

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Die Herstellung von neuen Allopolyploiden für die Züchtung\*

Von W. JAHR, K. SKIEBE und M. STEIN

Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 65

In mehreren Arbeiten wurde darauf hingewiesen, daß die Art der Entstehung von polyploiden Populationen für deren züchterischen Wert eine große Bedeutung hat (BECKER 1960, 1962; SKIEBE 1956, 1958; JAHR 1962). Danach ist eine Polyploidisierung über unreduzierte Gameten, also auf meiotischem Wege, besser als eine solche auf mitotischem Wege. Es kommt darauf an, polyploide Pflanzen über Befruchtungsbiologische Vorgänge zu gewinnen. Wir benötigen daher Methoden, mit welchen meiotische polyploide Formen in einem züchterisch notwendigen Umfang bei einem vertretbaren Aufwand hergestellt werden können. Für die Entwicklung eines polyploiden Materials innerhalb einer Art haben wir (JAHR, SKIEBE u. STEIN 1963) nachgewiesen, daß besonders nach Valenzkreuzungen zwischen 2x- und 4x-Formen häufig neue polyploide Pflanzen entstehen. Im folgenden soll als Erweiterung dazu erörtert werden, wie man methodisch vorgehen muß, um nach Artkreuzungen ein allopolyploides Ausgangsmaterial auf meiotischem Wege zu gewinnen.

### I. Allopolyploide Pflanzen aus Arten mit verschiedener Valenz

Da für die Entwicklung von allopolyploiden Formen häufig Arten mit einer verschiedenen Valenz in Frage kommen, wollen wir auch zunächst von Valenzkreuzungen ausgehen. Wir behandeln dabei der Einfachheit halber nur die  $F_1$  und  $F_2$  nach Kreuzungen zwischen 2x- und 4x-Arten. Für 4x·8x- usw. Bastardierungen sowie für spätere Generationen gilt sinngemäß dasselbe. Zunächst müssen wir berücksichtigen, daß die neu zu entwickelnden allopolyploiden Formen genomatisch konstant sein müssen. Deshalb sind nur orthoploide Typen, die jedes Genom im allgemeinen zweimal besitzen, zu gebrauchen. Bei Valenzkreuzungen (aus 2x und 4x) sind an jeder Bastardierung drei Genome beteiligt. Liegt zwischen allen drei Genomen eine so weitgehende Inhomologie vor, daß es zu keinerlei Paarung kommt, dann ist es züchterisch nur sinnvoll, sich auf die entstehenden 6x-Pflanzen zu konzentrieren, da nur sie genomatisch ausbalanciert sein können. Wenn sich jedoch von den beteiligten drei Genomen zwei paaren können, dann ist es zweckmäßig, von ausbalancierten 4x-Formen auszugehen.

In der  $F_1$  können sich 6x-Pflanzen nur aus der Verschmelzung von zwei unreduzierten Gameten bilden. Treten in der  $F_1$  einer Valenzkreuzung (aus 2x und 4x) dagegen keine 6x-Pflanzen auf, sondern nur die üblichen 3x-Formen aus zwei reduzierten Gameten, dann kann man 6x-Pflanzen noch in der  $F_2$  gewinnen. Sie entstehen aus der Verschmelzung von zwei unreduzierten 3x-Gameten der  $F_1$ -Bastarde. Auch 4x-Pflanzen können in der  $F_1$  und  $F_2$  auftreten. In der  $F_1$

muß sich dazu eine unreduzierte Gamete des 2x-Elters mit einer reduzierten Gamete des 4x-Partners vereinigen. Wenn sich aber in der  $F_1$  nur 3x-Formen bilden, muß man versuchen, die 4x-Formen in der  $F_2$  zu bekommen. Dazu gibt es zwei Möglichkeiten. Zunächst sollte man die 3x-Pflanzen miteinander kreuzen. Dabei kann es zur Vereinigung von zwei „teilweise unreduzierten“ 2x-Gameten oder zu einer Verschmelzung von einer gänzlich unreduzierten 3x- und einer „reduzierten“ 1x-Gamete kommen.

Der zweite Weg besteht in der Rückkreuzung der 3x-Bastarde mit dem 2x-Elter. Dabei bilden sich eventuell 4x-Pflanzen aus einer unreduzierten 3x-Gamete des  $F_1$ -Bastardes und einer reduzierten 1x-Gamete des diploiden Rückkreuzungselters. Es ist aber auch bei einer solchen Rückkreuzung möglich, daß sich eine „teilweise unreduzierte“ Gamete des  $F_1$ -Bastardes von der Valenz 2x mit einer unreduzierten 2x-Gamete des Rückkreuzungspartners vereinigt.

Methodisch muß man beachten, daß bei Valenzkreuzungen die angegebenen verschiedenen Wege zu einer unterschiedlichen Anzahl neuer allopolyploider Pflanzen der Valenz 4x und 6x führen können. So wurden 6x-Pflanzen in der  $F_1$  nur selten beobachtet (CLAUSEN u. GOODSPEED 1925, FRANDSEN u. WINGE 1932, TERNOVSKY 1935, RYBIN 1936, OLDÉN 1956, BORRILL 1963 sowie MENZEL u. WILSON 1963). Demgegenüber sind 4x-Formen aus der Verschmelzung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gamete bei mehr Objekten beobachtet worden und jeweils auch in größerer Zahl entstanden (CRANE u. DARLINGTON 1927, EMERSON u. BEADLE 1930, OPPENHEIMER 1933, COLLINS u. LONGLEY 1935, PROPACH 1938 b, ROZANOVA 1938, 1960, LEDINGHAM 1940, IVANOVSKAJA 1941, STELZNER 1943, KOOPMANS u. VAN DER BURG 1953, PRAKKEN u. SWAMINATHAN 1953, GOFART u. ROSS 1954, HASKELL 1955, NAKAJIMA 1961, HIRAYOSHI, NISHIKAWA u. HAKURA 1960, HARITONOVA 1962, JONES u. BORRILL 1962, BENDER 1963, BORRILL 1963). Für das Auftreten von Allopolyploiden nach Valenzkreuzungen in der  $F_2$  ist die Situation eine andere. Wenn überhaupt, entstehen 6x-Pflanzen aus der Vereinigung von zwei unreduzierten Gameten (OEHLER 1934, MÜNTZING 1936, OLAH 1940, THOMPSON 1942, CLAUSEN, KECK u. HIESEY 1945, D'CRUZ u. CHAKRAVARTY 1961). Nur gelegentlich bilden sich in der  $F_2$  4x-Pflanzen, die auf eine Verschmelzung einer unreduzierten mit einer reduzierten Gamete zurückgehen (GREGOR u. SANSOME 1930, FRANDSEN 1941 und ENDLICH u. MURAWSKI 1962).

Abgesehen von diesen allgemeinen Bemerkungen gibt es nun eine Reihe von Maßnahmen, welche das Auftreten von 4x- oder 6x-Allopolyploiden begünstigen. Bei Valenzkreuzungen innerhalb einer Art hatten wir gefunden, daß die **Kreuzungsrichtung** dafür eine wichtige Rolle spielt. Es hatte sich herausgestellt, daß besonders dann neue polyploide Pflanzen entstehen,

\* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. BECKER zum 60. Geburtstag.

wenn als Mutter die niedrigchromosomige Form verwendet wird (JAHR, SKIEBE, STEIN 1963). Bei dieser Kreuzungsrichtung kann man relativ häufig mit 4x-Formen rechnen. Außerdem läßt sich dabei mit Sicherheit sagen, daß die neuen 4x-Formen durch die Verschmelzung einer reduzierten mit einer unreduzierten Gamete entstanden sind. Wird dagegen die höherchromosomige Form als Mutter verwendet, so treten weniger neue 4x-Pflanzen auf. Außerdem besteht bei dieser Kreuzungsrichtung auch die Gefahr, daß ungewollte Selbstungen oder apomiktische Samenbildungen fälschlicherweise als gelungene Polyploidisierung gedeutet werden. Eine andere Situation

( $2n = 34$ ) u. *B. pekinensis* Rupr. ( $2n = 20$ ) ist es besser, die höherchromosomige Art als Mutter zu verwenden. Es gibt sogar einige Fälle, wo die Kreuzungsrichtung keinen Einfluß hat. So entstehen bei einer Kreuzung von *Cheiranthus cheiri* L. ( $2n = 14$ ) mit *Erysimum perofskianum* F. u. Mey. ( $2n = 28$ ) in beiden Kreuzungsrichtungen in etwa gleicher Anzahl allopolyploide Formen. Dasselbe trifft zu für eine Bastardierung zwischen *Digitalis purpurea* L. ( $2n = 56$ ) und *D. lutea* L. ( $2n = 112$ ).

Auch aus der Literatur läßt sich ein Einfluß der Kreuzungsrichtung nachweisen. Bei einer Reihe von Kreuzungen war die Verwendung der niedrigchromo-

Tabelle 1. Einfluß der Kreuzungsrichtung auf die Manifestierung von unreduzierten Gameten.

Kreuzungskombination				Anzahl Krz.	Anzahl Bastarde	davon mit der Valenz	
						4 x	6 x
<i>Ch. cheiri</i>	2 n = 14	· <i>Ch. scoparius</i>	2 n = 28	300	12	4	1
<i>Ch. scoparius</i>	2 n = 28	· <i>Ch. cheiri</i>	2 n = 14	300	3038	0	0
<i>D. grandiflora</i>	2 n = 56	· <i>D. lutea</i>	2 n = 112	400	1115	14	0
<i>D. lutea</i>	2 n = 112	· <i>D. grandiflora</i>	2 n = 56	400	586	9	0
<i>B. napus</i>	2 n = 38	· <i>B. pekinensis</i>	2 n = 20	100	81	0	4
<i>B. pekinensis</i>	2 n = 20	· <i>B. napus</i>	2 n = 38	100	54	0	0
<i>B. carinata</i>	2 n = 34	· <i>B. pekinensis</i>	2 n = 20	50	182	2	0
<i>B. pekinensis</i>	2 n = 20	· <i>B. carinata</i>	2 n = 34	50	96	0	0
<i>Ch. cheiri</i>	2 n = 14	· <i>E. perofskianum</i>	2 n = 28	200	11	3	0
<i>E. perofskianum</i>	2 n = 28	· <i>Ch. cheiri</i>	2 n = 14	200	19	4	0
<i>D. purpurea</i>	2 n = 56	· <i>D. lutea</i>	2 n = 112	400	4556	0	1
<i>D. lutea</i>	2 n = 112	· <i>D. purpurea</i>	2 n = 56	400	10198	0	1

tritt dagegen auf, wenn die neuen Polyploiden aus Valenzkreuzungen verschiedener Arten hergestellt werden sollen. In diesem Falle läßt sich bei jeder Kreuzungsrichtung entscheiden, ob die entstandenen Pflanzen auf einer Bastardierung oder auf einer Selbstung bzw. Apomixis beruhen, weil die Ausgangspartner sich sehr stark voneinander unterscheiden. Es besteht auch keine allgemeine Tendenz, daß sich dabei unreduzierte Gameten bevorzugt manifestieren, wenn die 2x-Art die Mutter ist. Mitunter bekommt man sogar mit der höherchromosomigen Form als Mutter mehr neue allopolyploide Formen (Tab. 1)\*.

Bei der Kreuzung zwischen *Cheiranthus cheiri* L. ( $2n = 14$ ) mit *Ch. scoparius* Brouss. et Willd. ( $2n = 28$ ) gibt es eindeutig reziproke Unterschiede. In diesem Fall eignet sich die niedrigchromosomige Form als Mutter besser. Bei den Kreuzungen zwischen *Digitalis grandiflora* Mill. ( $2n = 56$ ) und *D. lutea* L. ( $2n = 112$ ) ist die Situation längst nicht so eindeutig. Hier gibt es nur noch geringe reziproke Unterschiede. Reziproke Unterschiede findet man auch bei den Kreuzungen *Brassica napus* L. ( $2n = 38$ ) und *B. pekinensis* Rupr. ( $2n = 20$ ). Bei dieser Kreuzung ist es günstiger, wenn als Mutter der höherchromosomige Elter genommen wird. Auch bei der Artkreuzung zwischen *Brassica carinata* A. Braun

somigen Form als Mutter vorteilhafter für die Herstellung von neuen Allopolyploiden (TERNOVSKY 1935, RYBIN 1936, LEDINGHAM 1940, PRAKKEN u. SWAMINATHAN 1953, BORRILL 1963). Bei anderen Objekten zeigte sich, daß mehr allopolyploide Pflanzen entstehen, wenn die höherchromosomige Form als Mutter benutzt wird (TERNOVSKY 1935, OLDÉN 1956, BORRILL 1963). Zusammenfassend ist festzustellen, daß bei Valenzkreuzungen zwischen verschiedenen Arten die Kreuzungsrichtung in den meisten Fällen einen Einfluß auf das Auftreten von neuen allopolyploiden Formen hat.

Für die Herstellung von allopolyploiden Formen aus Valenzkreuzungen muß man fernerhin beachten, daß der Anteil an 4x- oder 6x-Formen sehr gering in der  $F_1$  ist, wenn die Artkreuzung relativ gut gelingt, d. h. viele 3x-Pflanzen entstehen. Ist die Kreuzung dagegen schwer herzustellen, so ist meistens der relative Anteil an neuen allopolyploiden Pflanzen höher. So entstanden in unseren Versuchen bei der Bastardierung *Cheiranthus cheiri* · *Ch. scoparius* nur wenig 3x-Bastarde, aber relativ sehr viele 4x- bzw. 6x-Pflanzen (vgl. Tab. 1). Auch aus der Literatur geht deutlich hervor, daß der Anteil an neuen allopolyploiden Pflanzen in der  $F_1$  ziemlich hoch ist, wenn bei der jeweiligen Kombination relativ wenig 3x-Bastardpflanzen entstehen (CLAUSEN u. GOODSPEED 1925, FRANDSEN u. WINGE 1932, RYBIN 1936, OLDÉN 1956, BORRILL 1963 sowie MENZEL u. WILSON 1963).

Bei Valenzkreuzungen hat neben der Kreuzungsrichtung und der Größe der Bastardpopulation auch der jeweilige Idiotyp der Kreuzungseltern einen Einfluß auf die Entstehung von 4x- und 6x-Pflanzen. Einen deutlichen Beweis dafür liefern die schon in der Tab. 1 erwähnten Artkreuzungen. Wird *Cheiran-*

\* In dieser Arbeit verwenden wir, um die Darstellung zu vereinfachen, für die Genomzahl nach DARLINGTON u. MATHER (1950) die Bezeichnung „x“. Für die Art, die in einer Gattung die niedrigste Chromosomenzahl hat, erscheint daher im folgenden Text die Bezeichnung „2x“. Auch bei der Gattung *Digitalis* L. verwenden wir die Bezeichnung 2x für die niedrigste Chromosomenzahl. TISCHLER (1954) würde in diesem Fall 2b wählen, weil die genaue Chromosomengrundzahl noch nicht bekannt ist.

Tabelle 2. Einfluß des Idiotyps auf die Manifestierung von unreduzierten Gameten.

Kreuzungskombination	Anzahl der Krz.	Anzahl der 4 x Pflz.
Bastard 3 x · Bastard 3 x ( <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14) (· <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	200	0
Bastard 3 x · <i>Ch. cheiri</i> 2 x ( <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	200	70
Bastard 3 x · Bastard 3 x ( <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14) (· <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	200	11
Bastard 3 x · <i>Ch. cheiri</i> 2 x ( <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	200	1

Tabelle 3. Einfluß vom Bestäubungsmodus auf die Manifestierung unreduzierter Gameten.

Behandlungseiter	Anzahl Blüten	Bestäubungsmodus	Anzahl Pflanzen mit der Valenz	
			4 x	6 x
Bastard 3 x ( <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	geselbstet	0	0
( <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	Pollengemisch	0	0
( <i>Ch. scoparius</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	frei abgeblüht	4	3
Bastard 3 x ( <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	geselbstet	4	0
( <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	Pollengemisch	5	0
( <i>E. perofskianum</i> 2 n = 28 · <i>Ch. cheiri</i> 2 n = 14)	100	frei abgeblüht	16	0
Bastard 3 x ( <i>D. grandiflora</i> 2 n = 56 · <i>D. lutea</i> 2 n = 112)	60	geselbstet	0	0
( <i>D. grandiflora</i> 2 n = 56 · <i>D. lutea</i> 2 n = 112)	60	Pollengemisch	0	3
( <i>D. grandiflora</i> 2 n = 56 · <i>D. lutea</i> 2 n = 112)	60	frei abgeblüht	0	0

thus *cheiri* als Mutter einmal mit *Ch. scoparius* als Vater und zum anderen Mal mit *Erysimum perofskianum* als Vater kombiniert, dann ist kaum ein Unterschied festzustellen. Nimmt man dagegen *Ch. scoparius* oder *E. perofskianum* als Mutter und bestäubt sie mit *Ch. cheiri* als Vater, dann bilden sich in dem einen Fall gar keine 4x-Pflanzen, in dem anderen dagegen eine ganze Reihe. Ähnliche Feststellungen machten wir bei *Digitalis*-Kreuzungen. Ist *D. lutea* die Mutter, so treten mit *D. grandiflora* als Vater neue 4x-Pflanzen auf, mit *D. purpurea* als Vater dagegen bildet sich nur eine 6x-Form. Ebenso groß ist der Unterschied, wenn man *D. lutea* als Vater betrachtet. Mit *D. grandiflora* als Mutter entstehen zahlreiche 4x-, aber keine 6x-Pflanzen. Ist dagegen *D. purpurea* die Mutter, bilden sich keine 4x-Pflanzen, aber eine 6x-Form. Einen Einfluß des Idiotyps haben wir auch bei *Brassica*-Kreuzungen festgestellt. Bei *B. napus* · *B. pekinensis* entstanden einige 6x-Pflanzen, bei *B. carinata* · *B. pekinensis* dagegen einige 4x-Pflanzen (vgl. Tab. 1).

Bei der Entstehung von 4x-Pflanzen in der F<sub>2</sub> beobachteten wir ebenfalls deutlich den Einfluß des Idiotyps. Kreuzt man die 3x-Bastarde aus *Ch. scoparius* · *Ch. cheiri* untereinander, so bekommt man keine 4x-Pflanzen. Werden aber dieselben 3x-Bastarde mit *Ch. cheiri* rückgekreuzt, entstehen 4x-Pflanzen in großer Zahl. Bastardiert man dagegen die 3x-Bastarde aus *E. perofskianum* · *Ch. cheiri* untereinander, dann entstehen eine Reihe 4x-Pflanzen. Werden diese 3x-Bastarde nun aber mit *Ch. cheiri* rückgekreuzt, entstehen fast keine 4x-Formen (Tab. 2). Das Verhalten einer bestimmten Art oder eines Artbastardes ist, wie die Beispiele zeigen, abhängig von dem Idiotyp der jeweiligen Kreuzungspartner.

Auch Idiotypen, die sich nur wenig unterscheiden, können sich auf das Manifestieren von unreduzierten Gameten auswirken. Es ist also keineswegs gleich-

gültig, welche spezielle Sorte (bzw. Stamm) einer Art für die Entwicklung von meiotischen Allopolyploiden verwendet wird. TERNOVSKY (1935) erhielt z. B. bei seinen *Nicotiana*-Artkreuzungen Formen mit der verdoppelten Chromosomenzahl in der F<sub>1</sub> nur, wenn von *N. tabacum* L. bestimmte Sorten verwandt wurden. ROZANOVA (1938) fand, daß bei Kreuzungen zwischen verschiedenen *Rubus*-Arten neue 4x-Allopolyploide nur auftraten, wenn eine bestimmte Rasse als Vater genommen wurde. Bei Bastardierungen von Süß- und Sauerkirschen treten besonders viele allopolyploide Pflanzen auf, wenn bei den Süßkirschen die Sorte Black Eagle benutzt wird (HARITONOVA 1962). Schließlich bekamen JONES u. BORRILL (1962) bei der Kreuzung zwischen *Dactylis glomerata* L. und *D. marina* neue 4x-Allopolyploide nur, wenn von *D. glomerata* die Subspecies *lusitanica* verwendet wurde. Auch für die Entstehung von Allopolyploiden in der F<sub>2</sub> läßt sich ein Einfluß des jeweiligen Idiotyps nachweisen (SINGLETON 1932).

Auf das Auftreten von allopolyploiden Pflanzen in der F<sub>2</sub> hat in vielen Fällen auch der **Bestäubungsmodus** der F<sub>1</sub> einen Einfluß. Bei Fremdbefruchtung ist eine Selbstung in der Regel unzweckmäßig. Man sollte daher eine Bestäubung mit einem Pollengemisch vornehmen oder die Bastarde frei abblühen lassen. Eine Bestäubung mit einem Pollengemisch empfiehlt sich besonders dann, wenn es sich um Insektenbestäuber handelt, bei denen es an dem Besuch geeigneter Insekten mangelt. Bei starker Pollenübertragung durch den Wind oder durch Insekten ist ein freies Abblühen aber noch besser als die Bestäubung mit einem Pollengemisch. Wie Tab. 3 zeigt, schneiden Cruciferen-Bastarde bei freier Bestäubung besser ab als bei einer Bestäubung mit einem Pollengemisch. *Digitalis*-Bastarde dagegen wurden von Insekten, die eine Bestäubung vornehmen konnten, nur wenig besucht. Bei ihnen kam deshalb nur eine

Bestäubung mit einem Pollengemisch in Frage. In allen Fällen erwies sich eine Selbstung als ungünstig (Tab. 3).

Methodisch ist schließlich noch zu beachten, daß auch die Umwelt bei der Entstehung von neuen 4x- bzw. 6x-Formen einen Einfluß hat. Wie schon erwähnt, treten unter den „normalen“ Umweltbedingungen bei der Kreuzung *Digitalis grandiflora* × *D. lutea* und reziprok beide Male nur 4x-Formen in gleicher Anzahl auf (vgl. Tab. 1). Läßt man aber die Befruchtungsbioologischen Vorgänge bei den Eltern abwechselnd unter hohen und niedrigen Temperaturen ablaufen (vgl. S. 11), dann ändert dies bei der Kreuzung *D. lutea* · *D. grandiflora* nichts. Bei der reziproken Kombination *D. grandiflora* · *D. lutea* dagegen treten erheblich mehr 4x-Formen auf (Tab. 4).

Tabelle 4. Einfluß von Wechseltemperaturen auf die Manifestierung unreduzierter Gameten bei der Kreuzung *D. grandiflora* · *D. lutea* und reziprok.

Kreuzungskombination		Anzahl Kreuzungen	Anzahl Bastardpflanzen	davon 4 x Pflanzen (2 n = 112)
<i>D. lutea</i> (2 n = 112)	HT	40	122	0
	WT	40	1	0
<i>D. grandiflora</i> (2 n = 56)	HT	40	93	1
	WT	40	131	9

HT = konstant hohe Temperatur  $\varnothing$  20,8 °C; WT = Wechseltemperatur  $\varnothing$  Differenz 7,3 °C.

TERNOVSKY (1935) gibt an, daß bei seinen *Nicotiana*-Artkreuzungen ebenfalls unter dem Einfluß kühler Temperaturen in der  $F_1$ -Generation 6x-Bastarde entstanden sind. Rein methodisch kommt es also darauf an, für das jeweilige Ausgangsmaterial nach solchen Umweltbedingungen zu suchen, bei denen die bereits vorhandene Fähigkeit, unreduzierte Gameten zu bilden und zu manifestieren, noch verstärkt wird.

## II. Allopolyploide Pflanzen aus Arten mit gleicher Valenz

Bisher haben wir die Möglichkeiten der Herstellung von allopolyploiden Formen aus der Kreuzung von Arten mit verschiedener Valenz betrachtet. In vielen Fällen aber sind wir gezwungen, auf Arten gleicher Valenz zurückzugreifen. Handelt es sich dabei um diploide Arten, dann lassen sich nur neu entstandene 4x-Formen für die Züchtung verwenden. Solche 4x-Pflanzen können in der  $F_1$  und in der  $F_2$  auftreten. Finden sich 4x-Formen schon in der  $F_1$ , dann haben sich zwei unreduzierte Gameten der Eltern manifestiert. Entstehen sie in der  $F_2$ , dann vereinigten sich zwei unreduzierte Gameten der 2x-Bastarde. Es gibt aber noch eine andere Entstehungsmöglichkeit. Verschmilzt von der einen Art eine unreduzierte Gamete mit einer reduzierten des anderen Elters, dann entstehen in der  $F_1$  3x-Formen. Kreuzt man diese 3x-Formen miteinander oder mit dem Elter, der die reduzierte Gamete lieferte, zurück, dann können sich auch in der  $F_2$  4x-Pflanzen bilden (vgl. S. 6). Ohne auf Einzelheiten einzugehen, sei noch erwähnt, daß man bei der Verwendung von 4 x-, also bereits polyploiden Arten als Ausgangsmaterial neben 8 x-Formen bei entsprechenden Paarungsverhältnissen auch 6 x-Pflanzen für die Züchtung verwenden kann.

Aus der Literatur ist zu ersehen, daß bei valenzgleichen Ausgangspartnern neue Allopolyploide in der  $F_1$  aus zwei unreduzierten Gameten selten festgestellt wurden. ICHIJIMA (1926), MARSDEN-JONES u. TURRILL (1930), SKALINSKA (1932), ELVERS (1934), U (1935), JONES u. CLARKE (1942) und OLSSON (1960a) fanden solche Formen mit der verdoppelten Chromosomenzahl in der  $F_1$ . Demgegenüber wurden Pflanzen, in denen sich eine unreduzierte mit einer reduzierten Gamete vereinigt haben, häufiger festgestellt (EGHIS 1927, HOLLINGSHEAD 1930, U 1935, EMMER 1936, PUSKAREV 1937, U, MIDUSIMA u. SAITÓ 1937, MORRIS u. RICHHARIA 1937, PROPACH 1938 a, LARSEN u. WESTERGAARD 1938, IVANOV 1939, JENKIN u. THOMAS 1939, WHITAKER 1943, v. WANGENHEIM 1954, STOREY 1956, BENETT u. BASHAW 1960, OLSSON 1960 b, WHIT-

TINGTON u. HILL 1961, sowie LI, CHEN, WENG u. WU 1963). Auffallend ist, daß in der  $F_2$  allopolyploide Pflanzen aus zwei unreduzierten Gameten häufiger auftreten als in der  $F_1$  (BUXTON u. NEWTON 1928, KARPECHENKO 1928, PERCIVAL 1930, KIHARA u. KATAYAMA 1931, POOLE 1932, KIHARA 1937, RICHHARIA 1937, PERLOVA 1939, LEVAN 1941, RUDOLF 1951, NAKAJIMA 1960). Der Anteil an 4 x-Pflanzen in der  $F_2$  wäre sicher noch höher, wenn man die in der  $F_1$  entstandenen 3 x-Pflanzen zu 3 x · 3 x-Kreuzungen bzw. 3 x · 2 x-Rückkreuzungen (vgl. S. 6) benutzt hätte. Es sei mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß diese methodischen Möglichkeiten bisher viel zu wenig beachtet wurden. Zusammenfassend sei noch einmal betont, daß bei der Kreuzung von Ausgangsarten mit der gleichen Valenz neue allopolyploide Formen vor allem in der  $F_2$  zu erwarten sind.

Obwohl in der Literatur einige Fälle beschrieben sind, besteht kein Zweifel, daß die meiotische Erzeugung von allopolyploiden Pflanzen bei Partnern mit der gleichen Valenz noch sehr schwierig ist. Befruchtungsfähige unreduzierte Gameten manifestieren sich im allgemeinen leichter bei Kreuzungen mit Arten verschiedener Valenz als mit Arten gleicher Valenz. Es ist daher nicht verwunderlich, daß nach Kreuzungen zwischen Arten mit der gleichen Valenz verhältnismäßig selten neue allopolyploide Formen festgestellt wurden (OEHLER 1958). In solchen Fällen sind die methodischen Möglichkeiten, welche das Manifestieren von unreduzierten Gameten begünstigen, besonders wichtig. Hierbei kommt vor allem der Einfluß der Kreuzungsrichtung, des Idiotyps und der Umwelt in Frage.

Zunächst einmal sei festgestellt, daß auch bei valenzgleichen Arten die **Kreuzungsrichtung** auf das spontane Auftreten von allopolyploiden Bastarden

Tabelle 5. Einfluß von Wechseltemperaturen auf die Manifestierung unreduzierter Gameten bei der Kreuzung *D. grandiflora* · *D. purpurea* und reziprok.

Kreuzungskombination		Anzahl Kreuzungen	Anzahl Bastardpflanzen	davon 3 x Pflanzen (2 n = 84)
<i>D. purpurea</i> (2 n = 56)	<i>D. grandiflora</i> (2 n = 56)			
HT	HT	40	309	0
WT	WT	40	65	1
<i>D. grandiflora</i> (2 n = 56)	<i>D. purpurea</i> (2 n = 56)			
HT	HT	40	0	0
WT	WT	40	11	11

HT = konstant hohe Temperatur  $\varnothing$  20,8 °C; WT = Wechseltemperatur  $\varnothing$  Differenz 7,3 °C.

einen Einfluß hat. Man sollte also die Kreuzungen grundsätzlich auch reziprok durchführen. Ein Einfluß der Kreuzungsrichtung in der  $F_1$  geht auch aus einer ganzen Anzahl von Veröffentlichungen hervor (ELVERS 1934, U 1935, U, MIDUSIMA u. SAITO 1937, MORRIS u. RICHARIA 1937, JENKIN u. THOMAS 1939, v. WANGENHEIM 1954 sowie OLSSON 1960 b).

Leider gibt es bisher nur wenige Hinweise dafür, daß bestimmte **Idiotypen** das Manifestieren von unreduzierten Gameten begünstigen. So gelang es z. B. ELVERS (1934), bei der Kreuzung zwischen *Nicotiana glutinosa* L. und *N. tomentosa* R. u. P. in der  $F_1$  Allopolyploide bei der Verwendung einer bestimmten Rasse von *glutinosa* zu entwickeln. Für die Entstehung von neuen allopolyploiden Pflanzen in der  $F_1$  liegt eine Angabe von PROPACH (1938a) vor. Er erhielt solche Formen in seinen *Solanum*-Kreuzungen allerdings nur dann, wenn er als einen Elter eine Hybride von zwei bestimmten Rassen verwandte. Bei der Kreuzung *Brassica campestris* L. · *B. oleracea* L. erhielt OLSSON (1960b) allopolyploide Bastarde nur dann, wenn er von *campestris* eine *oleifera*-Form benutzte.

Schließlich muß man dem Einfluß der **Umwelt** auf die Manifestierung von unreduzierten Gameten eine besondere Beachtung schenken. Selbst unter extremen Außenbedingungen ist es uns bisher nicht gelungen, daß sich zwei unreduzierte Gameten der Eltern in der  $F_1$  manifestierten. Wir konnten jedoch mit einiger Sicherheit erreichen, daß sich wenigstens eine unreduzierte mit einer reduzierten Gamete vereinigte und 3 x-Pflanzen auftraten. Hat man aber in der  $F_1$  erst einige 3 x-Pflanzen, dann ist es verhältnismäßig einfach, durch Kreuzung von 3 x · 3 x-Pflanzen oder 3 x · 2 x-Rückkreuzung in der  $F_2$  zu den gewünschten 4 x-Pflanzen zu kommen (vgl. S. 6).

Bei unseren Versuchen wählten wir Außenbedingungen, die in krasser Weise auf Wachstum und Entwicklung der Pflanzen einwirkten. Es kamen hierfür Temperatur, Licht und Wasser in Frage. Alle Pflanzen standen zunächst unter normalen Kulturbedingungen. Mit dem Schoßbeginn wurden dann die Pflanzen in die drei Varianten „Temperatur“, „Licht“ und „Wasser“ aufgeteilt. In jeder Variante blieb eine Gruppe unter weitgehend normalen Bedingungen, die andere wurde der entsprechend extremen Umweltbedin-

gung unterworfen. Bei der Temperaturvariante stand die normale Gruppe während der gesamten Versuchszeit konstant unter hohen Temperaturen von durchschnittlich 20,8 (Tab. 4 u. 5) oder 22,3 °C (Tab. 6). Die andere Gruppe von Pflanzen war Wechseltemperaturen ausgesetzt. Diese Pflanzen blieben täglich 9 Stunden unter der hohen Temperatur und wurden dann für 15 Stunden unter kühle Bedingungen von durchschnittlich 13,5 (Tab. 4 u. 5) oder 10,2 °C (Tab. 6) gebracht.

Bei der Lichtvariante verringerte sich bei den Pflanzen, die unter normalen Bedingungen kultiviert wurden, die Tageslänge während der Versuchszeit von 15 1/2 Stunden auf 11 3/4 Stunden. Die anderen Pflanzen standen die gesamte Versuchszeit über nur 8 Stunden unter dem Einfluß des Tageslichtes und den Rest des Tages in einem Dunkelraum.

Bei der Wasservariante war die normale Gruppe gut mit Wasser versorgt. Mindestens jeden zweiten Tag wurden deshalb die Mitscherlichgefäße bis zur maximalen Wasserkapazität aufgefüllt. Die Pflanzen der anderen Gruppe erhielten dagegen nur sehr wenig Wasser. Um dieses Minimum festzulegen, wurde der permanente Welkepunkt für *Digitalis grandiflora* in unserer Erdmischung in Anlehnung an VEIHMEYER (1956) bestimmt. Das Wasser wurde den Pflanzen derart zugeteilt, daß der Wassergehalt im Boden um den permanenten Welkepunkt schwankte. (Ein Höchstwert von 11,0% Wassergehalt des Bodens bezogen auf absolut trockenen Boden wurde nicht überschritten.)

Bei den Kreuzungen *Digitalis purpurea* · *D. grandiflora* entstanden in der  $F_1$  unter normalen Bedingungen nur 2 x-Bastarde, allerdings in großer Zahl. Die reziproke Kreuzung gelingt unter normalen Bedingungen dagegen nicht. Wurden dabei aber die befruchtungsbiologischen Vorgänge durch niedrige Temperaturen (Wechseltemperatur) beeinflusst, dann entstanden in der  $F_1$  einige 3 x-Bastarde (Tab. 5).

Tabelle 6. Einfluß von Wechseltemperaturen auf die Manifestierung unreduzierter Gameten bei der Kreuzung *D. grandiflora* · *D. purpurea*.

Kreuzungskombination		Anzahl Kreuzungen	Anzahl 3 x Pflanzen (2 n = 84)
<i>D. grandiflora</i> (2 n = 56)	<i>D. purpurea</i> (2 n = 56)		
HT	HT	80	0
WT	WT	80	4
HT	WT	80	3
WT	HT	80	6

HT = konstant hohe Temperatur  $\varnothing$  22,3 °C; WT = Wechseltemperatur  $\varnothing$  Differenz 12,1 °C.Tabelle 7. Einfluß von Achtstundentag und geringer Wasserversorgung auf die Manifestierung unreduzierter Gameten bei der Kreuzung *D. grandiflora* · *D. purpurea*.

Kreuzungskombination		Anzahl Kreuzungen	Anzahl 3 x Pflanzen (2 n = 84)
<i>D. grandiflora</i> (2 n = 56)	<i>D. purpurea</i> (2 n = 56)		
NH	NH	80	0
AH	NH	80	3
NG	NH	80	4

N = Normale Tageslänge; H = Hohe Wasserversorgung; A = Achtstundentag; G = Geringe Wasserversorgung.

In einem weiteren Versuch stellten wir fest, daß in der Kombination zwischen *Digitalis grandiflora* und *D. purpurea* die niedrigen Temperaturen etwas stärker über die Mutter als über den Vater wirkten (Tab. 6). Hält man bei der Kreuzung *D. grandiflora* · *D. purpurea* die Mutter vom Schoßbeginn an bei kurzem Tag oder extrem trockenen Bedingungen, dann lassen sich ebenfalls 3 x-Pflanzen induzieren (Tab. 7). Der Einfluß der Tageslänge und der Trockenheit auf das Manifestieren von unreduzierten Gameten ist deshalb so wichtig, weil sich entsprechende Umweltbedingungen sehr viel leichter herstellen lassen als beispielsweise niedrige Temperaturen.

In diesem Zusammenhang sei schon jetzt darauf hingewiesen, daß nach unseren bisherigen Feststellungen eine Doppelbehandlung, z. B. Trockenheit und Kurztag, sich nicht besser, sondern meistens sogar schlechter auswirkte als eine Einzelbehandlung.

Bei Kreuzungen zwischen Arten gleicher Valenz ist auch schon von anderen Autoren festgestellt worden, daß extreme Umweltbedingungen die Manifestierung von unreduzierten Gameten begünstigen. So fand RYBIN (1927) nach 4 x · 4 x-Artkreuzungen in der Gattung *Nicotiana* L., daß in der F<sub>1</sub> unter Wechseltemperaturen 6 x-Formen entstanden sind. Eingehendere Untersuchungen liegen von STRAUB (1939) vor. Bei Kreuzungen von 2 x-Arten aus der Gattung *Gasteria* Duval stellte er fest, daß Kältebehandlung zu 3 x-Formen führt. Wird die Mutter behandelt, dann wirken konstant niedrige Temperaturen besser als Wechseltemperaturen. Es entstehen neben den zahlreichen 2 x- auch eine ganze Anzahl 3 x-Bastarde. Den Vater hat STRAUB lediglich Wechseltemperaturen ausgesetzt. Es bilden sich dann zwar nur wenig 3 x-Bastarde, aber keine 2 x-Bastarde. Gerade diese Tatsache ist unserer Meinung nach für die Züchtung wichtig, da in diesem Falle die cytologische Identifizierung des Materials einfacher ist. GRANT (1952) hat bei 2 x-Kreuzungen in der Gattung *Gilia* Ruiz u. Pao beobachtet, daß in der F<sub>1</sub> nur 2 x-Bastarde entstehen. Werden diese Bastarde unter normal guten Ernährungsbedingungen kultiviert, dann entstehen in der F<sub>2</sub> eine geringe Anzahl von 4 x-Pflanzen. Kultiviert man dagegen die F<sub>1</sub>-Pflanzen unter extrem schlechten Ernährungsbedingungen, dann treten in der F<sub>2</sub> erheblich mehr 4 x-Pflanzen auf.

Lassen sich bei Kreuzungen mit Arten gleicher Valenz trotz aller genannten methodischen Möglichkeiten keine Allopolyploiden herstellen, dann bleibt, nach unseren heutigen Kenntnissen, nur noch ein Weg übrig, der auch züchterisch vertretbar ist. Eine der diploiden Elternarten muß auf meiotischem Wege polyploidisiert werden, wie es im einzelnen von uns schon für eine Genomvermehrung innerhalb einer Art angegeben worden ist (JAHR, SKIEBE, STEIN 1963). Wir schaffen auf diese Weise die Voraussetzung, um an Stelle einer 2 x · 2 x-Kreuzung eine 2 x · 4 x- bzw. 4 x · 2 x-Kreuzung machen zu können. Dadurch brauchen wir also nicht mehr mit valenzgleichen Arten zu kreuzen, sondern können mit valenzverschiedenen Partnern arbeiten. Aus Valenzkreuzungen aber lassen sich, wie schon ausführlich erörtert, wesentlich einfacher allopolyploide 4 x-Formen herstellen.

### III. Zusammenfassung

Die Entwicklung von neuen allopolyploiden Formen aus verschiedenen Arten auf meiotischem Wege, d. h. über unreduzierte Gameten, ist züchterisch besonders wirkungsvoll. Es werden methodische Möglichkeiten aufgezeigt, welche die Herstellung von neuen allopolyploiden Formen begünstigen. Dazu gehören: Kreuzungsrichtung, idiotypische Konstitution der Kreuzungspartner, Bestäubungsmodus sowie bestimmte Umweltbedingungen. Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte lassen sich aus Arten verschiedener Valenz mit ziemlicher Sicherheit allopolyploide 4 x-, 6 x- usw. Pflanzen herstellen. Aus Arten mit gleicher Valenz ist die Entwicklung von neuen allopolyploiden Pflanzen selbst unter Berücksichtigung der begünstigenden Faktoren heute noch schwierig. Es wird auf einen Weg hingewiesen, diese Schwierigkeiten zu umgehen.

Es ist uns ein besonderes Anliegen, unserem hochverehrten, lieben Lehrer, Herrn Professor Dr. Dr. h. c. BECKER, der mit seinen Ideen unsere Arbeiten richtungsweisend beeinflusst und in jeder Weise gefördert hat, für alles herzlichsten Dank zu sagen.

Außerdem danken wir den technischen Assistentinnen der Abteilung für ihre zuverlässige Mitarbeit.

### Literatur

1. BECKER, G.: Darwin und die Pflanzenzüchtung. Ber. u. Vortr. Dtsch. Akad. Landwirtsch. Wiss. Berlin 4, 99–113 (1960). — 2. BECKER, G.: Rettich und Radies (*Raphanus sativus* L.). Handb. Pflanzenz. 2. Aufl. 6, 23–78 (1962). — 2a. BENDER, K.: Über die Erzeugung und Entstehung dihaploider Pflanzen bei *Solanum tuberosum*. Z. Pflanzenz. 50, 141–166 (1963). — 3. BENNETT, H. W., and E. C. BASHAW: An interspecific hybrid in *Paspalum*. J. Hered. 51, 81–85 (1960). — 4. BORRILL, M.: Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum*. Genetica 34, 183 bis 210 (1963). — 5. BUXTON, B. H., and W. C. F. NEWTON: Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. J. Genet. 19, 269–279 (1928). — 6. CLAUSEN, R. E., and T. H. GOODSPEED: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE's hypothesis. Genetics 10, 278–284 (1925). — 7. CLAUSEN, J., D. D. KECK and W. M. HIESEY: Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and antiploidy with examples from the Madiaceae. Carnegie Inst. Washington Publ. 564, 1–174 (1945). — 8. COLLINS, G. N., and A. E. LONGLEY: A tetraploid hybrid of maize and perennial teosinte. J. agric. Res. 50, 123–133 (1935). — 9. CRANE, M. B., and C. D. DARLINGTON: The origin of new forms in *Rubus* I. Genetica 9, 241–277 (1927). — 10. DARLINGTON, C. D., and K. MATHER: The elements of genetics. 446 S. London: George Allen & Unwin Ltd. 1950. — 11. D'CRUZ, R., and K. CHAKRAVARTY: Spontaneous allopolyploidy in *Arachis*. Indian Oilseeds J. 5, 55–57 (1961); Ref. in: Plant Breed. Abstr. 31, 5357 (1961). — 12. EGHIS, S. A.: Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. I. Hybridization between the species *N. rustica* L., and *N. tabacum* L. Bull. Appl. Bot. 17, 151–189 (1927). — 13. ELVERS, I.: Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XIV. The cytology of F<sub>1</sub> *glutinosa* × *tomentosa*. Univ. Calif. Publ. Bot. 17, 341–353 (1934). — 14. EMERSON, R. A., and G. W. BEADLE: A fertile tetraploid hybrid between *Euchlaena perennis* and *Zea mays*. Amer. Nat. 64, 190–193 (1930). — 15. EMME, E. K.: Triploide Bastarde der gegen *Phytophthora* festen Arten von *Solanum Antipoviczii* Buk. sp. coll. (russ.) Biol. Z. 5, 901–914 (1936). — 16. ENDLICH, J., und H. MURAWSKI: Beiträge zur Züchtungsforschung an Pflaumen. III. Untersuchungen an Artbastarden von *Prunus spinosa* L. × *Prunus cerasifera* Ehrh. und die Frage der Entstehung von *Prunus domestica* L. Züchter 32, 121 bis 133 (1962). — 17. FRANDSEN, K. J.: Beiträge zur Cyto-



- genetik der *Brassica napus* L., der *Brassica campestris* L. und deren Bastarden, sowie der amphidiploide *Brassica napocampestris*. K. Veter.-og Landbohøjsk. Aarskr. 1941, 59–90 (1941). — 18. FRANDSEN, H. N., and Ö. WINGE: *Brassica napocampestris*, a new constant amphidiploid species hybrid. Hereditas 16, 212–218 (1932). — 19. GOFFART, H., u. H. ROSS: Untersuchungen zur Frage der Resistenz von Wildarten der Kartoffel gegen den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Wr.). Züchter 24, 193–201 (1954). — 20. GRANT, V.: Cytogenetics of the hybrid *Gilia millefoliata* × *achilleaeifolia*. I. Variations in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. Chromosoma 5, 372–390 (1952). — 21. GREGOR, J. W., and F. W. SANSOME: Experiments on the genetics of wild populations. II. *Phleum pratense* L. and the hybrid *P. pratense* L. × *P. alpinum* L. J. Genet. 22, 373–387 (1930). — 22. HARITONOVA, E. N.: [The question of restoration of fertility in sour × sweet cherry hybrids (*Cerasus vulgaris* Mill. × *C. avium* Moench) and the hybrid origin of sour cherry (*C. vulgaris* Mill.)]. — Polyploidy in plants. Transactions of the conference on plant polyploidy, 25–28 June 1958. Trud. moskov. Obšč. Ispyt. Prirod. 5, 303–312 (1962); Ref. in: Plant Breed. Abstr. 33, 4212 (1963). — 23. HASKELL, G.: Analyses of sexual-apomictic blackberry populations and their ecological consequences. Cold Spring Harbor Symp. on quant. Biol. 20, 111–126 (1955). — 24. HIRAYOSHI, I., K. NISHIKAWA and A. HAKURA: Cytogenetical studies on forage plants. VIII. On 3x and 4x hybrids from *Miscanthus sinensis* var. *condensatus* × *M. sacchariflorus* (jap.). Gifu-Daigaku Nogakubu Kenkyu Hokoku/Res. Bull. Fac. Agric. Gifu Univ. 12, 82–88 (1960); Ref. in: Plant Breed. Abstr. 31, 4818 (1961). — 25. HOLLINGSHEAD, L.: Cytological investigations of hybrids and hybrid derivatives of *Crepis capillaris* and *Crepis tectorum*. Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. 6, 55–94 (1930). — 26. ICHIJIMA, K.: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics 11, 590–604 (1926). — 27. IVANOV, V. I.: Formation of polyploid forms in *Solanum*, sect. *Tuberarium*. C. R. Acad. Sci. URSS 24, 486–488 (1939). — 28. IVANOVSKAJA, E. V.: Cytological analysis of hybrids between diploid and tetraploid species of potatoes (russ.). Bull. Acad. Sci. URSS, Ser. Biol. 1, 21–33 (1941). — 29. JAHR, W.: Befruchtungsbiologie und Allopolyploidie bei der Artkreuzung Sommeraps × Chinakohl (*Brassica napus* f. *typica* Pospichal × *B. pekinensis* Rupr. var. *cylindrica* Tsen et Lee). Züchter 32, 216–225 (1962). — 30. JAHR, W., K. SKIEBE u. M. STEIN: Bedeutung von Valenzkreuzungen für die Polyploidiezüchtung. Z. Pflanzenz. 50, 26–33 (1963). — 31. JENKIN, T. J., and P. T. THOMAS: Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. III. *Lolium loliaceum* and *Lolium rigidum*. J. Genet. 37, 255–286 (1939). — 32. JONES, K., and M. BORRILL: Chromosomal status, gene exchange and evolution in *Dactylis*. Genetica 32, 296–322 (1962). — 33. JONES, H. A., and A. E. CLARKE: A natural amphidiploid from an onion species hybrid *Allium cepa* L. × *Allium fistulosum* L. J. Hered. 33, 25–32 (1942). — 34. KARPECHENKO, G. D.: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Z. ind. Abst. u. Vererb. 48, 1–85 (1928). — 35. KIHARA, H.: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. VII. Kurze Übersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934–1936. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. 41, 1–61 (1937). — 36. KIHARA, H., and Y. KATAYAMA: Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. III. Zur Entstehungsweise eines neuen konstanten oktaploiden *Aegilotriticum*. Cytologia 2, 234–255 (1931). — 37. KOOPMANS, A., and A. H. VAN DER BURG: Chromosome number and chromosome behaviour of  $F_1$  and  $F_2$  plants of the cross *Solanum phureja* × *Solanum tuberosum*. Genetica 26, 102–116 (1953). — 37a. LARSEN, C. S., and M. WESTERGAARD: Contributions to the cytogenetics of forest trees: I. A triploid hybrid between *Larix decidua* Miller and *Larix occidentalis* Nutt. J. Genet. 36, 523–530 (1938). — 38. LEDINGHAM, G. F.: Cytological and developmental studies of hybrids between *Medicago sativa* and a diploid form of *M. falcata*. Genetics 25, 1–15 (1940). — 39. LEVAN, A.: The cytology of the species hybrid *Allium cepa* × *fistulosum* and its polyploid derivatives. Hereditas 27, 253–272 (1941). — 39a. LI, H. W., C. C. CHEN, T. S. WENG and K. D. WU: Cytogenetical studies of *Oryza sativa* L. and its related species.
4. Interspecific crosses involving *O. australiensis* with *O. sativa* and *O. minuta*. Bot. Bull. Acad. sin. 4, 65–74 (1963); Ref. in: Plant Breed. Abstr. 34, 4160 (1964). — 40. MARSDEN-JONES, E. M., and W. B. TURRILL: The history of a tetraploid saxifrage. J. Genet. 23, 83–92 (1930). — 41. MENZEL, M. Y., and F. D. WILSON: An allododecaploid hybrid of *Hibiscus diversifolius* and some related  $F_1$  hybrids. J. Hered. 54, 55–60 (1963). — 42. MORRIS, L. E., and R. H. RICHHARIA: A triploid radish × turnip hybrid and some of its progeny. J. Genet. 34, 275–286 (1937). — 43. MÜNTZING, A.: Über die Entstehungsweise 56-chromosomiger Weizen-Roggen-Bastarde. Züchter 8, 188–191 (1936). — 44. NAKAJIMA, G.: Karyogenetical studies on the intergeneric  $F_1$ -hybrids raised between *Triticum turgidum* and *Haynaldia hordeacea*. Cytologia 25, 208–213 (1960). — 45. NAKAJIMA, G.: Cytogenetical studies of intergeneric hybrids between *Haynaldia* and *Secale*. IV. External characters and meiosis in the pollen mother cells of  $F_2$  plants of *S. fragile* × *H. villosa* (jap.). Idengaku Zasshi/Jap. J. Genet. 36, 129–136 (1961); Ref. in: Plant Breed. Abstr. 32, 3219 (1962). — 46. OEHLER, E.: Untersuchungen an drei neuen konstanten additiven *Aegilops*-Weizenbastarden. Züchter 6, 263–270 (1934). — 47. OEHLER, E.: Art- und Gattungskreuzung. Handb. Pflanzenz. 1, 563–611 (1958). — 48. OLAH, L.: Interspecific hybrids in the genus *Phleum*. Proc. 7th Int. Genet. Congr. Edinburgh, 167–168 (1940). — 49. OLDÉN, E. J.: Hybridiseringsförsök inom plommongruppen. Sver. Pomol. Fören. Arsskr. 1955, 155–174 (1956), zit. bei E. JOHANSSON u. E. J. OLDÉN: Zwetschen, Pflaumen, Reineclauden, Mirabellen. Handb. Pflanzenz. 6, 602–624 (1962). — 50. OLSSON, G.: Species crosses within the genus *Brassica*. I. Artificial *Brassica juncea* Coss. Hereditas 46, 171–223 (1960a). — 51. OLSSON, G.: Species crosses within the genus *Brassica*. II. Artificial *Brassica napus* L. Hereditas 46, 351–386 (1960b). — 52. OPPENHEIMER, H. C.: Cytogenetische Untersuchungen an Bastarden knollentragender *Solanum*-Arten. I. *Solanum chacoense* Bitt. × *Solanum tuberosum* L. s. str. Z. ind. Abst. u. Vererbungs. 65, 72–98 (1933). — 53. PERCIVAL, J.: Cytological studies of some hybrids of *Aegilops* sp. × wheats, and of some hybrids between different species of *Aegilops*. J. Genet. 22, 201–278 (1930). — 54. PERLOVA, R. L.: Production of an autohexaploid *Solanum vallis-mexici* Juz. by means of its cultivation in the Pamir. C. R. Acad. Sci. URSS. 25, 419–422 (1939); zit. bei W. RUDORF et al.: Kartoffel. Handb. Pflanzenz. 3, 1–195 (1958). — 55. POOLE, CH. F.: The interspecific hybrid, *Crepis rubra* × *C. foetida* and some of its derivatives. II. Two selfed generations from an amphidiploid hybrid. Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. 6, 231–255 (1932). — 56. PRAKKEN, R., and M. S. SWAMINATHAN: Cytological behaviour of some inter-specific hybrids in the genus *Solanum*, sect. *Tuberarium*. Genetica 26, 77–101 (1953). — 57. PROPACH, H.: Kreuzbarkeit von *Solanum*-Arten untereinander und mit Kulturkartoffeln und die Fertilität der Bastarde. Forschungsdienst 6, 311–314 (1938a). — 58. PROPACH, H.: Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung *Solanum*, sect. *Tuberarium*. IV. Tetraploide und sesquidiploide Artbastarde. Z. ind. Abst. u. Vererbungs. 74, 376–387 (1938b). — 59. PUSKAREV, I. I.: The new blight resistant potato variety 8670 (russ.). Novoe u Sel'skom Khozjaiste Sel'khozjiz, Moscow, No. 6, pp. 46 (1937); zit. bei W. RUDORF et al.: Kartoffeln. Handb. Pflanzenz. 3, 1–195 (1958). — 60. RICHHARIA, R. H.: Cytological investigation of *Raphanus sativus*, *Brassica oleracea*, and their  $F_1$  and  $F_2$  hybrids. J. Genet. 34, 19–44 (1937). — 61. ROZANOVA, M. A.: On polymorphic type of species origin. C. R. Acad. Sci. URSS. 18, 677–680 (1938). — 62. ROZANOVA, M. A.: Variation in the processes of form development in some species of the genus *Rubus*. Aus: Questions of evolution, biogeography genetics and plant breeding (russ.). Akad. Nauk SSSR, Moskva-Leningrad, 210–216 (1960); Ref.: Plant Breed. Abstr. 32, 3008 (1962). — 63. RUDORF, W.: Über die Erzeugung und die Eigenschaften synthetischer Rapsformen. Z. Pflanzenz. 29, 35–54 (1951). — 64. RYBIN, V. A.: Polyploid hybrids of *Nicotiana Tabacum* L. × *Nicotiana rustica* L. Bull. appl. Bot. Genet. and Plant Breed. 17, 191–240 (1927). — 65. RYBIN, W. A.: Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschlorbeer und

das Abstammungsproblem der Kulturpflaume. *Planta* 25, 22–58 (1936). — 65a. SINGLETON, W. R.: Cytogenetic behavior of fertile tetraploid hybrids of *Nicotiana rustica* and *Nicotiana paniculata*. *Genetics* 17, 510–544 (1932). — 66. SKALINSKA, M.: Cytological mechanism of segregation in the progeny of an allotetraploid *Aquilegia*. *Proc. 6th Int. Congr. Genet.* 2, 185–187 (1932). — 67. SKIEBE, K.: Artbastardierung und Polyploidie in der Gattung *Cheiranthus* L. *Züchter* 26, 353 bis 363 (1956). — 68. SKIEBE, K.: Die Bedeutung von unreduzierten Gameten für die Polyploidiezüchtung bei der Fliederprimel (*Primula malacoides* Franchet). *Züchter* 28, 353–359 (1958). — 69. STELZNER, G.: Wege zur züchterischen Nutzung des *Solanum chacoense* Bitt. in Hinblick auf die Züchtung käferresistenter Kartoffelsorten. *Züchter* 15, 33–38 (1943). — 70. STOREY, W. B.: Diploid and polyploid gamete formation in orchids. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68, 491–502 (1956). — 71. STRAUB, J.: Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkungen. *Z. Bot.* 34, 385–481 (1939). — 72. TERNOVSKY, M. F.: Erscheinungen der Polyploidie bei Artenbastarden von *Nicotiana*. *Z. Pflanzenz.* 20, 268–289 (1935). — 73.

THOMPSON, R. C.: An amphidiploid *Lactuca*, produced by nonreduction in  $F_1$ -hybrids. *J. Hered.* 33, 253–264 (1942). — 74. TISCHLER, G.: Das Problem der Basis-Chromosomenzahlen bei den Angiospermen-Gattungen und -Familien. *Cytologia* 19, 1–10 (1954). — 75. U, N.: Genome-analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.* 7, 389–452 (1935). — 76. U, N., U. MIDUSIMA and K. SAITO: On diploid and triploid *Brassica-Raphanus* hybrids. *Cytologia* 8, 319–326 (1937). — 77. VEIHMAYER, F. J.: Soil moisture. *Handb. Pflanzenphysiol.* 3, 64–123 (1956). — 78. WANGENHEIM, K. H. v.: Zur Ursache der Kreuzungsschwierigkeiten zwischen *Solanum tuberosum* L. und *S. acaule* Bitt. bzw. *S. stoloniferum* Schlecht. et Bouché. *Z. Pflanzenz.* 34, 7–48 (1954). — 79. WHITAKER, TH. W.: The occurrence of a spontaneous triploid celery. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 39, 346–348 (1943). — 80. WHITTINGTON, W. J., and J. HILL: Growth studies on natural hybrids between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *J. exp. Bot.* 12, 330–340 (1961); Ref. in: *Plant Breed. Abstr.* 31, 4807 (1961).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg  
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Entomologische Abteilung

## Das Beziehungsgefüge zwischen Blattläusen und (landwirtschaftlichen) Kulturpflanzen als Beispiel eines Zyklus autökologischer Phasen\* \*\*

Von H. J. MÜLLER

Quedlinburger Beiträge zur Züchtungsforschung Nr. 66

Mit 1 Abbildung

### Einleitung

Die Aufklärung der Ursachen unterschiedlicher Anfälligkeit oder Resistenz von Pflanzen gegenüber Schädlingen ist eine spezifische Aufgabe der angewandten Autökologie. Handelt es sich doch darum, das Beziehungsgefüge zwischen verschiedenen Organismen von wirtschaftlicher Bedeutung soweit zu erkennen, daß es womöglich zugunsten menschlicher Nutzung verschoben werden kann.

Die Autökologie ist eine integrierende, eine Dachwissenschaft, welche die Arbeit der biologischen Grunddisziplinen sowie der Geowissenschaften voraussetzt, um selbst wirksam werden zu können. Ihr Hauptanliegen, die Stellung der Einzelart im Gesamtzusammenhang der Natur zu verstehen, kann daher nur durch analytische und synthetische Arbeit bewältigt werden. Da die ökologischen Faktoren auf physiologischer Ebene wirken (DE WILDE 1962), muß sie sich bei der Analyse im wesentlichen der Methoden der Grunddisziplinen bedienen. Erst bei der Synthese hat sie eigene Verfahren zu entwickeln. Es gilt dann, die Wirkungen der einzelnen Elemente und Faktoren sowie die Bedeutung ihres Zusammenspiels im Hinblick auf die Existenz der untersuchten systematischen Kategorie (der Art, Unterart, Rasse,

Population) kritisch zu bewerten. Erst ein solche quantifizierendes Abwägen aber gestattet, auch die Entwicklung und die elastischen (Fließ-) Gleichgewichte interspezifischer Beziehungen zu erfassen und richtig zu beurteilen. Statistik und Korrelationsrechnung sind daher für die Autökologie die Methoden der Wahl.

Die quantifizierende Beurteilung der natürlichen Zusammenhänge und der wirksamen Faktoren ist besonders für die angewandte Ökologie von entscheidender Bedeutung. Es sollen ja die Eingriffsmöglichkeiten, d. h. die schwachen Stellen in den Wechselbeziehungen gefunden werden. Das gilt auch für die angewandte Entomologie, die daher ebenfalls durch die Notwendigkeit charakterisiert wird, zuerst sowohl Systematik und Bionomie, Ernährungs- und Entwicklungsphysiologie, Sinnesphysiologie und Verhalten sowie die genetischen Verhältnisse der betreffenden Arten zu beherrschen als auch die Umweltfaktoren ihres Lebensraumes genau zu kennen, bevor sie zu praktisch brauchbaren Aussagen kommen kann.

Der Vielzahl und Verschiedenartigkeit der Organismenarten auf der einen, der möglichen Umweltfaktorenkombinationen auf der anderen Seite entspricht allerdings eine nahezu unendliche Mannigfaltigkeit ökologischer Beziehungsgefüge zwischen ihnen. Von vornherein ist daher kein durchgehendes Prinzip, kein Grundschema und mithin kein allgemeingültiges Schema etwa für die Bekämpfung von Schädlingen und speziell für die Resistenzzüchtung zu erwarten. In der Tat lassen nach Breite und Tiefe vermehrte Untersuchungen auch hier stets erneut

\* Herrn Professor Dr. Dr. h. c. GUSTAV BECKER zur Vollendung des 60. Lebensjahres in herzlicher Dankbarkeit gewidmet.

\*\* Ausarbeitung eines Vortrages, der im Herbst 1963 anlässlich eines Symposiums des Instituts für Forstwissenschaften Eberswalde der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin und im Sommer 1964 auf einem Kolloquium des Zoologischen Instituts der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald gehalten wurde.