

Untersuchungen an Prunoideen und Pomoideen. Arch. d. Julius-Klaus-Stiftung 3, 1–74 (1927). — 8. KOBEL, F.: Lehrbuch des Obstbaus auf physiologischer Grundlage. Moskau 1957 (russische Übersetzung). — 9. MAREK, J.: Klíčivost pylu Panenského jablka na živných půdách. Diplomarbeit Karlova Universita, Prag 1954. — 10. MOFFET, A. A.: Chromosome Number and Pollen Germination in Pears. J. Pomology 12, 321–326 (1934). — 11. PEŠINA, K.: Klíčivost pylu u jabloní. Dissertationsarbeit Karlova Universita, Prag 1949. — 12. SCHANDERL, H.: Befruchtungsbioologische Studien an Birnen. Gartenbauwiss. 11, 297–318 (1938). — 13. SOSNOVÁ, V., i J. UHLÍK: Vztah mezi klíčivostí pylu, délkou prádůchů na listech a počtem chromosomů u hrušní. Rostlinná výroba — im Druck (1965). — 14. UHLÍK, J.: A Method of Rapid Examination of Meiosis in Fruit-

Trees. Biologia Plantarum 3, 200–204 (1961). — 15. UHLÍK, J.: The cytological Evaluation of Some Pear-Sorts Cultivated in Czechoslovakia. Biologia Plantarum 3, 205–214 (1961). — 16. UHLÍK, J.: Rozlišení diploidních a triploidních soret hrušní pomocí velikosti prádůchů na listech. Rostlinná výroba 10, 721–728 (1964). — 17. WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena 1961. — 18. ZIEGLER, A., u. P. BRANSCHIEDT: Pollenphysiologische Untersuchungen an Kern- und Steinobstsorten in Bayern und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin 1927. — 19. ZVONIČKOVÁ, V., i V. SOSNOVÁ: Klíčivost pylu kulturních odrůd hrušní. Dissertationsarbeit Karlova Universita, Prag 1949. — 20. ŽĎÁRSKÝ, J.: Vliv podnože na kvalitu pylu hrušní Díelovy a Hardyho máslovky. Diplomarbeit Karlova Universita, Prag 1954.

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Methoden der Kartoffelzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Selektionsverfahren auf Leistung*

Von K.-H. ENGEL

Mit 3 Abbildungen

Züchtung ist vom Menschen gesteuerte Evolution. Die gerichtete Beeinflussung zum Nutzen des Menschen setzt klare Zuchtziele voraus. Deshalb stehen am Anfang jeder Züchtung die Zuchtziele. Wie können die aufgestellten Zuchtziele verwirklicht werden? Das ist die Frage nach dem Lösungsweg, also der Methodik. Dabei geht es darum, aus geeignetem Ausgangsmaterial mit geeigneten Ausleseverfahren die gewünschten Formen zu selektieren und ohne Wertminderung möglichst schnell zu vermehren. Nach der Auslesebasis kann man die Züchtung unterteilen in

Auslese aus natürlichen Populationen und
Auslese aus künstlich geschaffenen Populationen.

Bei Pflanzen, die noch nicht züchterisch bearbeitet wurden, kann man zunächst mit Erfolg eine Auslese aus natürlich vorhandenen Populationen betreiben. Bei künstlich geschaffenen Populationen ist in der Regel die Variationsbreite des Ausgangsmaterials erweitert und die erwünschten Merkmale sind nach dem Willen des Menschen kombiniert. Dabei können Formen entstehen, die in natürlich vorhandenen Populationen nicht vorhanden waren. Deshalb liegen die größeren Chancen, aber auch der höhere Aufwand bei der Auslese aus künstlich geschaffenen Populationen.

Kreuzungszüchtung, Konvergenzzüchtung, Substitutionszüchtung, Heterosiszüchtung, Mutationszüchtung und Polyploidiezüchtung setzen Kreuzungspopulationen voraus oder stellen ein künstlich verbreitetes Ausgangsmaterial dar und gehören damit als spezielle Verfahren zur Auslese aus künstlich geschaffenen Populationen.

Dieser Auslese bereits vorhandener, durch Mutation künstlich geschaffener oder durch Umkombination entstandener Idiotypen steht die „gerichtete Erziehung der Pflanzen“ gegenüber, die von Lys-

SENKO und seinen Schülern propagiert wird. Pflanzen, die sich in „kritischen Phasen der Modifizierbarkeit“ befinden — besonders geeignet sind Bastarde —, werden durch bestimmte Umweltmaßnahmen (z. B. Pfropfung, Düngung, Temperaturwechsel) „erschüttert“ (расшатывания) und anschließend den Bedingungen ausgesetzt, die ihnen „anerzogen“ werden sollen. Die „Erziehung“ setzt also voraus, daß man die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ anerkennt, wofür bis heute kein gültiger Beweis vorliegt.

Neben den angeführten Tatsachen entscheiden die befruchtungsbioologischen Verhältnisse und die Vermehrungsmöglichkeiten über die Wahl unter den geeigneten Zuchtverfahren. Eine Sonderstellung nehmen die Pflanzen ein, die vegetativ vermehrt werden. Bei vegetativ vermehrten Pflanzen erübrigen sich meist komplizierte Zuchtverfahren, weil infolge der vegetativen Vermehrung keine Spaltungen mehr eintreten und die verschiedenen Idiotypen erbgleich erhalten werden können. Geeignete Ausleseverfahren rücken damit in den Vordergrund und die Selektion der Eltern gewinnt neben der Selektion der Nachkommen besonders an Bedeutung.

Methodisch wird die Kartoffelzüchtung seit über 100 Jahren nach den Gesichtspunkten der Kombinationszüchtung betrieben. Da natürlich vorhandene Populationen keine lohnende Auslese versprechen, werden die Populationen künstlich durch Kreuzung geschaffen und aus ihnen erwünschte Nachkommen selektiert.

Versuche, durch „gerichtete Erziehung“ die Idiotypen in bestimmter Weise zu verändern, blieben bisher erfolglos bzw. hielten den genauen Überprüfungen nicht stand. Durch die Pfropfung z. B. werden als Effekt der Umweltänderung nur bevorzugt ungegerichtete Mutationen ausgelöst.

Die Frage der Heterosis bei Kartoffeln ist umstritten. Häufig wird behauptet, daß die bestehenden Kartoffelsorten die Ergebnisse von Heterosiseffekten

* Vortrag vor der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Rostock am 19. 12. 1963.

seien. Experimentelle Beweise liegen darüber nicht vor. Vergleiche der Inzucht- und Verwandtschaftskoeffizienten an Hand der Stammbäume zahlreicher Kartoffelsorten unterstützen diese Behauptung nicht.

In jüngster Zeit mehren sich wieder die positiven Stimmen zu den Fragen der Mutations- und Polyploidiezüchtung bei Kartoffeln. Den „schnellen Neutronen“ wird eine besonders günstige Wirkung für die Mutationsauslösung zugesprochen. In der Polyploidiezüchtung reizen die niederen Valenzstufen wegen ihrer einfacheren Vererbungsverhältnisse und der leichteren Kreuzbarkeit mit kultivierten und wilden Formen der Heimatgebiete. In den Lüsewitzer Untersuchungen wiesen diploide Valenzstufen eine deutlich geringere Assimilationsleistung auf als die tetraploiden Kulturkartoffelsorten, aus denen sie entstanden waren. Allerdings zeichnete sich bei den triploiden Valenzstufen, besonders bei geminderter Lichtintensität, eine Überlegenheit gegenüber den tetraploiden Formen ab. Diese Ergebnisse müssen weiter geprüft werden. Vorläufig kommt es nach wie vor darauf an, bestimmte Eltern zu kreuzen und so die gewünschten Eigenschaften zu kombinieren und auszulesen.

Bei der Kartoffel kann man die Kreuzungszüchtung in die Selektion der Eltern und die Selektion der Nachkommen unterteilen. Da die Selektion der Nachkommen keine besonderen Schwierigkeiten bereitet, kommt der Auswahl der Eltern die entscheidende Bedeutung zu. Auf Grund des äußeren Erscheinungsbildes, des Phänotypes, kann man nicht erkennen, welchen Erbwert und welche Kombinationseignung ein Klon besitzt.

Der Erbwert der Eltern läßt sich sowohl mit dem Inzuchttest als auch mit dem Kreuzungstest ermitteln. Beim Inzuchttest genügt es, Populationen von etwa 100 Inzucht-Sämlingen zu prüfen. Dagegen benötigt man beim Kreuzungstest wegen der größeren Heterozygotie Populationen von mindestens 300 Sämlingen. Wenn man im Kreuzungstest jeden zu kreuzenden Stamm mit nur 5 bekannten Sorten kreuzt, muß man schon 15mal soviel Sämlinge anziehen wie für den Inzuchttest. In der geringeren Pflanzenzahl liegt der wesentliche Vorteil des Inzuchttestes. Dagegen sagt der Kreuzungstest zusätzlich etwas über die Kombinationseignung aus, und, was vielleicht noch wichtiger ist, aus den Testkombinationen kann unter Umständen eine Sorte ausgelesen und damit Zeit gegenüber dem Inzuchttest gewonnen werden. Jeder von den beiden Testen hat also seine Vor- und Nachteile. Deshalb sollte man beide Verfahren sinnvoll nebeneinander anwenden. Bei einer geringen Zahl unbekannter Eltern ist der Kreuzungstest angebracht; bei umfangreichem, unbekanntem Elternmaterial ist der Inzuchttest zur Vorauslese zu empfehlen.

Im weiteren Verlauf der Züchtung erscheint es uns in einigen speziellen Fällen der Resistenz und der Inhaltsstoffe nicht unzweckmäßig zu sein, Selbstungsgenerationen einzuschalten. Auf diese Weise können wertvolle „Zuchtbullen“ entstehen. Sorten werden nur in Ausnahmefällen aus Inzuchten hervorgehen, weil die Inzuchten sehr selten in mehreren wichtigen Merkmalen die Ausgangssorten übertreffen. Inzuchten bestimmter Spezieskreuzungen zeigen diesen Ausnahmeeffekt anscheinend häufiger, wie

wir das am Beispiel des M.P.I.-Stammes 44.685/1 zeigen konnten. Dieser Stamm ist vermutlich ein Bastard zwischen *Sol. tuberosum*, *Sol. tub.* Subspezies *andigenum* und *Sol. demissum*. Bei diesem Stamm erhielten wir Inzuchtklone, die die Ausgangsform in Stärke- und Eiweißmasse erheblich übertrafen. Im Gegensatz zu einschlägigen Veröffentlichungen trat bei diesem Stamm in der I_2 zum Teil kein weiterer Leistungsabfall ein. Wir fanden in der I_4 sogar Inzuchtpopulationen, die in sich fast einheitlich auf dem Niveau der Elternsorte lagen.

Wenn auch die Bewertungs- und Ausleseverfahren sich bei der Selektion der Eltern und der Selektion der Nachkommen sehr ähneln, so besteht doch ein grundsätzlicher, methodischer Unterschied. Bei den Kreuzungs- und Inzuchtanalysen werden Populationen getestet und verglichen, während bei der Selektion der Nachkommen der einzelne Klon im Rahmen der Population bewertet werden soll. Im Populationstest genügt es, wenn jeder Idiotyp nur einmal vertreten ist, weil die Stellung des Einzelindividuums innerhalb der Population zunächst nicht interessiert. Aber gerade die Stellung des Einzelindividuums interessiert ausschließlich bei der Selektion der Nachkommen. Um diesen Selektionsschritt mit ausreichender Sicherheit vornehmen zu können, müssen Wiederholungen — also mehrere Pflanzen eines Idiotyps — vorliegen. Die Sicherheit der Bewertung bestimmt die Schärfe der Selektion oder sollte es wenigstens tun, was man für die jungen Klone nicht sagen kann.

Der einzelne Klon kann durch Mittelwert und mittleren Fehler charakterisiert werden, die Population durch Mittelwert und Streuung. Die Mittelwerte allein genügen nicht. Als Beispiel seien die Erträge der Inzuchtpopulationen von 'Aquila', 'Merkur' und dem M.P.I.-Stamm 44.685/1 angeführt (Abb. 1).

Die Mittelwerte von der 'Aquila'- und der M.P.I.-Stamm-Population sind fast identisch, ihre Streuungen differieren aber beachtlich. Die M.P.I.-Stamm-Population bietet in diesem Falle günstigere Chancen für die Auslese ertragreicher Formen. Die 'Merkur'-Population liegt auf einem wesentlich höheren Ertragsniveau und zeichnet sich durch eine geringere Streuung aus. Geringe Streuungen beruhen entweder auf einem verhältnismäßig hohen Grad von Heterozygotie oder Homozygotie. Große Streuungen weisen dagegen immer auf in der Population vorhandene Spaltungen hin. Diejenigen Populationen, die bei einem hohen Mittelwert eine große Streuung besitzen, sind für die Auslese der Nachkommen gut geeignet. Für die Auswahl der Eltern dagegen fordern wir einen möglichst hohen Mittelwert mit möglichst klei-

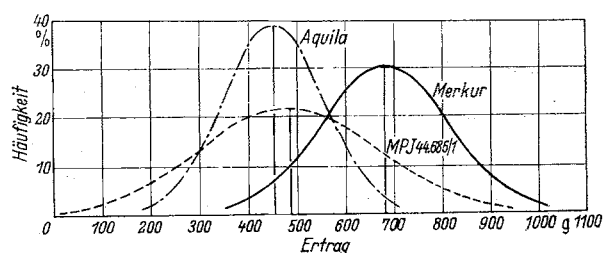


Abb. 1. Häufigkeitsverteilungen für die Einzelpflanzenenerträge der Inzucht-Populationen von 'Merkur', 'Aquila' und dem M.P.I.-Stamm 44.685/1.

ner Streuung. Dann besteht die größte Wahrscheinlichkeit für die Vererbung des bestimmten Merkmales.

Die Selektion der Eltern und die Selektion der Nachkommen richten sich nach den Selektionsmerkmalen. Die Selektionsmerkmale sind wiederum durch das Zuchtziel festgelegt. Das Zuchtziel ist für die DDR folgendermaßen als Gesetz formuliert:

„Es sind hochertragreiche, großknollige, abbau-, nematoden-, phytophthora-, krebs- und schorffresistente, nach Speise-, Futter- und Industriequalität streng differenzierte, nicht zu späte Sorten mit guter Lagerfähigkeit zu züchten.“

In der Tab. 1 sind die wesentlichen Selektionsmerkmale der Kartoffel nach Gebrauchswerten unterteilt zusammengestellt. Die Reihenfolge, in der die einzelnen Merkmale aufgeführt worden sind, spiegelt keine Bewertung wider.

Tabelle 1. *Wesentliche Selektionsmerkmale in der Kartoffelzüchtung, unterteilt nach den Gebrauchswerten der Kartoffel.*

Merkmale	Gebrauchswerte		
	Speisekartoffeln	Futterkartoffeln	Industriekartoffeln
Reifezeit, früh bis spät	+	+	+
Ertrag	+ FM	+ TM	+ TM
Jugendentwicklung	+	+	+
Eignung für mechanisierte Ernte	+	+	+
Resistenz gegen:			
Virus	+	+	+
Knollenfäulen	+	+	+
Krautfäule	+	+	+
Krebs	+	+	+
Nematoden	+	+	+
Rhizoctonia	+	+	+
Schorf	+		
Stärkegehalt		+	+
Stärkequalität			+
Eiweißgehalt und -qualität		+	—
Verfärbung			—
Speisequalität	+		
Lagerungsverhalten	+	(+)	

Die für die Gebrauchswerte wichtigen Merkmale sind mit + bzw. — gekennzeichnet. Es bedeutet: + möglichst viel bzw. positiv; — möglichst wenig; FM Frischmasse; TM Trockenmasse.

Seit über 70 Jahren ist die Kartoffelzüchtung im wesentlichen eine Resistenzzüchtung. Dabei stehen in den letzten 20 Jahren die Virusresistenz und die Resistenz gegen Knollenfäulen an erster Stelle.

Es gibt gute Selektionsverfahren für die Merkmale Resistenz gegen Krebs, Virus, Krautfäule und Nematoden. Schwierig ist es mit den Merkmalen, bei denen geeignete Selektionsverfahren fehlen, wie z. B. den Knollenfäulen, der Rhizoctonia und dem Schorf. Die Arbeiten auf den zuletzt genannten Gebieten müssen verstärkt werden, um Methoden zu entwickeln und Ausgangsmaterial für die Züchtung zu schaffen.

Letzten Endes sind die Resistenzmerkmale keine direkten Leistungsmerkmale. Sie fördern nur die Ausnutzung des Ertragspotentials. Leistung im eigentlichen Sinne ist die Arbeit in der Zeiteinheit. Auf die Pflanze übertragen heißt das: Massenproduktion in der Zeiteinheit. Die Massenproduktion ist abhängig von der Bilanz aus Assimilation und Dissimilation und dem anschließenden Stoffumbau und der Stoffeinlagerung in der Pflanze. Unter Leistungs-

merkmalen möchte ich alle Merkmale zusammenfassen, die Massen angeben, wie z. B. Frischmassen, Trockenmassen, Stärkemassen und Eiweißmassen.

Neben den Massen müssen aber gleichzeitig die Qualitäten berücksichtigt werden, weil uns die Massen nur im Zusammenhang mit ganz bestimmten Qualitäten nützen. So ist z. B. bei Speisekartoffeln die Speisequalität und das Verhalten während der Lagerung von besonderem Interesse. Für Industriekartoffeln stehen der Stärkegehalt und die Stärkequalität im Vordergrund; das sind die Korngrößenzusammensetzung, das Verhältnis Amylose zu Amylopektin, der Eiweißgehalt und die Verfärbung des Knollenfleisches. Bei Futterkartoffeln streben wir den höchsten Trockenmassen- und Eiweißtrag an. Das Verhältnis Eiweiß zu Stärke sollte auf jeden Fall enger als 1:10 liegen.

Die Resistenz gegen die verschiedenen Krankheiten, Schädlinge und abnorme Bedingungen nehmen nur insofern Einfluß auf die Leistung der Kartoffel, als sie die volle Ausbildung der Leistungsfähigkeit ermöglichen. Im Zusammenhang mit dieser Betrachtungsweise kommt den Resistenzmerkmalen nur sekundäre Bedeutung zu. Ich möchte sie aus diesem Grunde aus den weiteren Ausführungen ausklammern.

Von GLIEDEN (1951) und von SEIFFERT (1957) wurde nachgewiesen, daß die Ertragsfähigkeit der Kartoffel in den letzten 150 bzw. 50 Jahren kaum nennenswert gesteigert worden ist. Sicher ist die Bevorzugung der Resistenzzüchtung der Hauptgrund dafür, daß die Ertragsfähigkeit nicht verbessert wurde. Ich möchte behaupten, ein weiterer Grund ist darin zu suchen, daß bis heute geeignete Ausleseverfahren auf Leistung fehlen bzw. nicht angewendet wurden.

In der Regel wird, nachdem die Reife des Krautes eingetreten ist, der Ertrag festgestellt. Die Bedingungen, unter denen dieser Ertrag gebildet wurde, werden meist nicht beachtet. Damit ist keine Aussage über die Ertragsfähigkeit des Stammes möglich. Die Ertragsfähigkeit ist eine erblich determinierte Eigenschaft, die durch Umwelteinflüsse stark modifiziert werden kann. Bei konstanten Umwelteinflüssen müßte der Ertrag eines Klons in verschiedenen Jahren gleichbleiben. Wie sehr aber die Umwelteinflüsse differieren und die Ertragsfähigkeit überdecken, zeigen einige Rangkorrelationen. Für 400 unselektierte A-Klone, die 3 Jahre hintereinander als A-Klone geprüft wurden, errechneten wir für den Ertrag eine Bestimmtheit von 40%, d. h. nur in 40% der Fälle stimmte die Rangfolge in den 3 Jahren überein. Bei einem Material mit erheblich eingeschränkter Variationsbreite, wie es in der Haupt- und Kontrollprüfung vorliegt, wurden in der Zeit von 1954–1960 an 20–30 Sorten im Mittel von 30 Prüfungsorten Bestimmtheiten von 20% bis 90% festgestellt.

Diese Tatsachen waren Anlaß dafür, daß wir uns in Groß-Lüsewitz eingehender mit den Problemen der Ertragsbildung beschäftigt haben, um eine genauere Analyse unseres Zuchtmaterials auf Ertragsfähigkeit durchführen zu können. Im Verlauf dieser Untersuchungen haben wir einige neue Selektionsverfahren auf Leistung ausarbeiten können, auf die ich im Folgenden eingehen möchte.

Wie schon vorhin betont, ist Leistung die Arbeit in der Zeiteinheit. Der Ertrag an Knollen ist im Falle der Kartoffel das Ergebnis der Stoffspeicherung, die in einer bestimmten Zeit erfolgte. Entsprechend den Reifezeiten stehen den Klonen unterschiedliche Zeiten für die Arbeit zur Verfügung. Um eine vernünftige Leistungsbeurteilung durchführen zu können, ist es notwendig, die Reifezeiten zuverlässig einzuschätzen.

Die Reifezeit wird gewöhnlich an der Vergilbung des Krautes bonitiert. Diese Bonitierung ist recht ungenau, weil die Vergilbung des Krautes häufig durch Krautfäule vorzeitig ausgelöst wird. Sicherer ist es, die Einstufung der Reifezeit aus Beginn und Ende der Blüte abzuleiten. Der Beginn der Blüte

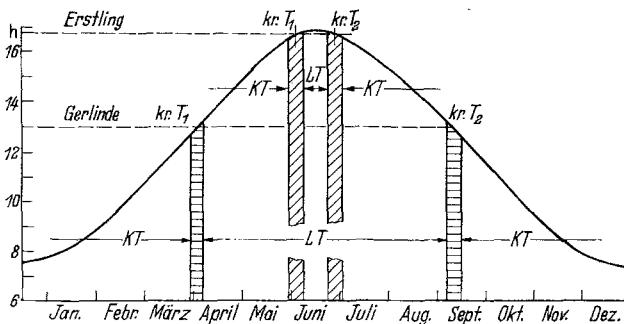


Abb. 2. Die „kritische Tageslänge“ der Kartoffel nach KOPETZ und STEINECK.

ist nachweislich photoperiodisch bedingt. Es genügt aber nicht, allein den Beginn der Blüte festzuhalten, wenn man die Vorstellungen von KOPETZ und STEINECK (STEINECK 1962) für das photoperiodische Verhalten der Kartoffel zugrunde legt (Abb. 2). Die Abgrenzung für das auf das Pflanzenwachstum als Langtag oder Kurztag wirkende Lichtklima ist ein bestimmter Tageslängenschwellwert, der von KOPETZ (1937, 1956) als „kritische Tageslänge“ bezeichnet wird. Diese „kritische Tageslänge“ kommt im Ablauf des Jahres zweimal vor, und zwar beim Ansteigen der Tageslänge im Frühjahr und beim Kürzerwerden des Tages im Herbst. Als Langtag wirken alle Tage nach der „kritischen Tageslänge“ $kr. T_1$ und vor der „kritischen Tageslänge“ $kr. T_2$. Als Kurztag sind alle Tage vor der „kritischen Tageslänge“ $kr. T_1$ und nach der „kritischen Tageslänge“ $kr. T_2$ anzusprechen. Die Höhe der „kritischen Tageslänge“ kann für die einzelnen Pflanzenarten und Sorten sehr verschieden sein. Wird die Knollenbildung als Reaktionsmerkmal herangezogen, dann ist die Kartoffel als Kurztagpflanze zu definieren, weil die Knollenbildung im Kurztag immer gefördert wird.

Die Sorte 'Erstling' besitzt z. B. eine „kritische Tageslänge“ von fast 17 Stunden, d. h. unterhalb von 17 Stunden erfolgt keine Blüte. Die Sorte 'Gerlinde' zeichnet sich durch eine „kritische Tageslänge“ von ungefähr 13 Stunden aus.

Die Blütezeit liegt bei der Kartoffel in dem Zeitraum zwischen $kr. T_1$ und $kr. T_2$. Nach der Blütenbildung beurteilt, ist die Kartoffel eindeutig als Langtagpflanze zu bezeichnen. Blühzeitpunkt und Blühintensität hängen von der Höhe der „kritischen Tageslänge“ ab. Je niedriger diese ist, um so früher setzt die Blüte ein und um so intensiver ist sie.

Von dem Grundschemata von KOPETZ ausgehend, ist es möglich, daß eine spätreife Kartoffelsorte früher mit der Blütenbildung einsetzt als eine frühreife, obwohl das aus anderen Gründen in der Regel nicht der Fall ist. Da die spätreife Sorte aber später ihre „krit. Tageslänge“ unterschreitet, wird sie auf jeden Fall länger blühen als die frühreife Sorte. Aus diesem Grunde ist es also notwendig, neben dem Beginn auch das Ende der Blüte zu bonitieren und eventuell die Blühintensität zusätzlich zu berücksichtigen.

Die Blütenbonitierung dient damit als Maß für die Höhe der „kritischen Tageslänge“. Je größer die Differenz zwischen „kritischer Tageslänge“ und tatsächlicher Tageslänge ist, um so früher erfolgt die Knollenbildung. Auf dieser Tatsache ist unsere Frühdiagnose auf Reifezeit an Kartoffelsämlingen aufgebaut. Frühreife Klone beginnen früher mit der Stolonen- und Knollenbildung als Klone späterer Reifezeiten. Wie gesagt, je größer die Differenz zwischen „kritischer Tageslänge“ und tatsächlicher Tageslänge ist, um so ausgeprägter wird die Reaktion der Pflanze und um so sicherer wird damit die Frühdiagnose.

Unter anderen Bedingungen müssen also die Bewertungsmaßstäbe verändert werden. Zum Beispiel hat bei kürzeren Tageslängen die Frühdiagnose zeitlich früher, bei längeren Photoperioden die Frühdiagnose zeitlich später zu erfolgen. Damit sind auch gleichzeitig die sowjetischen Vorstellungen widerlegt, nach denen bei Anzucht im August mehr frühreife Typen gefunden werden. Tatsächlich findet man bei Anzucht der Sämlinge im August nach einem bestimmten Zeitraum einen erhöhten Anteil von Sämlingen mit frühzeitiger Knollenbildung. Im folgenden Jahr unter den normalen Bedingungen der Vegetationsperiode sind diese angeblich frühen Klone aber nicht frühreif. Da bei Anzucht im August die Differenz zwischen „kritischer Tageslänge“ und tatsächlicher Tageslänge auch für die Klone mit nicht-früher Reifezeit verhältnismäßig groß geworden war, konnten die verschiedenen Reifegruppen nicht genügend sicher getrennt werden. Das ist der Grund für die Fehldiagnose.

Wenn man diese photoperiodischen Zusammenhänge berücksichtigt, so ist es durchaus möglich, für andere geographische Breiten Kartoffelsorten mit den gewünschten Reifezeiten zu züchten.

Der gesamte Vegetationsablauf ist abhängig von der photoperiodischen Reaktion der Pflanze, sofern überhaupt eine Reaktion vorliegt. Damit wird die Tageslänge gleichzeitig zum entscheidenden Faktor der Ertragsbildung, indem sie maßgebend ist für den Aufbau des Assimilationsapparates und für die Speicherung in den Knollen.

Unter Ertrag verstehen wir bei der Kartoffel die Knollenmasse, also die Masse eines Speicherorgans, eines Organs, welches von der Zufuhr von Assimilaten abhängt. Wenn der Aufbau des Krautes abgeschlossen ist, dann haben die Knollenmassen erst knapp 30% ihres Endwertes erreicht. Der weitere Verlauf der Knollenbildung hängt davon ab, wie groß die assimilierende Blattmasse ist, wie lange die Blattmasse funktionsfähig bleibt und in welchem Maße die Ableitung erfolgt. Da die Pflanze in der Regel nicht mehr

mit unterschiedlicher Blattmassenbildung reagiert, wirken sich Umweltänderungen während dieses Abschnitts besonders stark auf die Knollenbildung aus. Das gilt besonders für das Auftreten von Krankheiten, z. B. *Phytophthora*, oder von bestimmten ökologischen Bedingungen, z. B. Trockenperioden. Die Auswirkungen solcher abnormer Bedingungen hängen von ihrer Intensität und von dem Zeitpunkt, zu dem sie auf die Pflanze treffen, ab.

Voraussetzungen für eine möglichst hohe Knollenleistung der Kartoffeln sind:

1. die Geschwindigkeit der Blattmassenbildung (Jugendentw.)
2. die Menge der vollfunktionsfähigen Blattmasse
3. die Produktivität der vollfunktionsfähigen Blattmasse
4. die Lebensdauer der vollfunktionsfähigen Blattmasse
5. die relative Wachstumsgeschwindigkeit des Knollenwachstums.

Die Jugendentwicklung ist erbgut- und umweltmäßig fixiert in der Stoffwechselintensität. Dabei können der Boden, die Ernährung, die Witterung, die Tageslänge, die Korn- und Knollengröße und die Herkunft als Umweltfaktoren auf die Stoffwechselintensität einwirken. Für die Selektion von Idiotypen müssen die genannten Faktoren möglichst konstant gehalten werden, wenigstens aber Berücksichtigung finden. Das Atmungsverhalten an keimenden Samen oder Knollen oder der Keimblatttest als Indikator der Stoffwechselintensität liefern einen geeigneten Frühtest für die Jugendentwicklung von Pflanzen. Will man neben der Jugendentwicklung noch eine Aussage über die Leistungsfähigkeit des betreffenden Organismus erhalten, so muß man den Frühtest auf Stoffwechselintensität mit der Frühdiagnose auf Reifezeit verbinden. Wird nämlich lediglich auf Stoffwechselintensität ausgelesen, so erfolgt gleichzeitig eine Selektion auf Frühreife, weil in der Regel die frühreifen Formen sich durch eine gesteigerte Stoffwechselintensität auszeichnen. Beide Tests, der auf Stoffwechselintensität und der auf Reifezeit, können schon im Keimblattstadium angewendet werden.

Die funktionsfähige Blattmasse hat ebenso wie die Jugendentwicklung eine erblich- und eine umweltbedingte Grundlage. Von den Umweltfaktoren dominieren besonders stark der Standraum, die Ernährung, die Witterung und die Photoperiode. Bei Konstanzhaltung dieser Faktoren kann man versuchen, den Erbguteinfluß auf die funktionsfähige Blattmasse zu analysieren. In der angelsächsischen Literatur wird dazu allgemein der Index Blattfläche zu Bodenoberfläche angegeben, eine für diese Zusammenhänge brauchbare Größe. Sie erfordert aber einigen Aufwand für die Bestimmung der Blattfläche und fällt aus diesem Grund als Selektionsverfahren für die Züchtung aus.

Für Produktivität der Blätter (Assimilationsleistung oder Nettoassimilationsrate) liegen in der Literatur widersprechende Meinungen über Sortenunterschiede vor. Weder auf der Grundlage von 4tägigen Probenahmen noch über den CO_2 -Gaswechsel konnten wir signifikante Unterschiede für die Produktivität der Einheit Blatt nachweisen. Wir verglichen allerdings

nur entwicklungsphysiologisch gleiche Abschnitte, die wir mit Hilfe der Allometrie festgelegt hatten. Wird diese Voraussetzung nicht beachtet, so erhält man häufig Unterschiede, die aber nicht genetisch, sondern entwicklungsphysiologisch bedingt sind. Wegen dieser Befunde sehen wir zur Zeit keine Möglichkeit, die Assimilationsleistung auf züchterischem Wege zu beeinflussen. Die Beeinflussung dieses Merkmals bleibt den Umweltmaßnahmen, insbesondere der Düngung, vorbehalten.

Gesucht ist die Pflanze, die die größte funktionsfähige Blattmasse pro Standraum in möglichst kurzer Zeit bildet und sie möglichst lange funktionsfähig erhält. Wie muß eine solche Pflanze aussehen?

Es ist verständlich, daß nicht unbegrenzt viele Blätter an einer Sprossachse orientiert sein können. Je weiter das Blatt von der Bodenoberfläche entfernt ist, um so mehr Stengelmasse wird pro Einheit Blattmasse benötigt, um dieses Blatt in der für die Assimilation günstigsten Lage zu halten. Durch die Verzweigung umgeht die Pflanze extreme Abweichungen in dem Verhältnis Blatt- zu Stengelmasse. Ein wesentlicher Gesichtspunkt für den Staudentyp ist also die Fähigkeit, Seitentriebe auszubilden, um einen vorgegebenen Standraum voll auszunutzen zu können.

Bei der Kartoffel sind Blatt- und Stengeltypen und alle Übergänge zwischen diesen allgemein bekannt. In unseren Untersuchungen fanden wir, daß die Blattanteile an den Gesamttrockenmassen der Sorten nicht variieren. Damit gewinnt die Verteilung der Blattmasse innerhalb der Pflanze für den Staudentyp an Bedeutung. Wir kennen Kartoffelsorten mit einer geschlossenen Blattfläche an der Oberfläche des Bestandes, die sogenannten Blatttypen, z. B. die Sorten 'Aquila', 'Schwalbe' und 'Frühbote'. Andererseits kennen wir Kartoffelsorten mit einem lockeren, etagenförmigen Blattaufbau, die sogenannten blattreichen Stengeltypen, z. B. die Sorten 'Ackersegen', 'Ora', 'Merkur' und 'Antares'. Messungen zeigten, daß tatsächlich bei den sogenannten Blatttypen, die den Eindruck der geschlossenen Bestandesoberfläche vermitteln, die oberen Internodien stärker gestaucht sind als diejenigen der sogenannten Stengeltypen. Ich möchte eine finale Deutung daran knüpfen.

Durch die etwas dichtere Blattfolge in den oberen Regionen der Blatttypen wird für die unteren Blätter das Licht stärker abgeschirmt als bei den Pflanzen mit dem etagenförmigen Blattaufbau. Neben der unterschiedlichen Eigenbeschattung bestehen Differenzen in der Transpiration. Bei Sorten mit einer geschlossenen Bestandesoberfläche herrscht unter den oberen Blättern eine Luftfeuchtigkeit von annähernd 100%. Dadurch wird die Transpiration der darunterliegenden Blätter so gut wie ausgeschlossen, der Nährstoffnachschub behindert und in Verbindung mit dem mangelnden Licht das vorzeitige Absterben der unteren Blätter bewirkt.

Das Sättigungsdefizit an der Bestandesoberfläche ist verhältnismäßig groß, erfaßt viele Blätter und bedingt eine relativ hohe Transpiration der oberen Blätter.

Im Gegensatz dazu sorgt der etagenförmige Aufbau der Sorten des sogenannten Stengeltyps für eine allmähliche Angleichung des Sättigungsdefizits der umgebenden Luft. Bei nicht zu üppiger Entwicklung

der Pflanzen können auch die unteren Blätter transpirieren und assimilieren. Pflanzen mit etagenförmigem Blattaufbau haben danach bessere Voraussetzungen, um mehr funktionsfähige Blattmasse zu erhalten und damit mehr Knollenmasse zu erzeugen.

Der vorher schon erwähnte Lichteffekt in Form der gestauchten Internodien läßt sich unter Bedingungen, bei denen das Licht ins Minimum gerät, einwandfrei nachweisen, z. B. an Augenstecklingen in den Monaten November bis Januar. Aus der Augenstecklingsprüfung sind derartige Typen hinreichend bekannt, die in den genannten Monaten wegen stark reduzierten Blattwachstums und übermäßigen Stengelwachstums nicht untersucht werden können. Es sind dies dieselben Typen, die wir als Stengeltypen mit dem etagenförmigen Blattaufbau bezeichnen. Da es sich hier um sehr spezifische Reaktionen handelt, können schon an einzelnen Pflanzen die Typunterschiede nachgewiesen werden. Der Test auf Staudentyp könnte also schon an dem jüngsten Zuchtmaterial in den etwas arbeitsärmeren Monaten November bis Januar angesetzt und der Typ mit großer Sicherheit geprüft und vorausgesagt werden.

Auch aus einem anderen Grund sind Sorten, die zu dem blattrreichen Stengeltyp gehören, anzustreben. Jede Pflanze ist als Organismus eine Einheit. Ober- und unterirdische Entwicklung sind aufeinander abgestimmt, vorausgesetzt, daß man die Speicherorgane ausklammert. Nachdem die Blatt-, Stengel- und Wurzelmassen ihr Maximum erreicht haben, kann man unter vergleichbaren Bedingungen ein konstantes Verhältnis zwischen Blatt- und Stengelmassen einerseits und Wurzelmassen andererseits nachweisen. Dies gilt übrigens nicht nur für Kartoffeln. Es ist also nicht notwendig, nach unterschiedlichen Wurzelmassen zu selektieren, was allgemein von den Züchtern gefordert wird. Die blattrreichen Stengeltypen sind diejenigen Typen, die die meiste oberirdische Masse besitzen und somit auch die meiste Wurzelmasse. Die blattrreichen Stengeltypen müßten also auch aus diesem Grunde unter vom Optimum abweichenden Bedingungen durch besondere Überlegenheit auffallen, z. B. auf Böden mit ungünstiger Wasser- und Nährstoffversorgung.

Diese finale Deutung der unterschiedlichen Staudentypen stimmt mit den praktischen Erfahrungen überein, sie ist aber noch nicht im einzelnen bewiesen.

Der Staudentyp kann in der Kartoffelzüchtung getestet werden, indem das Verhalten von Augenstecklingen in den Monaten November bis Januar geprüft wird und unter vergleichbaren Bedingungen im Freiland oder Gewächshaus die Blattmasse geschätzt wird. Dabei steigt die Sicherheit der Schätzung mit weiten Standräumen, die gleichzeitig eine bessere Beurteilung der Verzweigungsfähigkeit erlauben. Mit der Auslese unter weiteren Standräumen würde man außerdem einer einseitigen Selektion auf Knollengröße entgegenwirken, die häufig auf mangelnder Verzweigungsfähigkeit beruht wie im Fall der Sorte 'Schwalbe'. Formen mit geringer Verzweigungsfähigkeit liefern nur bei engen Standweiten hohe Erträge. Sie können Fehlstellen nicht ausgleichen. Damit ist unsere Forderung: Auslese unter großen Standweiten begründet.

Die Leistung einer Sorte hängt von ihrer Stoffwechselintensität ab. Wie schon betont wurde,

kann man die Jugendentwicklung als Ausdruck der Stoffwechselintensität auffassen. Sie sollte deshalb noch mehr als bisher beachtet werden. Da die Stoffwechselintensität im wesentlichen eine Frage des Energieumsatzes ist und der Energieumsatz weitgehend durch die Atmung beschrieben werden kann, kann die Stoffwechselintensität über das Atmungsverhalten der Knollen geprüft werden, nachdem die Keimruhe gebrochen ist.

Der Verlauf der Blattmassenzunahme folgt zunächst einer e-Funktion. Deshalb müssen Unterschiede in der Anfangsentwicklung die späteren Massenunterschiede reproduzieren. Bei einheitlichen Samengrößen als Ausgangsmaterial können Sämlingspopulationen in Pikierkisten im Keimblattstadium nach der Keimblattmasse eingestuft werden. An Knollen wird die Keimmasse beurteilt.

Ob es erblich bedingte Unterschiede in der Lebensdauer der funktionsfähigen Blätter verschiedener Sorten gleicher Reifezeit gibt, ist noch nicht bekannt. Ebenso liegen noch keine Ergebnisse über Unterschiede im relativen Knollenwachstum vor.

Die Leistung einer Kartoffelsorte bekommt aber erst dann praktische Bedeutung, wenn die Ertragsfähigkeit mit ganz bestimmten Qualitäten verbunden ist. Für Speisekartoffeln lauten die wichtigsten Qualitätsmerkmale: Speisequalität und Lagerungsverhalten. Das Verhalten während der Lagerung kann sicher über das Atmungsverhalten der Knollen im Winterlager nach dem Jahreswechsel getestet werden. Speisekartoffeln sollen möglichst wenig verfärben. Die Verfärbung der Schnittflächen roher und gekochter Kartoffeln läßt sich gut beurteilen. Sie ist bereits mit Erfolg als Selektionsverfahren eingesetzt.

Die Verfärbung ist auch ein wesentliches Merkmal für die Industriekartoffel. Auch in der Stärkeindustrie wünscht man geringe Verfärbung der Knollen. Der Stärkegehalt und die Stärkequalität dominieren unter den Merkmalen einer Industriekartoffel. Die Tatsache, daß der erblich bedingte Stärkegehalt in den Knollen bereits zu Ende der Blüte festgelegt ist, kann zu neuen Konsequenzen in der Selektion führen. Auch der Trockensubstanzgehalt der Blätter — sogar schon im Keimblattstadium — verläuft weitgehend parallel mit dem späteren Stärkegehalt der Knollen und kann damit bereits in frühen Stadien Hinweise liefern.

Die fraktionsweise Auszählung der Stärkekorngrößen ist als Massenselektionsverfahren zu aufwendig. Vielleicht gelingt es, elektronische Zähleinrichtungen, wie sie heute bereits für die Auszählung der roten und weißen Blutkörperchen verwendet werden, für die Stärkekornzählung einzusetzen. Auf diesem Gebiet muß die Vorarbeit für geeignete Ausleseverfahren noch geleistet werden, besonders auch im Zusammenhang mit der Beziehung Stärkekorngröße zu Stärkekornzahl. Gleiches gilt für das Verhältnis Amylose zu Amylopektin. Auch hier reicht die sogenannte Blauwertmethode als Massenselektionsverfahren nicht aus. Die grundsätzlichen Zusammenhänge sind noch nicht genügend aufgeklärt.

Während für die Industriekartoffel ein möglichst niedriger Eiweißgehalt erwünscht ist — was die Züchtung wegen der negativen Korrelation zwischen Eiweiß und Stärke erleichtert —, ist gerade der

Eiweißgehalt in Verbindung mit der Eiweißmasse und -qualität das entscheidende Zuchtziel der Futterkartoffel. Das Problem, den Eiweißgehalt zu steigern, ist bisher in keinem Lande ernsthaft verfolgt worden. Es interessiert in neuerer Zeit außerordentlich in einigen sozialistischen Ländern. Deshalb sind in Groß-Lüsewitz umfangreiche Untersuchungen durchgeführt worden, um die Voraussetzungen für die Erhöhung des Eiweißgehaltes und die Verbesserung der Eiweißqualität zu erarbeiten. Mit Hilfe von papierchromatographischen Untersuchungen über die qualitative Zusammensetzung des Eiweißes konnten in der Reinproteinfraktion keine gesicherten Unterschiede zwischen den Sorten der DDR gefunden werden. Dagegen existierten in der N-haltigen Nichtproteinfraktion erhebliche Differenzen an bestimmten Aminosäuren. Die Zusammensetzung der Reinproteinfraktion ist erblich determiniert, während die Zusammensetzung der N-haltigen Nichtproteinfraktion vorwiegend umweltabhängig ist. Da die Züchtung die erbliche Veranlagung der Pflanze zu verändern trachtet, interessiert uns also die Zusammensetzung des Reinproteins. Die Möglichkeiten der Umweltwirkungen auszuschöpfen, ist Aufgabe des Pflanzenbaues.

Auf Grund der bisherigen Untersuchungen bestehen keine Chancen, die Zusammensetzung des Kartoffelproteins qualitativ zu verbessern. Es ist aber möglich, den Anteil der Reinproteinfraktion am Gesamt-N zu erhöhen und damit eine indirekte Qualitätsverbesserung zu erzielen. Da der Gehalt an Reinprotein mit dem Gehalt an Rohprotein innerhalb der Reifegruppen positiv korreliert, untersuchen wir zunächst die Zuchtstämme auf Gesamt-N. Nur von den Klonen mit hohem Gehalt an Gesamt-N setzen wir eine Reinproteinanalyse an.

Die Kombination von viel Eiweiß mit viel Stärke ist möglich, aber wegen der negativen Korrelation von $r = -0,7^{+++}$ schwierig. Außerdem besteht eine negative Korrelation zum Ertrag, so daß es nicht einfach sein wird, ertragreiche Klone mit hohem Stärke- und Eiweißgehalt bei einem Verhältnis von Eiweiß zu Stärke, das 1:10 unterschreitet, zu züchten.

Die Kombination aller gewünschten Eigenschaften gelingt nicht auf einmal. Zunächst gilt es, vererbungsstarke Kreuzungspartner zu schaffen und in einer weiteren Etappe der Züchtung die gewünschten Eigenschaften in einem Individuum zu vereinigen. Die Reihenfolge, in der die einzelnen Ausleseverfahren angewendet werden, ist von entscheidender Bedeutung für den Erfolg der Züchtung. Je früher auf ein Merkmal selektiert wird, um so schärfer ist die Selektion. Damit wird ein zweckmäßig eingerichtetes Prüfungssystem, das sinnvoll in die staatlichen Prüfungen überleitet, zur Grundlage für die Durchführung der Züchtung.

In der Abb. 3 ist der Züchtungsweg in der DDR schematisch dargestellt. Als negativ muß in diesem Schema die Zeitspanne bis zur Zulassung herausgestellt werden, die 12 Jahre beträgt. Der zeitliche Abstand zwischen Kreuzung und Zulassung sollte so kurz wie möglich sein, damit der Züchtungserfolg so schnell wie möglich zum Tragen kommt. Fehlendes Knollenmaterial darf jedenfalls nicht der Grund für den langsamen Züchtungsgang sein. Deshalb dürfen auch die Vermehrungsverfahren im Rahmen der Züchtung nicht vernachlässigt werden.

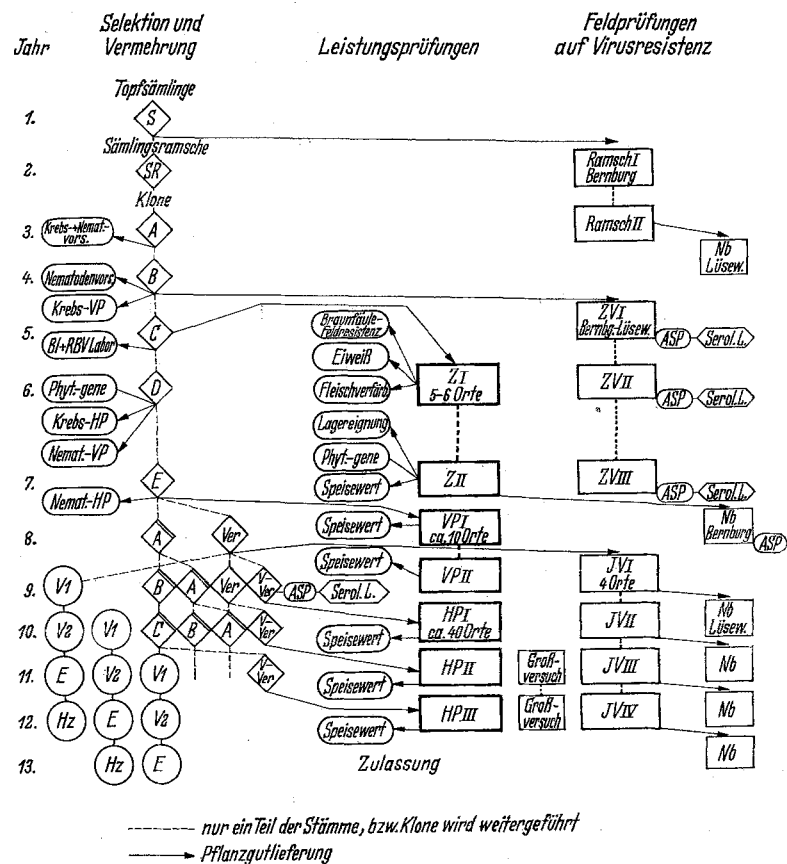


Abb. 3. Schema des Züchtungsweges einer Kartoffelsorte in der DDR.

ZV = Zuchtstammvorfilter; V-Ver. = Vorvermehrung und Prüfung auf Vollernteignung für HPI HP III; HP = Hauptprüfung; Z = Zuchtstammprüfung; Vors. = Vorsortierung; Nb = Nachbau; IV = Infektionsversuch; VP = Vorprüfung; ASP = Augenstecklingsprüfung; V = Vorstufe; Serol. L. = Serologische Latenzprüfung; Ver. = Vermehrung; Phyt-gene = Prüfung auf *Phytophthora* R-gene.

Zusammenfassung

Es wurde versucht, einen Überblick über die Methoden der Kartoffelzüchtung zu geben. Im Rahmen der Kombinationszüchtung als der seit langem dominierenden Methode der Kartoffelzüchtung wurden generelle Fragen zur Selektion der Eltern und zur Selektion der Nachkommen besprochen. Das Zuchtziel bestimmt die Selektionsmerkmale und damit auch die Selektionsverfahren. Die Selektionsverfahren auf Resistenz gegen Krankheiten, Schädlinge und abnorme Bedingungen wurden aus den Betrachtungen ausgeklammert. Sie stellen für sich ein außerordentlich umfangreiches und verhältnismäßig gut durchgearbeitetes Gebiet dar.

Der Schwerpunkt der Kartoffelzüchtung lag bisher nicht in einer Erhöhung der Ertragsfähigkeit, sondern in der Beseitigung der sich kontinuierlich verstärkenden pathogenen Hemmnisse, die einer vollen Ausnutzung der Ertragsfähigkeit entgegenstan-

den. Ein Grund ist u. a. sicher darin zu suchen, daß bisher geeignete Selektionsverfahren auf Leistung fehlten. Deshalb standen neue Selektionsverfahren auf Leistung im Vordergrund der Betrachtungen.

Unter Leistung wurde die Massenproduktion in der Zeiteinheit verstanden. Wegen ihrer grundsätzlichen Bedeutung für die Leistung wurden die Merkmale Reifezeit und Ertrag besonders ausführlich behandelt. Gleichzeitig wurde auf die Qualitätsmerkmale entsprechend der Gebrauchswerte hingewiesen.

Wenn man in Zukunft neben den Resistenzmerkmalen stärker als bisher die aufgeführten Möglichkeiten für die Testung der Leistung beachtet und ausnutzt, so wird sicher noch eine Steigerung der erblich bedingten Leistungsfähigkeit in der Kartoffelzüchtung möglich sein. In Fortführung dieser Gedanken besteht dann aber auch für den Pflanzenbau

die Aufgabe, die in den Sorten verankerte Leistungsfähigkeit auch wirklich auszunutzen, was in der DDR heute nur zu etwa 50% geschieht.

Literatur

1. GLIEDEN, W.: Die Ertragsfähigkeit der Kartoffel im Laufe der Zeit. Diss. Bonn, 88 S., 1951. — 2. KOPETZ, L. M.: Die Bedeutung von Zeitstufensaat für die Beurteilung der photoperiodischen Reaktion sommerannueller Pflanzen. Ein Beitrag zum Stimmungsproblem. Pflanzenbau 13, 386—399 und 417—438 (1937). — 3. KOPETZ, L. M.: Gibt es tagneutrale Pflanzen? Bodenkultur 8, 369—373 (1956). — 4. SEIFFERT, M.: Die Bedeutung der Züchtung für die Ertragssteigerung im Kartoffelbau in den letzten 5 Jahrzehnten — ein Beitrag zur Methodik der Ermittlung des züchterischen Fortschrittes. Züchter 27, 1—22 (1957). — 5. STEINECK, O.: Die Kartoffel im photoperiodischen Betrachtungssystem. In: Fragen der Pflanzenzüchtung und Pflanzenphysiologie. Tagungsbericht d. DAL Nr. 48, 47—60 (1962).

Yale University, School of Forestry, New Haven, Connecticut

Artificial Hybridization in *Abies*

By FRANÇOIS MERGEN, JEFFERY BURLEY, and BLANCHE A. SIMPSON

With 1 figure

Introduction

The genetics of the genus *Abies* has received little attention compared with *Pinus* and *Picea*. This is partially due to the relatively low economic importance of many fir species, to the difficulties involved in planting, and to the refractive nature of flowering and seed germination.

This report forms part of a continuing investigation into the cytological and developmental behavior of several species of *Abies* and their hybrids. MERGEN and LESTER (1961a) described staminate flower phenology and pollen formation in four species, and the same authors studied the induction of polyploidy by colchicine in nine species (MERGEN and LESTER, 1961 b). MERGEN and BURLEY (1964) analyzed the karyotypes of seven species and found no reliable diagnostic differences in chromosome size or structure. Their finding supports the conclusion of SAX and SAX (1933), namely that there is little intra-generic variation in chromosome morphology. This similarity in karyotype is also reflected in the relatively small taxonomical differences in morphology that are observed between species.

Firs occur naturally in Central and North America, the Mediterranean Basin, Europe, the Himalayas, and the Far East, particularly Japan. Sympatric species do occur in some of these regions but most species in the genus are allopatric. For a description of the natural distribution of many of the fir species, see SARGENT (1898), MATTFELD (1930), SCHMUCKER (1942), KOSSENAKIS (1947), and HAYASHI (1951). SAX and SAX (1933) considered that the differentiation of species is based on genic changes which, in many cases, would not prevent hybridization. They

believed geographical or physiological isolation to be more important in the maintenance of species as distinct units, than genetic incompatibility. KLAHN and WINIESKI (1962) reviewed the literature dealing with the taxonomy of the genus and concluded that no satisfactory criteria for dividing the genus into sections have been established, and REHDER (1954) used a geographic order in his taxonomic treatment of the species of fir.

In view of this close similarity among species in cytological and morphological characters, hybridization would be expected to be easy. Indeed KLAHN and WINIESKI (1962), in reviewing the literature on fir hybrids, accounted for eight natural forest hybrids, 11 natural arboretum hybrids, 39 confirmed artificial hybrids, and 15 putative artificial hybrids. Several of these showed hybrid vigor, and hybridization may become a useful method of tree improvement in *Abies*.

The purpose of the present investigation was to extend the information on the crossability pattern in *Abies* by repeating some crosses previously reported, by attempting new crosses, and by examining the early development and morphology of the hybrids.

The paper by KLAHN and WINIESKI (1962) provided an extensive literature review of hybridization in *Abies*, and the only literature reviewed here refers to the parent species that were used in this study.

Literature Review

***Abies cephalonica*.** The first reported hybridization with species of *Abies* was carried out by VILMORIN, who successfully pollinated *Abies pinsapo* with pollen of *Abies cephalonica* (SARGENT, 1898), and DALLIMORE and JACKSON (1948) reported successful growth of seedlings from this cross (*Abies* × *vilmorinii*). *Abies cephalonica* takes part in natural crosses with *Abies alba* in its native range in Greece, and BEISSNER (1891) and MATTFELD (1926 and 1930)

Acknowledgments: D. T. LESTER, Y. LINHART, and G. R. STAIRS assisted in various phases of the research and their help is gratefully acknowledged. This is part of a program on „Basic research in forest genetics“ supported by NSF Grant G-8891.