arch. Landw. Abt. A Pflanzenbau 1, 1 (1929). — 2. ARLAND, A.: Das Wasserhaushaltsproblem bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in kritisch-experimenteller Betrachtung. Wiss. Arch. Landw. Abt. A Pflanzenbau 2, 423 (1929). — 3. ARLAND, A.: Die Anwelkmethode im Dienste des Landbaus. Berlin 1955. — 4. ARLAND, A., u. J. ENZMANN: Ein Beitrag zur Technik der „Anwelkmethode“. (Über die Beziehungen zwischen Nährstoffversorgung und Transpirationsintensität bei Sommerfrüchten.) Z. Acker- u. Pflanzenbau 101, 5 (1956). — 5. BIEBL, R.: Der Einfluß der Mineralstoffe auf die Transpiration. Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd. IV, S. 381. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Berlin 1958. — 6. BÖTTICHER, R., u. L. BEHLING: Licht, Transpiration, Salzaufnahme und Blattstruktur. Ein Beitrag zum Problem der Sonnen- und Schattenblätter. Flora (Jena) 134, 1 (1940). — 7. BOGEN, H. J.: Nicht-osmotische Stoffaufnahme (Sammelreferat). Z. Bot. 42, 153 (1954). — 8. EIDMANN, F. E.: Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. Schriften. Akad. Dtsch. Forstw. 5 (1943). — 9. FIRBAS, FR.: Die Wirkung des Windes auf die Transpiration. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 49, 443 (1931). — 10. FREELAND, R. O.: Effect of transpiration upon the absorption and distribution of mineral salts in plants. Amer. J. Bot. 23, 355 (1936). — 11. HUBER, B.: Vergleichende Betrachtung der Saftströme. Naturw. 40, 180 (1953). — 12. HUBER, B.: Die Gefäßleitung. Handbuch der Pflanzen-

physiologie, Bd. III, S. 573. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1956. — 13. HUBER, B.: Neue Ergebnisse der pflanzlichen Gaswechselschreibung. Ber. dtsch. Bot. Ges. 70, 455 (1957a). — 14. HUBER, B.: Bemühungen zur Senkung von Transpirations- und Atmungsverlusten in Waldbeständen. Mitt. Bayer. Staatsforstverwaltung 29 (1957b).

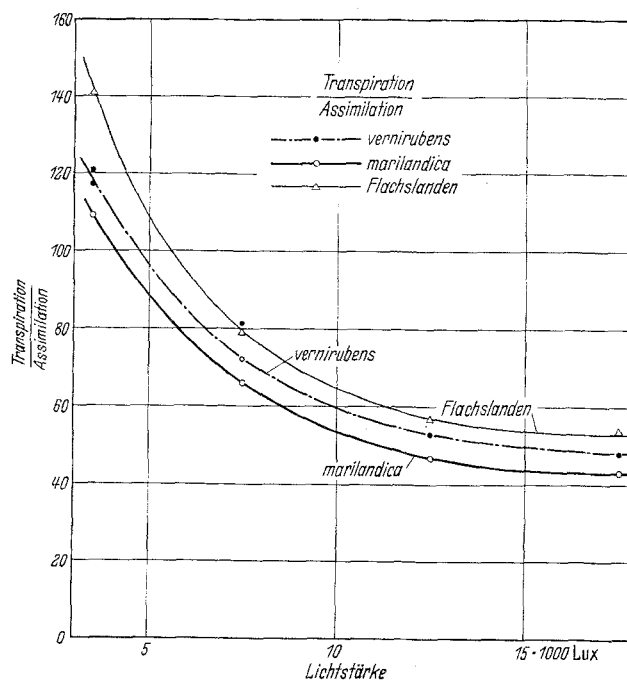


Abb. 5. Mittelwerte von $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ (Ordinate) in Abhängigkeit von der Lichtstärke (Abszisse). Messungen 1958, Temperatur unberücksichtigt (aus ca. 260 Einzelwerten).

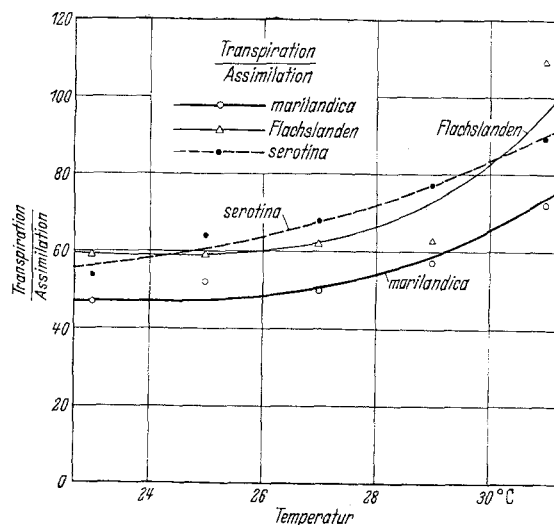


Abb. 6. Mittelwerte von $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Assimilation}}$ (Ordinate) in Abhängigkeit von der Temperatur (Abszisse). Messungen 1958, Lichtstärke unberücksichtigt (aus ca. 260 Einzelwerten).

— 15. HUBER, B., u. H. POLSTER: Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stoffherzeugung von Pappelklonen. Biol. Zbl. 74, 370 (1955). — 16. HUBER, B., u. L. BAUER: Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. d. Bot. Bd. 20. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1958. — 17. HUBER, B., u. J. RÜSCH: Über den Anteil von Nettoassimilation und Atmung bei Pappelblättern. Planta (Im Druck). — 18. ILJIN, W. S.: Über den Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanze. Flora 116, 16 (1923). — 19. JAHNEL, H.: Untersuchungen über die Elektrolytenkonzentration des Transpirationsstroms. Jb. wiss. Bot. 86, 527 (1938). — 20. KAUSCH, W.: Die Transpiration als Grundlage für tägliche Grundwasserschwankungen. Ber. dtsch.

Bot. Ges. 70, 436 (1957). — 21. KISSER, J. G.: Wasserumsatz und Salzstoffwechsel. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III, S. 669. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1956. — 22. KOCH, W.: Der Tagesgang der „Produktivität der Transpiration“. Planta 48, 418 (1957). — 23. LUNDEGÅRDH, H.: Klima und Boden, Jena 1957. — 24. MAXIMOW, N. A.: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin: Kultur und Fortschritt 1951. — 25. MÜLLER, JOH.: Über die Verwendung von Magnosauerstoffschreibern für Gaswechselregistrierungen in der Biologie. Ber. dtsch. Bot. Ges. 71, 205 (1958). — 26. PETRISCHEK, K.: Über die Beziehungen zwischen Geschwindigkeit und Elektrolytgehalt des aufsteigenden Saftstroms. Flora 140, 345 (1953). — 27. PISEK, A., u. W. TRANQUILLINI: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea exelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiol. Plant. 4, 1 (1951). — 28. POLSTER, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. München 1950. — 29. POLSTER, H.: Transpirationsintensität und Wasserbedarf von Pappelklonen. Wiss. Abh. Dt. Akad. Wiss. Berlin, 27, Beiträge zur Pappelforschung II, 99 (1957). — 30. POLSTER, H. u. G. NEUWIRTH: Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. Arch. Forstwes. 7, 749 (1958). — 31. ROHMEDER, E.: Das Problem der Alterung

langfristig vegetativ vermehrter Pappelklone. Forstwiss. Cbl. 75, 380 (1956). — 32. RÜSCH, J.: Der CO₂-Gehalt bodennaher Luftschichten unter Einfluß des Windschutzes. Z. Pfl. Ern., Düngg. Bodenkunde 71 (116), 113 (1955). — 33. RÜSCH, J., u. J. MÜLLER: Die Verwendung der Xenon-Hochdrucklampe zu Assimilationsversuchen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 489 (1958). — 34. SCHMIDT, O.: Die Mineralstoffaufnahme der höheren Pflanze als Funktion einer Wechselbeziehung zwischen inneren und äußeren Faktoren. Z. Bot. 30, 289 (1936). — 35. SEBALD, O.: Ergebnisse von Pappelsorten-Vergleichsversuchen. Mitt. d. Vereins f. Forstl. Standortsk. u. Pfl. Züchtung 8, 3 (1959). — 36. SIMONIS, W.: CO₂-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. Planta 35, 188 (1947). — 37. STÖCKER, O.: Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. Ber. dtsch. Bot. Ges. 55, 370 (1937). — 38. STÖCKER, O.: Experimentelle Ökologie der Pflanzen. Tabulae Biologicae 5, 510 (1954). — 39. STÖCKER, O.: Die Abhängigkeit der Transpiration von Umweltfaktoren. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III, S. 436. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer 1956. — 40. VIRGIN, H. L.: Light Induced Stomatal Movements in Wheat Leaves Recorded as Transpiration. Physiol. Plant. 9, 280 (1956). — 41. WEBER, E.: Grundriß der Biologischen Statistik. Jena 1957.

Aus dem Institut für Genetik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften, Gatersleben, Kr. Aschersleben

Strukturheterozygotie bei *Vicia faba*

Von A. MICHAELIS und R. RIEGER

Mit 15 Abbildungen

Durch Chromosomenmutationen hervorgerufene Strukturveränderungen des Karyotyps sind in einzelnen Pflanzengattungen weit verbreitet und seit langem bekannt (zusammenfassende Darstellung für Translokationen bei BURNHAM 1956). Bei *Vicia faba* sind derartige Strukturumbauten bisher kaum gefunden worden, obwohl sich der Karyotyp dieser Species, bedingt durch die Größe und Struktur der Chromosomen, gut für die Erfassung von Chromosomenmutationen in der Mitose eignet und in den letzten Jahren umfangreiche Experimente auf dem Gebiet der Mutationsforschung mit diesem Objekt durchgeführt worden sind. Es scheint sich also hier um einen relativ stabilen Karyotyp zu handeln, der in Kombination mit der Befruchtungsbiologie des Objektes chromosomale Strukturveränderungen nur in sehr engen Grenzen toleriert.

Praktische Bedeutung kommt den morphologisch erkennbaren Strukturveränderungen der Chromosomen von *Vicia faba* aus mehreren Gründen zu, die in den Schlußbemerkungen aufgeführt sind. In den folgenden Abschnitten sollen 3 verschiedene, spontan aufgetretene Chromosomenstrukturveränderungen beschrieben werden. Es handelt sich dabei um eine Translokation zwischen dem I. und III. Chromosom (T I—III), eine Translokation zwischen dem I. und dem VI. Chromosom (T I—VI) und eine perizentrische Inversion im V. Chromosom. OCKEY (1957) hat bisher als einziger für *Vicia faba* eine reziproke Translokation zwischen dem SAT-Chromosom und einem der kleinen m-Chromosomen beschrieben. Nach seiner Karyotypsymbolisierung sind die Chromosomen I und III an dem Umbau beteiligt. Der beigegebenen Abbildung nach handelt es sich bei Zugrundelegung unseres Karyogramms (Abb. 1) wahr-

scheinlich um eine Translokation zwischen dem Satellitenarm des I. Chromosoms und dem langen Arm des IV. Chromosoms.

Material und Methoden

Die Samen mit den strukturheterozygoten Karyotypen wurden im Verlauf anderer Untersuchungen unter ca. 10 000 Samen einer Samenprobe von *Vicia faba* var. *minuta* Sorte „Kleine Thüringer“ gefunden. Bei späterer Verwendung der Sorte „Dornburger“ traten keine weiteren spontanen Umbauten auf, so daß anzunehmen ist, daß die Sorte „Kleine Thüringer“ für die zu beschreibenden Umbauten „polymorph“ war. Der Typ T I—III wurde dreimal, der Typ T I—VI einmal und der Typ J V siebenmal gefunden.

Die Chromosomenuntersuchungen in Mitose und Meiose erfolgten nach Fixierung in Alkohol-Eisessig 3:1, Feulgen-Quetschpräparationen und anschließender Herstellung von Trockeneis-Eurapal-Dauerpräparaten. Zur Anreicherung von mitotischen Metaphasen und zur stärkeren Kontraktion der Chromosomen wurden die Wurzeln vor der Fixierung 100 Min. mit einer 0,05%igen Colchicininlösung behandelt.

Die Chromosomenmessungen wurden mit einem Zeiß-Okularmikrometer an jeweils 10 Metaphaseplatten strukturheterozygoter Pflanzen durchgeführt. Da zwischen den 3 verwendeten Präparaten geringfügige Unterschiede im Kontraktionsgrad der Chromosomen auftraten, erfolgte eine Korrektur der einzelnen gemessenen Mikrometerwerte durch Umrechnung auf die mittlere Gesamtlänge der 3 Karyotypen

$$\left(\frac{\text{mittlere Gesamtlänge der 3 Karyotypen} \times \text{gemessener Wert}}{\text{Gesamtlänge des Einzelkaryotyps}} \right).$$