

Abb. 1. Blühinduzierende Wirkung intermittierten Störlichts.

Abb. 1 veranschaulicht die Blühentwicklung der vier Behandlungsarten: An der Spitze liegt die Dauerlichtvariante, an letzter Stelle die Kurztagkontrolle. Eine Mittelstellung zwischen diesen genannten Beleuchtungsarten nehmen die beiden Störlichtvarianten ein, die untereinander ebenfalls signifikant differenziert sind. Zu beachten ist dabei besonders die Blühentwicklung der Variante „Intermittiertes Störlicht allnächtl.“, die sich mit sehr hoher Signifikanz von der Kurztagkontrolle abhebt.

Die mitgeteilten Versuchsergebnisse stellen einen Beweis dafür dar, daß die Blätter von Zuckerrübenstecklingen in der Lage sind, intermittiert gebotene Einzellichtreize von je etwa 50 Sekunden Dauer (Unterbrechungszeiten je etwa 60 Sekunden) zu einer geschlossenen mitternächtlichen Störlichtperiode zu summieren, von denen mehrere nach der BÜNNINGschen Theorie des Photoperiodismus bei Langtagspflanzen in einem späteren Übertritt in die reproduktive Phase resultieren.

Außer der Gewinnung theoretischer Erkenntnisse hat der beschriebene Versuch praktische Bedeutung

insofern, als mit dem Besitz einer derartigen Methode bei Schoßresistenzprüfungen eine weitere Möglichkeit gegeben ist, die Prüfungsschärfe zu variieren. In diesem Zusammenhang sei auch auf die damit verbundene Automatisierung sowie die beträchtliche Energieeinsparung im Rahmen der Zusatzbelichtung hingewiesen.

Zusammenfassung

Nach einleitenden Bemerkungen über die entsprechende Fragestellung wird ein zweijähriger photoperiodischer Störlichtversuch beschrieben, der mit seinen Resultaten den Nachweis erbringt, daß mehrere Perioden intermittierten mitternächtlichen Störlichtes einen beachtlichen Blüheffekt hervorrufen. Die sich hieraus ergebenden Möglichkeiten der praktischen Nutzenanwendung bei Schoßresistenzprüfungen einschließlich der damit verbundenen Automatisierung und Energieeinsparung werden angedeutet.

Literatur

1. CURTH, P.: Der Übergang in die reproduktive Phase bei der Zuckerrübe in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren. Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtsch.-Wiss. Berlin Nr. 46, Beitr. Rübenforsch. Nr. 4, 7–80 (1960).
2. CURTH, P.: Spezielle Untersuchungen zu Vernalisation und Photoperiodismus der Zuckerrübe. Z. Pflanzenzücht. 47, 254–276 (1962).
3. CURTH, P.: Über die photoperiodische Summationswirkung intermittierend gebotenen nächtlichen Zusatzlichtes unterschiedlicher Periodenlänge bei Zuckerrüben. Biol. Zentralblatt 82, 485–487 (1963).
4. CURTH, P.: Über photoperiodische Relaxationserscheinungen bei Zuckerrüben. Biol. Zentralblatt 84, 185–189 (1965).
5. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt 1953.

Haploidproduktion aus einem Kartoffelzuchtmaterial mit intensiver Wildarteinkreuzung

NIELS O. FRANDSEN

Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

Haploid production in a potato breeding material with intensive back crossing to wild species

Summary. 104 potato breeding lines with genes from wild species gave rise to 1978 raw (= primary) haploids (tab. 1).

Screening for haploids by counting the numbers of chloroplasts in the stomata proved a very effective technique.

Seasonal influences before or after the period of fertilization affected the haploid rates (tab. 3).

Seeds with delayed germination yielded twice the frequency of haploids compared with normally germinating seeds (tab. 4).

There is an association between seed size and vitality of the haploids: In the primary haploids the most vigorous plants developed from medium sized seeds, in the secondary haploids, however, the biggest seeds yielded the plants with the best vitality (tab. 10).

The percentage of primary haploids decreased with increasing seed size.

The two pollinators, *S. phureja* P. I. 225 682.1 and .22, yielded an average of about 42 and 27 haploids per 100 fruits, respectively (tab. 3).

In comparison with .1, the pollinator .22 produced a higher number non-viable seed. The relative seed-set per fruit, compared with .1, amounts only to a tenth, because of seed collapse in a late embryo stage (tab. 5).

The percentage of haploids and of 3x-hybrids among the seeds with use of .22 as a pollinator was eight times and three times as high, respectively, as using .1 as a pollinator (tab. 5).

In spite of its homozygosity for the anthocyanin marker gene *P*, .22 yields occasionally a few 4x- and 3x- seedlings with a green hypocotyl.

To explain this fact, the following hypothesis is put forward: .22 is heterozygous for the basic pigmentation gene *I*; the allele *i* is coupled with a plasmone-sensitive

lethal gene *El*. Thus, the formula for combining a green haploid parent line with .22 may be for example: $[El^s] \frac{i}{p} \frac{i}{p} \frac{i}{p} \frac{i}{p} \times [el^r] \frac{I}{P} \frac{I}{P} \frac{I}{P} \frac{I}{P}$. The viable 3 x- and 4 x-hybrids with green hypocotyls thus result from a cross-over between *i* and *el*.

The postulated lethal gene *El* does not support haploid induction through "unreduced" pollen.

We did not find a parent line that gave no rise to haploids.

Various parent lines differed regarding the frequency of haploids per 100 berries (tab. 7). The influence of the female parent on the frequency of haploids is discussed.

The haploid progeny of a triplex (*PPPp*) mother shows predominantly chromatid segregation; this is in contrast to statements in the literature concerning pure chromosome segregation for *P*.

The "cytoplasm" (*demissum*-, *stoloniferum*-, *tuberosum*-, *andigena*- and *spgazzinii*-cytoplasm) in which the genome of the parent line is incorporated, also influences the frequency of haploids per 100 berries. The effect of the "cytoplasm" differs according to the pollinator used (tab. 8). „*Andigena*“- and *spgazzinii*-cytoplasm" are less sensitive to the lethal effect from .22 than the other "cytoplasm" types.

Differences in chloroplast numbers of guard cells from haploids, depending on the maternal "cytoplasm" involved, were also recorded. Here, too, *tuberosum*- and *andigena*-cytoplasm" reacted differently (p. 129).

Among 1681 primary haploids, 64 with $2n = 25$, 9 with $2n = 26$ and 1 with $2n = 27$ chromosomes were found.

The number of trisomics among haploids from 49 chromosome parent lines did not differ, on the average, from the 48 chromosome lines.

48 chromosome parent lines differed in their ability to produce trisomics. Inbreeding of such parent lines promotes generally a trend for the production of trisomics. The various inbred lines differed, however, considerably in this respect, some inbreeding tolerating lines being without trisomics.

Three cases of somatic reduction ($2n = 14$, $2n = 14$ and $2n = 12$ in whole rootlets) were found. In the last case a 24-12 chromosome chimera was involved.

The examples of somatic reduction and the more numerous cases of endomitotic reduplications (partly with diplochromosomes) in root tip meristems indicate a disturbance of the correlation mechanism between chromosome multiplication and cell multiplication. This, presumably, occurs during the transition from the diploid to the haploid level.

Einleitung

Durch HOUGAS' und PELOQUIN'S Entdeckung von Pollinatoren, die für die Auslösung haploider Parthenogenese bei *Solanum tuberosum* L. gut geeignet sind, hat man die Produktion von haploiden Kartoffeln in die Hand bekommen. Seither liegen verschiedene Erfahrungen über die Ausbeute an Haploiden vor, hauptsächlich durch die Verwendung von reinen *Solanum tuberosum*-Sorten und -Klonen als

Mütter (HOUGAS, PELOQUIN und GABERT 1964, GABERT 1963, JACUBIEC 1964 u. a.).

Um für eine eventuelle praktische Ausnutzung der Haploidiezüchtung eine Sammlung von Haploiden mit möglichst breiter genetischer Basis, besonders hinsichtlich der Resistenzfaktoren, zu gewinnen, wurden in der vorliegenden Arbeit Zuchtklone benutzt, die man als *S. tuberosum*-Formen mit starker Introgression von Genen mehrerer verschiedener Wildarten bezeichnen kann. Es wird erstens über die dabei gewonnenen Erfahrungen mit der Vorselektion, zweitens über den Einfluß von verschiedenen Mutterklonen sowie vom mütterlichen Plasma auf die Haploidrate und drittens über das Auftreten aneuploider Haploiden berichtet.

A. Material und Technik

Als Pollinatoren für die Haploidieauslösung wurden fast ausschließlich zwei von HOUGAS und PELOQUIN ausgelesene Klone von *S. phureja* Juz. et Buk., P.I.225 682.1 in den Jahren 1961 bis 1964 und P.I.225 682.22 für die Jahrgänge 1964-1965, benutzt. Nur am Rande wurden im ersten Jahr drei weitere *S. phureja*-Klone sowie röntgenbestrahlter Pollen (5000 r) von *S. tarijense* Hawkes verwendet.

Als Ausgangsklone (Mütter) für die Haploidgewinnung wurden in den Jahren 1961-1965 117 verschiedene Zuchtstämme des Max-Planck-Institutes für Züchtungsforschung samt drei Handelssorten mit Beteiligung von M.P.I.-Stämmen benutzt (vgl. Tabelle 2). Es wurden Klone der verschiedensten Zuchtrichtungen ausgesucht, um eine möglichst große genetische Variabilität zu sichern. Die Bestäubungen wurden an abgeschnittenen und emaskulierten blühenden Trieben im Gewächshaus durchgeführt. Die Triebe standen in 250 ml-Fläschchen im Wasser mit Zusatz von Silbernitrat oder Kaliumpermanganat, jedoch ohne Nährlösung. Die Tagestemperatur war Schwankungen unterworfen, wurde aber auf nahe 20° reguliert. Die Chromosomenzählungen wurden an Quetschpräparaten von Wurzelspitzen nach Salzsäurehydrolyse bei 60° und Orceinfärbung durchgeführt. Anfangs wurden die Wurzelspitzen mit Oxychinolin vorbehandelt und in Äthylol-Eisessig 3:1 fixiert. Später kam hauptsächlich eine Milchsäure-Fixierung nach JACOBSEN (mitgeteilt durch L. DIONNE) zur Verwendung. Sie scheint bessere Ergebnisse zu bringen als die zuerst genannte Fixierungsmethode.

Vorauslesemethoden

In den meisten Arbeiten über Haploidgewinnung hat man sich nach dem Vorschlag von PELOQUIN und

Tabelle 1. Gesamtproduktion von Haploiden 1961-1965.

Jahrg.	Anzahl Mutterklone		Anzahl							Haploide pro 100		
	insges.	m. Hapl. Produktion	Bestäubungen	Beeren	Samen	Samen pro Beere	Sämlinge	Haploide davon Aneupl.		bestäubte Blüten	Beeren	Sämlinge
1961	53	41	3409	1416	8204	5,8	6481	320	31	9,4	22,6	4,9
1962	52	43	3716	1341	19974	14,9	17598	507	15	13,6	37,8	2,9
1963	17	10	2027	303	7250	23,9	6596	91	4	4,5	30,0	1,3
1964	31	31	4033	1762	17544	10,0	15323	763	24	18,9	43,3	5,0
1965	15	15	1446	1121	1052	0,9	784	297	()*	20,6	26,6	38,0
1961-65	120	104	14631	5943	54024	9,1	46782	1978	74	13,5	33,3	4,2

*nicht endgültig gezählt.

Tabelle 2. Haploidproduktion bei einer Auswahl

Haploidfamilie	Mutter M.P.I.	Abstammung	Plasma- Ursprung	2 n =	Pollinator	Bestäubte Blüten	Beeren	Samen
61.419	44.335/128	dem ⁴ and ³ t	dem	48	.1	41	31	286
62.503	44.685/1	and	and	48	.1	346	147	2306
61.460	48.238/37	pol ² dem ^x t	t	48	.1	19	18	318
61.417, 459	49.531/7	dem ⁵⁽¹⁰⁾ t	dem	48	{ .1	225	60	1558
64.701					{ .1	138	136	3168
61.420, 461	49.532/172	dem ⁵⁽¹⁰⁾ t	dem	49	.1	140	61	648
64.703	49.694/2	dem ⁵⁽⁹⁾ t	dem	48	.1	112	76	1262
62.554	50.170/144	dem ⁵ and ⁴ t	t	49	.1	26	23	280
61.405	50.247/2	pol ³ dem ⁵⁽¹⁰⁾ and ⁴ t	t	48	{ /10	186	20	17
62.507					{ .1	90	30	339
64.704					{ .1	77	17	875
91.413	50.501/23	dem ⁵⁽⁵⁾ ac ⁶ t	dem	48	{ tari	179	54	14
64.705		dem ⁵ and ¹⁽⁴⁾ t	dem	48	{ .1	92	23	338
62.512	52.233/34	pol ⁴ dem ^{11(x)} and ¹ t	t	48	{ /12	77	44	35
61.401	52.504/4	chac ⁵⁽⁶⁾ dem ^{6(7, x)} ver ⁷ and ⁵ t	t	49	{ .1	133	22	193
61.400, 467					{ .1	72	3	36
62.517	54.207/19	stol ⁴ ac ⁶ dem ¹⁰ t	stol	51	.1	391	236	606
61.430, 462	54.4129/288	dem ⁶⁽¹¹⁾ ac ⁸ and ² t	dem	48	.1	38	22	339
62.522	55.932/297	stol ⁵ ac ⁶ dem ¹⁰ t	stol	49	.1	19	13	31
61.437	55.957/24	— „ —	stol	49	.1	82	26	227
62.523	55.957/63	— „ —	stol	50	.1	125	76	844
61.470	55.957/69	dem ⁶ and ⁵ t	dem	48	{ .1	60	20	460
62.524	55.967/77	stol ⁴ dem ⁶⁽¹⁰⁾ t	dem	48	{ .1	143	75	705
64.707					{ /8	24	10	56
61.446	56.648/57	ac ⁶ dem ⁷ and ²⁽⁶⁾ t	and	48	.1	199	69	1409
62.528	56.670/84	dem ^{5(6, 11)} ac ⁷ and ⁵ t	dem	48	.1	215	133	1794
62.530	56.840/5	dem ⁶⁽¹¹⁾ and ^{2(5, 5)} t	dem	48	.1	75	38	464
61.466	56.843/3	pol ⁵ dem ^x t	t	48	.1	11	2	57
61.448	56.922/10	stol ⁵ dem ⁶⁽¹⁰⁾ and ²⁽⁵⁾ t	stol	49	.1	96	22	292
64.710	57.1729/62	— „ —	stol	49	.1	148	53	2084
63.613	57.1729/70	stol ⁵ ac ⁶ dem ¹⁰ t	stol	48	.1	93	52	866
64.713	57.1775/131	dem ⁵⁽⁶⁾ and ⁵ t	dem	48	.1	51	14	567
62.535	57.1957/28	dem ^{6(6, 10)} and ⁵ t	dem	48	.1	12	3	51
62.538	57.1992/94	dem ⁶⁽¹⁰⁾ and ^{2(4, 5)} t	dem	48	.1	72	42	375
62.540	57.1995/24	pol ⁴ dem ⁶⁽¹⁰⁾ and ⁵ t	tub	48	.22	131	96	50
65.803	57.2043/23	dem ⁷ and ⁶ t	dem	48	.1	19	7	58
61.449	57.2109/6	dem ⁹ and ⁸ t	dem	48	.1	85	42	440
64.716	57.2116/5	— „ —	dem	48	{ .1	122	42	530
64.717	57.2116/6	dem ⁷ and ⁶ t	dem	48	{ .22	80	20	13
62.543	57.2165/2	stol ⁶ ac ⁷ dem ¹¹ t	stol	48	.22	52	28	245
65.806	58.19/109	stol ⁶ ac ⁷ dem ¹¹ t	stol	48	{ .1	80	51	934
64.721	58.31/107	dem ^{6(6, 6, 11)} ac ⁷ and ⁵ t	dem	48	{ .22	139	76	76
62.547	58.45/86	dem ⁶⁽¹¹⁾ ac ⁷ and ⁵⁽⁸⁾ t	t	48	{ .1	43	23	680
64.722	58.121/14	dem ⁶ ac ⁷ and ⁵ t	dem	48	{ .22	93	30	825
65.807	59.681/158	dem ^{5(6, 11)} ac ⁷ and ⁵ t	dem	48	.22	57	23	37
65.808	59.682/40	stol ⁶ ac ⁷ dem ¹¹ t	stol	48	.22	129	97	257
65.809	59.697/20	stol ⁶ ac ⁷ dem ¹¹ t	stol	48	.22	189	159	123
65.810	59.703/21	stol ⁶ ac ⁷ dem ¹¹ t	stol	48	.22	44	42	42
64.727	59.981/23	speg ³ dem ⁵⁽⁶⁾ and ⁴⁽⁴⁾ t	speg	48	{ .1	182	151	118
65.812					{ +.22	101	70	592
64.729	I 8540	speg ³ dem ^{6(6, 7)} and ⁵⁽⁶⁾ t	speg	48	{ .22	20	10	26
65.815	61.303/43	speg ⁴ stol ⁵ ac ⁷ dem ^{7(8, 9, 11)} and ⁷⁽⁸⁾ t	stol	48	{ .1	42	15	53
					{ .22	15	6	25
					.22	107	57	54

HOUGAS (1959) bei der Vorauslese einer genetischen Markierung des Pollinators mit dem Anthocyanen *P* bedient, das im Keimpflanzenstadium eine Färbung des Hypokotyls bedingt. Die beiden Pollinatoren P.I.225 682.1 und 225 682.22, im folgenden kurz mit .1 und .22 bezeichnet, sind heterozygot bzw. homozygot für *P*. Falls die benutzten Haploidmütter frei von dem dominanten *P*-Allel sind, wären die Haploiden allein unter den Sämlingen mit grünem Hypokotyl (*pp*) zu suchen.

In unserem Material war das *P*-Gen in einigen Müttern vorhanden, und es wurde deshalb generell

auf die Vorauslese nach der Hypokotylfarbe verzichtet. Auch ohne dieses Merkmal ist es nach einiger Erfahrung gut möglich, nach allgemeinen Habituscharakteren, wie Blattform, Behaarung, Wuchstyp etc., eine sichere Vorauslese zu treffen. Hierbei ist zu beachten, daß es vereinzelt Mutterklone gibt, deren Haploide im Keimpflanzenstadium ein weniger ausgeprägt abweichendes Habitusbild zeigen, als es allgemein der Fall ist.

Eine zweite, sehr zuverlässige Vorsortierung wurde durch die Plastidenzählung der Schließzellen der Epidermis von der Unterseite junger Blätter erreicht.

von den 104 Zuchtstämmen 1961–1965.

Samen pro Beere	Pikierte Sämlinge	Keim- prozent	Haploide	davon Aneuploide	Haploide pro 100			Resistenz und besondere Eigenschaften
					Blüten	Beeren	Sämlinge	
9,2	208	72,7	17	2	41,5	54,8	8,2	Phyt. Inzucht (S ₁) Inzucht (S ₁)
15,7	1968	85,3	14	1	4,0	9,5	0,7	
17,7	318	100,0	29	2	152,6	161,1	9,1	
26,0	1269	81,5	78	5	34,7	130,0	6,1	Phyt. A _{ii}
23,0	2774	87,6	81	4	58,7	59,6	2,9	
3,0	252	75,9	45	—	41,3	41,3	17,8	
10,6	489	75,5	20	—	14,3	32,8	4,1	Phyt. Phyt. Frühreife
16,6	1261	99,9	32	1	28,6	42,1	2,5	
12,2	167	59,7	20	1	76,9	87,0	12,0	
0,9	5	29,4	1	—	0,5	5,0	20,0	Synchyt. 1, 2, 6, 7, 8
11,3	322	95,0	21	—	23,3	70,0	6,5	
51,5	844	96,5	24	—	31,2	141,2	2,8	
1,8	4	8,7	2	—	4,5	7,7	50,0	Synchyt. 1, 6, 7, 8, X _i
0,3	7	50,0	1	1	0,6	1,9	14,3	
14,7	336	99,4	20	1	21,7	87,0	6,0	
6,6	927	92,6	22	1	9,5	14,5	2,4	Phyt., Synchyt. 1, 6 Synchyt. 1, 2, 6, 7, 8
0,8	31	88,6	2	—	2,6	4,5	6,5	
8,8	180	93,3	13	—	9,8	59,1	7,2	
12,0	36	100,0	13	—	18,0	433,3	36,1	Leptinot.
2,6	426	70,3	17	5	4,3	7,2	4,0	Phyt., BR., Y _i , A _i Phyt. BR, X _i , Y _i , A _i
15,4	300	88,5	10	—	26,3	45,5	3,3	
2,4	22	71,0	4	2	21,1	30,8	18,1	
8,7	204	89,9	14	—	17,1	53,8	6,9	X _i , Y _i , A _i Y _i , A _i BR
11,1	721	85,4	13	1	10,4	17,1	1,8	
23,0	388	84,3	27	1	45,0	135,0	6,9	
9,4	664	94,2	40	—	28,0	53,3	6,0	Phyt. Synchyt. 1, 6 Phyt.
5,6	37	66,1	1	—	4,1	10,0	2,7	
20,4	1162	82,5	15	—	7,5	21,7	1,3	
13,5	1501	83,7	66	3	30,7	49,6	4,4	Phyt. Inzucht (S ₄) Synchyt. 1, 6, BR, Y _i , A _i
12,2	387	83,4	17	1	22,0	44,7	4,4	
28,5	54	94,7	3	2	27,2	15,0	5,6	
13,3	268	91,8	16	1	16,7	72,7	6,0	Synchyt. 1, 6, Y _i Phyt., X _i , Y _i Phyt.
39,3	2029	97,4	17	2	11,4	32,0	0,8	
16,6	854	98,6	63	2	67,7	121,2	7,4	
40,5	458	80,8	10	—	19,6	71,4	2,2	Phyt. Phyt. Synchyt. 1, 6
17,0	46	90,2	7	1	58,3	233,3	15,2	
8,9	313	83,5	12	—	16,7	28,5	3,8	
0,5	42	84,0	16	—	12,2	16,7	38,1	Inzucht (S ₃) Inzucht (S ₅) Inzucht (S ₆)
8,3	42	72,4	2	2	10,5	28,6	4,8	
10,5	226	51,4	8	—	9,4	19,0	3,5	
12,6	469	88,5	21	—	17,2	50,0	4,5	Inzucht (S ₂) Y _i , A _i
0,7	12	92,3	4	—	5,0	20,0	33,3	
20,4	228	93,1	13	2	20,6	108,3	5,7	
1,4	33	84,6	18	—	34,6	64,3	54,5	Y _i , A _i
18,3	828	88,7	67	—	83,8	131,4	8,1	
1,0	75	98,7	29	2	20,8	38,2	38,7	
29,6	613	90,1	41	1	95,3	178,3	6,7	Schorf BR, Frühreife Schorf, X _i , Y _i , A _i BR
27,5	616	74,7	73	2	78,5	243,3	11,8	
1,6	31	83,8	14	—	24,6	60,9	45,2	
2,6	223	86,8	50	—	38,8	51,5	22,4	Nema A, Synchyt. 1, 6
0,8	108	87,8	67	—	35,4	42,1	62,0	
1,0	39	92,9	26	—	59,1	61,9	66,7	
0,8	105	89,0	56	1	30,8	37,1	53,3	Nema A, B
8,4	406	68,6	40	3	39,6	57,1	9,9	
2,6	21	80,8	9	—	45,0	90,0	42,9	
3,5	47	88,7	2	—	4,8	13,3	4,3	Nema A, B, Y _i
4,2	23	92,0	14	—	93,3	233,3	61,0	
0,9	32	59,3	14	—	13,1	24,6	43,8	

Zehn Bestimmungen pro Pflanze waren für die Einstufung ausreichend. Die durchschnittlichen Plastidenzahlen pro Schließzellenpaar lagen für die drei in Betracht kommenden Valenzstufen in unseren Zählungen wie folgt:

2n = 48: (Anzahl 66) Plastidenzahl: $22,12 \pm 0,24$,
 $s_x = 1,87$
 2n = 36: (Anzahl 79) Plastidenzahl: $16,28 \pm 0,21$,
 $s_x = 1,87$
 2n = 24: (Anzahl 1651) Plastidenzahl: $12,24 \pm 0,04$,
 $s_x = 1,56$.

Obwohl die Verteilungskurven der 24- und der 36chromosomigen Individuen sich überschneiden,

war es in den allermeisten Fällen möglich, die Haploiden sicher auszuwählen. Einzelheiten über die Plastidenzählungen werden bei einer anderen Gelegenheit mitgeteilt.

B. Besprechung der Ergebnisse

In der Tabelle 1 wird eine Übersicht über die Gesamtproduktion an primären (d. h. parthenogenetisch entstandenen) Haploiden („Rohhaploiden“) gegeben. Aus 46782 Sämlingen von 104 verschiedenen Zuchtclonen wurden 1978 Haploide ausgelesen.

Tabelle 2 bringt Angaben über die Haploidproduktion bei einer Auswahl der Mutterklone. In der dritten Spalte ist die Beteiligung der Wildarten wiedergegeben: dem. = *S. demissum* Lindl., stol. = *S. stoloniferum* Schlechtend. et Bouché, ac. = *S. acaule* Bitt., polyad. = *S. polyadenium* Greenm., chac. = *S. chacoense* Bitt., verr. = *S. verrucosum* Schlechtend., spg. = *S. spgazzinii* Bitt. und and. = *Andigena*-Formen von *S. tuberosum* (t). Die Indices geben die Anzahl der Rückkreuzungs- bzw. Selbstungsschritte für die betreffende Art an. Wenn die gleiche Art an verschiedenen Stellen im Stammbaum vorkommt, sind die weiter zurückliegenden Rückkreuzungsstufen in Klammern beigefügt. In der sechsten Spalte bedeuten .1 und .22 die beiden hauptsächlich verwendeten *S. phureja*-Klone von HOUGAS und PELOQUIN P.I.225 682.1 und 225 682.22; /8, /10 und /12 sind 3 *S. phureja*-Klone aus einer Familie F 60.100, und „tari“ bedeutet *S. tarijense*-Pollen, bestrahlt mit 5000 r. In der letzten Spalte sind besondere in der Haploidfamilie zu erwartende Eigenschaften verzeichnet: Phyt., BR usw. = *Phytophthora*-Resistenz, Blattrollresistenz. Synchyt. 1, 2, 6, 7, 8, bedeutet Kartoffelkrebsresistenz gegen die Biotypen Dahlem (1), Giessübel (2), Olpe (6), Marburg (7) und Fulda (8). X_i , Y_i , A_i und A_{ii} heißt Immunität gegen die Viren X , Y und A bzw. Überempfindlichkeit gegen Virus A . Nema A , B bezeichnet Resistenz gegen Nematoden der Rassengruppen A und B . Lepinot. heißt Resistenz gegen Kartoffelkäfer.

1. Die Abhängigkeit der Haploidproduktion von Umwelteinflüssen

Frühere Untersuchungen (GABERT 1963, WÖHRMANN 1964) haben sich mit milieubedingten Einflüssen auf die Haploidrate befaßt. In GABERTS Versuchen hatte eine verzögerte Bestäubung, die bei Weizen eine haploidiefördernde Wirkung gezeigt hat, keinen Einfluß auf die Haploidausbeute. Es wurde weiter gefunden, daß vor allem ein natürlicher Tag-Nachttemperaturwechsel mit Tagestemperaturen nahe bei 20° während der Befruchtung am günstigsten waren (GABERT), daß jedoch Temperaturkonstanz während der Befruchtung bei einer bestimmten Mutter-Pollinator-Kombination für sich allein keinesfalls genügte, um reproduzierbare Haploidraten zu

sichern (WÖHRMANN). Einflüsse außerhalb des Zeitraums der Befruchtungsvorgänge können demnach eine wesentliche Rolle spielen.

In dem oberen Teil von der Tabelle 3 sind Angaben über die Haploidproduktion von vier Jahrgängen bei Benutzung des Pollinators .1 und von zwei Jahren bei Verwendung von dem Pollinator .22 zusammengefaßt. Die Mütter sind in den verschiedenen Jahren nur für einen Teil die gleichen gewesen; aber die großen Zahlen mögen den von den Müttern herrührenden Einfluß etwas ausgeglichen haben. Die äußeren Bedingungen während der Befruchtungszeit waren zwar nicht konstant, jedoch relativ gleichmäßig. Wenn auch die Bedingungen für einen Vergleich nicht exakt erfüllt sind, mag die Zusammenstellung wohl doch Hinweise auf die Größe der Jahrgangseinflüsse außerhalb der Zeit des Pollenschlauchwachstums geben.

Als Maßstab für die Eignung eines Klons zur Haploidproduktion erscheint die Haploidzahl, bezogen auf 100 Beeren, für die meisten Zwecke sinnvoller als die Zahlen bezogen auf 100 bestäubte Blüten oder auf 100 Sämlinge, weil die Anzahl der Embryosäcke pro Beere vermutlich weniger beeinflussbar ist als Beerenansatz pro Blüte oder Samenansatz pro Beere.

Unter den Kombinationen mit *S. phureja* .1 zeigt der Jahrgang 1963 deutlich geringere Haploidraten, gleichgültig ob Beerenzahl, Blütenzahl oder Sämlingszahl als Bezugsgröße gewählt wird (Tab. 3). Die Jahrgänge 1964 und 1965, mit .22-Pollen belegt, zeigen, auf Beerenzahl bezogen, keinen Unterschied in der Haploidproduktion. Jahrgang 1964 unterscheidet sich vom folgenden Jahrgang aber dadurch, daß weniger bestäubte Blüten Beeren erbrachten, diese jedoch durchschnittlich mehr Samen enthielten. Aus diesen Gründen sind die Haploidraten pro 100 Blüten und pro 100 Sämlinge niedriger als 1965.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß die gemessene Haploidrate sehr von dem Zeitpunkt abhängt, an dem sie festgestellt wird. Die Haploiden sind während aller Entwicklungsstufen, im Embryo-, Keimpflanzen- und Jungpflanzenstadium, einer starken Reduktion durch spontane Ausmerzung der nicht lebensfähigen ausgesetzt, einer Reduktion, die bei weitem stärker ist als bei den 48chromosomigen Pflanzen. Bei den in dieser Arbeit als Haploide re-

Tabelle 3. Haploidproduktion der effektiven Mutterklone, aufgliedert nach Pollinator und Jahrgang.

Jahr der Aussaat	Anzahl Mütter	Pollinator	Bestäubte Blüten	Anzahl Beeren	Bestäubte Blüten pro Beere	Anzahl Samen	Samen pro Beere	Anzahl Sämlinge	Anzahl Haploide	Haploide pro 100		
										bestäubte Blüten	Beeren	Sämlinge
1961	38	.1	1869	873	2,1	7710	8,8	6151	315	16,9	36,1	5,1
1962	44	.1	3415	1267	2,7	19110	15,1	16673	507	14,8	40,0	3,0
1963	10	.1	1350	278	5,0	6683	24,0	6138	91	6,7	32,7	1,5
1964	28	.1	2660	1090	2,4	15853	14,5	14081	557	20,9	51,1	4,0
1961—64	88	.1	9294	3508	2,7	49356	14,1	43043	1470	15,8	41,9	3,4
1964	18	.22	1272	602	2,1	1099	1,8	836	166	13,1	27,6	19,9
1965	15	.22	1446	1121	1,3	1052	0,9	784	297	20,5	26,5	37,9
1964—65	27	.22	2718	1723	1,6	2151	1,2	1620	463	17,0	26,9	28,6
1964	1	Mischung .1 + .22	101	70	1,4	592	8,5	406	40	39,6	57,1	9,9
1961	1	F 60.100/8	24	10	2,4	56	5,6	37	1	4,1	10,0	2,7
1961	1	/10	186	20	9,3	17	0,9	5	1	0,5	5,0	20,0
1961	1	/12	77	44	1,4	35	0,8	31	2	2,6	4,5	6,5
1961	1	<i>S. tarij.</i> 5000 r	179	54	3,3	14	0,3	7	1	0,6	1,9	14,3

Tabelle 4. Haploidrate in normalkeimenden und spätkeimenden Samen.

Jahrgang	Normalkeimende Samen			Spätkeimende Samen			Heterogenitätstest ($\chi^2_{1\text{ f.g.}} = 6,63$ für $P = 0,01$)
	nicht haploide	haploide	Anzahl Haploide pro 100 Sämlinge	nicht haploide	haploide	Anzahl Haploide pro 100 Sämlinge	
1961	5990	307	4,88	140	13	8,50	$\chi^2 = 5,9^* (P = 0,015)$
1962	3522	151	4,11	67	9	11,84	$\chi^2 = 9,1^{**}$
1964	6063	377	5,85	88	17	16,19	$\chi^2 = 17,7^{**}$
Insgesamt	15575	835	5,09	295	39	11,38	$\chi^2 = 27,4^{**}$

gistrierten Pflanzen sind die Chromosomenzählungen immer an durchgewurzelten Topfpflanzen vorgenommen worden. Die Haploiden lägen wesentlich höher, wenn man die Zählungen an Keimpflanzen vornehmen würde. Stichprobenweise wurden Chromosomenzählungen und Plastidenzählungen an Albino-Keimpflanzen und anderen stark gestörten und bald absterbenden Keimlingen durchgeführt und Haploidie festgestellt.

Auch im Topfpflanzenstadium ist die Reduktion der Haploidenzahl sehr beträchtlich. Als Beispiel führen wir in der Tabelle 7, untere Hälfte, einige wenige Familien auf, bei welchen hinter der cytologisch ermittelten Anzahl in Klammern die Zahl der nach ihrer Plastidenzahl sicheren Haploiden angegeben ist. Die Chromosomenzählung diente in den späteren Jahren erstens zur Abgrenzung der relativ wenigen Haploiden mit hohen Plastidenzahlen von 36chromosomigen Bastarden und zweitens zur Auffindung von Trisomen.

Die geringere Vitalität der Haploiden zeigt sich auch darin, daß der Anteil Haploider unter spätkeimenden Samen mehr als doppelt so hoch liegt. Dieses wird durch Auszählungen in einem Teil des Materials aus drei Jahrgängen belegt (Tabelle 4). Als Spätkeimer wurden Samen eingestuft, die erst nach 4 Wochen zu keimen anfangen, nachdem die größere Welle der Keimung zwischen dem 4. Tag und dem Ende der zweiten Woche verebbt war. Im dreijährigen Durchschnitt ergaben normalkeimende Samen 5,09 Haploide pro 100 Sämlinge, die spätkeimenden Samen dagegen 11,38. Die Unterschiede in der Haploidrate sind hochsignifikant. Auf den Zusammenhang zwischen der Vitalität und der Samengröße kommen wir später (S. 130) zurück.

2. Der Einfluß des Pollinators auf die Haploidproduktion

GABERT (1963) sowie HOUGAS, PELOQUIN und GABERT (1964) in Wisconsin und JACUBIEC (1964) in Polen haben eingehend die Eignung verschiedener Pollinatoren verglichen, darunter besonders die beiden in dieser Arbeit benutzten *S. phureja* .1 und .22, die uns HOUGAS und PELOQUIN lebenswürdigerweise zur Verfügung stellten. Die Ergebnisse über die speziellen Eigenschaften dieser beiden Klone decken sich recht gut in allen drei Untersuchungen.

Eine Zusammenfassung der Haploidproduktion mit den verschiedenen Pollinatoren bringt die Tabelle 3. Drei in Köln gezogene Geschwisterklone von *S. phureja* F 60.100 sowie mit 5000r bestrahlter Pollen von *S. tarijense* EBS Nr. 702 wurden anfangs nur sporadisch ausprobiert. Die geringe Ausbeute an Haploiden ließ die weitere Verwendung dieser Pollinatoren kaum aussichtsreich erscheinen im Vergleich mit den bewährten Klonen .1 und .22. GABERT (1963)

verglich aus der gleichen Herkunft, P.I. 255 682, 70 Klone und fand neben drei guten (.1, .13 und .22) 67 mehr oder weniger schlechte Pollinatoren. Bemerkenswerterweise zeigten sie eine diskontinuierliche Variation; keiner lag hinsichtlich der Effektivität in dem Bereich von 2 bis 10 Haploiden pro 100 Beeren. Die drei von uns anfangs benutzten Klone, F 60.100/8, /10 und /12, die aus einer anderen *S. phureja*-Herkunft herrührten, lagen dagegen gerade in diesem Mittelbereich. Klon .1 liegt mit einer Haploidrate pro 100 Beeren in allen vier Jahren mit einem Wert um 42 herum (33–51) gleichmäßig höher als .22, der in beiden Jahren um den Wert 27 schwankt. Die entsprechenden Werte in dem Material bei GABERT liegen in den beiden günstigsten Jahren für .1 um 10,5 und für .22 ein wenig höher, um 12,6. Der Unterschied im Niveau der Haploidrate zwischen Köln und Sturgeon Bay, Wisconsin, liegt wahrscheinlich für einen nicht unwesentlichen Teil in der unterschiedlichen genetischen Zusammensetzung des Mutterklonmaterials: in Wisconsin wurden reine *S. tuberosum*-Formen verwendet, während wir in Köln ein *Tuberosum*-Sortiment mit starkem Einschlag an Genen von mehreren Kartoffelwildarten benutzten. Ein weiterer Grund für den Niveauunterschied und besonders für die verschiedene Rangfolge der Pollinatoren mag in der unterschiedlichen Vorselektionsmethode zu suchen sein. Während wir die Vorselektion durch die sehr effektive Plastidenzählung betrieben und die Hypokotylfärbung nicht berücksichtigten, wurde letzteres Merkmal als Markierung für die Vorauslese in Wisconsin benutzt. Da .1 hinsichtlich des Gens P heterozygot, .22 dagegen homozygot ist, ist es denkbar, daß die Vorselektion bei .22 in Wisconsin wesentlich effektiver gewesen ist als bei .1.

Die beiden Haploidauslöser .1 und .22 unterscheiden sich auch in anderen Punkten charakteristisch voneinander. Bei .1 liegt der Samenansatz pro Beere mehr als zehnmal so hoch und die Haploidzahl pro 100 Beeren etwa doppelt so hoch wie bei .22. Es kommen also bei .22 viel weniger lebensfähige Kombinationen mit „unreduziertem“ Pollen zustande. Dies könnte man einmal dadurch erklären, daß das Angebot an konkurrierenden 2 x-Gameten geringer sei bei .22. Eine zweite Erklärungsmöglichkeit wäre die, daß die .22-Gameten eine viel stärkere Letalwirkung mit sich führen. Die erste Erklärung verliert an Wahrscheinlichkeit durch den Umstand, daß die Zahl der durch normal reduzierten Pollen gebildeten 36-chromosomigen Bastarde im Verhältnis zur Gesamtzahl zwar etwas, aber nicht sehr stark variiert bei beiden Klonen. Da die Chromosomen nicht an sämtlichen Pflanzen gezählt wurden, könnte man einwenden, daß die 3 x-Pflanzen nur unvollständig erfaßt wurden. Durch die Plastidenselektion haben wir jedoch sicherlich die wesentliche Menge selektiert und

Tabelle 5. Letalität der Bastarde von den beiden Pollinatoren .1 und .22 im Samen- und Keimstadium.

Pollinator	Samenzahl (volle Samen)	% Keimung	Samenzahl/Beere		Letalität in späten Embryo- stadien	% Sämlinge als		
			volle Samen	taube Samen		4 x- Bastarde	3 x- Bastarde	Haploide
.1	49 356	87,2	14,1	1,1	7,3%	94,4	0,19	3,4
.22	2 051	78,9	1,2	1,5	55,5%	70,8	0,62	28,6

Pflanzen pro 100 Beeren

Pollinator	absolut			relativ zu den Haploiden			.1 relativ zu .22		
	4 x- Bastarde	3 x- Bastarde	Haploide	4 x- Bastarde	3 x- Bastarde	Haploide	4 x- Bastarde	3 x- Bastarde	Haploide
.1	1182,4	2,37	41,9	28,3	0,06	1	19,4	4,1	1,6
.22	60,8	0,58	26,9	2,3	0,02	1	1	1	1

durch die gleichbleibende Arbeitsweise wird die Zahl der ganz wenigen, die der Beobachtung entgangen sind, bei beiden Klonen von dem gleichen Ausmaß gewesen sein.

Der in Tabelle 5 angestellte Vergleich zwischen den mit beiden Pollinatoren erzeugten Samenpopulationen zeigt, daß .22 im Vergleich zu .1 bedeutend weniger Samen pro Beere erbrachte und daß der relative Anteil tauber, also in späteren Stadien der Embryoentwicklung gestorbenen Samen, von 7,3 auf 55,5% stieg. Wahrscheinlich starben die Embryonen während der Periode sehr intensiver Zellteilung am Anfang des torpedoförmigen Embryostadiums ab. Die Samenkeimung ist auch etwas herabgedrückt (von 87,2% auf 78,9%). Unter den überlebenden Sämlingen von .22 ist der relative Anteil Haploider 8mal größer und der Anteil 3 x-Bastarde verdreifacht, während der der absoluten Menge nach stark überwiegender Anteil an 4 x-Bastarden relativ gesunken ist. Diese Daten fügen sich gut in die Vorstellung ein, daß die .22-Gameten eine viel stärkere Letalwirkung mitbringen als die .1-Gameten und daß diese Letaldosis sich bei 4 x-Samen (mit einem 2 x-*tuberosum* + 2 x-*phureja*-Endosperm) am stärksten auswirkt (19,4:1); bei 3x-Samen (mit einem 2 x-*tuberosum* + 1 x-*phureja*-Embryo in einem 4 x-*tuberosum* + 1 x-*phureja*-Endosperm) ist die Letalwirkung entsprechend dem geringeren *phureja*-Anteil sowohl am Embryo als auch am Endosperm etwas schwächer (4,1:1); endlich sind die Haploidsamen, die einen *tuberosum*-Embryo besitzen und deren *phureja*-Beteiligung sich auf das Endosperm beschränkt, relativ am geringsten geschädigt (1,6:1).

Bei der praktischen Gewinnung von Haploiden liegt der Vorteil von .22 gegenüber .1 darin, daß die Sämlingszahl, die zur Auslese einer bestimmten Anzahl Haploider benötigt wird, recht gering gehalten werden kann. Zweitens schleppt man, falls man die Vorselektion durch die Hypokotylfarbmarkierung wählt, wegen der Homozygotie für den Faktor *P* nur wenig Ballast an Nicht-Haploiden in die eigentliche Selektion mit. Zum dritten liegt der Beerenansatz pro Anzahl bestäubter Blüten bei .22 durchschnittlich höher als bei .1.

Sehr bemerkenswert ist indessen, daß .22 trotz der Homozygotie für den Faktor *P* nicht ganz 100% Haploide unter den Sämlingen mit grünem Hypokotyl liefert. Dasselbe fanden PELOQUIN (mündliche Mitteilung) und JACUBIEC (1964), der unter 208 grünen Sämlingen nur 96,1% Haploide zählte. Eine nicht sehr überzeugende Möglichkeit, diese Abwei-

chungen zu erklären, wäre die Annahme seltener Kombinationen von Modifikatoren, die die Funktion von *P* unterdrücken. Es wäre auch möglich, daß die 48chromosomigen Pflanzen mit grünem Hypokotyl keine *S. tuberosum* × *phureja*-Bastarde, sondern zygotisch verdoppelte Haploide sind. Solche später verdoppelte Haploide sind aus der Gattung *Solanum* bekannt. JÖRGENSEN (1928) bekam in der Kreuzung *S.*

nigrum L. ($2n = 72$) mit *S. villosum* Lam. ($2n = 48$, als *S. luteum* Mill.) 7 haploide ($2n = 36$) und 28 diploide *S. nigrum*-Nachkommen. In unseren Kreuzungen mit .22 betrugen die 48chromosomigen grünen Pflanzen wie bei JACUBIEC nur wenige Prozent; nur eine einzige der Mütter lieferte eine abweichende sehr hohe Anzahl grüner 4 x-Pflanzen. Die Reproduzierbarkeit dieses Ergebnisses wird nachgeprüft.

Es soll noch eine dritte Möglichkeit, die das Auftreten der grünen 4 x-Pflanzen erklären könnte, diskutiert werden. Es wäre denkbar, daß .22 außer dem homozygoten Gen *P* das Grundgen für Anthocyan, *I*, nur heterozygot enthielte, wobei das rezessive Allel *i* mit einem plasmasensiblen Letalgen gekoppelt wäre, das im *S. phureja*-Plasma keine Letalwirkung ausübt. DODDS und LONG (1956) haben nachgewiesen, daß das Gen *I* einer Kopplungsgruppe dreier übergeordneter Loci für Anthocyanverteilung, *F-I-B*, angehört, wobei ein Allel des *B*-Locus, *B^c*, in Kopplungsphase mit dem *I*-Locus Positionseffekt zeigt und sich phänotypisch wie *B^d* auswirkt. (Anders ausgedrückt könnte man von einer Cis-Trans-Wirkung komplexer Loci sprechen.) Die Verff. halten es für möglich, daß diese Gene durch intrachromosomale Duplikation entstanden sind. PELOQUIN und HOUHAS (1959) haben vorgeschlagen, eines der *B*-Allele, das einen an den trockenen Samen bei Lupenvergrößerung leicht erkennbaren Embryofleck („Samenfleck“) bedingt, als Markiergen für die Haploidsélection nutzbar zu machen. Es scheint aber, als ob spätere Bemühungen, das betreffende Allel homozygot zu bekommen, durch eine mit der Homozygotie verbundene Letalwirkung sehr erschwert worden seien (nach mündlicher Mitteilung von L. DIONNE). Unter diesen Umständen scheint eine Kopplung zwischen *I* und einem Locus mit Letalwirkung innerhalb dieses funktionell zusammenhängenden übergeordneten Genkomplexes nicht unwahrscheinlich.

Unsere Annahme fordert weiter, daß das Letalgen zu den plasmasensiblen Genen gehöre, die allein in einem (oft art-)fremden sensiblen Plasma zur Wirkung kommen, wie es bei *Epilobium* und *Oenothera* bekannt ist. Innerhalb der knollentragenden *Solanum*-Arten sind nur einige wenige Fälle von plasmasensiblen Genen näher bekannt, die alle Pollenfertilität hervorrufen. Wir schlagen für dieses Gen das Symbol *El* (Embryoletalgen) vor und bezeichnen nach dem Vorschlag von GRUN, AUBERTIN und RADLOW (1962), GRUN und AUBERTIN (1965) das sensible Plasma als [*El^s*] und das resistente Plasma als [*El^r*].

Die Kreuzung grüner *S. tuberosum*-Haploidmütter \times *S. phureja* .22 wäre dann: $[El^s] pppp \frac{i}{el} \frac{i}{el} \frac{i}{el} \frac{i}{el} \times [el^r] PP \frac{I}{el} \frac{i}{El}$, wobei die $P \frac{I}{el}$ -Gameten die 3 x- und 4 x-Bastarde mit gefärbtem Hypokotyl geben, und die ♂ $P \frac{i}{El}$ -Gameten zu zygotischer Letalität (sichtbar an den über 50% tauben Samen) in dem fremden, sensiblen Plasma führen. Durch crossing-over entstehen wenige Prozent $P \frac{i}{el}$ -Gameten, die die grünen Nicht-Haploiden liefern.

Nach der Annahme eines plasmasensiblen Letalgens müßten grüne 3 x-Pflanzen unter den gesamten 3 x-Pflanzen in etwa der gleichen relativen Häufigkeit wie grüne 4 x-Bastarde unter den gesamten 4 x-Bastarden auftreten. Dagegen würden wir nach der Hypothese der diploiden Parthenogenese entweder gar keine grünen 3 x-Pflanzen erwarten oder höchstens als ganz seltene Ausnahmefälle bei unregelmäßiger Restitutionskernbildung. JACUBIEC fand keine grünen 3 x-Pflanzen unter insgesamt 245 Sämlingen. Ihre Abwesenheit bei der geringen Anzahl besagt nichts. Wir fanden im Jahrgang 1965 unter 784 Sämlingen ein anscheinend identisches 3 x-Zwillingspaar mit grünem Hypokotyl. Die Zahl, so gering sie ist, spricht nicht für die Hypothese der diploiden Parthenogenese. Der Habitus der fraglichen Pflanzen entspricht ebenfalls weniger dem verdoppelten Rohhaploider als dem Aussehen von gewöhnlichen Bastarden.

Wie von WANGENHEIM, PELOQUIN und HOUGAS (1960) zeigten, ist die Bildung eines 6 x-Endosperms eine Vorbedingung für die haploide Parthenogenese bei der Kartoffel. Die genaue Entstehung des 6 x-Endosperms ist noch nicht ganz klargelegt. Es könnte 1. entweder durch Befruchtung des 4 x-Zentralkerns mit einem 2 x-Spermakern von „unreduziertem“ Pollen entstehen, oder 2. nach Zentralkernbefruchtung durch die generativen Kerne von normal reduziertem Pollen, wobei diese Kerne a) nach normaler Pollenschlauchmitose getrennt oder b) durch Restitutionsbildung mehr oder weniger eng vereinigt sein könnten. Die Verfasser und auch HOUGAS, PELOQUIN und GABERT (1964) bevorzugen die unter 2. angeführte Möglichkeit.

Vielleicht beruht die Haploidieauslösung auf dem von SATINA (1959) für *Datura* erwähnten Effekt, daß die generative Pollenschlauchmitose in unverträglichen Kreuzungen verzögert wird. Untersuchungen über die Pollenschlauchmitose in vivo in den Kreuzungen von *S. tuberosum* mit wirksamen *S. phureja*-Pollinatoren könnten eventuell darüber Auskunft geben.

Die Annahme des Letalgens *El* in .22 würde ebenfalls für die 2. Möglichkeit sprechen und gegen die Haploidauslösung von „unreduziertem“ Pollen, da sie eine Trennung von beiden Allelen fordert.

3. Bedeutung des mütterlichen Genotyps für die Haploidrate

Der Einfluß, den die genetische Konstitution der Mutter auf die Haploidausbildung ausübt, bewegt sich in engeren Bahnen als der des Pollinators. Einige wenige Mutterklone der Jahrgänge 1961–63 erbrachten keine Haploidproduktion (s. Tabelle 6). Die Anzahl bestäubter Blüten war jedoch so gering, daß ein zufälliges Ausbleiben von Haploiden plausibel ist. Unter den 3 Fällen mit mehr als 62 pikierten Sämlingen war die eine Mutter, MPI 49.767/9, fast pentaploid ($2n = 59$). Sie hat jedoch in einem anderen Jahr eine euploide Haploide erbracht. Zwei weitere Mütter ($2n = 48$ bzw. $2n = 49$) mit 181 bzw. 140 Sämlingen figurieren zwar ohne Haploide in der Tabelle; in Wirklichkeit haben beide nach der Plastidenselektion Haploide gegeben, die jedoch vor der Chromosomenzählung abstarben und deshalb in den Tabellen nicht registriert wurden. Wir haben somit keine weiblich fertilen Zuchtstämme gefunden, von denen man annehmen könnte, daß sie zur Haploid-erzeugung unfähig wären.

Demgegenüber fanden HOUGAS, PELOQUIN und GABERT (1964) in ihrem Material zwei Sorten, Triumph und Red Beauty, beide mit roter Schale, die bei der Haploidextraktion unter 938 bzw. 1091 Samen keine Haploiden lieferten. Es wäre interessant, die beiden Sorten nachzuprüfen und dabei für die Vorselektion die Plastidenzählung statt der in Wisconsin benutzten *P*-Gen-Markierung zu verwenden, die ja, soll sie effektiv sein, voraussetzt, daß die (im vorliegenden Falle rotschaligen) Mutterklone frei vom *P*-Faktor sind.

In der Tabelle 7 sind einige Zuchtklone nach ihrer unterschiedlichen Eignung für die Haploidproduktion zusammengestellt. Es mag zugegeben werden, daß unkontrollierbare Umwelteinflüsse den Vergleich auch innerhalb des gleichen Versuchsjahres etwas stören mögen; dennoch ist die genotypisch bedingte unterschiedliche Fähigkeit zur Bildung keimfähiger haploider Samen unverkennbar. Dies geht aus der Haploidzahl, bezogen auf 100 Beeren, hervor. Die Unterschiede bleiben in großen Zügen auch in Kombination mit zwei verschiedenen Pollinatoren erhalten, wie die angegebenen vergleichenden Beispiele aus dem Jahre 1964 zeigen.

Man könnte die Überlegung anstellen, daß der mütterliche Einfluß auf die Haploidrate sich auf zwei verschiedenen Ebenen abspielt. Einmal beeinflußt die Mutter in Wechselwirkung mit dem Pollinator die Chance für die Bildung des für die Haploparthenogenese adäquaten Endosperms. Nachdem

Tabelle 6. Mutterklone ohne Haploidproduktion.

Jahrgang	Anzahl Mutterklone	Anzahl				Haploide			Variation der Sämlingszahl pro Klon
		Bestäubungen	Beeren	Samen	Sämlinge		davon Aneupl.	3 n Bast.	
1961	12	1074	415	372	250	0	0	3	1–51
1962	9	301	74	964	925	0	0	3	7 Klone mit 12–62 Sämlingen
1963	7	677	25	567	458	0	0	0	1 Klon ($2n = 59$) mit 554 Sämlingen
1964	0	—	—	—	—	—	—	—	1 Klon ($2n = 49$) mit 181 Sämlingen
1965	0	—	—	—	—	—	—	—	7 Klone mit 17–140 Sämlingen

Tabelle 7. Unterschiedliche Eignung einiger Zuchtstämme für die Haploidproduktion.

Jahrgang	Zuchtklon	Haploidfam. Nr.	Anzahl Haploide	Haploidenzahl nach Plastidenzählung	Pollinator	Bestäubte Blüten	Beerenzahl	Samen pro Beere	Keim-%	Haploide pro 100		
										Blüten	Beeren	Sämlinge
1961	49.238/37	460	29		.1	19	18	17,7	100	152,6	161,1	9,1
	56.832/6	464	21		.1	66	45	4,4	71,4	31,9	46,7	14,8
	c. Vertifolia	415,416	15		.1	91	54	9,2	85,7	16,5	27,8	3,5
1962	55.967/77	524	27		.1	60	20	23,0	84,3	45,0	135,0	6,9
	50.247/2	507	21		.1	90	30	11,3	95,0	23,3	70,0	6,5
	50.247/17	508	7		.1	70	32	13,7	89,0	10,0	21,9	1,8
	44.685/1	503	14		.1	346	147	15,7	85,3	4,0	9,5	0,7
1964	58.121/14	722	73	(81)	.1	93	30	27,5	74,7	78,5	243,3	11,8
			14	(18)	.22	57	23	1,6	83,8	24,6	60,9	45,2
	58.31/107	721	67	(77)	.1	80	51	18,3	88,7	83,8	131,4	8,1
			29	(33)	.22	139	76	1,0	98,7	20,8	38,2	38,7
	49.531/7	701	81	(94)	.1	138	136	23,0	87,6	58,7	59,6	2,9
			45	(65)	.22	109	109	3,0	75,9	41,3	41,3	17,8
	54.207/19	706	20	(22)	.1	336	99	5,1	99,4	6,0	20,2	4,0
			10	(10)	.22	90	67	1,8	76,2	11,1	14,9	10,8

hierdurch die erste Voraussetzung gegeben ist, kontrolliert sie durch die genetische Konstitution des Eikerns die Überlebenschance des haploiden Embryos. BENDER (1963) möchte den Einfluß des mütterlichen Genotyps eher dadurch zu deuten versuchen, daß genetische Unterschiede darüber entscheiden sollen, ob eine gewisse apomiktische Tendenz zur autonomen Embryoentwicklung vorhanden ist oder nicht.

In einigen unserer Haploidfamilien war der Anteil haploider Keimpflanzen mit gefärbtem Hypokotyl sehr hoch. Zum Beispiel gab die Familie H 65.808 63 Gefärbte zu 4 Ungefärbten. Das würde recht gut einer Ausspaltung von rezessiven Eizellen aus einer triplex Mutter ($PPPp$) nach überwiegender Chromatidenspaltung entsprechen (reine Chromatidenspaltung: 27:1, reine Chromosomenspaltung: $\infty:0$). Der Heterogenitätstest für triplex Chromatidenspaltung: $\chi^2 = 1,1$ mit $P >_{0,28}$, zeigt also gute Übereinstimmung, dagegen ergibt der Heterogenitätstest für das nächstliegende Spaltungsverhältnis, für duplex Chromosomenverteilung: $\chi^2 = 7,65$, $P >_{0,006}$, eine schlechte Übereinstimmung. LUNDEN (1937), der zuerst die tetrasomischen Spaltungen anhand von Anthocyaninen für die Kartoffel überzeugend nachwies, fand für seine Faktoren R und D ein großes Ausmaß an Chromatidenspaltung, während er gerade für das Gen P angibt, daß die Spaltungsverhältnisse mehr mit einer vorwiegenden Chromosomenspaltung übereinstimmen. Er schließt daraus, daß sich der

P -Locus nahe dem Centromer befindet. Eine nähere Betrachtung von LUNDENS Tabellen zeigt indessen, daß er auch für P Spaltungsverhältnisse gefunden hat, die darauf hindeuten, daß neben Chromosomenspaltung ein nicht unbeträchtliches Ausmaß an Chromatidenspaltung stattgefunden haben muß. Man muß auch damit rechnen, daß das Verhältnis zwischen Chromosomenspaltung und Chromatidenspaltung mit dem benutzten Genotyp etwas variieren kann; auch dieses ist in den Einzelergebnissen LUNDENS spürbar. LUNDEN bringt außerdem eine Zusammenfassung der Spaltungszahlen von ASSEJEW und NIKOLAJEWA (1935, die Originalarbeit konnte nicht eingesehen werden) für $PPpp \times PPpp$ und für $Pppp \times pppp$ — von diesen Autoren als disomische Spaltung zweier homologer Genpaare gedeutet —, die auf eine ganz überwiegende Chromatidenspaltung hindeuten und mit einer vorwiegenden Chromosomenspaltung gar keine Übereinstimmung zeigen.

4. Der Einfluß des mütterlichen Plasmas auf die Haploidproduktion

Die breite genetische Basis der von uns benutzten Zuchtklone, nicht nur hinsichtlich ihres Genbestandes, sondern auch in bezug auf den Plasmaursprung der Mütterklone, macht dieses Material geeignet für eine Prüfung der Frage, ob mütterliches Plasma von verschiedenen Wildarten einen Einfluß auf die Haploidrate ausübt.

Tabelle 8. Einfluß des mütterlichen Plasmas auf die Haploidproduktion (bei Haploidfamilien mit mindestens 12 Haploiden).

Pollinator	Mütterliches Plasma	Anzahl Familien	Anzahl Haploide		Samen pro Beere	Haploide pro 100		
			ins-ges.	pro Fam.		Bestäubte Blüten	Beeren	Sämlinge
P.I. 225682.1	<i>Demissum</i>	20	592	29,6	14,5 \pm 1,5	28,4 \pm 4,6	63,5 \pm 9,7	5,2 \pm 0,6
	<i>Stoloniferum</i>	10	269	26,9	16,1 \pm 3,1	39,4 \pm 4,0	71,8 \pm 18,8	5,4 \pm 1,0
	<i>Tuberosum</i>	9	235	26,1	22,1 \pm 6,0	44,8 \pm 14,6	141,8 \pm 42,8	10,1 \pm 3,5
	(<i>Tuberosum</i> *) „ <i>Andigena</i> “	8 3	222 56	27,8 18,7	23,3 \pm 6,7 16,0 \pm 2,4	48,2 \pm 18,2 8,8 \pm 3,2	105,4 \pm 25,5 23,0 \pm 8,2	6,8 \pm 1,5) 1,9 \pm 0,9
P.I. 225682.22	<i>Demissum</i>	4	177	44,3	2,0 \pm 0,5	33,6 \pm 5,1	40,0 \pm 5,5	32,0 \pm 10,1
	<i>Stoloniferum</i>	6	158	26,3	1,0 \pm 0,1	29,4 \pm 6,8	40,9 \pm 7,7	47,6 \pm 5,5
	<i>Tuberosum</i>	2	30	15,0	1,1 (0,5—1,6)	18,4 (12,2—24,6)	38,8 (16,7—60,9)	41,7 (38,1—45,2)
	„ <i>Andigena</i> “	1	14	14,0	4,2	70,0	77,8	20,9
	<i>Spegazzinii</i>	1	14	14,0	4,2	93,3	233,3	61,0

* Unter Ausschuß einer extremen Familie.

Von den meisten in unserem Material benutzten Wildarten sind mehrere verschiedene **Herkünfte** oder Sippen in den Kreuzungen **verwendet worden**. Das ursprüngliche Plasma von *S. demissum*, *S. stoloniferum* und *S. tuberosum* in den Müttern stammt von verschiedenen Ausgangsformen. Nur für das Ursprungspasma der *Andigena*-Formen und von *S. spegazzinii* ist jeweils bloß eine Ausgangsform beteiligt (dagegen haben mehrere verschiedene *Andigena*-Formen zu dem Genbestand beigetragen).

In der Tabelle 8 sind alle Haploidfamilien mit mindestens 12 Haploiden nach Plasmaursprung und nach Pollinator zusammengefaßt. Wir sind der Ansicht, daß die gefundenen größeren Unterschiede im wesentlichen auf Plasmaunterschiede zurückzuführen sind. Man könnte dazu die folgende Überlegung anstellen. Wenn man die Unterschiede nicht auf plasmatische, sondern auf kerngenetische Einflüsse zurückzuführen versuchen würde, ergeben sich die beiden Denkmöglichkeiten, daß sie entweder polygen bedingt seien oder auf ganz wenigen Hauptgenen beruhen. Da in unserem Material die ganz überwiegende Mehrzahl der Gene von *S. tuberosum* stammen, sind polygen bedingte Unterschiede wenig wahrscheinlich, denn es ist nicht einzusehen, daß man durch die Aufteilung des Materials nach Plasmaursprung gleichzeitig eine Sortierung nach Polygenen erreicht haben sollte. Andererseits gibt die Art der Variation innerhalb der Plasmagruppen keine Anhaltspunkte für die Vermutung, daß die Gruppendifferenzen durch einzelne der relativ wenigen aus den Wildarten eingekreuzten Gene herrühren könnten. Familien mit *Demissum*- und *Stoloniferum*-Plasma verhalten sich in Kombination mit beiden Pollinatoren gleich. Familien mit *Tuberosum*-Plasma tendieren demgegenüber in der Kombination mit .1 zur Steigerung des Samenansatzes pro Beere und ferner dazu, stark erhöhte Haploidraten sowohl pro 100 Beeren als auch pro 100 Sämlinge zu bringen. In den Kombinationen mit .22 drückt aber dessen Letalgen die *Tuberosum*-Plasma-Familien auf das gleiche Niveau wie die *Demissum*- und *Stoloniferum*-Familien. Die *Tuberosum*-Familien waren weniger homogen als die *Demissum*- und *Stoloniferum*-Familien. In der Tabelle 8 sind deshalb einmal alle 9 in Frage kommenden Familien und darunter nur 8 Familien unter Ausschluß einer Familie mit besonders extremen Werten angeführt. Ob die größere Variabilität der *Tuberosum*-Familien auf Plasmavariationen beruht, bleibt offen. Umgekehrt wie das *Tuberosum*-Plasma verhält sich dagegen das hier benutzte *Andigena*-Plasma, das in der Kombination mit .1 die niedrigste Haploidrate zeigt, und zwar ohne eine erhöhte Produktion an Samen insgesamt oder an Bastardsamen pro Beere. Abweichend von den drei erstgenannten Plasmagruppen reagieren dagegen das *Andigena*- und das *Spegazzinii*-Plasma in Kombination mit .22, dessen Letalwirkung sich hier weniger stark durchsetzt, sowohl gegen haploiden als auch gegen Bastardsamen, weshalb die Haploidraten pro 100 Beeren steigen.

Es sind ein paar Fälle von Plasmaeinflüssen auf die Haploidproduktion bekannt. KIHARA und TSUNEWAKI (1962) fanden bei *Triticum aestivum* v. *erythrospermum* und bei *Triticale* eine sehr signifikante Zunahme der Haploidrate, wenn der Kern sich nicht im eigenen Plasma befand, sondern durch Substitutionskreuzungen in das

Plasma von *Aegilops caudata* eingelagert wurde. MAZOTI und MUHLENBERG (1958) beobachteten beim Mais ebenfalls eine deutliche Steigerung der Haploidrate, wenn der Mais kern sich nicht in eigenem, sondern in Teosinte-Plasma befand.

Man könnte als Erklärung der Wirkung des Plasmas auf die Haploidrate an die Möglichkeit denken, daß die Fähigkeit des haploiden Eikerns zur parthenogenetischen Entwicklung durch das Plasma unmittelbar gefördert wird. Jedoch könnte vieles dafür sprechen, daß die Wirkung eher dadurch entsteht, daß der Pollinatoreffekt durch das abweichende Plasma verstärkt wird, weil die Unverträglichkeit zwischen Pollinator und Haploidmutter auf diese Weise erhöht wird.

GRUN und AUBERTIN (1965), GRUN, AUBERTIN und RADLOW (1962) haben innerhalb der 24chromosomigen *Solanum*-Arten der Sect. *Tuberosum* vier Fälle von Plasmodifferenzen und das Auftreten von Genen untersucht, die in bestimmten fremden Cytoplasmen Pollensterilität bewirken. Sie sind auf Grund ihrer Versuche der Ansicht, daß Plasmone, die gegen plasmasensible Gene resistent sind, das Ursprüngliche seien und daß die sensiblen Gene und die entsprechenden darauf reagierenden Plasmone an geographisch weit voneinander entfernten Orten gefunden werden.

Die vorhin erwähnten Ergebnisse für die Letalwirkung von *S. phureja* .22 in verschiedenem Plasma könnte man in die gleiche Vorstellung hinein-fügen. Das *Andigena*- und das *Spegazzinii*-Plasma aus den südamerikanischen Anden reagieren weniger sensibel für das Letalgen von .22 (Gen *El*) aus derselben Region als das Plasma der beiden in Mexico beheimateten Arten *S. demissum* und *S. stoloniferum* und als das in Kultursorten außerhalb Südamerikas differenzierte *S. tuberosum*-Plasma. Solche Unterschiede gegen das gleiche plasmasensible Gen fanden GRUN und AUBERTIN (1965) in dem Verbreitungsgebiet von *S. chacoense*, wo zwei [*In**]-Plasmone aus verschiedenen Gegenden Argentinien unterschiedlich empfindlich gegen dominante *In*-Gene aus anderen Arten reagierten, darunter auch das *In*-Gen aus einer weit nördlicher (in Columbien) vorkommenden *S. phureja*-Herkunft, P.I. 225 682 (wozu ebenfalls .1 und .22 gehören).

Als weiteres Argument für die Realität der oben dargelegten plasmatischen Unterschiede zitieren wir einige Ergebnisse aus einer noch unveröffentlichten Untersuchung über Plastidenzahlen. Aus 1648 Rohhaploiden wurden die Plastidenzahlen in den Schließzellenpaaren nach dem Plasma-Ursprung analysiert. Die Durchschnittszahlen für die 5 Gruppen waren:

<i>Demissum</i> -Plasma	12,196 \pm 0,024
<i>Stoloniferum</i> -Plasma	12,130 \pm 0,037
<i>Tuberosum</i> -Plasma	12,392 \pm 0,040
<i>Andigena</i> -Plasma	12,068 \pm 0,087
<i>Spegazzinii</i> -Plasma	13,433 \pm 0,092.

Die beiden ersten Plasmagruppen der mexikanischen Arten unterscheiden sich nicht signifikant (*t*-Test: $P > 0,14$). Das *Tuberosum*-Plasma liegt (im *t*-Test mit *P* weit unter 0,001) hochsignifikant höher als *Demissum*-, *Stoloniferum*- und *Andigena*-Plasma und ebenso hochsignifikant unter dem *Spegazzinii*-Plasma mit den höchsten Plastidenzahlen. Das

Andigena-Plasma weist die niedrigsten Zahlen auf, die jedoch gegenüber den mexikanischen Arten nicht signifikant abweichen (Unterschiede *Andigena*/*Demissum*: $P \leq_{0,15}^{0,10}$ und *Andigena*/*Stoloniferum*: $P \leq_{0,50}^{0,52}$).

Einen Unterschied zwischen einem *S. tuberosum*-Plasma aus nordamerikanischen Handelssorten und einem Plasma von einer *Andigena*-Form fanden ebenfalls HOUGAS und PELOQUIN (1962) und PELOQUIN (mündl. Mitteilung). Kreuzungen von ♀-Haploiden mit *Tuberosum*-Plasma mit ♂-2 x-Wildarten gaben in der F_1 männliche Sterilität, reziproke Kreuzungen oder Kreuzungen von ♀-Haploiden mit *Andigena*-Plasma dagegen nicht.

5. Samengröße, Ploidiestufe und Vitalität

Den Unterschied in der Samengröße zwischen haploiden Samen aus haploiden Eltern und normalen diploiden Samen aus Kartoffelzuchtstämmen veranschaulicht die Tabelle 9. Sowohl die 24chromosomigen als auch die 48chromosomigen Samenproben variieren beträchtlich. Der Unterschied bei den beiden letztgenannten Samenfamilien läßt an eine Inzuchtdepression denken, aber für solche Schlüsse sind mehrere Proben erforderlich. Zum Vergleich ist in der Tabelle eine für die Haploidgewinnung benutzte Samenfamilie (Zuchtstamm \times *S. phureja* .22) aufgeführt, die also vorwiegend aus 4 x-Bastarden (*Tuberosum* \times *Phureja*) und einigen wenigen Samen mit parthenogenetisch haploiden Embryonen, von 6 x-Endosperm ernährt und in 4 x-Testa eingeschlossen, besteht. 225 der Samen wurden, nach dem Produkt Länge mal Breite in 6 Größenklassen eingeteilt, zur Keimung ausgelegt und für Haploide selektiert. Vergleichsweise wurde ein ebenso großer Samenposten einer (Haploid \times Haploid) \times (Haploid \times Haploid)-

Kreuzung in fünf Größenklassen aufgeteilt. Die Ergebnisse bringt die Tabelle 10.

Obwohl in der *S. tuberosum* \times *phureja*-Kreuzung alle Samengruppen eine gute Samenkeimung zeigen, ist der Prozentsatz überlebender Jungpflanzen auf fallend klein. Der Anteil von Haploiden ist in der niedrigsten Größenklasse 100% und sinkt mit zunehmender Samengröße fast gleichmäßig auf wenige Prozent bei den großen Samen herab. Ein Maß für die Vitalität der aus den verschiedenen Klassen hervorgegangenen Haploiden bringt die in der letzten Spalte angeführte Überlebensrate der Jungpflanzen¹ nach einem Jahr, nachdem die Pflanzen durch den Engpaß der Knollenbildung gegangen sind. Es ist charakteristisch, daß nur die drei mittleren Klassen, deren Pflanzen visuell auch am wüchsigsten aussahen, Überlebende brachten, während die aus extrem kleinen oder extrem großen Samen hervorgegangenen Haploiden versagt haben. Demgegenüber zeigt sich bei der Haploid-Kreuzung sowohl in der Periode von der Samenkeimung bis zur Jungpflanze als auch von der Jungpflanze bis zum knollenvermehrten Klon ein stetiger Vitalitätsanstieg von der kleinsamigen Klasse bis zu der Klasse mit den größten Samen.

Bei den samenvermehrten Haploiden sind die Embryonen um so vitaler, je größer die Samen sind; aber die Größe dieser Samen scheint eher ein Symptom als die Ursache für ihre bessere Vitalität zu sein. Anders die parthenogenetisch entstandenen Rohhaploiden mit ihrem plötzlich der Pufferung des 4 x-Status beraubten unausgeglichene 2 x-Genom, das sich zudem noch in Wechselwirkung mit einem aus 4 x-*tuberosum* + 2 x-*phureja* zusammengesetzten, ebenfalls unausgeglichene Endosperm entwickeln muß. Sie sind in den mittleren Größenklassen am vitalsten, wo vermutlich die Endo-

Tabelle 9. Samengröße bei haploiden und normalen Kartoffelzuchtstämmen.

Herkunft der Samen	Zahl	Länge (x)	Breite (y)	Regression $b_{y/x}$	Korrelation r
<i>S. tuberosum</i> normal: 59.703/20 \times 54.4099/6	50	2039 \pm 28	1508 \pm 25	0,41	0,67
<i>S. tuberosum</i> Inzucht: 49.531/7 \times s	50	1874 \pm 25	1325 \pm 18	0,36	0,49
<i>S. tuberosum</i> Haploid F_2 : h 64.120	50	1588 \pm 27	1088 \pm 23	0,34	0,39
<i>S. tuberosum</i> Haploid : h 64.111	50	1280 \pm 25	825 \pm 15	0,33	0,54
<i>S. tuberosum</i> \times <i>S. phureja</i> .22: 65.807	225	2222 \pm 26	1446 \pm 16	0,44	0,68

Tabelle 10. Vergleich einer Samenpopulation von Rohhaploiden + Bastarden und von samenvermehrten Haploiden hinsichtlich Samengröße und Vitalität.

Samenfamilie	Größenklasse	$x \cdot y$ in $10^6 \mu^2$	Samenzahl	Klassendurchschnitt		Samenkeimung		Überlebende Jungpflanzen		Haploide		Überlebende Haploide nach einer Knollenvermehrung	
				Länge μ	Breite μ	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
65.807 <i>S. tub.</i> \times <i>phureja</i> (Bastarde und <i>S. tub.</i> - Haploide)	I	<1,3	12	1137 \pm 39	705 \pm 34	12	100	2	16,7	2	100	0	0
	II	1,3 — 2,84	43	1886 \pm 26	1273 \pm 26	42	97,7	20	47,6	13	65,0	9	69,2
	III	2,85 — 3,35	53	2187 \pm 26	1432 \pm 16	50	94,3	43	86,0	18	41,9	14	77,8
	IV	3,36 — 3,87	57	2361 \pm 22	1530 \pm 14	57	100	47	82,5	12	25,5	7	58,3
	V	3,88 — 4,15	27	2507 \pm 25	1613 \pm 19	25	92,6	22	88,0	1	4,5	0	0
	VI	>4,15	33	2627 \pm 22	1691 \pm 15	29	87,9	24	82,7	3	12,5	0	0
Insgesamt			225	2222 \pm 26	1446 \pm 16	215	95,6	158	73,5	49	31,0	30	61,2
h65.120 (Ha \times Ha) \times (Ha \times Ha)	I	<1,3	29	1337 \pm 29	835 \pm 17	24	82,8	12	50,0	(alles Haploide)		1	8,3
	II	1,3 — 1,56	59	1495 \pm 14	961 \pm 7	54	91,5	32	59,3			10	31,3
	III	1,57 — 1,81	58	1563 \pm 16	1077 \pm 11	60*	103,4*	43	71,7			14	32,6
	IV	1,82 — 2,07	49	1674 \pm 18	1154 \pm 11	44	89,8	36	81,8			15	41,7
	V	>2,07	30	1801 \pm 24	1292 \pm 18	30	100,0	25	83,3			11	44,0
Insgesamt			225	1573 \pm 12	1063 \pm 11	212	94,2	148	69,8			51	34,5

* Samenkeimung über 100% auf Grund von Zwillingssamen.

spermentwicklung weder zu stark über den jungen Embryo dominiert, noch für seine Förderung zu ineffizient ist.

6. Aneuploide Haploide (Trisome)

Unter den 1681 Haploiden der Jahrgänge 1961 bis 64 waren 74 (= 4,7%) aneuploid. Die Ausgangsklone für die Haploidproduktion waren nicht durchweg euploid. Unter 104 effektiven Mutterklonen konnten die Chromosomen von 20 Müttern nicht gezählt werden, weil sie frühzeitig aus der allgemeinen Züchtungsarbeit herausgezogen wurden. Unter den restlichen 84 Zuchtstämmen hatten 71 (84,5%) $2n = 48$, zehn (11,9%) $2n = 49$ und drei (3,6%) je 50, 51 und 59 Chromosomen. Wir fanden auch bei weiteren Zählungen in Zuchtstämmen bisher keinen Fall von $2n = 47$ oder 46, so wie OKUNO (1951) sie gefunden hat. Bemerkenswert war jedoch, daß Fälle von $2n = 49$ unter Kreuzungsnachkommen von 48chromosomigen Eltern gefunden wurden.

In den genauer untersuchten Jahrgängen 1961–64 brachten Mütter mit verschiedenen Chromosomenzahlen folgende haploide und aneuploide Nachkommen:

62 Haploidmütter mit $2n = 48$:	1291 Haploide,
	davon 52 = 4,0% Aneuploide
10 Haploidmütter mit $2n = 49$:	184 Haploide,
	davon 6 = 3,3% Aneuploide
1 Haploidmutter mit $2n = 50$:	13 Haploide,
	davon 1 = 7,7% Aneuploide
1 Haploidmutter mit $2n = 51$:	17 Haploide,
	davon 5 = 27,4% Aneuploide
1 Haploidmutter mit $2n = 59$:	1 Haploide,
	davon 0 Aneuploide.

Die 49chromosomigen Mütter zeigen demnach im Durchschnitt keine höhere Neigung dazu, lebensfähige Trisome zu erzeugen als die 48chromosomigen. Der 51chromosomige Zuchtklon erbrachte dagegen einen sehr hohen Anteil an Haploiden mit überzähligen Chromosomen, davon 3 mit 25, 1 mit 26 und 1 mit 27 Chromosomen. Demgegenüber ist es erwähnenswert, daß aus einer 59chromosomigen Mutter eine Euhaploide hervorgegangen ist.

Unter den 48chromosomigen Müttern gibt es charakteristische Unterschiede. Beispielsweise erbrachte MPI 49.531/7, dem allgemeinen Durchschnitt entsprechend, unter 209 Haploiden 9 (= 4,3%) Trisome, wogegen MPI 58.31/107 mit 9 (= 9,4%) Trisomen unter 96 Haploiden eine signifikant höhere Neigung zeigte, Aneuploide zu geben.

Auch Inzuchtwirkungen können bei der Neigung zur Trisomenproduktion eine Rolle spielen. Die in unserer Untersuchung benutzten 11 Inzuchtklone verschiedener Herkunft von S_1 bis zu S_5 (S_5 bedeutet Selbstungen in fünf aufeinanderfolgenden Generationen) gaben zusammen unter 141 Haploiden 12 (= 8,5%) Trisome. Dieser Wert liegt signifikant höher als der Durchschnittsbetrag der 48chromosomigen Mütter. Jedoch gilt diese Durchschnittstendenz keineswegs generell für alle Inzuchtlinien. Gerade die drei Klone, die aus fünfmaliger Selbstung hervorgegangen sind, MPI Nr. 57.2116/5, 57.2116/6 und 57.2220/24, und die somit vermutlich auf Inzuchttoleranz und gute Selbstfertilität selektiert worden sind, gaben unter 64 Haploiden keine einzige Trisome.

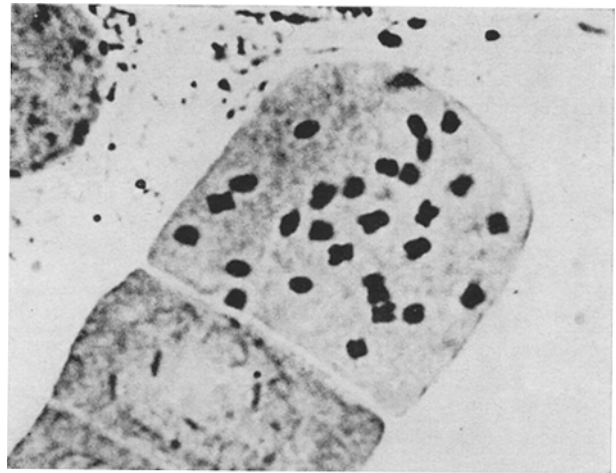


Abb. 1. Metaphase einer 26chromosomigen Trisomen, H 61.448/2, aus der Inzuchtlinie MPI 56.922/10. 1600x.

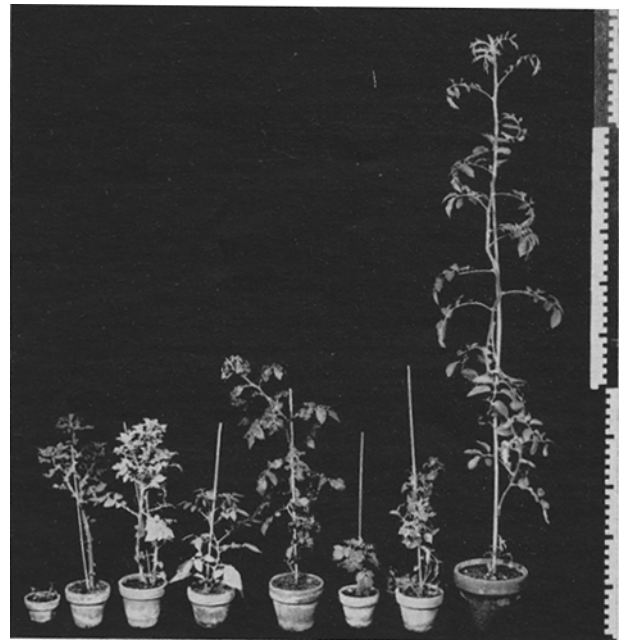


Abb. 2. Eine 26chromosomige (ganz links) und sieben 25chromosomige Trisome.

Eine außerordentlich starke Neigung, Trisome zu bilden, zeigten die Inzuchtlinien MPI 56.922/10 (eine S_3) — neben einer Euhaploiden waren 2 Trisome (mit 25 bzw. mit 26 Chromosomen, vgl. Abb. 1) vorhanden — und die S_3 -Linie MPI 57.2109/6, die ausschließlich zwei 26chromosomige Pflanzen lieferte.

Unter 74 aneuploiden Haploiden war die Mehrzahl, 64, einfache Trisome mit $2n = 25$, 9 hatten $2n = 26$ und eine $2n = 27$. Die meisten dieser Pflanzen sind weit stärker gestört als normale Rohhaploide (Abb. 2) und zeigen hohe Mortalität: unter den 25chromosomigen überlebte gut die Hälfte (53%) die Knollenvermehrung, unter den 9 26chromosomigen überlebte nur 1; die 27chromosomige war nicht lebensfähig.

Die Trisomen zeigen oft morphologisch ausgeprägte Merkmale, wie starke Behaarung (Abb. 3) oder besondere Blattform (Abb. 4) usw. Ihre Eingruppierung in morphologische Trisomentypen erscheint uns auf Grund der allgemein stark gestörten Konstitution der parthenogenetisch entstandenen Formen nicht



Abb. 3. Eine Trisome, H 63.705/13, mit sehr starker Behaarung.

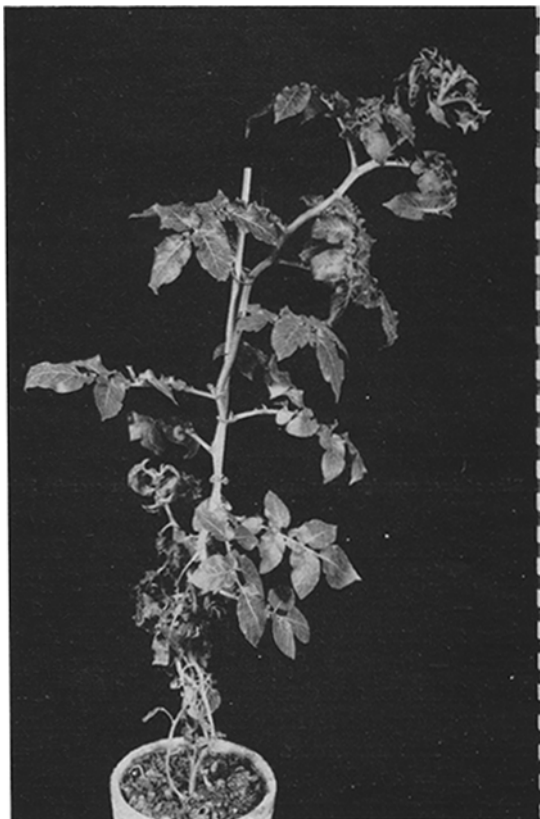


Abb. 4. Eine Trisome, H 63.701/5, mit charakteristisch gewelltem Blatt.

sehr aussichtsreich. Sie wird vermutlich einfacher vorzunehmen sein anhand von Trisomen, die man durch Kombination von 36chromosomigen mit samenvermehrten Haploiden gewinnt.

7. Somatische Reduktion und Endomitose in Wurzeln von Haploiden

Bei den Wurzelspitzenzählungen wurden bei drei Haploiden aus verschiedenen Familien weniger als

24 Chromosomen gefunden (in den Tabellen nicht aufgeführt).

Eine dieser Pflanzen starb kurz vor und eine andere kurz nach der Chromosomenzählung ab. Beide zeigten in mehreren Metaphaseplatten des Präparats einwandfrei $2n = 14$ und keine Platten mit $2n = 24$. Die Chromosomen fielen durch schwache Färbbarkeit auf (Abb. 5). In der dritten Pflanze, die am Leben blieb, wurden in mehreren Metaphaseplatten einer Wurzelspitze 12 etwas schwach angefärbte Chromosomen gezählt. Erneute Fixierung weiterer Seitenwurzeln dieser Pflanze ergab unter neun Wurzeln sechs mit $2n = 24$ und drei mit $2n = 12$. Die Plattendenzählung der Schließzellen zeigte $2n = 24$ an. Aus der Pflanze wurden Stecklinge gezogen; alle zeigten regelmäßig in den Wurzeln $2n = 24$. Es handelt sich offenbar um eine monoploid/haploide ($1x/2x$) Wurzelchimäre. Es bleibt offen, ob es sich um eine Sektorialchimäre oder eine Meriklinalchimäre gehandelt hat.

Die gegenwärtigen Ansichten über die Anzahl der Initialzellschichten und die Anzahl der Initialen pro Schicht in dikotylen Wurzelspitzen sind voller Widersprüche (vgl. z. B. CLOWES 1961, v. GUTTENBERG 1960 und NEWMAN 1965). BRUMFIELD (1943) hatte, um eine cytologische Markierung der Zelldeszendenz zu erreichen, durch Röntgenbestrahlung junger Wurzelspitzen von *Vicia faba* und *Crepis capillaris* Chromosomenaberrationen induziert, die ganz überwiegend als reine Sektorialchimären angeordnet waren mit Sektoren, die $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{3}$ des Wurzelquerschnitts umfaßten, nur in einem oder vielleicht zwei Fällen schien die Anordnung meriklinalchimärisch zu sein. Er möchte daraus folgern, daß die möglicherweise nur aus drei Zellen bestehenden Initialen in nur einer Lage angeordnet sind. Bei solchen Dikotyledonenwurzeln wären nur Sektorialchimären und keine Meriklinal- oder Periklinalchimären möglich. CLOWES (1961) und DAVIDSON (1960, 1965) lehnen auf Grund ihrer Versuche BRUMFIELDS Konzeption ab und sind der Ansicht, daß in der Wurzelspitze eine recht hohe Anzahl Initialen vorhanden ist. Es ist jedoch möglich, daß die Dikotyledonenwurzelspitze, genauso wie ihre Sproßscheitel, aus ganz wenigen Initialen in ganz wenigen Lagen übereinander aufgebaut wird (vgl. NEWMAN 1965). BRUMFIELDS Ergebnisse könnten in Einklang mit dieser Vorstellung gebracht werden, wenn man annehmen würde, daß seine Sektorialchimären nach Bestrahlungsschädigung durch Regeneration aus einer der Initialschichten hervorgegangen sind; nur wenn diese Schädigung in wenigen Fällen zu gering war, sind stattdessen Meriklinalchimären gebildet worden. RICKARD (1952, zit. nach CLOWES 1961) wiederholte BRUMFIELDS Versuch mit *Crepis capillaris* und gewann eine Wurzelchimäre,

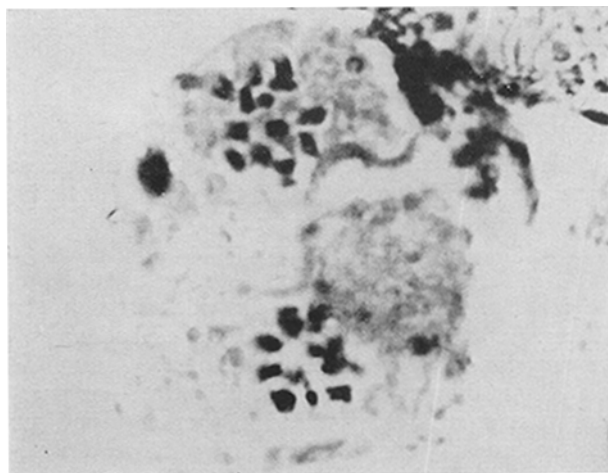


Abb. 5. Somatische Reduktion in Kartoffelwurzeln. $2n = 14$, Färbung schwach. 1600 \times .

die meriklinal gebaut war. Er meinte, daß die Wurzelspitze bei diesem Objekt aus drei Schichten mit je drei Initialen aufgebaut wird.

Der Umstand, daß bei der obenerwähnten Kartoffelwurzelschmäre 3 von 9 Wurzeln 12chromosomig waren, läßt sich gut in die Vorstellung einfügen, daß die Initialschicht, woraus die Wurzelstele entsteht, aus einer ganz geringen Anzahl (z. B. 3) Initialzellen bestehe. Ähnlich hat NAWASCHIN (1933) aus Chromosomenabänderungen, die in einem Drittel der Seitenwurzeln von *Crepis capillaris*-Pflanzen aus überaltertem Saatgut auftraten, geschlossen, daß die Anzahl von Initialen in den Wurzeln nicht sehr groß sein könnte.

Bei *Solanum*-Arten liegt bisher nur eine Angabe von Monoploidie bei einer 24chromosomigen Art vor. GILLES (1955) fand bei Wurzelspitzenzählungen $2n = 12$ in einer Pflanze von *S. polyadenium*, und er betrachtet es als einen Fall von natürlicher Monoploidie. Die Arbeit enthält keine Angaben, woraus man ersehen kann, ob mehrere Wurzelspitzen und ob mehrere oder überhaupt nur vereinzelt eine Metaphaseplatte mit $2n = 12$ beobachtet wurden. Nach seiner Methodik wurden die Wurzelspitzen 4 Stunden in 0,1% Colchicin vorbehandelt. Da viele Angaben vorliegen, wonach Colchicinbehandlung eine somatische Reduktion bewirken kann, halten wir es für wahrscheinlicher, daß GILLES das Ergebnis einer somatischen Reduktion vor sich gehabt hat und daß die betreffende *S. polyadenium*-Pflanze nicht monoploid gewesen ist. Hierauf deutet auch sehr die Angabe von GILLES, daß Sämlingsnachkommen dieser Pflanze wieder $2n = 24$ besaßen.

Unsere Wurzelchmäre und die beiden unvollständig untersuchten Pflanzen mit 14chromosomigen Wurzeln sind Fälle von spontaner somatischer Reduktion, wie sie auch bei anderen Objekten bekannt sind, beispielsweise bei *Gossypium hirsutum* (BROWN 1947), *Rhoeo* (HUSKINS und CHOUINARD 1950) und in weiteren bei HUSKINS und seinen Mitarbeitern angeführten Fällen.

Weit häufiger als somatische Reduktion fanden wir in dem Wurzelspitzenmeristem von Haploiden Mitosen von vorher endomitotisch verdoppelten Zellen, gelegentlich auch mit Diplochromosomen. Solche Diplochromosomen fanden FENZL und TSCHERMAK-WOESS (1954) „höchstwahrscheinlich auch bei *S. tuberosum*“. Auch brückenartige Verklebungen von Chromosomen in der Anaphase wurden von uns beobachtet.

Man gewinnt den Eindruck, daß die beiden Phänomene, die somatische Reduktion und die Endomitose im Wurzelmeristem, nur verschiedenartige Auswirkungen von einem gestörten Korrelationsmechanismus zwischen der Chromosomen- und der Zellteilung sind, die vermutlich durch den Übergang von der diploiden zu der haploiden Stufe ausgelöst werden.

Allen, die bei den Untersuchungen mitgeholfen haben, vor allem Frau H. SICKERT, danke ich herzlich für die wertvolle Mitarbeit.

Zusammenfassung

Aus 104 Kartoffelzuchtklonen, die Gene von Wildarten besitzen, wurden 1978 primäre Haploide gewonnen (Tab. 1). Eine Vorselektion der Haploiden durch Plastidenzählung in den Schließzellenpaaren war sehr effektiv.

Jahrgangseinflüsse außerhalb des Zeitraums der Befruchtung üben einen Einfluß auf die Haploidrate aus (Tab. 3).

Spätkeimende Samen zeigen eine doppelt so hohe Haploidrate wie normalkeimende Samen (Tab. 4).

Der Zusammenhang zwischen Samengröße und Vitalität der Haploiden wurde teils in Samen, die zur Extraktion von primären Haploiden dienen, und teils in Samen aus sekundären Haploiden untersucht. Bei primären Haploiden gaben mittlere Samengrößen die vitalsten Pflanzen, bei sekundären Haploiden dagegen die größeren Samen (Tab. 10).

Der Prozentsatz primärer Haploider nimmt mit steigender Samengröße ab.

Die beiden Pollinatoren *S. phureja* P.I. 225 682.1 und .22 erbrachten im Gesamtdurchschnitt etwa 42 bzw. 27 Haploide pro 100 Beeren (Tab. 3).

Im Vergleich mit dem Pollinator .1 bringt .22 beim Samenansatz eine viel größere Letalwirkung mit. Der relative Samenansatz pro Beere ist auf Grund einer Letalität in einem späten Embryostadium zehnmal so klein (Tab. 5).

Der relative Anteil von Haploiden bzw. von 3 x-Bastarden unter den Samen ist bei .22 achtmal größer bzw. dreimal größer als bei .1 (Tab. 5).

Trotz Homozygotie für das Anthocyanmarkierungsgen *P* liefert .22 vereinzelt 4 x- und 3 x-Pflanzen mit grünem Hypokotyl. Als Erklärung wird die Hypothese aufgestellt, daß .22 für das Anthocyangrundgen *I* heterozygot sei und daß das Allel *i* mit einem plasmasensiblen Letalgen *El* gekoppelt sei. Formel der Kreuzung der grünen Haploidmutter mit

.22 z. B.: $[El^s] \frac{p}{el} \frac{p}{el} \frac{p}{el} \frac{p}{el} \times [el^r] \frac{I}{el} \frac{I}{el}$

Durch crossing-over zwischen *i* und *el* entstehen lebensfähige 3 x- und 4 x-Bastarde mit grünem Hypokotyl.

Die Annahme des Letalgens *El* spricht gegen eine Haploidieauslösung durch „unreduzierten“ Pollen.

Es wurden keine Mutterklone gefunden, die zur Haploidieerzeugung unfähig waren.

Verschiedene Mutterklone zeigen Unterschiede hinsichtlich ihrer Haploidrate pro 100 Beeren (Tab. 7). Die Ursache des mütterlichen Einflusses auf die Haploidrate wird diskutiert (S. 127).

Das Anthocyanogen *P* zeigt in der haploiden Nachkommenschaft einer triplex (*PPPp*)-Mutter eine überwiegende Chromatidenspaltung im Gegensatz zu Literaturangaben über reine Chromosomenspaltung (S. 128).

Das Plasma (*Demissum*-, *Stoloniferum*-, *Tuberosum*-, „*Andigena*“- und *Spegazzinii*-Plasma), in dem das Genom der Haploidmütter eingelagert ist, beeinflusst die Höhe der Haploidrate pro 100 Beeren. Der Plasmaeinfluß ist je nach Pollinator verschieden (Tab. 8). Das „*Andigena*“- und das *Spegazzinii*-Plasma reagieren weniger sensibel gegenüber der Letalwirkung von .22 als die übrigen Plasma-Typen.

Die Plastidenzahlen in den Schließzellen von Haploiden zeigten ebenfalls charakteristische Unterschiede je nach dem Ursprung des mütterlichen Plasmas. Auch in diesem Fall reagierten die Plasmen von *Tuberosum*- und *Andigena*-Formen unterschiedlich (S. 129).

Unter 1681 primären Haploiden wurden 64 mit $2n = 25$, 9 mit $2n = 26$ und 1 mit $2n = 27$ Chromosomen gefunden.

Der Trisomenanteil in Haploiden aus 49chromosomigen Müttern war durchschnittlich nicht von dem

der 48chromosomigen verschieden. Die 48chromosomigen Mütter variierten hinsichtlich ihrer Neigung, Trisome zu produzieren.

Inzucht der Mutterklone fördert zwar generell die Neigung zur Trisomenbildung. Die Variation der einzelnen Inzuchtlinien war jedoch sehr groß. Einige inzuchtstolerante Linien gaben keine Trisomen.

Es wurden 3 Fälle von somatischer Reduktion ($2n = 14$, $2n = 14$ und $2n = 12$), die ganze Seitenwurzeln betrafen, gefunden. In dem einen Fall lag eine 12–24chromosomige Wurzelchimäre vor.

Die Beispiele von somatischer Reduktion und die häufigen Fälle von endomitotischen Verdopplungen (u. a. mit Diplochromosomen) im Wurzelspitzenmeristem zeugen von einer Störung des Korrelationsmechanismus zwischen Chromosomen- und Zellvermehrung, die vermutlich durch den Übergang von der diploiden zur haploiden Stufe ausgelöst wurde.

Literatur

1. ASSEJEW, T., and N. NIKOLAJEWA: (Genetic nature of the colouring of potato tubers, sprouts and flowers.) Works Potato Res. Inst. Moskow 9, 107 pp. (1935).
2. BENDER, K.: Über die Erzeugung und Entstehung dihaploider Pflanzen bei *Solanum tuberosum*. Z. Pflanzenzücht. 50, 141–166 (1963).
3. BROWN, M.: A case of spontaneous reduction of chromosome number in somatic tissue of cotton. Amer. J. Bot. 34, 384–388 (1947).
4. BRUMFIELD, R. T.: Cell-lineage studies in root meristems by means of chromosome rearrangements induced by X-rays. Amer. J. Bot. 30, 101–110 (1943).
5. CLOWES, F. A. L.: Apical meristems. Botanical Monographs No. 2, VIII + 217 pp. Oxford: 1961.
6. DAVIDSON, D.: Meristem initial cells in irradiated roots of *Vicia faba*. Ann. Bot. N. S. 24, 287–295 (1960).
7. DAVIDSON, D.: Cytological chimaeras in roots of *Vicia faba*. Bot. Gazette 126, 149–154 (1965).
8. DODDS, K. S., and D. H. LONG: The inheritance of colour in diploid potatoes. II. A three faktor linkage group. J. Genet. 54, 27–41 (1956).
9. FENZL, E., und E. TSCHERMAK-WOESS: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. Österr. Bot. Z. 101, 140–164 (1954).
10. GABERT, A. C.: Factors influencing the frequency of haploids in the common potato (*Solanum tuberosum* L.). Thesis, Univ. Wisconsin (1963).
11. GILLES, A.: Recherches cytogénétiques sur les *Solanum*, Sect. *Tuberarium*. I. Nombres chromosomiques et associations méiotiques. La Cellule 57, 7–31 (1955).
12. GRUN, P., and M. AUBERTIN: Evolutionary pathways of cytoplasmic male sterility in *Solanum*. Genetics 51, 399–409 (1965).
13. GRUN, P., M. AUBERTIN and A. RADLOW: Multiple differentiation of plasmons of diploid species of *Solanum*. Ibid. 47, 1321–1333 (1962).
14. v. GUTTENBERG, H.: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. In: Handb. der Pflanzenanatomie VIII, 3. Berlin: 1960.
15. HOU GAS, R. W., and S. J. PELOQUIN: Exploitation of *Solanum* germ plasm. pp. 21–24 in: D. S. CORRELL, The potato and its wild relatives. Section *Tuberarium* of the genus *Solanum*. Texas Res. Found-Contrib. 4: XX + 606 pp. Texas: Renner 1962.
16. HOU GAS, R. W., S. J. PELOQUIN, and A. C. GABERT: Effect of seed-parent and pollinator on frequency of haploids in *Solanum tuberosum*. Crop Sci. 4, 593–595 (1964).
17. HUSKINS, C. L., and L. CHOURNARD: Somatic reduction. Diploid and triploid roots and a diploid shoot from a tetraploid *Rhoeo*. (Abstr.) Genetics 35, 115 (1950).
18. JACUBIEC, J.: Wytwarzanie form haploidalnych *Solanum tuberosum*. Hodowla Roślin Aklimatyz. Nasiennictwo 8, 489–530 (1964).
19. JÖRGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. J. Genet. 19, 133–211 (1928).
20. KIHARA, H., and K. TSUNEWAKI: Use of alien cytoplasm as a new method of producing haploids. Japan. J. Genetics 37, 310–313 (1962).
21. LUNDEN, A. P.: Arvelighetsundersökningar i potet. Meldinger fra Norges Landbruksforskole 17, 1–156 (1937).
22. MAZOTI, L. B., y C. E. MUHLENBERG: Haploides naturales en maiz. Rev. Argentina Agron. 25, 171–178 (1958) — (Ref.: Biol. Abstr. 35: 12 176, 1960).
23. NAWASCHIN, M.: Altern der Samen als Ursache von Chromosomenmutationen. Planta 20, 233–243 (1933).
24. NEWMAN, I. V.: Pattern in the meristems of vascular plants. III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. J. Linnean Soc. Bot. 59, 185–214 (1965).
25. OKUNO, S.: Cytological studies on potatoes, with some remarks on genetical experiments. Part I. Jap. J. Genetics 26, 79–103 (1951) — (Ref.: Plant Breed. Abstr. 24, 415, 1954).
26. PELOQUIN, S. J., and R. W. HOU GAS: Decapitation and genetic markers as related to haploidy in *Solanum tuberosum*. Europ. Potato J. 2, 176–183 (1959).
27. RICKARD, W. H.: X-ray induced chromosomal aberrations and root histogenesis in *Crepis capillaris*. M. A. Thesis. Univ. Colorado (1952).
28. SATINA, S.: Sporophytes and gametophytes. In: A. F. BLAKESLEE: The genus *Datura*, pp. 168–180. New York: 1959.
29. v. WANGENHEIM, K. H., S. J. PELOQUIN and R. W. HOU GAS: Embryological investigations on the formation of haploids in the potato (*Solanum tuberosum*). Z. Vererbungslehre 91, 391–399 (1960).
30. WÖHRMANN, K.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Dihaploidenrate bei *Solanum tuberosum* L. Z. Pflanzenzücht. 52, 1–7 (1964).

Beiträge zur Züchtungsforschung beim Apfel

X. Ergebnisse bei der Züchtung von Apfelsorten mit spätem Laubaustrieb und Blühbeginn

HEINZ MURAWSKI

Institut für Acker- und Pflanzenbau Müncheberg (Mark)
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Contributions to research on apple breeding

X. Results from the breeding of apple varieties with late leaf bud expansion and flowering

Summary. The following results were obtained from breeding apple varieties with delayed leaf bud expansion and flowering:

1. There is a closely correlation between leafing out and flowering. The coefficient of regression was $b = 0.42$. Earlier observations about the relationship between time of leaf bud expansion and flowering could be confirmed.

2. If one of the parents of a progeny was later in leafing out it was possible by one time elimination of all seedlings bursting into leaf early to delay the leaf break of the rest

of the population by about 14 days over comparable varieties. The selection might be done in the second year of growth.

3. The results of segregation of leaf bud expansion show, that delayed leaf break is polygenic and that this character is prevalent. The character of delayed leaf bud expansion frequently segregated transgressively.

A. Einleitung

Auf die Bedeutung spätblühender Apfelsorten für die Sicherung des Ertrages ist in der Obstbauliteratur