

Die Plastidenzahl als Merkmal bei der Kartoffel

NIELS O. FRANDSEN

Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

The Plastid Number as a Character in Potatoes

Summary. The average number of plastids in ten pairs of guard cells is a very useful aid for screening haploids among tetraploid plants from *S. tuberosum* × *S. phureja*.

In individual seedlings the stomatal plastid number decreases from the cotyledons to the first leaves. From the lower to the upper part of stems there exists a decreasing gradient for plastid number and an increasing gradient for the number of stomata per leaf area unit, whereas the stomatal length does not show a consistent trend.

In the stomata, plastid number and stomatal length are positively correlated.

Mean numbers of plastids in guard cells increase by a factor below 2 (1.8 – 1.9) after each doubling of the chromosome number.

The stomatal plastid numbers of 48-chromosome breeding lines and of their haploid progenies show a clear positive correlation. The mean plastid numbers in various haploid families from different mother plants display significant differences.

The origin of the 'cytoplasm' (plasmone + plastome) from *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. tuberosum*, *andigena* forms of *S. tuberosum* or *S. spegazzinii* in which the genome of the haploid is incorporated definitely influences the number of plastids in the guard cells.

The stomatal numbers of plastids in 72 trisomic haploids show no significant deviation from the normal distribution of plastid numbers in haploids.

Plastid number and stomatal length show a positive correlation in a population of 48 haploid lines and also in the same lines after doubling and quadrupling the chromosome number, the coefficient of regression decreasing with increasing ploidy level. In the above mentioned material there exists a strong positive correlation between the haploid and the corresponding homodiploid plants concerning stomatal length and the number of plastids.

A comparison of the correlation stomatal length/plastid number at the 24-, 48- and 96-chromosome levels in three different genotypes reveals that some individuals are more sensitive to a rise in ploidy level than others and that the stomatal plastid number is a more reliable indicator of ploidy level than the stomatal length.

We found some scattered polysomatic doubled stomata in leaf epidermissystems, stolons and tuber primordia of potatoes from various ploidy levels. The stomata at the border of the lamina are regularly endomitotically doubled, regardless of the original ploidy level.

The hypothesis of a specific basic number of plastids for a given species, multiples of which should give origin to tissue-specific numbers, is criticized.

High plastid numbers were negatively correlated with vitality.

As both the plastid number and the direction of the phyllotactic leaf spiral show some correlation with vitality in potatoes the possible correlation between plastid number in haploids and the direction of their original phyllotactic spiral was tried. The two groups with low and normal stomatal plastid numbers displayed almost equal distribution between left- and right-directed spirals; in the category with high plastid numbers, however, this relation was significantly displaced in favor of right spirals. It is tentatively proposed that both vitality and the direction of the phyllotactic spiral are governed by a common hormonal principle (possibly auxins) which also influences the number of plastids.

Einleitung

Gleichzeitig mit seiner Einführung des Begriffes Polyplloidie berichtete WINKLER (1916), daß Gigas-Formen von *Solanum nigrum* sowohl verdoppelte Chromosomenzahlen als auch eine Erhöhung der Anzahl Plastiden (und eine Zunahme ihrer Größe) im Mesophyll aufwiesen. Er verwies auf die früheren Befunde von GERASSIMOW (1902), daß *Spirogyra*-Zellen mit zwei normalen oder einem vergrößerten Kern 12–13 Chloroplasten besitzen, während Zellen mit einem normalen Kern etwa 8 Chloroplasten enthalten. Es dauerte jedoch noch lange, bis ein genauerer gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen Ploidiestufe und Plastidenzahl erkannt wurde. REESE (1950) untersuchte die Wirkung des Colchicins an verschiedenen Pflanzen, u. a. auf Plastidenzahl und Zellvolumen von *Petroselinum crispum*, und meinte (p. 321): „Die Annahme einer Korrelation zwischen Zellvolumen und Plastidenzahl voraussetzend..., halte ich es für berechtigt..., aus der Anzahl der Chloroplasten indirekt Rückschlüsse auf den Ploidiegrad der Zelle zu ziehen“. Bald danach zeigten MOCHIZUKI und SUEOKA (1955) erstmals, daß die

Plastidenzahlen der Schließzellen von Zuckerrüben sehr praktisch als Indikator für die Ploidiestufe benutzt werden können. Seitdem sind Plastidenzählungen an Stomata bei verschiedenen Pflanzen für diesen Zweck verwendet worden, auch mehrfach bei *Solanum tuberosum*, wie zuerst v. WANGENHEIM (1962) erwähnt.

Im folgenden sollen einige Zahlenunterlagen für den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Plastidenzahl gebracht werden. Ferner wird die intraindividuelle Variation der Plastidenzahlen, ihre Korrelation zur Stomalänge, ihre Beeinflussung durch mütterlichen Genotypus, durch Plasmarsprung und durch Aneuploidie untersucht. Endlich wird Endopolyploidie in Schließzellen nachgewiesen und ein Zusammenhang zwischen der Plastidenzahl und der Vitalität geprüft.

A. Methodische Bemerkungen

Es wurde Kartoffelzuchtmaterial verschiedener Ploidiestufen für die Untersuchung benutzt. Wenn im Text nicht anders vermerkt, beruhen die Plastidenangaben auf Durchschnittszahlen von zehn Schließ-

zellenpaaren (20 Zellen) an Epidermisstreifen, die mittels Rasierklinge und Pinzette von der Blattunterseite der betreffenden Pflanze abgelöst werden. Die Präparate wurden in Wasser untersucht. Eine Anfärbung durch Jod-Kaliumjodid oder Silbernitrat ist im allgemeinen bei der Kartoffel nicht notwendig. In der vorliegenden Arbeit verwenden wir die Bezeichnungen Spaltöffnungen oder Stomata im Sinne von Schließzellenpaaren. Wenn eine anderslautende Erklärung fehlt, bedeutet Plastidenzahl (Schließzellenplastidenzahl) immer die durchschnittliche Chloroplastenzahl aus Schließzellenpaaren. Unter Stomalänge wird nicht die Länge des Spaltes, sondern die des Schließzellenapparates verstanden. Für Gewebe mit 24, 48 und 96 Chromosomen benutzen wir die Abkürzungen H (haploid), D (diploid) und T (tetraploid).

Wir versuchten, jede Selektion der auszuzählenden Stomata zu vermeiden. Andererseits war es jedoch notwendig, nur solche Schließzellen für die Zählung auszuwählen, deren Plastiden mit hinreichender Sicherheit unterschieden werden konnten. Dies führte allgemein nicht zu Verzerrungen, wie zahlreiche Wiederholungen am gleichen Objekt gezeigt haben. Vereinzelt kamen jedoch Klone vor, die, genotypisch bedingt, sehr undeutlich abgrenzbare Plastiden besaßen. In solchen Fällen war es notwendig, einen Kompromiß zwischen der Forderung nach absoluter Zählgenaugkeit und der Forderung nach zufälliger Stomataauswahl zu schließen. Ein Beispiel zeigt, in welchem Grad das Ergebnis in derartigen Ausnahmefällen von der Zählweise abhängen kann.

a) Zählung durch Auslese der ersten zehn absolut genauzählbaren Schließzellenpaare ergab $21,6 \pm 1,37$ Plastiden und $34,92 \pm 1,21 \mu$ Stomalänge. b) Nach einer weniger strengen Auswahl der Stomata unter Verzicht auf höchste Genauigkeit ergab das gleiche Präparat $16,6 \pm 0,306$ Plastiden und $30,22 \pm 0,54 \mu$ Stomalänge.

Die Zählung b) stellt im Gegensatz zu a) das repräsentative Ergebnis dar. Dies wird dadurch bestätigt, daß eine Messung von zehn zufälligen, meist völlig unzählbaren Schließzellen eine etwa gleiche Stomalänge ergab wie die Zählung b), nämlich $30,22 \pm 0,76 \mu$. Nach der Methode a) würde man die Chromosomenzahl dieser Pflanze als $2n = 48$, jedoch nach b) als $2n = 36$ einstufen. Es handelte sich um eine Kartoffel aus einer $D \times H$ -Kreuzung mit 36 Chromosomen.

Eine zweite Komplikation, die man berücksichtigen muß, liegt in dem Vorkommen endopolyploider Spaltöffnungen. Diese haben wir nur in den Anfangszählungen nicht ausgeschlossen, weil in der Literatur generell das Vorkommen von Endopolyploidie in Stomata verneint wird. Wir werden im Abschnitt B8 zeigen, daß endopolyploide Stomata durchaus vorkommen. In den normalen Stichproben von zehn Stomata findet man höchstens ein solches, das sich durch seine Größe, seinen weiteren Abstand von den Nachbarn und die fast doppelte Anzahl der Plastiden als endopolyploid ausweist. Es ist von der Zählung auszuschließen, sofern man nicht wünscht, den durch

unterschiedlichen Endopolyploidiegrad bedingten Anstieg der Plastidenzahlen mitzuerfassen. Drei zufällig gewählte Beispiele zeigen, daß a) das Mitzählen eines endopolyploiden Stomas unter zehn im Vergleich mit b) zehn gleichwertigen Schließzellenpaaren nur mäßig grobe, nicht signifikante Abweichungen verursacht, einmal a: $11,7 \pm 1,30$ gegenüber b: $10,3 \pm 0,33$, bei einer zweiten Probe a: $12,6 \pm 0,72$ gegenüber b: $11,9 \pm 0,41$ und in einem dritten Fall a: $12,3 \pm 0,96$ gegenüber b: $11,4 \pm 0,59$.

Bei Plastidenzählungen an Kotyledonen, die in weit höherem Grade endopolyploide Stomata besitzen als die Folgeblätter, ist es aber sehr wichtig, atypische Schließzellen auszuscheiden.

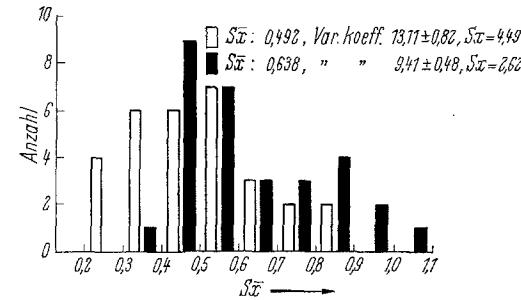


Abb. 1. Variation der mittleren Fehler des Durchschnitts bei Auszählung von 10 Schließzellenpaaren in 30 zufällig ausgewählten Haploiden (H): mit weißen Säulen und in 30 zufällig ausgewählten Haplomüttern (D): mit schwarzen Säulen

Wenn man die unten aufgezeigte intra-individuelle Variation der Plastidenzahlen in Betracht zieht, bietet die Auszählung von nur zehn Schließzellenpaaren eine für die meisten Zwecke ausreichende Sicherheit der Zahlen. In der Abb. 1 haben wir für dreißig zufällig ausgewählte Haploide (H) und für die gleiche Anzahl Haplomütter (D) die Variation der mittleren Fehler des Durchschnitts dargestellt. Die Verteilung ist, wie zu erwarten, schiefschwankt bei den Haploiden um 0,492 und bei den Müttern um 0,638. Die Variationskoeffizienten betragen für H: $13,11 \pm 0,82$ und für D: $9,41 \pm 0,48$. Nach der hier ermittelten Sicherheit der einzelnen Zählwerte erscheint es berechtigt, sie für statistische Berechnungen zu benutzen.

Bei der Kartoffel entsteht der Spaltöffnungsapparat in allen Ploidiestufen nach einer regelmäßigen Folge von drei stark inäqualen und einer letzten äqualen Zellteilung, die die Schließzellen ergibt. Auch diese letzte Teilung ist hinsichtlich der Plastidenzahlen nicht vollständig äqual. Dies zeigt die folgende Auszählung von 200 Schließzellenpaaren in zwei haploiden Pflanzen:

Klon Nr.	Durchschnitts-plastidenzahl pro Schließzellen-paar	Differenz in der Plastidenzahl der beiden Partner					
		0	1	2	3	4	5
66.832/1	$10,475 \pm 0,140$	56	85	42	11	5	1
66.835/1	$9,50 \pm 0,116$	82	72	30	13	2	1

In beiden Fällen zeigten eine sehr beträchtliche Anzahl der Schließzellenpartner eine Differenz von zwei bis fünf Plastiden.

Die Plastidenvermehrung nach der Teilung der Stomainitiale scheint bei der Kartoffel sukzessiv zu

verlaufen. Man kann in den frisch geteilten Spaltöffnungsanlagen häufig die Hälfte der Anzahl Chloroplasten zählen, die für ausdifferenzierte Schließzellen typisch sind. BUTTERFASS (1963 b, 1965) fand ähnliches bei haploider *Beta vulgaris* und bei *Medicago lupulina*. Es kann vorkommen, daß die Plastidenvermehrung in der einen Schließzelle eines Paares sistiert ist, während der Partner die normale Plastidenzahl erreicht hat. Die wenigen Plastiden der erstgenannten Zelle zeichnen sich aber dann häufig durch ein stark vergrößertes Volumen aus.

Es kommt bei der Kartoffel recht selten vor, daß aus geteilten Spaltöffnungsanlagen keine Stomata, sondern Paare von persistierenden abgerundeten Zellen mit wohl entwickelten Plastiden gebildet werden. In solchen Fällen fanden wir Zahlen, die recht genau der anderthalbfachen Plastidenzahl normaler Schließzellen entsprachen. Dies erinnert an den Befund von BARTELS (1965) an sich regenerierenden Palisadenzellen von *Peperomia*: wenn die Zellteilung nach eingeleiteter Plastidenvermehrung aus irgend einem Grund sistierte, erreichte die Plastidenzahl Werte zwischen dem einfachen und dem doppelten Plastidensatz.

B. Ergebnisse und ihre Besprechung

1. Vorselektion von Rohhaploiden durch Plastidenzählungen

In mehrjährigen Versuchen zur Gewinnung von Rohhaploiden (primären Haploiden) aus Kartoffelzuchttämmen mit Hilfe von Pollinatorklonen von *Solanum phureja* Juz. et Buk. wurde die Eignung der Plastidenzahlen für eine Vorselektion vor der cytologischen Chromosomenzahlbestimmung geprüft (vgl. FRANDSEN, 1967a). Nachdem anfangs durch Plastidenzählung und Chromosomenzählung in einer größeren Anzahl Pflanzen der Blick für die morphologischen Variationsbereiche der haploiden Kartoffeln und der 36- und 48chromosomigen *S. tuberosum* × *phureja*-Bastarde geschult worden war, wurden später bei der großen Menge der dem Habitus nach zweifellos 48chromosomigen Pflanzen nur stichprobenweise Chromosomen- oder Plastidenzahlbestimmungen vorgenommen. Allein in den Pflanzen mit 24 und 36 Chromosomen wurden die Zählungen weiter durchgeführt, um die Variationsbreite der Plastidenzahlen zu erfassen. In der Abb. 2 sind die Verteilungskurven der Plastidenzahlen für die drei Pflanzengruppen aufgezeigt. Die dazugehörigen Daten lauten:

1651 Haploide: $\bar{x} = 12,241 \pm 0,039$ Plastiden, $s_x = 1,56$, Var.-Koeffizient 12,74

79 3x-Bastarde: $\bar{x} = 16,281 \pm 0,211$ Plastiden, $s_x = 1,87$, Var.-Koeffizient 11,50

112 4x-Bastarde: $\bar{x} = 21,358 \pm 0,176$ Plastiden, $s_x = 1,86$, Var.-Koeffizient 8,71

Die Haploiden und die Bastarde mit 48 Chromosomen gehören klar getrennten Variationsbereichen an. Dagegen überschneiden sich die Kurven der Haploiden und der Pflanzen mit 36 Chromosomen beträchtlich, so daß deren Unterscheidung auf Grund der Plastidenzählung allein in vielen Fällen nicht möglich ist. Wenn jedoch die Habitusunterschiede mit hinzugezogen werden, ist es in der Mehrzahl der Fälle möglich, die in den Überschneidungsbereich

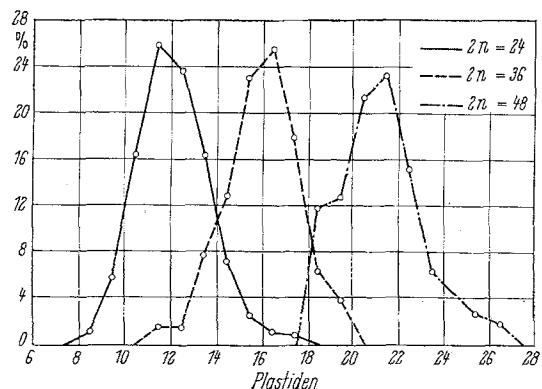


Abb. 2. Prozentuale Verteilung der Plastidenzahlen in 1651 primären Haploiden, verglichen mit 79 3x-S. tuberosum × *phureja*-Bastarden und 112 4x-Bastarden

fallenden Pflanzen richtig einzustufen. Es kommt hinzu, daß die 36chromosomigen Bastarde einen so geringen Anteil der Sämlinge ausmachen, daß die Zahl der Pflanzen, die erst durch Chromosomenzählung bestimmt werden kann, relativ gering ist.

ROTHACKER, SCHREITER und JUNGES (1966, s. auch MEINL und ROTHACKER, 1961, sowie ROTHACKER und SCHÄFER, 1961) haben eine ähnliche Untersuchung über die Eignung der Plastidenzahlen für die Haploidselektion durchgeführt. Sie kommen zu Ergebnissen, die sich mit unseren gut decken. Daß die von ihnen gefundenen Durchschnittszahlen in allen drei Ploidiestufen ein wenig unter den von uns gefundenen Zahlen liegen, mag zum Teil auf dem unterschiedlichen Pflanzenmaterial beruhen.

Die Bedingungen für die Benutzung der Plastidenzählung bei der Haploidauslese in Kartoffeln sind also wesentlich günstiger als für ihre Verwendung zur Bestimmung der Ploidiestufe in teilweise polyploidem Zuckerrübensaatgut (vgl. BUTTERFASS, 1958, FISCHER, SCHNEIDER und ENDERLEIN, 1963), weil die in den Variationsbereich der 2x- und 4x-Kartoffeln fallenden 3x-Individuen einen sehr geringen Anteil der Gesamtpopulation ausmachen und sie sich außerdem häufig visuell von den Haploiden abgrenzen lassen.

2. Variation der Plastidenzahl, Stomalänge und -dichte innerhalb der Pflanze

Für die Haploidauslese wurde die Plastidenzählung meist an jungen, oft ungefiederten Folgeblättern vorgenommen. In speziellen Fällen kann es erforderlich sein, die Ploidiestufe schon an den Keimpflanzen zu bestimmen. Bei einer Reihe von Haploiden wurden deshalb die Plastidenzahlen zuerst an den Kotyledonen und später an den Folgeblättern derselben Pflanzen nach dem Eintopfen vorgenommen (vgl. Abb. 3 a). Die Zählung von 45 Pflanzen im Kotyledonenstadium ergab einen Durchschnittswert von $13,591 \pm 0,187$ Plastiden (Variationskoeffizient 9,2). In jungen Folgeblättern von Topfpflanzen sank der Wert auf $12,136 \pm 0,188$ Plastiden (Variationskoeffizient 10,4) herab. Die Differenz, $1,455 \pm 0,265$, ist hochsignifikant. Obwohl die Plastidenzahlen der Kotyledonen fraglos größer sind als die der Folgeblätter, liegen sie so eindeutig im normalen Variationsbereich für Haploide, daß man sie unbedenklich für eine Frühdiagnose verwenden kann, z. B. um nicht lebensfähige weiße oder gelbe Keimpflanzen als

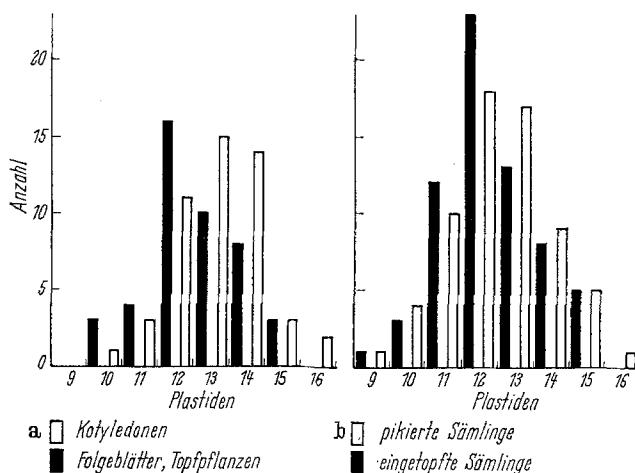


Abb. 3a. Verteilung der Plastidenzahlen von 45 Haploiden, zuerst an Kotyledonen und später an Folgeblättern im Topfplanzenstadium bestimmt

Abb. 3b. Verteilung der Plastidenzahlen von 65 Haploiden, zuerst an pikierten Sämlingen und später an den eingetopften Pflanzen bestimmt

Haploide zu identifizieren. Allgemein sind jedoch die Folgeblätter für Zählungen vorzuziehen, da sie sich an ihnen einfacher durchführen lassen und Komplikationen durch endopolyploide oder nicht ausdifferenzierte Spaltöffnungen in weit geringerem Grad auftreten.

Bei der Kartoffel verhalten sich die Plastidenzahlen der Kotyledonen und der Folgeblätter ähnlich wie bei einigen Cruciferen und umgekehrt wie bei *Beta vulgaris* (BUTTERFASS, 1961).

Bei 65 Haploiden wurden die Plastidenzählungen zuerst im Sämlingsstadium im Pikierkasten an einem der ersten Blätter und später ein zweites Mal nach dem Eintopfen an etwa 4–6 Nodien höher entwickelten Blättern vorgenommen (vgl. Abb. 3b). Die Durchschnittszahl betrug bei den jungen pikierten Sämlingen $13,06 \pm 0,173$ Plastiden (Variationskoeffizient 10,7); sie sank bei den eingetopften Pflanzen auf $11,974 \pm 0,167$ (Variationskoeffizient 11,2) herab. Die Differenz, $1,086 \pm 0,240$ Plastide, ist hochsignifikant. Auch in diesem Fall spielt das Absinken der Plastidenzahl keine Rolle als Unsicherheitsfaktor für die Ermittlung des Ploidiegrades.

Um festzustellen, ob die Plastidenzahl bei der Kartoffel im Gegensatz zu der Zuckerrübe (BUTTERFASS, 1961) generell mit der Blattinsertionshöhe abnimmt, prüften wir 66 Zuchtmutter mit 48 Chromosomen, die als Haploidmütter benutzt worden waren. Blattproben vom unteren, mittleren und oberen Drittel eines ausgewachsenen Triebes von Stauden im Freiland wurden in zwei Wiederholungen untersucht. Die Durchschnittsergebnisse für die drei Blattregionen waren im

unteren Teil: $22,912 \pm 0,281$ Plastiden, Var.-Koeff.: 10,0
mittleren Teil: $22,156 \pm 0,246$ Plastiden, Var.-Koeff.: 9,0
oberen Teil: $21,332 \pm 0,205$ Plastiden, Var.-Koeff.: 7,7.

Die Abnahme der Zahlen von unten nach oben ist von Stufe zu Stufe signifikant. Der absolute Unterschied zwischen unteren und oberen Blättern beträgt 1,58 Plastiden. Die schwach schiefe Verteilungskurve wird zunehmend spitzer mit der Höhe der Blattinsertion (Abb. 4).

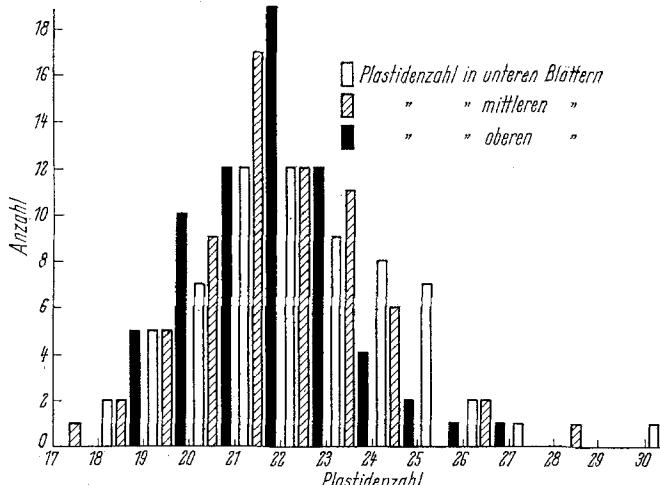


Abb. 4. Abhängigkeit der Plastidenzahl von der Blattinsertionshöhe in 66 48chromosomigen Haploidmüttern

Die Variationen von Plastidenzahl, Stomalänge und Stomatazahl pro Arealeinheit mit der Höhe der Blattinsertion innerhalb eines Triebes wurden an drei Objekten, zwei Handelssorten und einer haploiden Pflanze, untersucht.

In der Abb. 5 sind die Ergebnisse für einen im Gewächshaus gezogenen Trieb der Sorte Rheinhort dargestellt. Die Mittelwerte ($n = 50$ für Plastidenzahlen, $n = 25$ für Stomalänge und Stomatazahl pro Arealeinheit) sind beiderseits vom doppelten mittleren Fehler umgeben. Die Plastidenzahl nimmt sehr regelmäßig von dem ersten (untersten) bis zum sechsten oberen Blatt um insgesamt mehr als zwei Plastiden

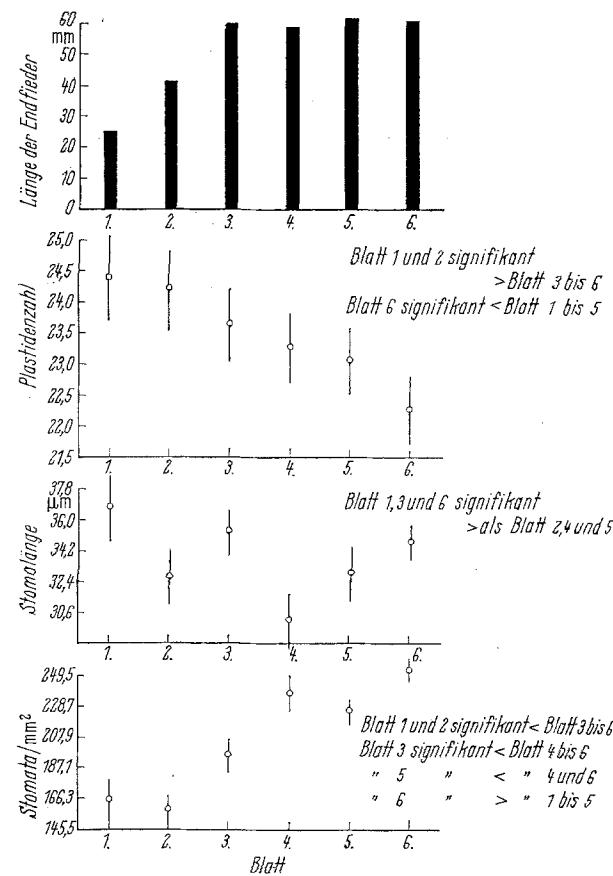


Abb. 5. Beziehungen zwischen Blattinsertionshöhe, Plastidenzahl, Stomalänge und Anzahl Stomata pro mm^2 in einem Trieb der Kartoffelsorte Rheinhort

ab. Die Stomalänge zeigt dagegen keine regelmäßige Relation zur Blattinsertionshöhe. Es sind jedoch signifikante Unterschiede zwischen verschiedenen Blättern vorhanden. Die Spaltöffnungsdichte zeigt stets eine deutliche Zunahme mit steigender Blatthöhe.

An einem Trieb der Sorte Advira wurde die Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge an je einem unteren, mittleren und oberen Blatt (je zweimal zehn Observationspaare) berechnet mit folgendem Ergebnis (Tab. 4). Sowohl Plastidenzahl als auch Stomalänge sind signifikant am größten in dem unteren Blatt, und beide sind stark positiv korreliert (vgl. Abb. 6). Die drei Regressionskoeffizienten unterscheiden sich nicht signifikant.

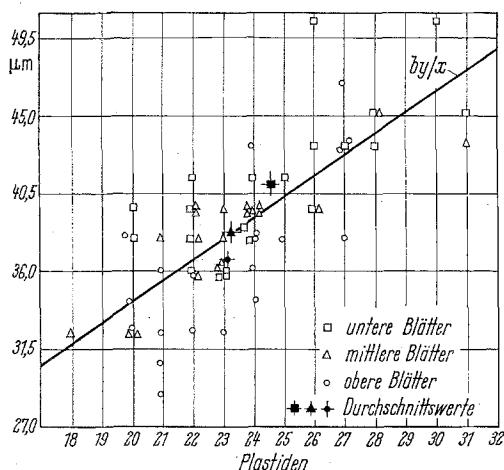


Abb. 6. Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge in einem Trieb der Sorte Advira

Während es sich in den beiden erwähnten Fällen um Triebe mit 48 Chromosomen handelte, die aus Knollen gewachsen waren, zeigt das dritte Beispiel den Zusammenhang zwischen Plastidenzahl, Stomalänge und Blattinsertionshöhe in einem Trieb einer aus Samen gewachsenen haploiden Pflanze. Nur 8 von den 17 Blättern einer Topfpflanze wurden analysiert (Abb. 7). Wir sehen auch in diesem Falle eine Abnahme der Plastidenzahl mit der Blatthöhe; die Stomalänge ist nicht mit der Insertionshöhe korreliert. Besonders die unteren Blätter zeigen eine gute Korrelation zwischen Spaltöffnungslänge und Plastidenzahl. Diese Korrelation ist auch für die gesamten 160 Stomata hochsignifikant.

3. Plastidenzahl und Ploidiestufe

Die Abhängigkeit der Plastidenzahl von der Ploidiestufe, die wir für die Haploidvorselektion (FRANDSEN, 1967a) und für die Analyse von Ploidiechimären (FRANDSEN, 1967b und c) verwendet haben, ist in der Abb. 8 für sechs verschiedene Ploidiestufen von der Kartoffel dargestellt. In dem Diagramm wurden für die größeren Gruppen mit 24, 48 und 96 Chromosomen die Variationspolygone sämtlicher Plastidenzahlen eingezeichnet. Die kleinen Gruppen mit 12 und 36 Chromosomen sind durch Histogramme und die

Tabelle 1. Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge bei unteren, mittleren und oberen Blättern der Sorte Advira

Blatthöhe	Plastidenzahl <i>x</i>	Stomalänge <i>y</i> , in μ	Korrelation <i>r</i>	Regression <i>b y/x</i>
unten	24,60 \pm 0,219	41,04 \pm 0,308	0,732	1,028
Mitte	23,20 \pm 0,201	38,16 \pm 0,232	0,846	0,978
oben	23,20 \pm 0,176	36,54 \pm 0,333	0,743	1,410
Durchschnitt	23,67 \pm 0,368	38,57 \pm 0,581	0,755	1,193

Gruppe mit 72 Chromosomen durch Mittelwert mit Variationsbereich repräsentiert. Infolge des Auszählens von Paaren von äqual geteilten Schließzellen sind gerade Werte häufiger als ungerade. Sie werden der besseren Übersicht willen durch getrennte Polygone dargestellt. Die niedrigste Stufe, 2*n* = 12, ist durch 40 Schließzellenpaare der bisher einzige existierenden 12chromosomigen Kartoffelpflanze vertreten (BAECKER und FRANDSEN, in Vorbereitung). Diese Pflanze stammt aus einer haploiden *S. tuberosum* ♀, bestäubt mit Pollen von einer haploiden Kartoffel und nachbestäubt mit *S. phureja*. Es steht noch offen, ob der Sämling gynogenetisch oder androgenetisch entstanden ist. Die Plastidenzahlen für die sechs

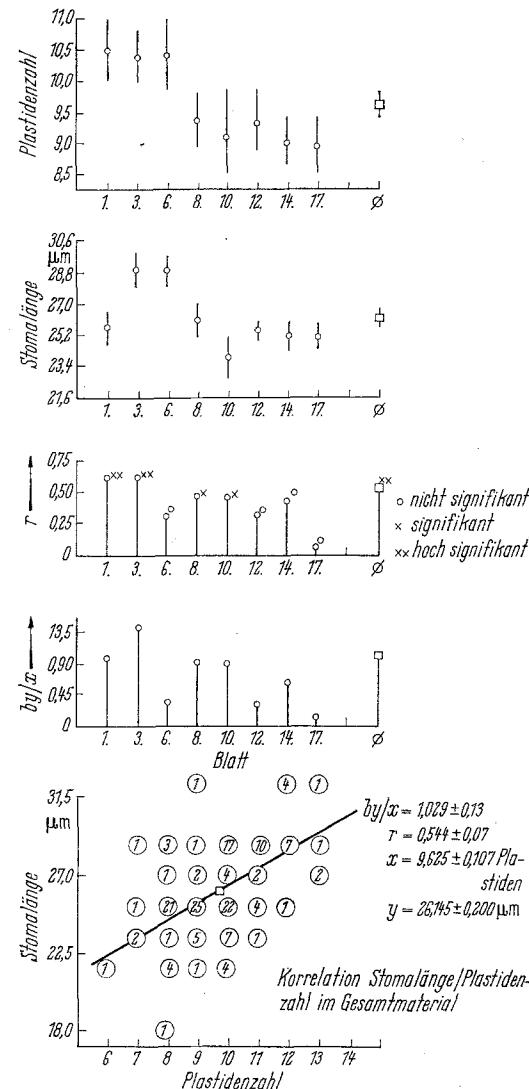


Abb. 7. Zusammenhang zwischen Plastidenzahl und Stomalänge in Abhängigkeit von der Blattinsertionshöhe in einem haploiden Sämling (h 65.131/17)

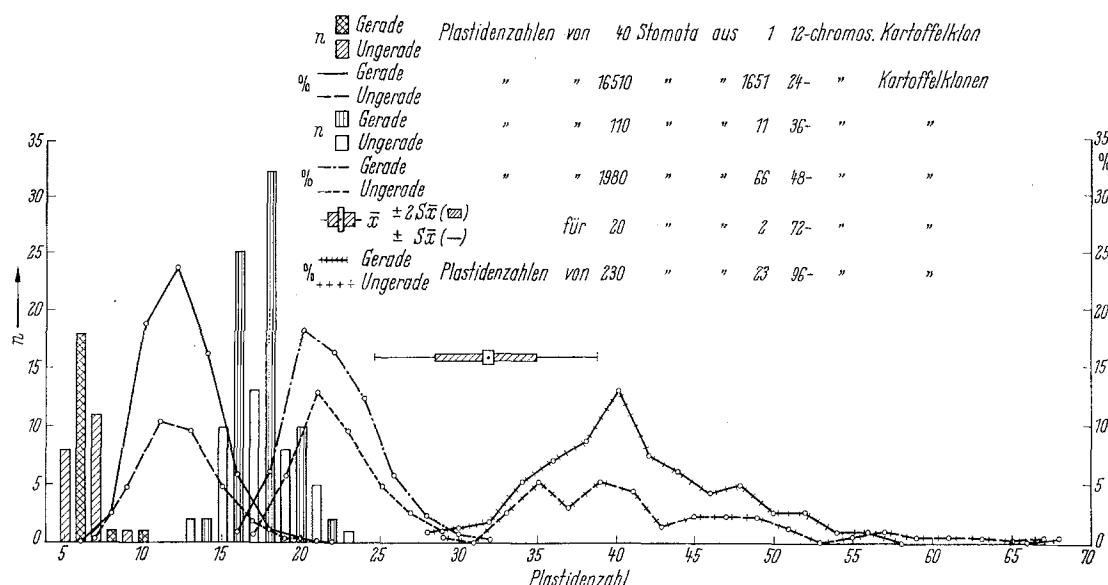


Abb. 8. Verteilung der einzelnen Plastidenzahlen der Schließzellenpaare von *Solanum tuberosum* in sechs verschiedenen Ploidiestufen

Ploidiestufen, diesmal auf Individuen berechnet, betragen:

$2n = 12$ (1 Klon): $6,3 \pm 0,169$ für die Einzelbestimmung

$2n = 24$ (1651 Klone): $12,241 \pm 0,039$, Var.-Koeff. 8,43, Verdopplungsfaktor 1,95

$2n = 36$ (11 Klone): $17,69 \pm 0,259$

$2n = 48$ (66 Klone): $22,123 \pm 0,239$, Var.-Koeff. 12,74, Verdopplungsfaktor 1,81

$2n = 72$ (2 Klone): $31,7$

$2n = 96$ (23 Klone): $41,486 \pm 1,025$, Var.-Koeff. 11,85, Verdopplungsfaktor 1,87

Ganz entsprechende Verdopplungsreihen zeigen die Plastidenzahlen in vier Einzelpflanzen verschiedener Chromosomenzahlen aus der *Petunia hybrida*-Kollektion von STRAUB, die uns liebenswürdigerweise

zur Untersuchung überlassen wurden. Die Plastidenzahlen der haploiden, diploiden, triploiden und tetraploiden Pflanzen steigen von 9,85 über 17,80 auf 20,10 und 25,30. Mit einer Chromosomenzahlverdopplung vermehren sich auch in diesem Fall die Plastiden um einen Faktor, der kleiner ist als 2. Die Korrelation zwischen Plastidenzahlen und Spaltöffnungslängen ist in diesen kleinen Stichproben nur auf der normalen diploiden Stufe signifikant; die haploide Stufe zeigt gar keine Korrelation (Abb. 9).

4. Erblicher Einfluß der Mutterklone auf die Plastidenzahlen ihrer Haploidnachkommenchaften

Die Korrelation zwischen den Plastidenzahlen von zweiundvierzig Zuchtstämmen mit 48 Chromosomen (bestimmt an dreimal 20 Schließzellenpaaren) und den Durchschnittszahlen der aus ihnen gewonnenen Haploidfamilien ist in der Abb. 10 dargestellt. Der Korrelationskoeffizient ist recht stark, nämlich $r = 0,675 \pm 0,117$, und der Regressionskoeffizient beträgt $b y/x = 0,358 \pm 0,062$. Die Mütter üben demnach einen starken genetischen Einfluß auf die Plastidenzahlen ihrer haploiden Nachkommen aus.

Den Variationsbereich der Plastidenzahlen in einem Teil dieser Haploidfamilien zeigt die Abb. 11. Es ist deutlich, daß unter vielen der Familien gut

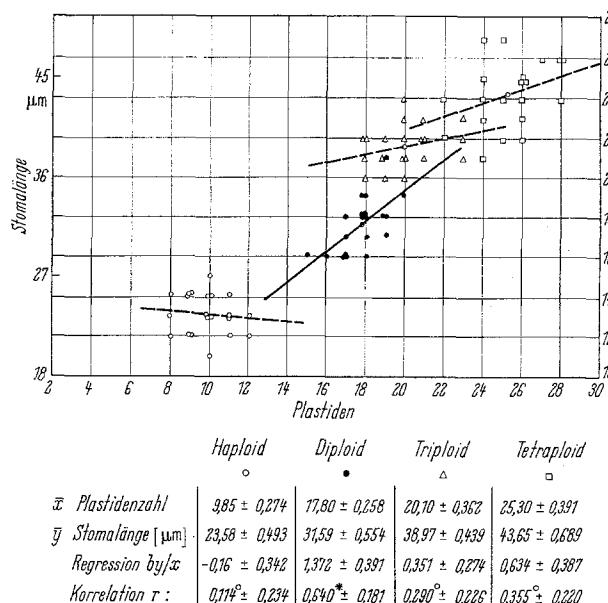


Abb. 9. Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge in vier Individuen verschiedener Ploidiestufen von *Petunia hybrida*

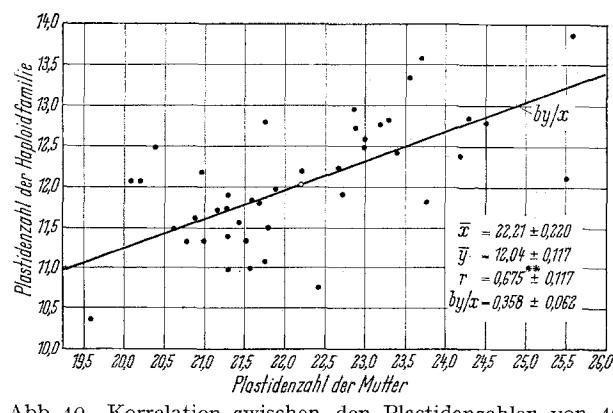


Abb. 10. Korrelation zwischen den Plastidenzahlen von 42 Zuchtstämmen mit ihren parthenogenetisch entstandenen Haploidfamilien

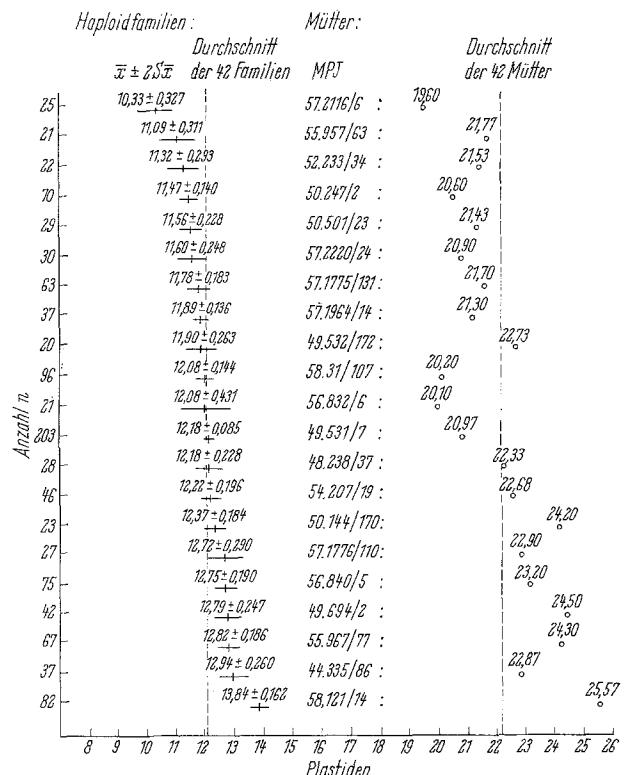


Abb. 11. Variation der Plastidenzahlen in einigen Haploidfamilien und ihren Haploidmüttern

gesicherte Unterschiede zwischen den Plastidenzahlen bestehen. Das Verhalten von drei Geschwisterpaaren unter den Mutterklonen wird im folgenden gezeigt:

Drei Geschwisterpaare unter den Haploidmüttern	Plastidenzahl der Mütter	FamiliengröÙe n	Plastidenzahl der Haploidfamilien
57.1729/62 /70	23,3 20,4	14 17	12,81 ± 0,372 12,49 ± 0,309
57.1775/110 /131	22,9 21,7	27 110	12,72 ± 0,209 11,78 ± 0,183
53.3111/1004 /486	23,0 21,0	10 10	12,49 ± 0,426 11,33 ± 0,617

In allen drei Fällen hat der Geschwisterpartner mit der niedrigen Plastidenzahl auch Haploide mit kleineren Plastidenzahlen hervorgebracht. Die Unterschiede zwischen den Familien sind nur in dem zweiten Fall statistisch gesichert, weil hier die Individuenzahl größer ist.

Tabelle 2. Zusammenhang zwischen der Plastidenzahl in primären Haploiden und dem Plasmaursprung der als Haploidmutter verwendeten höheren Rückkreuzungsbastarde

Plasmaursprung	Anzahl Haploid-Familien	Anzahl Haploide	Plastidenzahl	Signifikanzunterschiede
<i>S. demissum</i>	52	871	12,196 ± 0,024	**hochsignifikant ° nicht signifikant
<i>S. stoloniferum</i>	22	339	12,130 ± 0,037	$P > 0,13$
<i>S. tuberosum</i> Europäer-Sorten	11	306	12,392 ± 0,040	$d^o < 0,14$
<i>S. tuberosum</i> <i>Andigena</i> -Formen	5	69	12,068 ± 0,087	$P > 0,15$
<i>S. spegazzinii</i>	3	63	13,433 ± 0,092	$d^{**} < 0,16$

Bei der Zuckerrübe ist ein Beispiel von genetischem Einfluß der Eltern auf die Plastidenzahl der Nachkommen bekannt. ELLERTON und HENDRIKSEN (1959) verglichen die durchschnittlichen Plastidenzahlen von 15 diploiden Zuckerrübenfamilien. Nur eine von ihnen wichen von den übrigen vierzehn durch eine um etwa 1,7 Plastiden höhere Durchschnittszahl ab. Die Unterschiede unter den Haploidfamilien bei der Kartoffel sind sowohl absolut als auch relativ größer.

5. Einfluß des Plasmaursprungs auf die Plastidenzahl der Haploiden

Die von uns untersuchte Haploidenpopulation wurde aus einem Kartoffelzuchtmaterial gewonnen, in welchem an der Basis verschiedene Kartoffelwildarten als Mütter eingekreuzt worden waren. Es ist deshalb möglich, die Haploiden nach ihrem Plasma- (und damit gleichzeitig Plastom-) Ursprung zu gruppieren. Da jede dieser Gruppierungen ein genealogisch sehr vielfältiges Bild aufweist (vgl. FRANDSEN, 1967 a), kann man kaum annehmen, daß Unterschiede zwischen ihnen in der Hauptsache auf reinen Genwirkungen beruhen. Wir möchten sie im wesentlichen auf Wechselwirkungen zwischen Genom und Plasmon (mit Plastom) zurückführen. In der Tabelle 2 sind die Plastidenzahlen der Haploiden zusammengefaßt worden nach dem Plasma, in welchem das Genom eingelagert wurde. Die Gruppe mit *S. spegazzinii*-Plasma zeigt die höchsten und die *Andigena*-Plasma-Gruppe die niedrigsten Plastidenzahlen. Die Gruppen mit *S. demissum*- und *S. stoloniferum*-Plasma unterscheiden sich nicht signifikant. Beide sind sie jedoch hochsignifikant von den Gruppen mit *S. spegazzinii*-Plasma und *S. tuberosum*-Plasma der Europäersorten verschieden. Selbst die beiden eng verwandten Gruppen mit Plasmen von Europäersorten und *Andigena*-Formen von *S. tuberosum* zeigen hochsignifikante Unterschiede. Es wurde früher gezeigt (FRANDSEN, 1967 a), daß ganz ähnliche Plasma-Einflüsse auf die Höhe der Haploidrate verschiedener Mutterklone bestehen. Auch hierbei unterscheiden sich die Formen mit *S. demissum*- und *S. stoloniferum*-Plasma kaum voneinander, solche mit Plasma von Europäersorten und *Andigena*-Formen dagegen sehr.

Eine Genom-Plasmon-Wechselwirkung auf Plastidenzahlen ist bei Moosen bekannt. SCHWANITZ (1932) fand in reziproken Kombinationen von *Funaria hygrometrica* mit *Physcomitrium piriforme* ganz er-

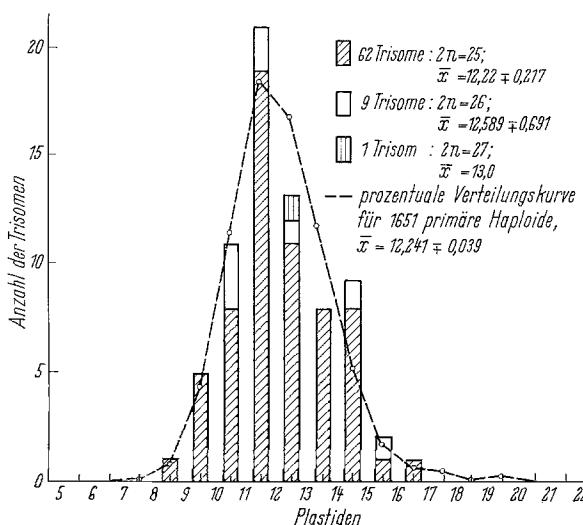


Abb. 12. Verteilung der Plastidenzahlen von 72 trisomen Haploiden

hebliche Unterschiede in der Plastidenzahl junger Protoneumazellen.

6. Die Plastidenzahl von trisomen Haploiden

Unter mehr als 1600 Haploiden befanden sich 72 trisome Haploide, deren Plastiden gezählt wurden, davon 62 mit $2n = 25$, neun mit $2n = 26$ und eine mit $2n = 27$. Die Verteilung der Plastidenzahlen geht aus dem Diagramm Abb. 12 hervor. Die gestrichelte Linie zeigt zum Vergleich die allgemeine prozentuale Verteilungskurve für die haploiden Plastidenzahlen. Die beiden Verteilungen decken sich erstaunlich gut. Nur die Klasse von 14 bis 15 Plastiden ist bei den Aneuploiden relativ stark besetzt. Der F-Test für den Varianzvergleich zwischen Haploiden und Trisomen gab mit 1,2 ein nicht signifikantes Ergebnis.

HESEMANN (1964) konnte nachweisen, daß drei der Trisomentypen bei *Petunia* u. a. durch erhöhte Plastidenzahlen charakterisiert sind. BUTTERFASS

(1964 a) fand für drei Trisomentypen von *Beta vulgaris* eine bis 30% Erhöhung der Plastidenzahl der Spaltöffnungen. Bei *Antirrhinum majus* fand er (BUTTERFASS, 1963 a), daß die verschiedenen Trisomentypen einen unterschiedlichen Einfluß auf die Plastidenzahlen ausüben, in der Regel bewirken sie eine Erhöhung; ein bestimmter Trisomtyp drückte jedoch die Zahl etwas herab.

Da die allgemeine genetische Störung der Rohhaploiden eine morphologische Einordnung der Aneuploiden in definierte Trisomentypen unmöglich macht, können wir über einen Einfluß bestimmter überzähliger Chromosomen auf die Plastidenzahl der Kartoffel noch nichts sagen.

7. Vergleich der Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge in genetisch identischen Pflanzen verschiedener Ploidiestufen

Durch Colchicinbehandlung haploider Klone (FRANDSEN, 1967 b) wurde eine Sammlung von Pflanzen mit erhöhter Ploidiestufe gewonnen, die eine Untersuchung der Korrelation zwischen Plastidenzahl und Spaltöffnungslänge für 48 Klone auf haploidem Niveau und für dieselben Genotypen auf der normalen diploiden Stufe möglich machte. Für elf dieser Klone konnte auch die dritte Stufe mit $2n = 96$ Chromosomen mit einbezogen werden (Abb. 13).

Plastidenzahl und Schließzellenlänge zeigen auf allen drei Stufen eine recht gute positive Korrelation. Die haploiden Stomata werden je zusätzliche Plastide durchschnittlich um $1,7 \mu$ länger, bei den diploiden verringert sich die Zunahme pro Plastide auf 1μ . Diese mit zunehmender Chromosomenzahlstufe abnehmende Regression deutet sich auch auf der 96chromosomigen Stufe an mit dem Wert $0,7 \mu$ je Plastide. Der letztgenannte Regressionskoeffizient ist jedoch unsicher, da er auf einer geringen Anzahl von Observationen beruht. Wir finden also eine gesicherte positive Korrelation von Stomalänge und Plastidenzahl innerhalb einer Ploidiestufe, und die Regression nimmt allgemein ab, wenn die Chromosomenzahlen

derselben Pflanzen verdoppelt werden. BUTTERFASS (1964 b) hat eine entsprechende Untersuchung über die Korrelation zwischen Plastidenzahl und Schließzellenlänge bei diploiden, triploiden und tetraploiden Zuckerrüben durchgeführt. Die drei Gruppen gehörten der gleichen Sorte an, waren jedoch genetisch nicht identisch. Die Korrelation war in diesem Fall weniger ausgeprägt, und die Regressionslinien verliefen flacher.

Wenn wir die Schließzellenlängen der haploiden ($\varnothing: 26,46 \pm 0,40 \mu$) und der dazugehörigen diploiden Pflanzen ($\varnothing: 38,72 \pm 0,52 \mu$) vergleichen (Abb. 14), finden wir eine starke positive Korrela-

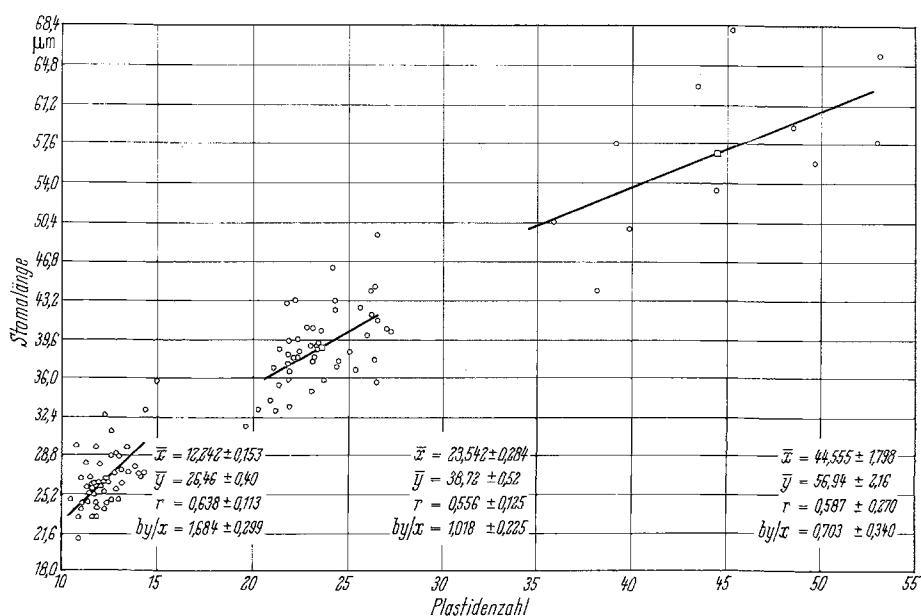


Abb. 13. Korrelation zwischen Plastidenzahl und Stomalänge links für 48 Klone auf haploidem Niveau, in der Mitte für dieselben Pflanzen als Autodiploide ($2n = 48$) und rechts für elf dieser Pflanzen auf 96chromosomiger Stufe

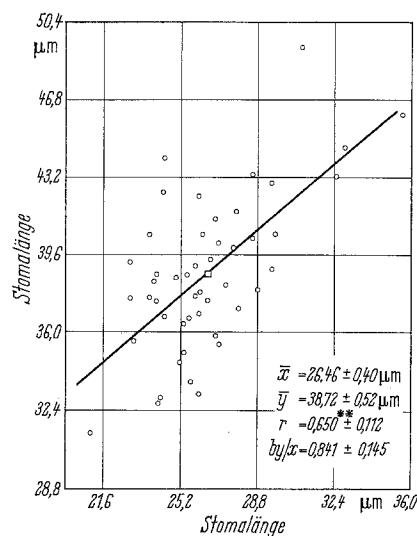


Abb. 14. Korrelation zwischen den Stomalängen von 48 haploiden (x) und den dazugehörigen chromosomenverdoppelten Klonen (y)

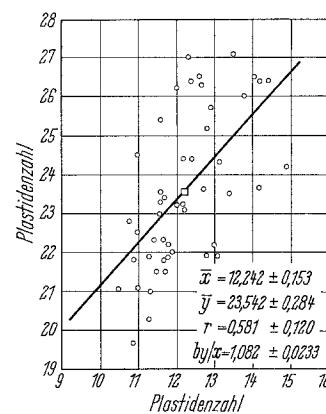


Abb. 15. Korrelation zwischen den Plastidenzahlen von 48 haploiden (x) und den dazugehörigen chromosomenverdoppelten Klonen (y)

tion: $r = 0,650 \pm 0,112$. Der Regressionskoeffizient beträgt in diesem Fall $0,841 \pm 0,145$.

Eine entsprechend starke positive Korrelation ($r = 0,581 \pm 0,120$) tritt zwischen den Plastidenzahlen der 48 Pflanzen auf haploider und auf diploider Stufe auf (Abb. 15). Die durchschnittlichen Plastidenzahlen betragen für die haploide Stufe $\bar{x} = 12,242 \pm 0,153$ und für die diploide $\bar{y} = 23,542 \pm 0,284$. Die Regressionslinie verläuft mit $b_{y/x} = 1,082 \pm 0,0233$ noch steiler als bei den Stomalängen.

Durch die Chromosomenverdopplung ist die Plastidenzahl der 48 haploiden Klonen durchschnittlich um den Faktor 1,92 angestiegen. Der Vermehrungsfaktor zwischen einer Population von 1345 primären Haploiden aus 42 Familien und ihren 42 Haploidmüttern war, wie früher erwähnt, etwas geringer: 1,85. Es ist anzunehmen, daß die Erhöhung des Faktors auf die starke Homozygotie der verdoppelten Haploiden (Homodiploiden) zurückzuführen ist. Für die Pollengröße fanden wir (FRANDSEN, 1967c) die gleiche Tendenz, daß die Homodiploiden einen größeren Pollendiameter besitzen als normale Zuchtklone mit 48 Chromosomen.

Im Abschnitt B, 2 (S. 157) wurden Beispiele gebracht, in welchen die Plastidenzahl und Stomalänge der einzelnen Schließzellen eines Individiums korreliert waren. Anhand von drei Klonreihen, deren Schließzellen je in 24-, 48- und 96chromosomigem Zustand vorlagen, soll gezeigt werden, wie unterschiedlich Plastidenzahl und Stomalänge und die Korrelation zwischen ihnen nach Chromosomenverdopplungen in verschiedenen Genotypen beeinflußt werden können (Abb. 16). Der Klon H 64.706/21 (Abb. 16, unten) weist in Proben von 20 Schließzellenpaaren auf keiner der drei Ploidiestufen eine gesicherte Korrelation zwischen Stomalänge und Plastidenzahl auf, und die Zunahme der Spaltöffnungslängen je Chromosomenverdopplungsschritt bleibt relativ gering (vgl. Tab. 3). Der folgende Klon (Abb. 16, Mitte) zeigt schon an allen Valenzstufen eine gesicherte Korrelation. Die Punktschwärme jeder Stufe sind weniger gedrungen und setzen sich weiter voneinander ab; die Regressionslinie ist auf der

Tabelle 3. Reaktion der Plastidenzahlen und Stomalängen auf die erste bzw. die zweite Verdopplung des Genoms in drei typisch unterschiedlich reagierenden Ploidieserien

Ploidieserie	Plastidenzahl (x)	Stomalänge in μ (y)	Korrelations- koeffizient r	Regressions- koeffizient $b_{y/x}$	Relation der Ploidiestufen nach Verdopplung		
					Plastidenzahl	Stomalänge	(Stomalänge) ³
H 64.706/21	H	10,9 20,75 36,80	0,315 0,339 0,639	25,02 0,347 0,271	0,446° 0,140° 0,329°	0,337 0,133 0,223	0,339 0,080 0,140
	D	25,85 46,45	0,509 1,072	33,12 0,733 1,265	0,200 0,195 0,200	0,475 0,452 0,345	0,160 0,133 0,119
	T	39,05	1,009	66,42 58,77	0,528* 0,564* 0,527*	1,85	1,80
H 63.613/6	H	13,95 25,85 46,45	0,336 0,509 1,072	33,12 0,733 1,265	0,200 0,195 0,200	0,475 0,452 0,345	0,180 0,155 0,130
	D	21,65 35,46	0,418 0,653	44,40 66,42	0,200 0,195	1,89	1,80
	T	39,05	1,009	58,77 1,852	0,349 0,585 0,869**	1,432 1,657	1,432 1,657
H 64.708/5	H	11,45 21,65	0,312 0,418	24,62 0,653	0,435* 0,673**	0,212 0,174	0,170 0,129
	D	21,65	0,418	35,46	0,673**	0,174	0,170
	T	39,05	1,009	58,77	0,869**	0,117	0,109

H 64.708/5 H 11,45 ± 0,312 24,62 ± 0,450 0,435* ± 0,212 * 0,349 ± 0,170 D 21,65 ± 0,418 35,46 ± 0,653 0,673** ± 0,174 * 0,585 ± 0,129 T 39,05 ± 1,009 58,77 ± 1,852 0,869** ± 0,117 0,814 ± 0,109

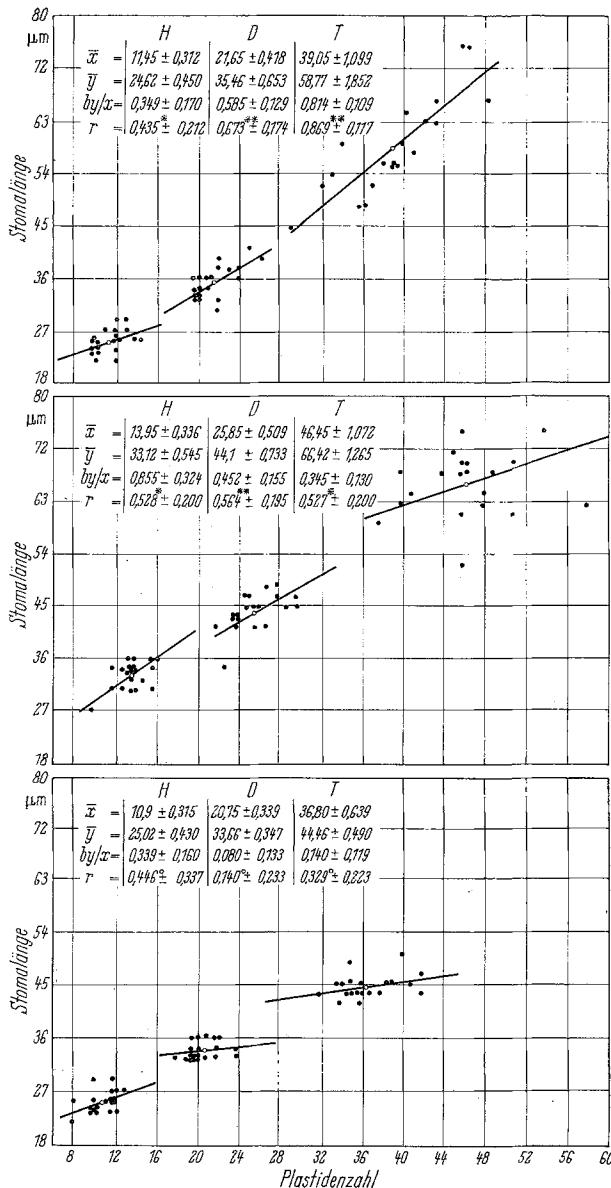


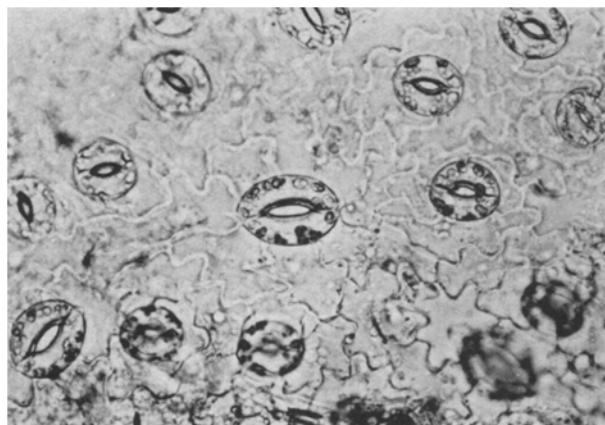
Abb. 16. Die Korrelation zwischen Stomalängen und Plastidenzahlen in drei Klonen mit je drei Ploidiestufen (Chromosomenzahl der Epidermis links: 24, Mitte: 48 und rechts: 96). Unten: H 64.706/21, Mitte: H 62.613/6, oben: H 64.708/5. Die Reaktion der Schließzellengröße auf eine Ploidieerhöhung nimmt von unten bis oben stark zu

haploiden Stufe steiler, wird aber mit höherem Ploidiegrad allmählich flacher. Der dritte Klon (Abb. 16, oben) reagiert noch stärker auf die Genomverdopplungen. Seine Stufen mit 48 und 96 Chromosomen zeigen eine sehr hohe Korrelation zwischen Stomalänge und Plastidenzahl, und die Regression wird mit steigender Chromosomenzahl steiler. Der Unterschied zwischen den Regressionskoeffizienten der haploiden und der tetraploiden Schließzellen ist signifikant.

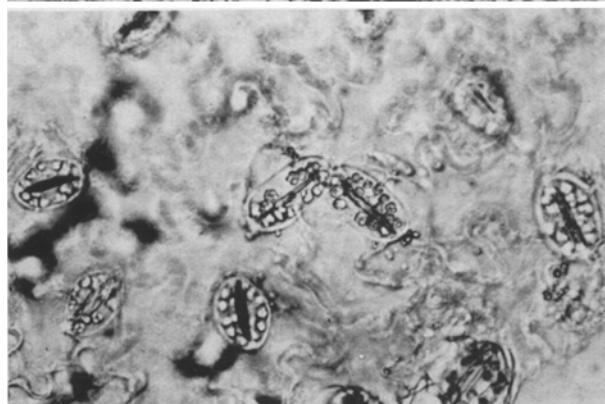
Betrachten wir nun die Auswirkungen der Verdopplungen auf die beiden Merkmale gesondert (Tab. 3). Wenn die Chromosomenzahl von 24 auf 48 erhöht wird, vermehren sich die Plastiden recht gleichmäßig um einen Faktor von 1,85 bis 1,90. Für die folgende Verdopplung von 48 auf 96 wird der Verdopplungsfaktor geringfügig, auf etwa 1,77 bis 1,80, herabgesetzt. Die Beziehung zwischen Chromosomenverdopplung und Plastidenvermehrung bleibt

also relativ fest. Anders die Stomalänge. Wenn wir die dritte Potenz der Schließzellenlänge als einen groben Index für das Zellvolumen nehmen, sehen wir ein ganz verschiedenes Verhalten in den drei Beispielen: Der erste Klon reagiert am schwächsten. Der Faktor bei dem Verdopplungsschritt H auf D (2,43) weicht nicht so sehr von dem bei der Verdopplung von D auf T (2,30) ab. Bei dem folgenden Klon finden wir eine wesentliche Zunahme des Verdopplungsfaktors von dem ersten Schritt, H auf D: 2,36, bis zur folgenden Verdopplung, D auf T: 3,42. In dem dritten Beispiel reagiert das Zellvolumen sehr empfindlich auf die Chromosomenzahlverdopplung: der Verdopplungsfaktor liegt schon bei der ersten Erhöhung H auf D sehr hoch: 2,94, und schnellt bei dem folgenden Schritt von D auf T sogar auf 4,57 hinauf. Vermutlich ist es in der Haploidzüchtung nachteilig, wenn das Zellvolumen haploider Klone so stark auf die Ploidieerhöhung reagiert. Das unterschiedliche Verhalten von Plastidenzahlen und Stomalängen bei Ploidieerhöhungen demonstriert, daß die Plastidenzahl als Index für die Chromosomenzahl zuverlässiger ist als die Spaltöffnungslänge.

Der an verschiedenen Objekten gefundene Zusammenhang zwischen Zellgröße und Plastidenzahl hat u. a. zu der Auffassung geführt, es wäre denkbar, daß eine Vermehrung der Plastiden eine Folge der Zellvergrößerung wäre (SCHRÖDER, 1962). Eine solche direkte Verknüpfung besteht sicherlich nicht. Die beiden Größen erscheinen deshalb korreliert,



a



b

Abb. 17. Polysomatisch verdoppelte Spaltöffnungen. — a. Epidermis einer haploiden Kartoffel mit einer endomitotisch verdoppelten Spaltöffnung in der Mitte; b. Endopolyploid in einem Stomazwillingspaar, umgeben von haploiden Spaltöffnungen

weil ihre durch das Genom beherrschten Steuerungsmechanismen ein gemeinsames, vermutlich hormonales Prinzip besitzen.

8. Polysomatische Spaltöffnungen

Während Endopolyploidie für sehr viele verschiedene Gewebearten nachgewiesen wurde, herrscht bis jetzt allgemein die Ansicht vor, daß die Stomata diploid bleiben. TSCHERMAK-WOESS (1956, p. 815) meint hierzu: „In bezug auf die Stomata ist bisher kein einziger Fall von Endopolyploidie bekannt geworden. Zwar werden sie in den meisten einschlägigen Arbeiten nicht eigens erwähnt, doch dürfte nach den Erfahrungen am hiesigen Institut Endopolyploidie in ihnen ganz allgemein fehlen.“ GEITLER (1957, p. 3) schließt sich ihrer Ansicht an: „Nur die Schließzellen der Stomata scheinen ausnahmslos diploid zu bleiben.“ Auch BUTTERFAß (1959, 1963 b, 1965) vertritt im wesentlichen diese Meinung, obwohl er erwähnt (1959), daß er Schließzellenpaare mit auffallend erhöhter Chloroplastenzahl angetroffen hat, und auch (1963 b) die Möglichkeit erwägt, daß Schließzellen, die nur noch geringe physiologische Bedeutung haben, vielleicht doch endopolyploid werden könnten.

In der Epidermis von Kartoffeln verschiedener Ploidiestufen treten zerstreut Stomata auf, die nach ihrer Größe und Plastidenzahl polysomatische Stomata sein müssen. Wir fassen sie als durch Endomitose entstanden auf, da die alternative Erklärung der Polysomatik durch Restitutionskernbildung, die in Tapetenzellen bei der Kartoffel häufig ist, hier wohl wenig wahrscheinlich ist.

Die Abb. 17a zeigt als Beispiel hierfür ein endomitotisch verdoppeltes Schließzellenpaar (18 Plastiden, $34,2 \mu$ lang), umgeben von haploiden Stomata (\emptyset : 11,9 Plastiden, $23,2 \mu$ lang). Sein durchschnittlicher Abstand von den Nachbarstomata ($41,2 \mu$) ist wesentlich größer als der Durchschnittsabstand der haploiden Schließzellenpaare unter sich ($23,2 \mu$). Abb. 17b zeigt endomitotisch verdoppelte Zwillingsstomata mit 25 und 27 Plastiden, umgeben von haploiden Stomata mit 10 bis 13 Plastiden.

Dieser Befund entspricht der bereits von HUSKINS (1947) und HOLZER (1952) vertretenen Ansicht, daß Polysomatik nicht auf dazu vorgebildete Zell- oder Gewebeformen beschränkt zu sein braucht, sondern vereinzelt auch in Dauergeweben auftritt, die in der Hauptsache diploid bleiben.

Während polysomatische Stomata in der Epidermis der Blattspalte nur als zerstreute Ausnahmen unter den normalen auftreten, findet man direkt am Blattrand nur solche Stomata, die sich nach ihrer Größe und Plastidenzahl als zweifellos polysomatisch verdoppelte Schließzellenpaare ausweisen.* Diese endomitotische Verdopplung findet bei *S. tuberosum* in allen Ploidiestufen von $2n = 12, 24, 36, 48, 72$ und 96 ohne Ausnahmen statt. In der Abb. 18 sind die durchschnittlichen Stomalängen (\bar{x}) mit Variationsbereich ($\pm 2 s \bar{x}$) der normalen Stomata und der verdoppelten Randstomata desselben Blattes diagrammatisch für die sechs Ploidiestufen dargestellt. Die Abb. 19 bringt Aufnahmen einiger normaler und daneben im Profil der dazugehörenden Randstomata.

Das Phänomen der verdoppelten Randstomata beschränkt sich nicht auf die Art *S. tuberosum*, son-

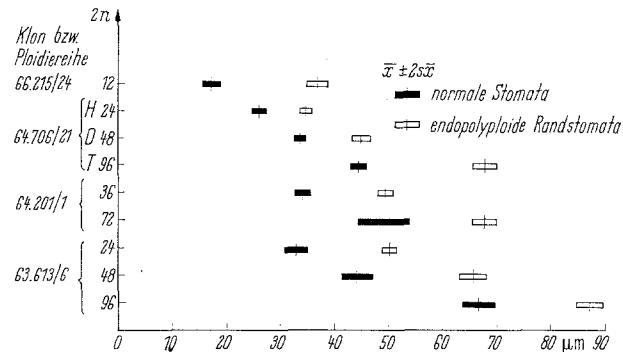


Abb. 18. Vergleich der Spaltöffnungslängen von normalen und endopolyploiden Stomata bei verschiedenen Ploidiestufen

dern wurde an einer Reihe von Wildkartoffelarten verschiedener Chromosomenzahlen beobachtet (z. B. an *S. berthaultii* Hawkes, *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm., *S. leptophyes* Bitt., *S. microdonatum* Bitt., *S. verrucosum* Schlechtend., *S. stoloniferum* Schlechtend. et Bouché, *S. acaule* Bitt. und *S. demissum* Lindl.).

Endopolyploide Spaltöffnungen treten fernerhin an den Blattnerven — die überhaupt sehr selten Spaltöffnungen tragen —, an den Stengeln und den Stolonen auf. Die Lentizellen der Knolle entwickeln sich ebenfalls unter polysomatisch verdoppelten Stomata der Knollenanlage. Die Spaltöffnungen von Kelch- und Blütenblättern sind dagegen nicht endopolyploid.

9. Die Plastidengrundzahl

Die Plastiden zeigen bei verschiedenen Pflanzenarten eine deutliche Tendenz, in gewebespezifischen Zahlen aufzutreten (z. B. BARTELS, 1965, für *Peperomia*). Auf Grund von Plastidenzählungen verschiedener Gewebeformen von *Epilobium* möchte MICHAELIS (1962) allgemein eine engvariable art-eigene Plastidenzahl \bar{p} postulieren, die durch korrelierte Zell- und Plastidenteilung in soeben geteilten Meristemzellen konstant gehalten wird und die bei *Epilobium* in den Epidermis- und Stomazellen beibehalten wird, während die Plastiden- und Schwammparenchymzellen die Werte $2\bar{p}$ bzw. $4\bar{p}$ erreichen. Die sehr wesentliche Frage, welchen Einfluß der durchschnittliche Endopolyploidiegrad in den verschiedenen Gewebearten auf das Zustandekommen der gewebespezifischen Durchschnittszahlen der Plastiden ausübt, wird dabei nicht diskutiert. Aber auch wenn man die Unterschiede im Endopolyploidiegrad der verschiedenen Gewebearten außer Betracht läßt, erscheint die Hypothese, daß die gewebespezifischen Plastidenzahlen ganze Multipla einer Grundzahl sein sollten, schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Plastidenzahlen in einer wohldefinierten Gewebeart, wie den Schließzellen, nach Genomverdopplung nicht gleichfalls verdoppelt, sondern um einen geringeren Faktor, z. B. bei der Kartoffel um 80–90%, vermehrt werden.

Es liegt auf der Hand anzunehmen, daß die gesetzmäßige Plastidenzahlerhöhung nach einer Genomverdopplung auf einer durch den Kern mehr oder weniger fest koordinierten DNS-Vermehrung im

* Ob diese normal gebauten Randstomata eventuell auch Hydathodenfunktionen ausüben, ist in diesem Zusammenhang ungewöhnlich.

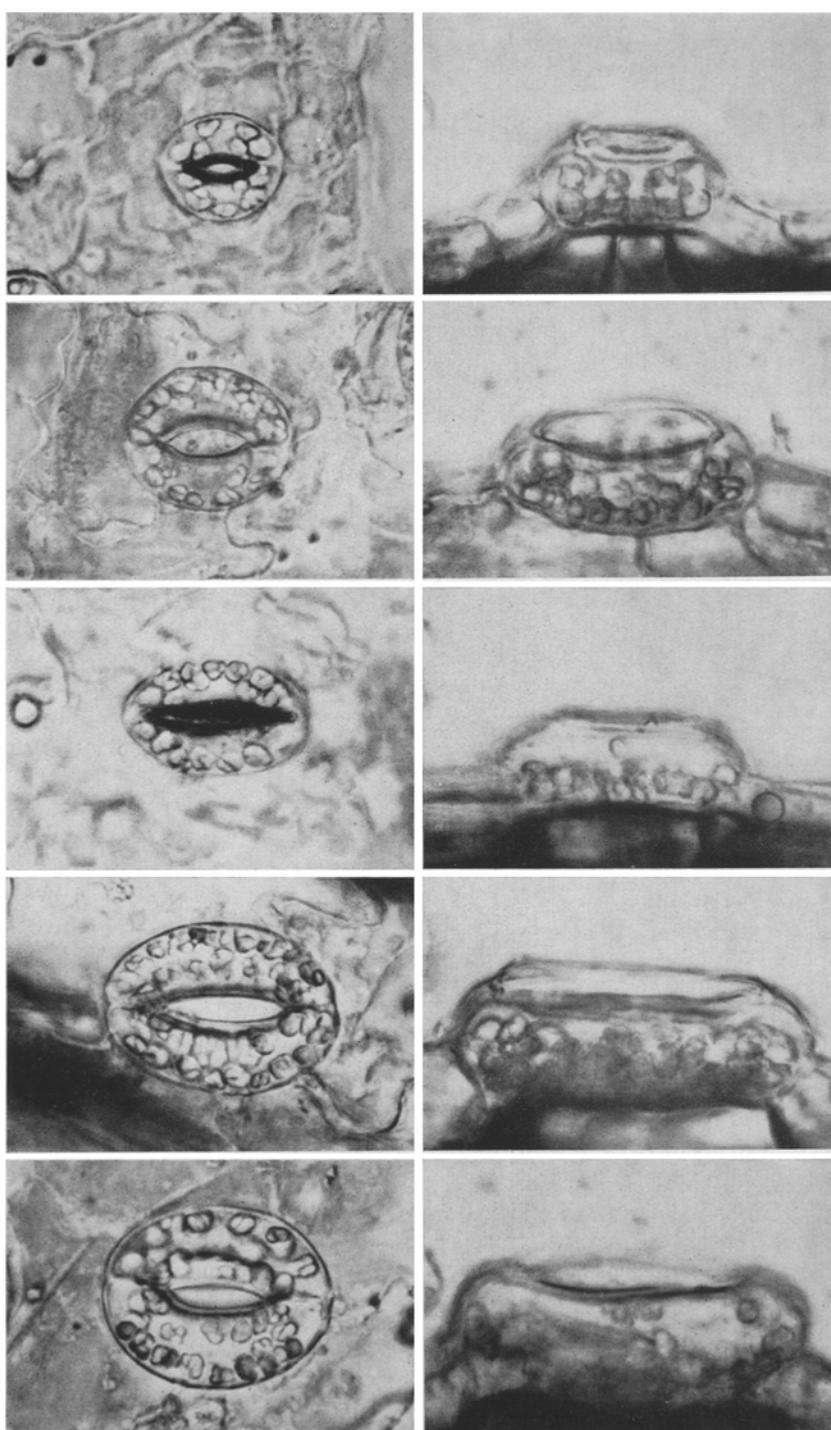


Abb. 19. Vergleich von normalen Spaltöffnungen (linke Seite) und endomitotisch verdoppelten Stomata von dem Rande desselben Blattes (rechts, im Profil) bei verschiedenen Valenzstufen. Von oben bis unten: $2n = 24$ (64.706/21); $2n = 36$ (64.201/1); $2n = 48$ (64.706/21); $2n = 72$ (64.201/1) und $2n = 96$ (64.708/5)

Kern und im Plastidom beruht. Es existieren aber zur Zeit noch keine Hinweise dafür, ob die Anzahl der Plastiden-DNS-Einheiten nach einer Kernverdopplung ebenfalls verdoppelt wird und ob die Anzahl DNS-Einheiten pro Chloroplast relativ konstant bleibt oder variabel ist. Die Beobachtungen von SCHIFF und EPSTEIN (1966) an *Euglena gracilis*, daß die Plastidenzahl von 30 in Dunkelzellen durch Fusion der Proplastiden auf 10 in Lichtzellen herabgesetzt wird, daß aber die UV-Inaktivierungsversuche in beiden Fällen für 30 DNS-Einheiten spre-

chen, läßt es möglich erscheinen, daß die Plastiden verschieden differenzierter Zellen bei einer höheren Pflanze auch spezifisch unterschiedliche Anzahlen von DNS-Einheiten besitzen können. Solange diese Fragen ungeklärt sind, ist die Annahme nicht berechtigt, daß die Anzahl Plastiden und die Anzahl Plastiden-DNS-Einheiten während der Orthogenese parallel gehen. Es ist deshalb unsicher, ob es sinnvoll ist, bei Plastidenzählungen im Vegetationskegel vermutete Proplastiden und Jungplastiden zu summieren (vgl. SCHRÖDER, 1962).

Die Untersuchung der gewebe-spezifischen Plastidenzahlen bei *Peperomia metallica* durch BARTELS (1965) ergab, daß die Schließzellen weit höhere Plastidenzahlen zeigten (etwa 23) als die Palisadenzellen (etwa 4). Bei der stark zur Endopolyploidie neigenden *Beta vulgaris* fand BUTTERFASS (1963 b), daß das Schwammparenchym vier verschiedene Plastidenzahlgipfel aufwies, die vier verschiedenen Endopolyploidiestufen entsprachen; in der Epidermis traten zwei Plastidenzahlgipfel und ebenfalls zwei Endopolyploidiestufen auf. Die Plastidenzahl der nicht endomitotisch veränderten Schwammparenchymzelle ist jedoch viermal höher als bei der diploiden Schließzelle, also umgekehrt wie bei *Peperomia*. BUTTERFASS (1965) hat in diesem Zusammenhang von verschiedenen Grundzahlen für die unterschiedlichen Zellsorten einer Art gesprochen. Wenn man annehmen würde, daß der diploide Kern die Anzahl der Plastiden-DNS-Einheiten auf eine spezifische Zahl einreguliere, dann müßte man für die oben erwähnten Beispiele annehmen, daß die Anzahl DNS-Einheiten in den Plastiden verschiedener Gewebearten stark unterschiedlich sei. Wenn man aber den alternativen extremen Standpunkt einnimmt,

die Anzahl DNS-Einheiten pro Plastide halte sich relativ konstant, muß man darauf verzichten, eine engere Korrelation zwischen der Vermehrung von Kern-DNS und Plastiden-DNS während der ganzen Entwicklung anzunehmen. Es ist wohl richtiger, sich vorzustellen, daß diese Korrelation sich gelegentlich lockern kann. Hierauf deutet unter anderem das Phänomen der Plastidenkonkurrenz hin (SCHÖTZ, 1954) sowie die Tatsache, daß kernlose *Acetabularia*-Thalli eine bedeutende kernunabhängige Plastidenvermehrung (HÄMMERLING, 1963, SHEPHARD, 1965)

Tabelle 4. Zusammenhang zwischen Plastidenzahl und Vitalität von primären Haploiden

	Insgesamt	Plastidenzahl		
		$\leq 9,7$	9,8 — 14,7	$\geq 14,8$
Jahrg. 1961 bis 1963: ursprüngl. Anzahl:	901	32	838	31
Nach 1—3jähr. Selektion verworfen:	658	25	604	29
behalten:	243	7	234	2
		$\chi^2 = 0,30^\circ$	$\chi^2 = 5,92^*$	
Signifikanz der Selektionsunterschiede:		$P < 0,60$ $> 0,58$	$P < 0,02$ $> 0,01$	
Jahrg. 1964: ursprüngliche Anzahl:	756	30	672	54
Nach 1jähriger Selektion verworfen:	607	27	529	51
behalten:	149	3	143	3
		$\chi^2 = 1,59^\circ$	$\chi^2 = 6,75^{**}$	
Signifikanz der Selektionsunterschiede:		$P < 0,21$ $> 0,20$	$P < 0,01$ $> 0,009$	

und wahrscheinlich auch Plastiden-DNS-Vermehrung (vgl. KIRK und TILNEY-BASSETT, 1967) aufweisen. Nach dem oben Gesagten ist es wenig wahrscheinlich, daß die gewebespezifischen Plastidenzahlen, so wie MICHAELIS (1962) vorgeschlagen hat, ganze Multiplikatoren einer artspezifischen Plastidengrundzahl ϕ bilden.

10. Beziehungen zwischen der Plastidenzahl und anderen physiologischen und morphologischen Eigenschaften

In der Literatur findet man die Auffassung, daß hohe Plastidenzahlen bei gleicher Ploidiestufe als Anzeichen von Heterosis zu werten seien (SCHWANITZ, 1932, MICHAELIS, 1951). Um zu prüfen, ob eventuell eine Beziehung zwischen Plastidenzahl und allgemeiner Wuchsgröße besteht, untersuchten wir eine größere Sammlung von primären Haploiden, die aus einem Zuchtmaterial mit starker genetischer Variabilität hergestellt worden war. Die haploiden Klone wurden während einer ein- bis dreijährigen Observationszeit teils im Gewächshaus und teils im Feldbestand boniert, und die schwächsten und im Habitus am meisten negativ auffallenden Klone wurden eliminiert. Diese Selektion wurde durchgeführt ohne Berücksichtigung der im Jungpflanzenstadium registrierten Plastidenzahlen. Die Population wurde aufgeteilt in drei Teile, eine sehr große Gruppe, die den Hauptteil der Variationskurve mit den Plastidenzahlen zwischen 9,8 und 14,7 umfaßte, und zwei kleine Gruppen mit sehr kleinen (unter 9,8) und mit sehr hohen Plastidenzahlen (über 14,7). In den Jahrgängen 1961—1963 wurde die ursprüngliche Anzahl von 901 Haploiden auf 243 reduziert. Diese Ausmerzung hat Individuen mit extrem kleinen Plastidenzahlen nicht stärker getroffen als solche mit normalen Plastidenzahlen (vgl. Tab. 4). Dagegen führte die negative Auslese zu einer signifikant viel stärkeren Dezimierung der Gruppe mit sehr hohen Plastidenzahlen. Das entsprechende Ergebnis für den Jahrgang 1964 zeigt das gleiche Bild: die Haploiden mit sehr kleinen und mit normalen Plastidenzahlen wurden recht gleichmäßig von der

Reduktion betroffen, die Gruppe mit sehr hohen Zahlen dagegen hochsignifikant stärker.

Hohe Plastidenzahlen derselben Ploidiestufe sind hiernach mit geringer Vitalität korreliert. Die extrem niedrigen Zahlen zeigen aber weder positive noch negative Korrelation mit der Wuchsgröße der Pflanzen.

Anhand von einigen primären Haploiden untersuchten wir die Beziehung zwischen Blattfarbe und Plastidenzahl der Schließzellen. Die 32 Vergleichspaare, je ein ausgesprochen dunkelgrüner und ein typisch hellgrüner aber sonst normal entwickelter Partner, wurden unter 16 Haploidfamilien ausgewählt. Die paarweise Verteilung auf viele Familien sollte verhindern, daß das Ergebnis durch eine unbeabsichtigte Auslese verzerrt wurde. Als Ergänzung hierzu wurden auch elf Observationsgruppen zusammengestellt, die einen dritten, typisch chlorotischen Partner enthielten. Wie die Abb. 20 zeigt, liegt die durchschnittliche Plastidenzahl der dunkelgrünen Pflanzen um etwa 0,6 höher als die der hellgrünen. Der Unterschied ist — bei der geringen Anzahl nicht verwunderlich — nicht signifikant, jedoch unterscheiden sich die Varianzen sehr deutlich. Die dunkelgrünen Pflanzen mit ihrer größeren Variabilität entfernen sich auch stärker von dem Variationsbereich aller Haploiden dieser 16 Familien. In den Observationen, die zusätzlich einen chlorotischen

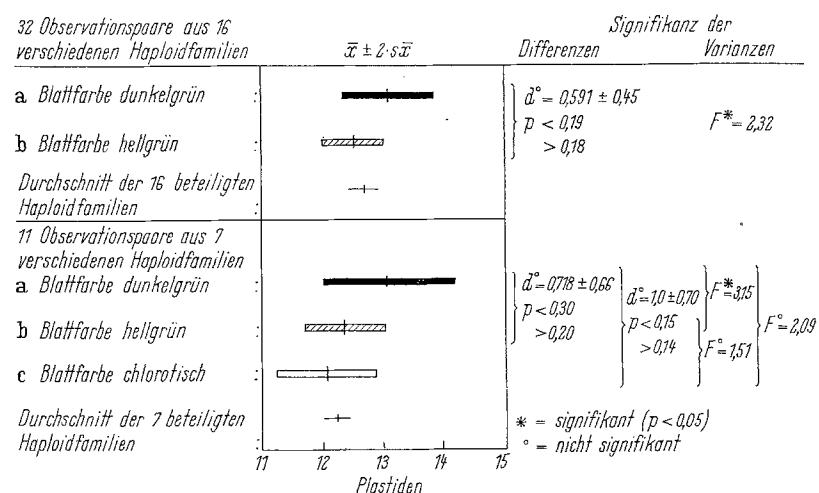


Abb. 20. Abhängigkeit der Blattfarbe von der Plastidenzahl in primären Haploiden

Tabelle 5. Zusammenhang zwischen Plastidenzahl und Richtung der phyllotaktischen Blattspirale in 817 primären Haploiden

Plastidenzahl	Anzahl mit Spiralrichtung		Heterogenität
	linksdrehend	rechtsdrehend	
klein: $\leq 9,7$	26	23	Verteilung homogen $\chi^2 = 0,022^\circ, P < 0,90$ $> 0,88$
mittel: $9,8 - 14,7$	391	346	Verteilung heterogen
groß: $\geq 14,8$	10	21	$\chi^2 = 4,36^*, P < 0,04$ $> 0,03$

Partner enthielten, zeigten diese durchschnittlich etwas geringere Plastidenzahlen als die hellgrünen Pflanzen.

In einer Untersuchung über die Zusammenhänge zwischen der Drehrichtung der phyllotaktischen Blattspirale bei der Kartoffel und anderen morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Pflanzen (FRANDSEN, in Vorbereitung) fanden wir unter anderem, daß bei haploiden Pflanzen die allgemeine Wichtigkeit eine gewisse Korrelation mit Linksdrehung des primären Sprosses zeigte. Dies äußerte sich darin, daß eine Selektion auf allgemeine Vitalität gleichzeitig das Verhältnis der links- und rechtsdrehenden Pflanzen (bestimmt am Primärstengel) signifikant zugunsten der Linksdreher verschob. Die Beziehung zwischen Drehrichtung der Blattspirale und der Höhe der Plastidenzahl wurde in dem gleichen Material untersucht. Wir zitieren daraus das Ergebnis in der Tab. 5. Die Pflanzen mit außerordentlich niedrigen Plastidenzahlen weisen dasselbe Verhältnis zwischen Links- und Rechtsspiralen auf wie die große Mehrzahl mit normalen Plastidenzahlen, nämlich einen geringen Überschuß an Linksspiralen. Die Gruppe mit sehr hohen Plastidenzahlen (über 14,7) weicht dagegen entschieden von dem Links-Rechtsverhältnis der beiden vorgenannten ab, indem sie ganz überwiegend (zu $2/3$) aus Pflanzen mit Rechtsdrehung besteht.

Es hat nach diesen verschiedenen Ergebnissen den Anschein, als gäbe es ein gemeinsames steuerndes Prinzip — wir denken hierbei besonders an die Hormongruppe der Auxine (vgl. FRANDSEN, in Vorbereitung) —, das die Wichtigkeit der Pflanzen regelt, ihre phyllotaktische Spiralrichtung beeinflußt und gleichzeitig die Plastidenzahl mitkontrolliert.

Zusammenfassung

Durchschnittsplastidenzahlen aus zehn Schließzellenpaaren erlauben eine sehr effektive Vorauslese von Haploiden unter den $4x$ -Pflanzen der Kreuzung *S. tuberosum* \times *S. phureja* (Abb. 2).

In den Einzelpflanzen nimmt die Plastidenzahl von den Kotyledonen bis zu den folgenden Blättern ab (Abb. 3). Sie sinkt mit steigender Blattinsertionshöhe in den Stauden weiter ab; gleichzeitig nimmt die Spaltöffnungsdichte zu; die Stomalänge dagegen variiert weniger regelmäßig (Abb. 4 und 5).

Plastidenzahlen und Stomalängen sind positiv korreliert (Tab. 1, Abb. 6 und 7).

Die Variation der durchschnittlichen Plastidenzahlen wurde für sechs verschiedene Ploidiestufen untersucht (Abb. 8, vgl. S. 158). Die Zahlen erhöhen sich nach jeder Chromosomenzahlverdopplung um

einen unterhalb zwei liegenden Faktor (etwa 1,8 bis 1,9). Für vier Ploidiestufen von *Petunia hybrida* wurde eine entsprechende Zunahme der Plastidenzahlen gefunden (Abb. 9).

Die Plastidenzahlen von 42 Zuchttümern mit 48 Chromosomen und von deren haploiden Nachkommenschaften sind deutlich positiv korreliert (Abb. 10). Innerhalb der

Haploidfamilien treten signifikante Unterschiede in den durchschnittlichen Plastidenzahlen auf (Abb. 11).

Der Ursprung des Plasmas (Plasmon + Plastom), in welchem das Genom eingelagert ist (Plasma von *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. tuberosum*, *Andigena*-Formen von *S. tuberosum* oder *S. spagazzinii*), beeinflußt deutlich die durchschnittlichen Plastidenzahlen (Tab. 2).

Die Verteilung der Plastidenzahlen in 72 trisomen Haploiden unterscheidet sich nicht von der normalen Verteilungskurve für Haploide (Abb. 12).

Plastidenzahl und Stomalänge zeigen positive Korrelation in einer Population von 48 Haploiden und ebenfalls in denselben Kloneen nach einer Verdopplung oder Vervierfachung der Chromosomenzahl. Hierbei nimmt der Regressionskoeffizient mit steigender Ploidiestufe ab (Abb. 13).

In dem vorerwähnten Material existiert eine starke Korrelation zwischen den haploiden und den entsprechenden homodiploiden Pflanzen hinsichtlich ihrer Stomalänge (Abb. 14) und auch hinsichtlich der Plastidenzahl (Abb. 15). Nach Verdopplung der Chromosomenzahl von 24 auf 48 erhöht sich die Plastidenzahl auf das 1,92fache. Zwischen 42 Haploidfamilien und ihren Mutterklonen mit $2n = 48$ war der entsprechende Faktor ein wenig kleiner: 1,85. Diese Differenz mag in der starken Homozygotie beim erstgenannten Fall begründet sein.

Ein Vergleich der Korrelation zwischen Stomalänge und Plastidenzahl bei den Chromosomenzahlstufen 24, 48 und 96 in drei verschiedenen Kloneen ergibt, daß einige Genotypen auf einen Anstieg der Ploidiestufe empfindlicher reagieren als andere (Abb. 16) und daß die Plastidenzahl als Indikator für die Ploidiestufe zuverlässiger ist als die Spaltöffnungslänge (Tab. 3).

Im Gegensatz zu der herrschenden Meinung, daß Schließzellen nicht endopolyploid werden, fanden wir in der Blattepidermis der Kartoffel von verschiedenen Ploidiestufen zerstreut liegende, polysomatisch verdoppelte Stomata. Die Spaltöffnungen am Rande der Lamina sind regelmäßig endomitotisch verdoppelt, gleichgültig welche Ploidiestufe untersucht wird (Abb. 18). Die Stomata an den Stengeln, Stolonen und an den Knollenanlagen, von welchen die Lentizellen gebildet werden, sind ebenfalls polysomatisch verdoppelt.

Die Hypothese von einer allgemeinen Plastidengrundzahl für jede Art, aus welcher die gewebespezifischen Plastidenzahlen als ganze Multipla entstehen sollen, wird kritisiert. Es existiert wahrscheinlich ein Korrelationsmechanismus zwischen der Vermeh-

rung von Kern-DNS und von Plastiden-DNS, der im Laufe der Morphogenese stark gelockert werden kann.

Nach Selektion für allgemeine Vitalität in Populationen von primären Haploiden, die in drei Gruppen mit niedrigen, normalen und hohen Plastidenzahlen aufgeteilt worden waren, zeigten sich die hohen Plastidenzahlen mit der Vitalität negativ korreliert (Tab. 4).

Haploide mit dunkelgrünem Laub zeigten eine (nicht gesicherte) Tendenz zu höheren Plastidenzahlen mit gesichert größerer Varianz als entsprechende hellgrüne Pflanzen (Abb. 20).

Da sowohl die Plastidenzahl als auch die ursprüngliche Drehrichtung der phyllotaktischen Blattspirale bei der Kartoffel mit der Vitalität in Wechselbeziehungen stehen, wurde an Haploiden geprüft, ob ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Plastidenzahl und Drehrichtung bestehe. Die Gruppen mit niedrigen und normalen Plastidenzahlen zeigten dieselbe fast gleichmäßige Verteilung von links und rechtsdrehenden Spiralen. In der Gruppe mit hohen Plastidenzahlen war dagegen das Verhältnis signifikant zugunsten der rechtsdrehenden Pflanzen verschoben worden (Tab. 5). Es wird vermutet, daß sowohl die Vitalität als auch die Drehrichtung der phyllotaktischen Spirale von einem gemeinsamen hormonalen Prinzip (vermutlich Auxine) gesteuert werden, das auch einen Einfluß auf die Plastidenzahl ausübt.

Literatur

1. BARTELS, F.: Die Plastiden von *Peperomia metallica* (Plastidenzählungen). *Z. Bot.* **52**, 572–599 (1965). —
2. BUTTERFASS, T.: Die praktische Ermittlung des Ploidiegrads von Zuckerrüben durch Zählung der Schließzellen-Chloroplasten. *Der Züchter* **28**, 309–314 (1958). —
3. BUTTERFASS, T.: Ploidie und Chloroplastenzahlen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **72**, 440–451 (1959). —
4. BUTTERFASS, T.: Das Verhalten der Chloroplastenzahlen in den Schließzellenpaaren von Zuckerrüben verschiedener Ploidiestufen vom Keimling bis zur blühenden Pflanze. *Der Züchter* **31**, 62–71 (1961). —
5. BUTTERFASS, T.: Die Trisomen von *Beta vulgaris* L. und ihre Chloroplastenzahlen in verschiedenen Zellen. *Habilitationsschrift*, Heidelberg, 1963a. —
6. BUTTERFASS, T.: Die Abhängigkeit der Plastidenvermehrung von der Reproduktion der Erbsubstanz im Kern. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **74**, 123–134 (1963b). —
7. BUTTERFASS, T.: Die Chloroplastenzahlen in verschiedenartigen Zellen trisomer Zuckerrüben (*Beta vulgaris* L.). *Z. Bot.* **52**, 46–77 (1964a). —
8. BUTTERFASS, T.: Die Korrelation zwischen der Chloroplastenzahl und der Zellgröße bei diploiden, triploiden und tetraploiden Zuckerrüben (*Beta vulgaris* L.). *Naturwissenschaften* **51**, 70–71 (1964b). —
9. BUTTERFASS, T.: Verschiedenartige Ursachen der Plastidenvermehrung in verschiedenen Zellen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **78**, (105)–(110) (1965). —
10. ELLERTON, P., and A. J. P. HENDRIKSEN: Note on the probable cause of the occurrence of tetraploid plants in commercial triploid varieties of sugar beets. *Euphytica* **8**, 99–103 (1959). —
11. FISCHER, H. E., H. SCHNEIDER und G. ENDERLEIN: Die Methoden zur Bestimmung der Genom-
- stufen bei *Beta*-Rüben. *Z. Pflanzenzücht.* **50**, 325–346 (1963). —
12. FRANDSEN, N. O.: Haploidproduktion aus einem Kartoffelzuchtmaterial mit intensiver Wildart-einkreuzung. *Der Züchter* **37**, 120–134 (1967a). —
13. FRANDSEN, N. O.: Chimären verschiedener Ploidiestufen aus haploiden Kartoffelklonen. *Z. Pflanzenzücht.* **57**, 123–145 (1967b). —
14. FRANDSEN, N. O.: Chromosomenverdopplung und Chimärenbildung nach Colchicinbehandlung haploider Kartoffelsamen. *Europ. Potato J.* **10**, 1–15 (1967c). —
15. GEITLER, L.: Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Zelle. *Fortschr. Bot.* 1956, 1–17 (1957). —
16. GERASSIMOW, J. J.: Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. *Z. Allg. Physiol.* **1**, 220–258 (1902). —
17. HÄMMERLING, J.: Nucleo-cytoplasmic interactions in *Acetabularia* and other cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **14**, 65–92 (1963). —
18. HESEMANN, C. U.: Cytogenetische Untersuchungen an Trisomen von *Petunia hybrida*. *Z. Pflanzenzücht.* **51**, 1–11 (1964). —
19. HOLZER, K.: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Österr. Bot. Z.* **99**, 118–155 (1952). —
20. HUSKINS, L.: The subdivision of the chromosomes and their multiplications in non-dividing tissues: possible interpretations in terms of gene structure and gene actions. *Amer. Naturalist* **81**, 401–434 (1947). —
21. KIRK, J. T. O., and R. A. E. TILNEY-BASSET: The plastids, their chemistry, structure, growth and inheritance. XVI + 608 pp. London and San Francisco 1967. —
22. MEINL, G., und D. ROTHACKER: Chloroplastenzahl und Valenzstufe bei verschiedenen Kartoffelspezies. *Z. Bot.* **49**, 380–392 (1961). —
23. MICHAELIS, P.: Plasmavermehrung und Heterosis. *Z. Pflanzenzücht.* **40**, 250–279 (1951). —
24. MICHAELIS, P.: Über Zahlgesetzmäßigkeiten plasmatischer Erbträger, insbesondere der Plastiden. *Proto-plasma* **55**, 177–231 (1962). —
25. MOCHIZUKI, A., and N. SUEOKA: Genetic studies on the number of plastid in stomata. I. Effect of autopolyploidy in sugar beets. *Cytologia* **20**, 358–366 (1955). —
26. REESE, G.: Beiträge zur Wirkung des Colchicins bei der Samenbehandlung. *Planta* **38**, 324–376 (1950). —
27. ROTHACKER, D., und G. SCHÄFER: Einige Untersuchungen über haploide Pflanzen von *Solanum tuberosum*. *Der Züchter* **31**, 289–297 (1961). —
28. ROTHACKER, D., J. SCHREITER und W. JUNGES: Untersuchungen zur Erzeugung und Auslese dihaploider Sämlinge bei *Solanum tuberosum* L. *Europ. Potato J.* **9**, 99–110 (1966). —
29. SCHIFF, J. A., and H. T. EPSTEIN: The replicative aspect of chloroplast continuity in *Euglena*. In: T. W. GOODWIN (editor): *Biochemistry of chloroplasts I*, pp. 341–353, London and New York 1966. —
30. SCHÖTZ, F.: Über Plastidenkonkurrenz bei *Oenothera*. *Planta* **43**, 182–240 (1954). —
31. SCHRÖDER, K. H.: Mikroskopische Untersuchungen über die Vermehrung der Plastiden im Scheitelmeristem und in den Blättern von *Oenothera albilaeta*. *Z. Bot.* **50**, 348–367 (1962). —
32. SCHWANITZ, F.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. V. Protonemaregeneration aus Blättern, Chloroplastengröße, Chloroplastenzahl, assimilatorische Relation. *Z. Ind. Abst. Vererb.* **62**, 232–248 (1932). —
33. SHEPHARD, D. C.: Chloroplast multiplication and growth in the unicellular alga *Acetabularia mediterranea*. *Experiment. Cell Res.* **37**, 93–110 (1965). —
34. TSCHERMAK-WOESS, E.: Karyologische Pflanzenanatomie. Ein kritischer Überblick. *Protoplasma* **46**, 798–834 (1956). —
35. v. WANGENHEIM, K. H.: Zur Kartoffelzüchtung auf diploider Stufe. *Z. Pflanzenzücht.* **47**, 172–180 (1962). —
36. WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Z. Bot.* **8**, 417–531 (1916).