

Endopolyploidie und Ertrag bei diploiden und tetraploiden Zuckerrüben. II.

TH. BUTTERFASS

Max-Planck-Institut für Pflanzengenetik, Ladenburg am Neckar, Rosenhof

Endopolyploidy and Yield in Diploid and Tetraploid Sugar Beets II

Summary. In diploid sugar beet the mesophyll cell sizes, arising from endotetraploidization, are well adapted to optimal yield requirements. In tetraploid sugar beet, however, the mesophyll cells of most plants become endooctoploid and hence too large. Trying to eliminate all endopolyploidy from tetraploids is not advisable, but some reduction of its extent seems advantageous.

Im vorhergegangenen Versuch (BUTTERFASS 1966a), angestellt in einem feuchten Jahr, hatten bei diploiden wie bei tetraploiden Zuckerrüben jeweils die Pflanzen mit dem höchsten Endopolyploidiegrad in den Mesophyllzellen den kleinsten Ertrag an löslicher Trockensubstanz in den Rüben geliefert. Da die Diploiden mit geringer bis mittlerer Endopolyploidie etwa gleich gut befriedigt hatten, war vermutet worden, für einen guten Ertrag dürften die Mesophyllzellen höchstens tetraploid sein, gleichgültig, ob die Zellen diploider Zuckerrüben ihre Chromosomenzahl verdoppeln oder die Zellen tetraploider Pflanzen die ihre beibehalten. Im Trockenjahr 1964 (BUTTERFASS 1965) war sogar bei Diploiden schon ein einziger Endopolyploidisierungsschritt von einer Abnahme des Ertrags begleitet gewesen. Neue Versuche sollten nun weitere Erfahrungen bringen.

Material und Methode

Material und Versuchsanordnung 1966

Als Saatgut dienten die diploide Sorte Kleinwanzlebener Norta sowie der auch im Vorjahr verwendete leistungsfähige tetraploide Stamm aus dem Versuchsmaterial von Herrn Prof. KNAPP, also das Vergleichspaar I des vorhergegangenen Versuchs. Die Stämme wurden ohne Wiederholungen in zwei etwa quadratischen Parzellen nebeneinander angebaut. Ausgesät wurde am 9. 5., geerntet am 3. 11. 1966. Verworfen wurden in jeder Parzelle beiderseits je zwei Randreihen, je zwei Pflanzen an den Reihenden und die Fehlstellennachbarn in den Reihen. Als Leistungsmerkmale dienten die Rüben-

gewichte (mit Kopf, ohne Blatt), die Refraktometerwerte des Preßsafts und die Produktion an löslicher Trockensubstanz pro Rübe, gewonnen durch Multiplikation der beiden zuerst genannten Werte. Ein Feldplan hielt die Wuchsorte aller Pflanzen auf 5 cm genau fest. Nur solche Pflanzen wurden ausgewertet, die von jeder Nachbarpflanze mindestens 20 und höchstens 30 cm entfernt standen. Die Summe der beiden Abstände zu den Nachbarpflanzen in der Reihe konnte also 40, 45, 50, 55 oder 60 cm betragen. Alle auszuwertenden Pflanzen wurden innerhalb jeder Ploidiestufe zu Klassen gleicher Standweite zusammengerechnet. Mit den jeweiligen Faktoren, um welche die Klassenmittel vom Bezugswert der 50-cm-Klasse abwichen (Tab. 1), wurden die Gewichte und (nur bei den Tetraploiden) die Refraktometerwerte aller nicht in der 50-cm-Klasse liegenden Rüben multipliziert. Die Refraktometerwerte der Diploiden sowie die Zellgrößenindizes bedurften keiner Korrektur. Ganz entsprechend wurde verfahren, um die Konkurrenzeinflüsse zwischen eu- und aneutetraploiden Pflanzen (BOSEMARK 1967a, 1967b, BUTTERFASS 1967, LICHTER 1967) auszugleichen. Korrigiert wurde dabei die Leistung von Euploiden in der Nachbarschaft von Aneuploiden auf die von Euploiden zwischen zwei Euploiden in der Reihe.

Material und Versuchsanordnung 1967

Die Pflanzen eines von Herrn Dr. LICHTER für andere Zwecke angelegten Versuchs (LICHTER 1968) konnten benutzt werden. Untersucht wurden zwei Vergleichspaare (Tab. 2): 1. Die Sorte Kleinwanzlebener Erta und ein von Dr. LICHTER hergestellter, auf einer größeren Anzahl von diploiden Pflanzen dieser Sorte beruhender tetraploider Stamm. Am 14. 4. 1967 wurde auf 50 cm Reihenabstand und 25 cm Abstand in der Reihe gedibbelt. 2. Die Sorte Kleinwanzlebener Norta mit dem entsprechenden, ebenfalls von Dr. LICHTER hergestellten tetraploiden Stamm.

Tabelle 1. Die standraumbedingten Unterschiede und ihre Elimination. 1966

Ploidie	doppelte Standweite	n	Rüben-gewicht		lösliche Trockensubstanz			Zellgrößen- index
			g	Korr.- Faktor	%	Korr.- Faktor	g/Rübe	dt/ha
2 x	40	261	613	1,07	21,03		128,9	117,3
	45	1221						
	50	182	657	Bezug	21,03		138,2	110,6
	55	118	750	0,88	20,73		155,5	113,5
	60	47	807	0,81	20,90		168,7	113,0
	50,4	495	681		20,95		142,7	112,7
4 x	40	171	633	1,10	17,54	1,03	111,0	101,0
	45	761						
	50	153	699	Bezug	18,06	Bezug	126,2	101,0
	55	112	763	0,92	18,07	—	137,9	100,7
	60	52	772	0,91	18,74	0,96	144,7	96,9
	51,3	410	711		18,03		128,2	100,0

Dieses Material wurde am 29. 3. im Gewächshaus in Japantöpfe gesät und am 25. 4. 1967 auf 50 cm Reihenabstand und 25 cm Abstand in der Reihe ausgepflanzt. Der Versuch umfaßte drei Wiederholungen, von denen die ersten beiden am 18. und 21. 9. und die letzte am 25. 10. 1967 geerntet wurden. Hinsichtlich der wenigen Fehlstellen und der Konkurrenzeinflüsse wurde verfahren wie 1966. Die genauen Chromosomenzahlen wurden bei den Tetraploiden aus der Sorte KW Erta vom Verfasser, bei denen aus der Sorte KW Norta von Dr. LICHTER bestimmt.

Düngung und Niederschläge

Für den Versuch des Jahres 1966 wurde weder im vorhergegangenen Herbst noch im Frühjahr 1966 gedüngt (vgl. die Diskussion bei BUTTERFASS 1966a). Dieses Vorgehen hat sich nicht bewährt (s. unten). 1967 wurde deshalb wieder wie üblich gedüngtes Land verwendet. Die Niederschläge sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Tabelle 3. Niederschlagshöhen und Regentage am Rosenhof

	Mittel 1949—1967		1964		1965		1966		1967	
	mm	Tage	mm	Tage	mm	Tage	mm	Tage	mm	Tage
Mai	68	12	85	10	85	18	43	10	96	18
Juni	90	12	30	8	142	12	111	16	54	13
Juli	77	12	25	8	117	21	94	15	36	7
August	89	13	44	8	59	11	130	15	56	10
September	61	11	64	13	67	17	24	7	80	13
Summe	385	60	248	47	470	79	402	63	322	61

Das Maß für den Endopolyploidiegrad

Das Verhältnis zwischen dem größeren und dem kleineren Durchmesser der Schwammparenchymzellen hat sich im Mittel nicht allzu sehr unterschieden. Deshalb wurde nur der größere Durchmesser von zehn Mesophyllzellen bestimmt, gemittelt und auf die durchschnittliche Schließzellenlänge aus dem gleichen Präparat bezogen (Gründe für die Relativierung bei BUTTERFASS 1965). Für sämtliche auswertbaren Pflanzen des Jahres 1966 wurde dieser Index dreimal bestimmt, und zwar an Stückchen von zwei einander diametral gegenüberstehenden Blättern, fixiert am 12. 8., und an einem solchen eines weiteren Blatts, fixiert am 21. 9. 1966. Der Mittelwert aus diesen drei Ergebnissen diente als Kennwert für eine Pflanze. 1967 sollte nicht selektiert, sondern nur ein Bild vom Verhalten der Population gewonnen werden. Die Indices konnten nur einmal bestimmt werden (Entnahme der Blattstückchen Ende Juli).

Die große Spanne der Pflanzenmittel in der Population vom einfachen bis zum etwa vierfachen Volumen der Mesophyllzellen beruht zweifellos auf Unterschieden des Endopolyploidiegrads. Diese Frage wird im methodischen Teil bei BUTTERFASS (1966a) diskutiert. Kleine Unterschiede der Kennwerte können andere Gründe haben.

Darstellung und Verrechnung

1967 wurden die Wiederholungen unverändert zusammengefaßt. Sonst wurde verfahren wie bei BUTTERFASS (1966a). Die Klassenbesetzung geht aus den Diagrammen hervor; die Zahlen gelten für die unausgeglichenen Mittel, die allein dargestellt wurden. Im Mittel der Population werden die Zellen der Tetraploiden etwa doppelt so groß wie die der Diploiden. Wenn man den mittleren Indexwert der diploiden Population mit $\sqrt{2} = 1,26$ multipliziert, erhält man deshalb, falls die Mesophyllzellen von Diploiden und Tetraploiden geometrisch nicht sehr un-

Tabelle 2. Material und mittlere Leistung

Jahr	Material	Ploidie	n	lösliche Trockensubstanz	
				Refr.-%	g/Rübe
1966	aus KW Norta YCR 4 Rosenhof (= „Stamm I“)	2 x	495	21,0	138
		eu4 x	301*	18,3	137**
		aneu4 x	109	17,6	91
1967	aus KW Erta, gedibbelt	2 x	276	21,5	187
		eu4 x	231	20,1	191**
		aneu4 x	46	19,7	117
1967	aus KW Norta, gepflanzt	2 x	297	22,4	200
		eu4 x	193	21,2	212**
		aneu4 x	93	20,8	121

* Später wurden davon 19 Pflanzen nicht ausgewertet.

** Gewinne aus der Nachbarschaft von Aneuploiden nach Möglichkeit wegkorrigiert.

ähnlich sind, etwa die Stelle, wo das Tetraploidenmittel auf der Indexskala der Diploiden liegen sollte. Auf den Abb. 3 und 4 wurde an diesen Punkt der mittlere Indexwert der Tetraploiden gelegt.

Ergebnisse 1966

Die Abb. 1 und 2 zeigen die Produktion an löslicher Trockensubstanz in Beziehung zu der Kennzahl

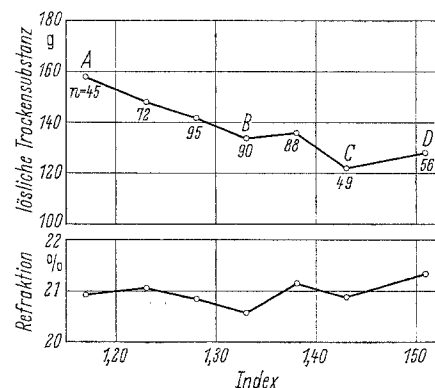


Abb. 1. Die Beziehung zwischen den Zellgrößenindices im Blatt und der Produktion an löslicher Trockensubstanz in der Rübe.

KW Norta, 1966

Statistische Angaben:

Vergleich	GD5%	gefund. Differenz
A/B	22	24*
B/C	22	12—
C/D	25	5—
A/D	26	30*

des Endopolyploidiegrads für Diploide (Abb. 1), Eutetraploide (Abb. 2 oben) und Aneuploide (Abb. 2 Mitte). In allen drei Fällen ist ein deutlicher und signifikanter Abfall der Leistung mit zunehmender relativer Zellgröße zu erkennen, bei den Eutetra-

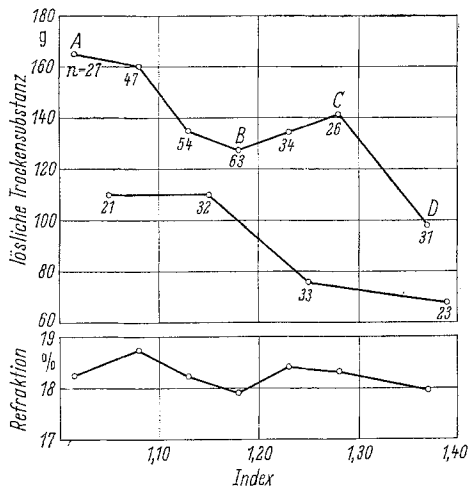


Abb. 2. Wie Abb. 1, aber Tetraploide des Stammes I, 1966. Oben Eutetraploide, in der Mitte Aneutetraploide, unten Refraktometerwerte der Euploiden
Statistische Angaben über die lösliche Trockensubstanz der Euploiden:

Vergleich	GD ₅ %	gefund. Differenz
A/B	32	38*
B/C	32	14—
C/D	33	43*

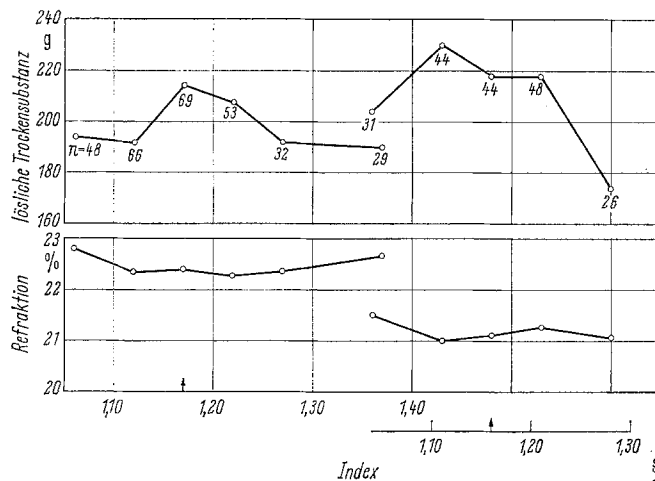


Abb. 4. Wie Abb. 1 und 3, aber aus KW Norta, 1967

ploiden von 163 auf 98 g, also um 40%. Der Refraktometerwert hat sich dabei nur wenig verändert. Aneuploidie und Leistungsabnahme mit zunehmenden Indexwerten haben, übereinstimmend mit früheren Ergebnissen, nichts miteinander zu tun. Vgl. dazu auch die Diskussion.

Ergebnisse 1967

Die Abb. 3 und 4 zeigen die Ergebnisse des Jahres 1967. Zwar leisten die besonders großzelligen unter den Tetraploiden weniger als die Pflanzen anderer Größenklassen, und die besten Tetraploiden bilden, wie auch früher gefunden, kleinere Zellen aus als dem Populationsmittel entspricht. Aber es sind nicht die Tetraploiden mit den allerkleinsten Zellen, die am meisten lösliche Trockensubstanz erzeugen, sondern die Pflanzen mit nur mäßig kleinen Zellen.

Die mittleren Refraktometerwerte der Indexklassen unterscheiden sich auch 1967 nicht sehr stark (Abb. 3 und 4). Eine schwache negative Korrelation zu den Trockensubstanzerträgen ist erkennbar.

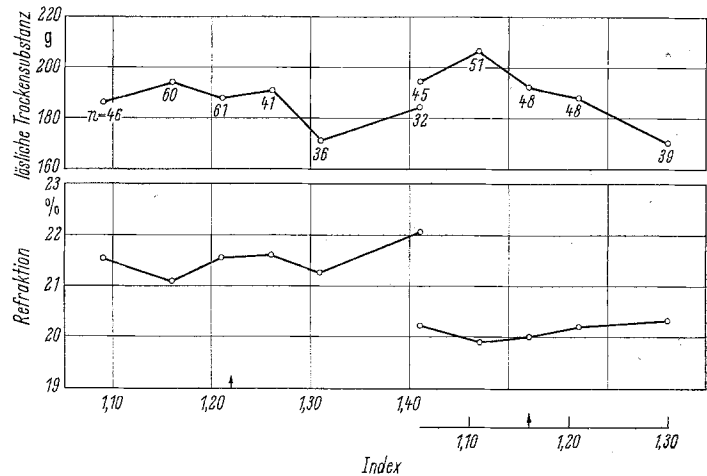


Abb. 3. Wie Abb. 1, aber links diploide und rechts eutetraploide Pflanzen aus KW Erta, oben Produktion an löslicher Trockensubstanz, unten Refraktometerwerte, 1967

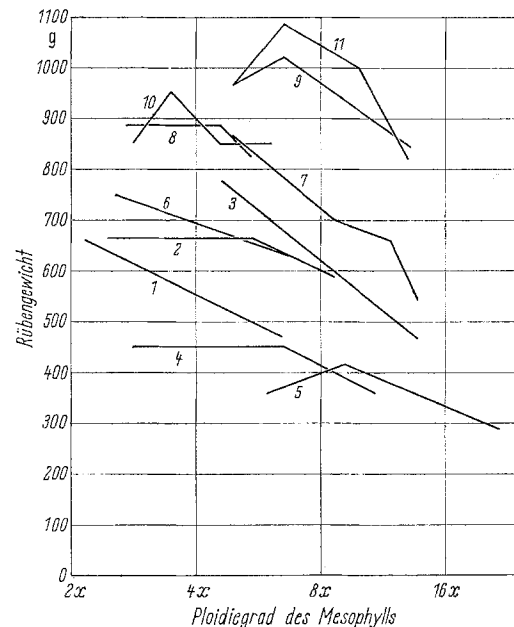


Abb. 5. Schematische Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse. Material und Versuchsjahr: 1. KW Norta, 1964. 2. KW Norta, 1965. 3. Stamm I, tetraploid, 1965. 4. Inzuchtstamm II, diploid, 1965. 5. Inzuchtstamm II, tetraploid, 1965. 6. KW Norta, 1966. 7. Stamm I, tetraploid, 1966. 8. KW Erta, 1967. 9. Aus KW Erta, eutetraploid, 1967. 10. KW Norta, 1967. 11. Aus KW Norta, eutetraploid, 1967

Das gedibbelte Material enthielt so wenig Aneuploide (46 Pflanzen = 16,6% der Tetraploiden), daß keine zuverlässige Beziehung zwischen der Leistung und dem Index der Aneuploiden zu erkennen war. Unter den gepflanzten Tetraploiden waren 93 = 32,5% aneuploid. Diese Aneuploiden verhielten sich nicht nachweisbar anders als die Euploiden, von der kleineren Leistung abgesehen. Die Beziehungen werden deshalb nicht wiedergegeben.

Besprechung

Die Leistung der Diploiden nahm 1966 mit zunehmendem Index linear um fast 20% ab (Abb. 1). Eine ähnliche Abnahme war bisher nur im Trockenjahr 1964 bei allgemein kleinerer Leistung gefunden worden (BUTTERFASS 1965). Es liegt nahe, die Ergebnisse der beiden Jahre unter dem gemeinsamen Aspekt ungenügender Ernährung zu sehen. Ein guter

Mineralstoffgehalt des Bodens (1964) kann nur mobilisiert werden, wenn genügend Wasser vorhanden ist, und umgekehrt nützt die höhere Feuchtigkeit nur dann etwas, wenn die Nährstoffe ausreichen. Bei der geringeren Konzentration der Bodenlösung im Jahre 1966 hätte die Transpiration vielleicht stärker sein müssen als unter den gegebenen Umständen möglich war; nach KOLKUNOW (1930) bilden nämlich die schwersten Pflanzen bei guter Wasserversorgung größere Zellen als leichtere Pflanzen, was 1966 eben nicht zu finden war. Der Versuch des Jahres 1966 gibt keine Antwort auf die Frage, ob diploide und tetraploide Zuckerrüben den jeweils höchsten Trockensubstanzertrag beim gleichen oder bei verschiedenen großen Ploidiegraden des Mesophylls bringen.

Deshalb wurde 1967 ein neuer Versuch unter besseren Bedingungen angestellt, und zwar mit Material, dessen genetische Zusammensetzung sich bei Diploiden und Tetraploiden so weit wie möglich gleicht. Da auf einheitlichen Standraum gedibbelt oder gepflanzt wurde, entfiel der Versuch, auf gleiche Abstände zu korrigieren.

Unter den Bedingungen des Jahres 1967 leisteten jene diploiden Pflanzen, deren Zellgrößen das Populationsmittel bildeten oder wenig darunter lagen, am meisten (Abb. 3 und 4). Dann hätten, wenn die Hypothese von der gemeinsamen optimalen Zellgröße richtig gewesen wäre, unter den Tetraploiden die kleinstzelligen am schwersten werden müssen. Das wurde nicht gefunden. Von gleicher oder auch nur ähnlicher Zellgröße bei optimaler Leistung kann hier nicht die Rede sein.

In Abb. 5 sind alle bisherigen Ergebnisse in schematisierter Form zusammengestellt. Unter den Diploiden findet sich die höchste Leistung stets in der Mitte oder im Bereich der etwas kleinerzelligen oder über die Mitte hinweg bis hinunter zu den kleinstzelligen Pflanzen, aber nie bei den großzelligen. Während die kleinstzelligen Diploiden bei allgemein ungünstigen Bedingungen (Trockenheit, schlechte Ernährung) mehr leisten können als die Pflanzen mit mittelgroßen Zellen, leisten sie unter allgemein günstigeren Bedingungen weniger. Offenbar liegt der Endopolyploidiegrad der heutigen diploiden Populationen, wie schon früher angenommen (BUTTERFASS 1965, 1966b), bereits in der Nähe des Optimums.

Bei den Tetraploiden hat sich bestätigt, daß die in den Populationen vorherrschenden Pflanzen durch Endopolyploidisierung zu große Zellen hervorbringen. Andererseits leisteten gerade beim höchsten Durchschnittsertrag der tetraploiden Gesamtpopulation die kleinstzelligen Tetraploiden weniger als etwas größerzellige (Abb. 5; vom Inzuchtstamm II sei abgesehen). (Zum Vergleich: Auch triploide Zuckerrüben leisten viel; unter ihnen herrschen aber Pflanzen vor, deren Mesophyllzellen hexaploid und damit ebenfalls größer werden als tetraploide Zellen.) Um nur die gemäßigt Kleinstzelligen zu selektieren, muß der Endopolyploidiegrad genauer bestimmt werden als bisher, weil der Unterschied zum Populationsmittel geringer ist und auf eine Abszisseneinheit im Selektionsbereich mehr Pflanzen entfallen als an den Enden der Verteilung.

Leider ist es nicht möglich, den Endopolyploidiegrad einer größeren Anzahl von Pflanzen unmittelbar zu bestimmen. Ein besseres Indiz als die Zellgröße

liefert aber die Chloroplastenzahl. Man könnte auf Chloroplastenzahlen bonitieren und die Pflanzen mit wenig, aber nicht die mit ganz wenig Chloroplasten behalten.

Einen möglichen Einwand gilt es noch zu besprechen. Wahrscheinlich enthält die Gruppe der genau 36chromosomigen Pflanzen, die hier als „eutetraploid“ bezeichnet wurden, auch trisom-pentaploid-Tetraploide, also doppelt Aneuploide, denn die Aneuploidie wird bei tetraploiden Zuckerrüben auch vom Pollen mit Erfolg übertragen (DEMIR 1966). Doppelt Aneuploide wachsen vermutlich besonders schlecht. Tatsächlich findet man in allen Versuchen unter den großzelligen 36chromosomigen Pflanzen einzelne Rüben mit auffallend schlechter Leistung. Wenn es sich bei ihnen um lauter doppelt aneuploide Pflanzen handeln sollte, was nicht anzunehmen ist, so würde das Leistungsmittel der Eutetraploiden in der obersten Indexklasse um bis zu 10% unterschätzt. Ein Blick auf Abb. 5 zeigt, daß ein unerkannter Fehler selbst von dieser Größe wenigstens in den Versuchen mit nicht maximaler Durchschnittsleistung nichts Grundsätzliches ändern würde. Daß die Tetraploiden mit den größten Zellen besonders schlecht abschneiden, liegt also nicht daran, daß die doppelt Aneuploiden vielleicht gehäuft in diese Klasse fallen.

Frau Ingeborg ACKERMANN, Frau Gisela WEINMANN und Herrn stud. rer. nat. Gerd-Volker FUCHS danke ich für ihre gewissenhafte und fleißige Hilfe. Herrn Dr. Robert LICHTER danke ich für die Erlaubnis, seinen Versuch mitzubenützen.

Zusammenfassung

Bei diploiden Zuckerrüben entsprechen die Zellgrößen des Mesophylls, die durch Endotetraploidisierung entstehen, im Mittel dem Erfordernis für einen optimalen Ertrag. Bei tetraploiden Zuckerrüben jedoch werden die Zellen der meisten Pflanzen endooktoploid und damit zu groß. Es ist nicht ratsam, die Endopolyploidie der Tetraploiden ganz wegzüchten zu wollen; nur eine Verminderung ihres Ausmaßes erscheint vorteilhaft.

Literatur

1. BOSEMARK, N. O.: The effect of aneuploidy on yield in anisoploid sugar beet varieties. I. I. R. B., J. Internat. Inst. Sugar Beet Res. 2, 145–161 (1967a). — 2. BOSEMARK, N. O.: Genotypic competition in anisoploid sugar beet varieties. Hereditas (Lund) 58, 111–134 (1967b). — 3. BUTTERFASS, TH.: Der Endopolyploidiegrad als neuer Aspekt der Polyploidiezüchtung. Der Züchter 35, 293 bis 296 (1965). — 4. BUTTERFASS, TH.: Endopolyploidie und Ertrag bei diploiden und tetraploiden Zuckerrüben. Der Züchter 36, 297–302 (1966a). — 5. BUTTERFASS, TH.: Neue Aspekte der Polyploidieforschung und -züchtung. Mitt. Max-Planck-Ges. 1966, 47–58 (1966b). — 6. BUTTERFASS, TH.: Wettbewerb zwischen eu- und aneuploiden Zuckerrüben im gemeinsamen Bestand. Naturwissenschaften 54, 290 (1967). — 7. DEMIR, I.: (Diploid \times tetraploid) ve (tetraploid \times diploid) Şeker Paneari Dölleri Üzerinde Sitolojik Araştırmalar (türk. m. dt. Zusammenfassung). Ege Univ. Ziraat Fak. Derg. 3, 115–118 (1966). — 8. KOLKUNOW, W.: Einige Ergebnisse der Nachforschungen über die Zellengröße bei der Zuckerrübe. Z. Pflanzenzücht. 15, 87–99 (1930). — 9. LICHTER, R.: Konkurrenzbeziehungen zwischen eu- und aneuploiden Pflanzen in tetraploiden Zuckerrübenpopulationen. Zucker 20, 351 bis 355 (1967). — 10. LICHTER, R.: Über das Ausmaß der Konkurrenz in diploiden und tetraploiden Zuckerrübenpopulationen. Arbeitsgem. Biometrie DLG-Pflanzenzüchtung, Vortrag 15. 1. 68 Wiesbaden, Rundsch. 1, 17–22 (1968).