

# DER ZÜCHTER

19. BAND

1949

HEFT 8/9

(Aus der Zweigstelle Baden [Rosenhof bei Ladenburg a. N.] des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Züchtungsforschung.)

## Untersuchungen an polyploiden Pflanzen.

### IV. Zum Wasserhaushalt diploider und polyploider Pflanzen.

Von F. SCHWANITZ.

#### A. Einleitung.

Daß der Wasserhaushalt polyploider Pflanzen von dem diploiden erheblich abweicht, ist seit langem bekannt. Der höhere Wassergehalt, der für die Organe tetraploider Pflanzen immer wieder festgestellt werden konnte, ist hierfür der beste Beleg. Wesentliche Unterschiede im Wasserhaushalt zeigten auch Keimungsversuche mit diploiden und tetraploiden Samen, bei denen eine bedeutend schlechtere Wasseraufnahme durch die tetraploiden Samen gefunden wurde. Da andererseits Unterschiede im Wasserhaushalt eine große Anzahl anderer Funktionen beeinflussen können, schien es angebracht, im Rahmen unserer Untersuchungen an polyploiden Pflanzen auch den Wasserhaushalt zu berücksichtigen. Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es ferner, zu versuchen, das unterschiedliche physiologische Verhalten der Diploiden und Tetraploiden auf einfachere Komponenten zurückzuführen. Aus diesem Grunde wurde auch eine Anzahl von Untersuchungen an solchen anatomischen Eigenschaften der Pflanzen vorgenommen, von denen es wahrscheinlich erschien, daß sie auf den Wasserhaushalt der Pflanzen von Einfluß seien.

#### B. Material.

Das in den vorliegenden Untersuchungen verwendete tetraploide Pflanzenmaterial war durch Behandlung von Keimpflanzen mit wäßrigen Colchicinlösungen gewonnen und — da es sich zumeist um Fremdbefruchtung handelte — durch freies Abblühen vermehrt worden. Als diploides Material wurde Handelssaatgut der gleichen Sorte, von der gleichen Firma bezogen, verwendet. Die Verwendung von diploidem Handelssaatgut als Vergleichsmaterial schien uns, wie schon in früheren Veröffentlichungen betont wurde, durchaus zulässig, da das Ausgangsmaterial infolge der Fremdbefruchtung recht heterozygot war. Die Nachzucht diploider Pflanzen der Behandlungsgeneration konnte daher kaum ein ausgeglicheneres und den Tetraploiden gleichartigeres Material erbringen, als dies bei Verwendung von Handelssaatgut der Fall war. Das tetraploide Material andererseits stammte in der Regel von so vielen Ausgangspflanzen, daß angenommen werden konnte, daß seine genetische Streuungsbreite der des diploiden durchaus entsprach.

#### C. Ergebnisse.

##### I. Morphologische Untersuchungen.

1. Spaltöffnungen. Von wesentlicher Bedeutung für den Wasserhaushalt der Pflanze ist die Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit. Ihre Er-

mittlung wurde so vorgenommen, daß die Epidermis der Blattunter- und die der Oberseite abgezogen und das Zellnetz mit Hilfe eines Projektionsmikroskopes (Promar, Hensoldt) auf ein Blatt Papier projiziert wurde, auf dem dann die einzelnen Spaltöffnungen durchnumeriert wurden. Aus den aus je 50 Messungen erhaltenen Zahlen wurden der Mittelwert und der mittlere Fehler bestimmt. Die Berechnung dieser Werte erfolgte nach den üblichen statistischen Methoden (JOHANNSEN 1926, JUST 1935, TEDIN 1941, KOLLER 1941, PÄTAU 1943). Für die Angabe der Sicherung der Differenz zwischen zwei Werten bedienen wir uns der von PIRSCHLE eingeführten Zeichen: \*\*\*P<0,0027, \*\*P 0,0027—0,01, \*P 0,01—0,05, °P 0,05—0,1, °°P >0,1.

Tabelle 1 gibt die Ergebnisse der Auszählungen wieder. Die erhaltenen Zahlen zeigen einmal, daß die Blattoberseiten bei allen untersuchten Objekten Spaltöffnungen besitzen, ihre Zahl ist an der Oberseite der Blätter allerdings nur etwa halb so groß wie an der Unterseite. Die Tetraploiden wiederum besitzen sowohl an der Unter- wie an der Oberseite jeweils etwa die Hälfte der Spaltöffnungen, die für die diploiden Formen der betreffenden Arten charakteristisch sind.

An einer größeren Anzahl von Spaltöffnungen wurde ferner die Größe der Schließzellenpaare sowie die Größe der geöffneten Spalte selbst ermittelt. Die Werte stammen von Messungen, die an Zeichnungen von Zellnetzen vorgenommen wurden; diese waren zur Bestimmung der Zellgröße mit Hilfe des „Promar“ durchgeführt worden. Von den zur Messung verwendeten Blättern beider Valenzstufen wurde zur gleichen Zeit die Epidermis abgezogen und in 70%igem Alkohol fixiert. Diese Fixierung wurde im Freien vorgenommen, unmittelbar nach dem Abtrennen der Blätter von der Pflanze, zu einer Zeit, wo, wie Testversuche mit der Kobaltpapier- und mit der Infiltrationsmethode zeigten, die Spalten weit geöffnet waren. Auf diese Weise war eine Bestimmung der Öffnungsweite der Spalten selbst möglich und die erhaltenen Werte bei Diploiden und Tetraploiden waren vergleichbar: Aus Länge und Breite der geöffneten Spalten wurde deren Fläche errechnet. Tab. 2 zeigt die Ergebnisse.

Es ist daraus zu entnehmen, daß sowohl die Fläche der Schließzellenpaare mitsamt der Spalte wie auch die Fläche der offenen Spalten selbst bei den Tetraploiden stets beträchtlich — bis über 100% — größer ist als bei den Diploiden.

Multipliziert man nun die Fläche der geöffneten Spalten mit der Gesamtspaltöffnungszahl je Einheit der Blattfläche, so erhält man Werte, die der Gesamtfläche der geöffneten Spalten je Flächeneinheit, selbst-

Tabelle I. Zahl der Spaltöffnungen je  $\text{cm}^2$  Blattfläche. (n = 50) 1942.

Objekt	Valenz	Oberseite	Unterseite
Gartenampfer . . . . .		M t · m	M t · m
<i>Rumex patientia</i> L. . . . .	2 n	5280 ± 607 <sup>***</sup>	7813 ± 651 <sup>***</sup>
	4 n	2876 ± 398	5103 ± 547
Sauerampfer . . . . .		7766 ± 562 <sup>***</sup>	9897 ± 607 <sup>***</sup>
<i>Rumex acetosa</i> L. . . . .	2 n	4673 ± 651	5813 ± 455
Zuckerrübe . . . . .		9822 ± 604 <sup>***</sup>	14495 ± 768 <sup>***</sup>
<i>Beta vulgaris</i> L. . . . .	2 n	5626 ± 607	7243 ± 487
Junger Wirsing . . . . .		9429 ± 651 <sup>***</sup>	16692 ± 575 <sup>***</sup>
<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>sabanda</i> L. . . . .	2 n	4411 ± 600	8859 ± 502
	4 n		
Alte Pflanze . . . . .		9168 ± 600 <sup>***</sup>	17262 ± 660 <sup>***</sup>
	2 n		
	4 n	5000 ± 575	7364 ± 471
Grünkohl			
<i>Brassica ol.</i> var. <i>acephala</i> Dc. . . . .	2 n	10505 ± 575 <sup>***</sup>	19252 ± 635 <sup>***</sup>
	4 n	6429 ± 597	10449 ± 651
Alte Pflanze . . . . .		10981 ± 607 <sup>***</sup>	20682 ± 651 <sup>***</sup>
	2 n		
	4 n	6019 ± 619	10701 ± 562
Raps . . . . .		15869 ± 901 <sup>***</sup>	28822 ± 812 <sup>***</sup>
<i>Brassica napus</i> L. var. <i>oleifera</i> METZG. . . . .	2 n	6757 ± 471	14140 ± 679
	4 n		
Rübsen . . . . .		12981 ± 575 <sup>***</sup>	24215 ± 724 <sup>***</sup>
<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZG. . . . .	2 n	6664 ± 575	11869 ± 607
Petersilie . . . . .		7271 ± 752 <sup>***</sup>	17738 ± 961 <sup>***</sup>
<i>Petroselinum sativum</i> HOFFM. . . . .	2 n	3570 ± 442	8206 ± 575
	4 n		
Sellerie . . . . .		6748 ± 796 <sup>***</sup>	19187 ± 1343 <sup>***</sup>
<i>Apium graveolens</i> L. . . . .	2 n	6093 ± 591	9037 ± 752
	4 n		
Gurkenkraut . . . . .		8822 ± 545 <sup>***</sup>	15589 ± 651 <sup>***</sup>
<i>Borago officinalis</i> L. . . . .	2 n	4224 ± 470	7617 ± 556
	4 n		
Melisse . . . . .		9189 ± 575 <sup>***</sup>	13224 ± 547 <sup>***</sup>
<i>Melissa officinalis</i> L. . . . .	2 n	5701 ± 398	7093 ± 518
	4 n		
Salbei . . . . .		10393 ± 651 <sup>***</sup>	18102 ± 635 <sup>***</sup>
<i>Salvia officinalis</i> L. . . . .	2 n	6028 ± 562	8981 ± 607
	4 n		
Winterbohnenkraut . . . . .		11355 ± 679 <sup>***</sup>	19523 ± 607 <sup>***</sup>
<i>Satureja montana</i> L. . . . .	2 n	5355 ± 600	10103 ± 562
	4 n		
Bohnenkraut . . . . .		7757 ± 440 <sup>***</sup>	17421 ± 752 <sup>***</sup>
<i>Satureja hortensis</i> L. . . . .	2 n	4355 ± 591	8972 ± 354
	4 n		
Majoran . . . . .		9664 ± 487 <sup>***</sup>	18748 ± 487 <sup>***</sup>
<i>Origanum vulgare</i> L. . . . .	2 n	3934 ± 562	8841 ± 487
	4 n		
Dost . . . . .		12140 ± 679 <sup>***</sup>	22888 ± 786 <sup>***</sup>
<i>Origanum vulgare</i> L. . . . .	2 n	8383 ± 752	10514 ± 635
	4 n		
Baldrian . . . . .		8289 ± 619 <sup>***</sup>	20124 ± 562 <sup>***</sup>
<i>Valeriana officinalis</i> L. . . . .	2 n	5168 ± 709	10037 ± 784
	4 n		
Rapünzchen . . . . .		6916 ± 755 <sup>***</sup>	9467 ± 714 <sup>***</sup>
<i>Valerianella eriocarpa</i> DESV. . . . .	2 n	3869 ± 629	5234 ± 607
	4 n		
Schwarzwurzel . . . . .		8738 ± 414 <sup>***</sup>	15710 ± 610 <sup>***</sup>
<i>Scorzonera hispanica</i> L. . . . .	2 n	4429 ± 547	6486 ± 547
	4 n		
Haferwurzel . . . . .		8374 ± 679 <sup>***</sup>	18486 ± 768 <sup>***</sup>
<i>Tragopogon porrifolius</i> L. . . . .	2 n	5636 ± 1121	8262 ± 591
	4 n		
Zichorie . . . . .		9149 ± 635 <sup>***</sup>	15411 ± 746 <sup>***</sup>
<i>Cichorium intybus</i> L. . . . .	2 n	5327 ± 471	7766 ± 664
	4 n		
Löwenzahn . . . . .		9869 ± 591 <sup>***</sup>	19243 ± 872 <sup>***</sup>
<i>Taraxacum officinale</i> WEB. . . . .	2 n	5897 ± 635	10364 ± 591
	4 n		
Gelber Senf . . . . .		8234 ± 708 <sup>***</sup>	14336 ± 544 <sup>***</sup>
<i>Sinapis alba</i> L. . . . .	2 n	4346 ± 664	7149 ± 651
	4 n		

Tabelle 2. Größe der Spaltöffnungsbegleitzellen und der Spaltöffnungen bei Diploiden und Tetraploiden. (n = 150.)

Objekt	Valenz	Spaltöffnungsbegleitzellen		Breite des Spaltöffnungsapparates		Fläche der Spaltöffnung mit den Begleitzellen (μ <sup>2</sup> )	Spaltöffnungsfläche (μ <sup>2</sup> )
		Länge (in μ)	Breite (in μ)	(in μ)	m		
Rübsen . . . . .		M	m	M	m		
	2 n	22,7 ± 0,31 <sup>xxx</sup>	6,9 ± 0,11 <sup>xxx</sup>	17,1 ± 0,22 <sup>xxx</sup>	304,4	24,0	
<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER . . . . .	4 n	34,0 ± 0,31	8,6 ± 0,13	20,9 ± 0,23	560,8	55,4	
Junger Wirsing . . . . .		27,0 ± 0,26 <sup>xxx</sup>	8,2 ± 0,08 <sup>xx</sup>	19,7 ± 0,21 <sup>xxx</sup>	419,8	26,6	
	2 n	33,5 ± 0,33	8,9 ± 0,10	21,8 ± 0,23	575,3	49,0	
Cichorie . . . . .		31,9 ± 0,26 <sup>xxx</sup>	9,2 ± 0,13 <sup>xxx</sup>	21,8 ± 0,23 <sup>xxx</sup>	544,5	35,8	
	2 n	45,2 ± 0,48	11,1 ± 0,15	26,0 ± 0,31	923,0	68,6	
Sauerampfer . . . . .		37,0 ± 0,30 <sup>xxx</sup>	11,1 ± 0,15 <sup>xxx</sup>	26,6 ± 0,30 <sup>xxx</sup>	772,9	51,1	
	2 n	45,1 ± 0,28	13,6 ± 0,17	32,0 ± 0,35	1136,0	67,9	
Ausdauerndes Bohnenkraut . . . . .		28,4 ± 0,17 <sup>xxx</sup>	8,5 ± 0,11 <sup>xxx</sup>	20,2 ± 0,17 <sup>xxx</sup>	450,6	28,7	
	2 n	39,4 ± 0,30	11,5 ± 0,13	26,4 ± 0,15	816,9	43,8	

verständlich nur unter den jeweiligen Versuchsbedingungen, entsprechen. Die Zahlen, zu denen man auf diese Weise kommt (Tab. 3), zeigen nicht die Unterschiede, die sich sowohl hinsichtlich der Spaltöffnungszahl wie hinsichtlich der Spaltöffnungsgröße zwischen

den beiden Valenzstufen einen beträchtlichen, statistisch gesicherten Unterschied aufweist: die Tetraploiden besitzen je Flächeneinheit um etwa 25% weniger Gefäßbündel als die Diploiden. Dagegen ist der Durchmesser der Gefäße bei den Tetraploiden um

Tabelle 3. Spaltöffnungsfläche pro cm<sup>2</sup> Blattfläche bei Diploiden und Tetraploiden. (1942.)

Objekt	Valenz	Spaltöffnungsfläche (in mm <sup>2</sup> ) pro cm <sup>2</sup> Blattfläche			Gesamt
		Oberseite	Unterseite		
Rübsen . . . . .					
	2 n	0,3115	0,5812	0,8926	
<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER . . . . .	4 n	0,3692	0,6575	1,0267	
Junger Wirsing . . . . .					
	2 n	0,2529	0,4440	0,6969	
<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>sabauda</i> L. . . . .	4 n	0,2161	0,4341	0,6501	
Chicoré . . . . .					
	2 n	0,3253	0,4517	0,7770	
<i>Cichorium intybus</i> L. var. <i>foliosum</i> . . . . .	4 n	0,3654	0,5327	0,8981	
Sauerampfer . . . . .					
	2 n	0,3968	0,5057	0,9025	
<i>Rumex acetosa</i> L. . . . .	4 n	0,3172	0,3947	0,7119	
Ausdauerndes Bohnenkraut . . . . .					
	2 n	0,3259	0,5603	0,8862	
<i>Satureja montana</i> L. . . . .	4 n	0,2345	0,4425	0,6770	

den Valenzstufen finden: man wird, wenn man die Fehlermöglichkeiten berücksichtigt, die das Verfahren bei der Ermittlung der Öffnungsfläche der Spalten in sich birgt, annehmen dürfen, daß die Gesamtfläche der geöffneten Spalten auf die gleiche Blattfläche bezogen bei Diploiden und Tetraploiden praktisch gleich groß ist.

2. Gefäße und Gefäßbündel. Neben der Zahl der Spaltöffnungen muß auch die Versorgung des Blattes mit den wasserzuleitenden Elementen, den Gefäßen und Gefäßbündeln, einen erheblichen Einfluß auf den Wasserhaushalt haben. Es wurde daher an Blättern, die mit Chloralhydrat aufgeheilt waren, die Länge der Gefäßbündel je Flächeneinheit bestimmt. Mit Hilfe des „Promar“ wurden die im Gesichtsfelde befindlichen Gefäßbündel in ihrem Verlauf nachgezeichnet und ausgemessen. Aus Tab. 4 ist zu ersehen, daß die Länge der Gefäßbündel je Flächeneinheit bei

Tabelle 4. Länge der Gefäßbündel pro cm<sup>2</sup> Blattfläche. (1943.)

Objekt	Valenz	n	M	+	m
<i>Cichorium intybus</i> L. . . . .	2 n	50	41,3 ± 0,092 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	30,8 ± 0,091 cm		
<i>Digitalis ferruginea</i> L. . . . .	2 n	50	36,0 ± 0,090 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	25,7 ± 0,046 cm		
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>oleiferus</i> L. . . . .	2 n	50	46,4 ± 0,077 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	36,0 ± 0,075 cm		
<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> L. . . . .	2 n	50	47,1 ± 0,093 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	35,9 ± 0,091 cm		
<i>Rumex acetosa</i> L. . . . .	2 n	50	46,9 ± 0,068 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	41,3 ± 0,045 cm		
<i>Sinapis alba</i> L. . . . .	2 n	54	51,7 ± 0,098 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	30,9 ± 0,047 cm		
<i>Viola tricolor</i> L. . . . .	2 n	49	31,2 ± 0,046 cm <sup>xxx</sup>		
	4 n	50	25,8 ± 0,049 cm		

etwa 20% größer als bei den Diploiden (Tab. 5). Die Bestimmung anderer wichtiger Größen, wie die der Zahl der Gefäße pro Gefäßbündel im Blattlumen und

Tabelle 5. Durchmesser der Gefäße bei Diploiden und Tetraploiden (in mm). (1943.)

Objekt	Valenz	n	M	+	m
<i>Digitalis ferruginea</i> . . . . .	2 n	600	0,0092 ± 0,000082 <sup>xx</sup>		
	4 n	600	0,0113 ± 0,000108		
<i>Stiefmütterchen</i> . . . . .	2 n	400	0,0092 ± 0,000157 <sup>xxx</sup>		
	4 n	400	0,0114 ± 0,000174		
Rübsen . . . . .	2 n	300	0,0076 ± 0,000132 <sup>xxx</sup>		
	4 n	300	0,0094 ± 0,000147		

die der Zahl und Größe der Gefäße im Blattstiel und ihre Beziehung auf die jeweilige Blattfläche konnte nicht mehr durchgeführt werden.

3. Blattdicke. Die Blattdicke kann ebenfalls einen gewissen Einfluß auf die Transpiration haben, da bei gleichen Spaltöffnungszahlen das Innere dicker Blätter eine schlechtere Belüftung haben muß als das Innere dünnerer Blätter. Die vorgenommenen Messungen (Tab. 6) ergaben, daß die Blätter tetraploider Pflanzen um etwa 10% dicker waren als die diploider.

Tabelle 6. Blattdicke (in mm) bei Diploiden und Tetraploiden (n = 100). (1944.)

Objekt	Valenz	M	n	2n = 100
<i>Rumex patientia</i> L.	2 n	0,2906 ± 0,0071	100,0 <sup>xxx</sup>	106,6
	4 n	0,3098 ± 0,0077		
<i>Rumex acetosa</i> L.	2 n	0,2767 ± 0,0102	100,0 <sup>xxx</sup>	109,8
	4 n	0,3037 ± 0,0105		
<i>Beta vulgaris</i> L.	2 n	0,3001 ± 0,0132	100,0 <sup>xxx</sup>	110,2
	4 n	0,3308 ± 0,0114		
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> A. Voss	2 n	0,2599 ± 0,0074	100,0 <sup>xx</sup>	107,9
	4 n	0,2715 ± 0,0077		
<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> Dc.	2 n	0,2338 ± 0,0083	100,0 <sup>xxx</sup>	110,7
	4 n	0,2589 ± 0,0092		
<i>Brassica napus</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER	2 n	0,2412 ± 0,0086	100,0 <sup>xxx</sup>	107,3
	4 n	0,2587 ± 0,0055		
<i>Sinapis alba</i> L.	2 n	0,1986 ± 0,0049	100,0 <sup>xx</sup>	103,8
	4 n	0,2061 ± 0,0040		
<i>Salvia officinalis</i> L.	2 n	0,1788 ± 0,0046	100,0 <sup>xxx</sup>	115,5
	4 n	0,2066 ± 0,0071		
<i>Melissa officinalis</i> L.	2 n	0,1629 ± 0,0062	100,0 <sup>xxx</sup>	112,2
	4 n	0,1827 ± 0,0095		
<i>Digitalis purpurea</i> L.	2 n	0,2285 ± 0,0092	100,0 <sup>xxx</sup>	112,6
	4 n	0,2572 ± 0,0092		
<i>Cichorium intybus</i> L.	2 n	0,2229 ± 0,0071	100,0 <sup>xxx</sup>	125,5
	4 n	0,2798 ± 0,0126		

4. Interzellularräume. Die Größe der Transpiration kann ferner durch die Größe des Interzellularraumes beeinflußt werden. Es wurde daher das Volumen des Interzellularraumes diploider und tetraploider Blätter durch Infiltrieren von Paraffinöl bestimmt. Gleich große Blattstücke (insgesamt 400 cm<sup>2</sup>), deren Fläche und Durchmesser bekannt waren, wurden frisch gewogen, danach in Paraffinöl gelegt und mit Hilfe der Wasserstrahlpumpe so lange evakuiert, bis längere Zeit — mindestens 30 min — keine Luftblasen mehr von den Blättern aufstiegen. Danach wurden diese aus dem Paraffinöl genommen, von dem außen ansitzenden Öl durch vorsichtiges Abtupfen mit weichem Filtrerpapier befreit und wieder gewogen. Aus der Gewichtsdifferenz konnte die Menge des von der Pflanze in die Interzellularräume aufgenommenen Öles bestimmt werden. Durch Feststellung des spezifischen Gewichts des Paraffinöls konnte dann die Größe der Interzellularräume errechnet werden. Die so erhaltenen Werte wurden schließlich durch Berechnung des Volumens der für die Infiltration benutzten Blattstücke auf gleiche Blattvolumina bezogen. Tab. 7 zeigt die Ergebnisse dieser Untersuchungen. Aus den errechneten Zahlen geht eindeutig hervor, daß der pro Volumeneinheit der Pflanze zur Verfügung stehende Interzellularraum bei den Tetraploiden wesentlich kleiner ist als bei den Diploiden.

5. Behaarung. Da auch die Zahl und die Größe der Haare einen Einfluß auf die Transpiration haben können, wurden diese Werte bei einigen geeigneten Objekten bestimmt. Die Bestimmung der Haarzahl erfolgte in gleicher Weise wie die Bestimmung der Spaltöffnungszahlen; die Haarlänge und die Zahl der Zellen je Haar wurde an Blattquerschnitten gemessen.

Tabelle 7. Interzellularräume (in ccm pro 100 ccm Blattmasse) bei Diploiden und Tetraploiden (1943).

Objekt	Valenz	Interzellularräume in ccm	2n:100
<i>Rumex Patentia</i> L.	2 n	2,34	100
	4 n	1,62	69,2
<i>Rumex acetosa</i> L.	2 n	2,09	100
	4 n	1,49	71,3
<i>Beta vulgaris</i> L.	2 n	1,79	100
	4 n	1,35	75,4
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> A. Voss	2 n	2,49	100
	4 n	1,76	70,7
<i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>acephala</i> Dc.	2 n	2,60	100
	4 n	1,73	66,5
<i>Brassica napus</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER	2 n	2,45	100
	4 n	1,99	81,2
<i>Sinapis alba</i> L.	2 n	0,42	100
	4 n	0,38	86,4
<i>Salvia officinalis</i> L.	2 n	2,56	100
	4 n	2,19	85,6
<i>Melissa officinalis</i> L.	2 n	2,94	100
	4 n	1,91	64,9
<i>Digitalis purpurea</i> L.	2 n		
	4 n		
<i>Cichorium Intibus</i> L.	2 n		
	4 n		

Tab. 8 zeigt die Ergebnisse dieser Untersuchungen bei *Digitalis purpurea* und bei *Thymus vulgaris*. Wir können feststellen, daß hinsichtlich der Zahl der Haare die gleichen Verhältnisse vorliegen wie bei den Spaltöffnungszahlen: die Zahl der Haare je Flächeneinheit

Tabelle 8. Zahl der Haare pro cm<sup>2</sup> Blattfläche. (1943.)

Objekt	Valenz	n	M	m
<i>Thymian</i>	2 n	100	39434 ± 832 <sup>xxx</sup>	
<i>Thymus vulgaris</i> L.	4 n	100	19288 ± 386	
<i>Roter Fingerhut</i>	2 n	160	2490 ± 317 <sup>xxx</sup>	
<i>Digitalis purpurea</i> L.	4 n	160	1089 ± 77	

ist bei den Tetraploiden auf weniger als die Hälfte der für die Diploiden charakteristischen Zahl herabgesetzt.

Die Länge der Haare beträgt bei *Digitalis purpurea* im Mittel von 160 Messungen 0,45 ± 0,008 mm bei den Diploiden, und rund 0,42 ± 0,009 mm bei den Tetraploiden. Die Diploiden besitzen demnach ein wenig längere Haare als die Tetraploiden. Dagegen findet sich ein recht beträchtlicher Unterschied zwischen den beiden Valenzstufen in der Zahl der Zellen, die an dem Aufbau der Haare beteiligt sind. Bei je 160 Zählungen wurde für die Haare der 2n-Pflanzen eine mittlere Zellenzahl von 5,03 ± 0,18, für die der 4n-Pflanzen dagegen nur 3,83 ± 0,19 gefunden.

## II. Physiologische Untersuchungen.

1. Wasser gehalt. Ein höherer Wassergehalt der Polyploiden wird immer wieder von Untersuchun-

gen polyploider Pflanzen berichtet, und wir konnten ihn selbst wiederholt feststellen. Aus Versuchen zur Ermittlung der Assimilation diploider und tetraploider Pflanzen nach der Blatthälftenmethode lagen für eine Anzahl von Pflanzen Frischgewicht und Trockengewicht von je 200 g Blattfläche für eine Zahl von Tagen vor. Tab. 9 gibt die Ergebnisse dieser Bestimmungen wieder. Die Zahlen zeigen im einzelnen erhebliche

der Blätter diploider und tetraploider Pflanzen ermöglichen. Die Ergebnisse sind in Tab. 10 zusammengestellt. Man sieht daraus, daß der Wassergehalt bei beiden Valenzstufen im Laufe des Tages absinkt, man sieht aber auch, daß dieses Absinken bei den Diploiden erheblich stärker ist als bei den Tetraploiden. Interessant ist, daß in einem Falle, in dem infolge eines nach der ersten Wägung einsetzenden Regens der Wasser-

Tabelle 9. Wassergehalt (in % des Frischgewichtes) der Blätter diploider und tetraploider Pflanzen an verschiedenen Tagen (1943).

Objekt	Valenz	Datum: 28. 9.	Datum: 29. 9.	Datum: 30. 9.	Datum: 5. 10.	Datum: 7. 10.	Datum: 11. 10.	Datum: 21. 10.	Datum:
Rübsen . . . . .	2 n	82,3	81,2	82,1	78,1	78,6	76,1	76,1	
<i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER . . . . .	4 n	84,8	82,4	84,3	82,4	80,9	79,2	81,1	
		28. 9.	1. 10.	4. 10.	6. 10.	8. 10.	20. 10.		
Rettich „Münchener Bier“ . . . . .	2 n	89,0	89,9	87,1	87,7	85,0	83,5		
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> A. Voss . . . . .	4 n	90,2	85,7	87,4	88,4	87,5	86,1		
		11. 5.	12. 5.	13. 5.	14. 5.	15. 5.	17. 5.	24. 5.	25. 5.
Roter Fingerhut . . . . .	2 n	78,5	79,8	80,8	81,1	81,2	80,9	81,8	81,2
<i>Digitalis purpurea</i> L. . . . .	4 n	84,2	83,9	84,6	82,8	84,8	84,8	84,2	83,7

Schwankungen, wahrscheinlich von Unterschieden in den Witterungsverhältnissen herrührend, jedoch bleibt, von einer Ausnahme abgesehen, der Wassergehalt der Diploiden stets niedriger.

2. Sättigungsdefizit. Bei einigen dieser Pflanzen waren Frisch- und Trockengewicht wiederholt, sowohl des Morgens früh gegen 7<sup>30</sup> wie auch des Mittags, 6 oder 8 Stunden danach, bestimmt worden. Diese zweimaligen Bestimmungen des Wassergehaltes an den gleichen Blättern mußten einen Einblick in die tagesperiodischen Schwankungen des Wassergehaltes

gehalt der zweiten Wägung gegenüber der ersten Wägung erhöht ist, diese Zunahme im Wassergehalt bei den Diploiden erheblich höher ist als bei den Tetraploiden. Diese Befunde ließen darauf schließen, daß das Sättigungsdefizit am Nachmittag in der Regel bei den Diploiden größer sein müsse als bei den Tetraploiden. Es wurde daher an Blättern von *Digitalis purpurea* durch Wiegen der frisch geernteten Blätter und derselben Blätter nach völliger Wiederaufsättigung in wassergesättigter Luft das Sättigungsdefizit der Blätter an verschiedenen Tagen bestimmt (Tab. 11). Es

Tabelle 10. Wassergehalt (in %) des Frischgewichts der Blätter diploider und tetraploider Pflanzen zu verschiedenen Zeiten (morgens und mittags bzw. nachmittags) des gleichen Tages (1943).

Objekt	Zeit der Wassergehaltsbestimmung	Valenz	Datum: 2. 8.	Datum: 3. 8.	Datum: 4. 8.	Datum: 5. 8.	Datum: 9. 8.	Datum: 10. 8.	Datum: 12. 8.
Chicoré <i>Cichorium intybus</i> L.	Morgens gegen 8 h	2 n	86,9	89,1	88,8	80,9	85,3	86,9	89,1
		4 n	88,5	89,1	89,7	88,5	89,9	88,5	89,4
	nach 8 Std. gegen 16 h	2 n	83,7	84,7	85,5	77,8	86,8	83,2	81,7
		4 n	84,6	85,3	86,4	85,7	90,1	85,1	83,1
	Differenz	2 n	-3,2	-4,4	-3,3	-3,1	+1,5	-3,7	-7,4
		4 n	-3,9	-3,8	-3,3	-2,8	+0,2	-3,4	-6,3
Roter Fingerhut <i>Digitalis purpurea</i> L.	Morgens gegen 8 h		Datum 18. 5.	Datum 19. 5.	Datum 20. 5.	Datum 21. 5.	Datum 26. 5.		
		2 n	81,1	82,5	81,6	83,2	81,7		
		4 n	86,3	82,6	85,1	84,8	83,4		
	nach 6 Std. gegen 14 h	2 n	78,3	79,8	79,4	80,3	79,6		
		4 n	84,8	80,9	83,7	84,0	82,2		
	Differenz	2 n	-2,8	-2,7	-2,2	-2,9	-2,1		
		4 n	-1,5	-1,7	-1,4	-0,8	-1,2		
Tollkirsche <i>Atropa Belladonna</i> L.	Morgens gegen 8 h		Datum 19. 7.	Datum 27. 7.	Datum 28. 7.	Datum 29. 7.	Datum 30. 7.		
		2 n	83,0	83,5	82,2	83,7	82,4		
		4 n	83,3	83,5	82,8	83,9	87,9		
	nach 8 Std. gegen 16 h	2 n	78,8	78,7	78,8	79,7	77,3		
		4 n	79,5	80,0	79,5	79,7	79,1		
	Differenz	2 n	-4,2	-4,8	-3,4	-4,0	-5,1		
		4 n	-3,8	-3,5	-3,3	-4,2	-3,8		

zeigten sich hierbei wieder die üblichen, durch die verschiedenartige Witterung verursachten Schwankungen, es zeigte sich aber auch in jedem Falle, daß die Sättigung der Diploiden stets niedriger liegt als die der Tetraploiden. Aus diesem Befund mußte geschlossen

Tabelle 11. Sättigungsdefizit in Blättern von *Digitalis purpurea*. (1944)

Datum	Valenz	n	Sättigungsdefizit
28. 5.	2 n	10	25,5%
	4 n	10	16,4%
3. 6.	2 n	20	23,0%
	4 n	20	16,0%
7. 6.	2 n	20	20,3%
	4 n	20	19,5%
9. 6.	2 n	40	22,1%
	4 n	40	15,9%
15. 6.	2 n	40	22,3%
	4 n	40	16,0%

werden, daß entweder die Transpiration der Diploiden stärker ist als die der Tetraploiden, oder aber, daß bei gleicher Transpiration der Wassernachschub der Tetraploiden besser ist als der der Diploiden, oder schließlich, daß die Transpiration der Tetraploiden schwächer und ihr Wassernachschub besser ist.

3. Transpiration. Zur Bestimmung der Transpiration wurden Blätter der zu untersuchenden Pflanzen am Nachmittag abgeschnitten, durch durchbohrte Korkstopfen in Präparatengläser mit Wasser

eingeführt und im Laboratorium bei ausreichender Luftfeuchtigkeit bis zum nächsten Morgen stehen gelassen. Am Morgen wurden die Hohlräume zwischen Korkstopfen und Blattstiel sorgfältig mit Watte gefüllt, so daß die Blätter fest standen, danach durch sorgfältiges Abdichten mit Vaseline für luftdichten Abschluß des Gefäßes gesorgt. Die Gefäße wurden dann stündlich gewogen und so die Transpiration je Stunde ermittelt. Nach Abschluß des Versuches wurde der Umriß der einzelnen Blätter nachgezeichnet und mit Hilfe des Planimeters ausgemessen, so daß die ermittelten Zahlen auf gleiche Flächen bezogen werden konnten.

Eine Reihe von Versuchen wurde im Laboratorium vorgenommen. Die Gefäße mit den Blättern wurden hier in einer großen, an der Peripherie mit entsprechenden Löchern versehenen Sperrholzscheibe eingelassen, die auf einem waagerecht gestellten Klinostaten langsam rotierte. Zusatzbeleuchtung wurde durch einen in 1 m Höhe über dem Klinostaten angebrachten Reflektor mit 3 HNR-Leuchten (Osram) geliefert. Für die notwendige Luftbewegung sorgte ein Ventilator, der in 2 m Entfernung vom Klinostaten aufgestellt war und einen Luftstrom von 1,5 m/sec lieferte. Von den durch die stündlichen Wägungen erhaltenen Transpirationszahlen wurden Mittelwerte und mittlere Fehler berechnet. Tab. 12 zeigt die Ergebnisse dieser Bestimmungen. Bei 5 der untersuchten Objekte konnten gesicherte Unterschiede gefunden werden, und zwar war, wie aus den oben gebrachten morphologischen und physiologischen Untersuchungen zu erwarten stand, die Transpiration der Diploiden erheblich größer als die der Tetraploiden. Bei 3 Objekten konnten keine Unterschiede im Verhalten der Diploiden und der Tetraploiden festgestellt werden.

Eine weitere Serie von Versuchen wurde auf die gleiche Weise wie oben beschrieben, nur unter Fortlassung der Zusatzbeleuchtung, im Gewächshaus vorgenommen. Hier (siehe Tab. 13) wurde bei allen untersuchten Objekten für die Tetraploiden eine wesentlich geringere Transpiration nachgewiesen.

Schließlich wurde bei zwei Objekten (Roter Fingerhut und Ölrettich) die Transpiration im Freiland bestimmt. Zu diesem Zweck wurden die Gläser mit den Blättern an einem halbschattigen luftigen Ort im Freiland aufgestellt und das Gewicht zu Beginn (8<sup>h</sup>) und bei Beendigung des Versuchs (16<sup>h</sup>) bestimmt und daraus die Transpiration je Stunde errechnet (Tab. 14). Die auf diese Weise erhaltenen Werte zeigen, daß die Transpi-

Tabelle 12. Transpiration diploider und tetraploider Blätter in g pro Stunde und 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche (1943). (Laboratorium bei Zusatzlicht (HNR-Leuchten) und mit Ventilator.)

Objekt	Valenz	n	M	±	m
Gelber Senf . . . . .	2 n	525	0,2552	± 0,005	xxx
	4 n	525	0,2015	± 0,007	
Grünkohl „Lerchenzunge“ . . . . .	2 n	388	0,2479	± 0,0082	xxx
	4 n	388	0,1985	± 0,0042	
Tollkirsche . . . . .	2 n	388	0,3296	± 0,0058	xxx
	4 n	388	0,2563	± 0,0047	
Gartensalbei . . . . .	2 n	351	0,3801	± 0,0127	xx
	4 n	351	0,3181	± 0,0147	
Chicoré . . . . .	2 n	385	0,1564	± 0,0046	x
	4 n	385	0,1409	± 0,0042	
Sprengelrübsen . . . . .	2 n	397	0,1531	± 0,0052	°°
	4 n	397	0,1532	± 0,0033	
Grünkohl „Erfurter halbhoher mooskrauser“ . . .	2 n	472	0,2518	± 0,0056	°°
	4 n	472	0,2400	± 0,0058	

Tabelle 13. Transpiration diploider und tetraploider Blätter in g pro Stunde und 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche im Gewächshaus (1943).

Objekt	Valenz	n	M	±	m
Junger Grünkohl (Lerchenzunge) . . . . .	2 n	199	0,1595	± 0,0096	xxx
	4 n	176	0,1079	± 0,0066	
Petersilie . . . . .	2 n	64	0,1524	± 0,0072	xxx
	4 n	73	0,1011	± 0,0051	xxx
Junger Wirsing . . . . .	2 n	110	0,2518	± 0,0153	°
	4 n	117	0,2175	± 0,0097	

ration der diploiden Pflanzen bedeutend stärker ist als die der tetraploiden.

Wenn wir von den bei Chicorée, Erfurter halbholzmooskrausem Grünkohl und Sprengelrübsen im Laboratorium erhaltenen abweichenden Ergebnissen, für die wir keine Erklärung finden können, absehen, wurde in allen anderen Fällen übereinstimmend eine zumeist gut gesicherte stärkere Transpiration der Diploiden festgestellt. Vergleicht man die Ergebnisse der Freilandversuche (Tab. 14) mit den Transpirationsversu-

hervor, daß eine gleichlange Welkung die Diploiden erheblich stärker schädigt als die Tetraploiden. Wenn dies unterschiedliche Verhalten auch nur bei *Digitalis purpurea* statistisch gesichert erscheint, so dürfte die geringe Sicherung der anderen Versuchsreihen wohl nur auf dem zu geringen Zahlenmaterial beruhen.

Dies geht vor allem aus Welkungsversuchen hervor, die mit verschiedenen Objekten im durchlüfteten Dreyespring-Trockenschränke der Firma Heraeus vorgenommen wurden. Die Blätter wurden hierbei im Inneren des Schrankes in Reihen aufgehängt und bei 35 oder 40°C bestimmte Zeit darin belassen. Tab. 16 zeigt die Ergebnisse. Noch deutlicher als bei den oben angeführten Versuchen zeigten sich hier in der Resistenz gegen das Welken die Tetraploiden den Diploiden weit überlegen.

Es wurde ferner versucht, zu bestimmen, ob das kritische Wasserdefizit, die Menge Wasser, die gerade noch abgegeben werden kann, ohne daß irreversible Schädigungen des Blattes auftreten, bei Diploiden und Tetraploiden gleich ist. Die hierbei erhaltenen Werte zeigten so starke Schwankungen, daß sich kein sicheres Bild ergab; doch ist nach der Streuung zu schließen, daß das kritische Wasserdefizit bei Diploiden und Tetraploiden wahrscheinlich gleich hoch liegt und die gefundenen Unterschiede in der Welkung nur darauf beruhen, daß der Wasserverlust bei den Tetraploiden sich erheblich langsamer voll-

Tabelle 14. Transpiration diploider und tetraploider Blätter im Freiland in g pro Stunde und 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche (1943).

Objekt	Valenz	n	M	±	m
Roter Fingerhut . . . . .	2 n	401	0,6000 ± 0,0219***		
	4 n	396			
Ölrettich . . . . .	2 n	277	0,3999 ± 0,0195***		
	4 n	238			

chen im Laboratorium (Tab. 12) und im Gewächshaus (Tab. 13), so kommt eine Erscheinung deutlich zum Ausdruck, die wir schon früher bei anderen Versuchen beobachten konnten, daß nämlich die Unterschiede im Verhalten der Diploiden und der Tetraploiden um so größer sind, je mehr sich die Außenbedingungen für die betreffenden Funktionen dem Optimum nähern. Im Freiland erreichte die Transpiration der Tetraploiden nur wenig mehr als 50% der Transpiration der Diploiden, während bei der schwächeren Transpiration im Gewächshaus und im Laboratorium die Werte wesentlich dichter beieinander lagen.

Tabelle 15. Welkung diploider und tetraploider Blätter (1943).

Objekt	Valenz	n	Blätter nach Wiedereinstellen in Wasser:			$\frac{\chi^2}{m}$
			völlig erholt %	± geschädigt %	abgestorben %	
Chicoré . . . . .	2 n	30	34,33	49,01	16,66	1,06
	4 n	30	60,00	23,34	16,66	
Münchener Bierrettich . . . . .	2 n	50	48	40	12	0,27
	4 n	50	72	24	4	
Sprengelrübsen . . . . .	2 n	50	52	32	16	3,19
	4 n	50	62	38	0	
Gelber Senf . . . . .	2 n	60	20	31,67	48,33	2,91
	4 n	60	23,33	50,01	26,66	
Roter Fingerhut . . . . .	2 n	280	13,57	33,22	53,21	9,14
	4 n	280	28,57	40,00	31,43	

4. Welkung. Einen weiteren Einblick in den Wasserhaushalt polyploider Pflanzen sollten Versuche über die Welkung diploider und tetraploider Blätter geben. Zu diesem Zweck wurden Blätter diploider und tetraploider Pflanzen im Laboratorium auf ein frei im Raum gespanntes Netz gelegt und dort so lange belassen, bis, wie Vorversuche ergeben hatten, eine größere Anzahl der Blätter mehr oder minder stark irreversibel geschädigt waren. Die Blätter wurden dann in Wasser gestellt und in einen Raum mit wasserdampfgesättigter Luft gebracht. Nach 12 Stunden wurde dann festgestellt, wieviele Blätter sich völlig erholt hatten, wieviele teilweise Schädigungen davongetragen hatten und wieviele völlig abgestorben waren. Tab. 15 zeigt die Ergebnisse dieser Versuche. Es geht daraus

zieht, und daß damit auch das kritische Wasserdefizit später erreicht wird als bei den Diploiden.

#### D. Besprechung der Ergebnisse.

Die durchgeföhrten Versuche zeigen, daß die Transpiration der Diploiden stärker ist als die der Tetraploiden, und daß wahrscheinlich die Unterschiede zwischen den beiden Valenzstufen um so größer werden, je mehr die Außenbedingungen eine starke Transpiration begünstigen. Diese Befunde stehen im Einklang mit den Beobachtungen Györfys (1941), der an Hand einer kleinen Zahl von Untersuchungen ebenfalls zu dem Ergebnis kam, daß die Transpiration der Tetraploiden geringer sei als die der Diploiden.

Diese niedrigere Transpirationsrate der polyploiden Pflanzen dürfen wir als die Hauptursache für den immer wieder beschriebenen höheren Wassergehalt der Polyploiden ansehen (FABERGÉ 1936, SCHLÖSSER 1936, PIRSCHE 1942 u. a.). Dieser beruht somit wenigstens zum Teil darauf, daß das natürliche Wasserdefizit bei den Tetraploiden erheblich geringer ist als bei den Diploiden. Andererseits führt die geringere Transpiration dazu, daß bei den Tetraploiden unter gleichen Außenbedingungen das kritische Wasserdefizit später erreicht wird als bei den Diploiden. Die schwächere Transpiration erhöht also ihre Dürresistenz. Diese Beobachtungen stimmen wiederum überein mit denen GYÖRFFYS, der bei Kultur von Diploiden und Tetraploiden in der Klimakammer feststellen konnte, daß unter ariden Bedingungen die dadurch verursachte Entwicklungshemmung bei den Tetraploiden geringer ist als bei den Diploiden. Es scheint also, als wenn durch die Polyploidie infolge der schwächeren Transpiration die Dürresistenz der Pflanzen erhöht wird.

GLOTOV (1940) über Steigerung der Winterhärte als Folge der Genomvermehrung berichtet. Angesichts dieser Widersprüche fragt es sich, ob die Tetraploiden tatsächlich entsprechend ihrer genetischen Konstitution die Genomverdoppelung im Hinblick auf die Frosthärte verschiedenartig beantworten, oder ob die gefundenen Differenzen auf Unterschiede in der Art der Einwirkung der niederen Temperatur zurückzuführen sind. In Anbetracht der Tatsache, daß die durch die Polyploidie herbeigeführten Veränderungen in der Struktur der Pflanze im ganzen gleichsinnig erfolgen und nur relativ geringe quantitative Unterschiede zeigen, darf man annehmen, daß in der Regel die dadurch bestimmten physiologischen Prozesse gleichfalls weitgehend gleichsinnig verändert werden. Nehmen wir an, daß bei den Polyploiden die Empfindlichkeit gegen tiefe Temperaturen in jedem Falle infolge der oben geschilderten Veränderungen im Wasserhaushalt vergrößert wird, so werden, wenn die Pflanzen den kritischen Temperaturen bei unbewegter Luft

Tabelle 16. *Welkung diploider und tetraploider Blätter im durchlüfteten Trockenschrank (1944).*

Objekt	Temperatur	Welkungs-dauer	Valenz	n	Blätter nach dem Wiedereinstellen in Wasser: völlig erholt	± geschädigt	gestorben
Roter Fingerhut <i>Digitalis purpurea</i> L.	40° C	5 Std.	2 n	100	24	40	36
			4 n	100	52	33	15
		8 Std.	2 n	120	11	34	55
			4 n	120	18	40	42
		12 Std.	2 n	60	2	20	78
			4 n	60	10	52	38
Sprengelrüben <i>Brassica rapa</i> L. var. <i>oleifera</i> METZGER	35° C	3 Std.	2 n	50	52	32	16
			4 n	50	62	38	0
Gelber Senf <i>Sinapis alba</i> L.	35° C	4 Std.	2 n	60	20	32	48
			4 n	60	23	50	27
Rettich „Münchener Bier“ <i>Papaver sativum</i> L. var. <i>major</i>	35° C	3,5 Std.	2 n	50	48	40	12
			4 n	50	72	24	4

Diese Feststellungen machen es möglich, die Zunahme des Prozentsatzes polyploider Pflanzen in stark ariden Gegenden (HAGERUP 1931, TISCHLER 1935, 1936, 1939, 1942) zu erklären und das ökologische Verhalten der Pflanzen auf physiologische Faktoren zurückzuführen.

Schwieriger scheint es, die Zunahme der Polyploiden in einem anderen klimatisch extremen Gebiet, nämlich in nördlichen Breiten sowie im Hochgebirge, in Einklang mit den beschriebenen Veränderungen im physiologischen Verhalten zu bringen. Der höhere Wassergehalt der Gewebe polyploider Pflanzen und das damit zusammenhängende Absinken der osmotischen Werte (G. BECKER 1931, FABERGÉ 1936, L. A. SCHLÖSSER 1936, HESSE 1938, GREIS 1940, GYÖRFFY 1941) machen es von vornherein wahrscheinlich, daß die Tetraploiden gegenüber tiefen Temperaturen empfindlicher sind als Diploide. SCHLÖSSER (1936) fand in der Tat die Frostresistenz tetraploider Formen gegenüber den Diploiden stark herabgesetzt, und wir konnten bei Versuchen, die mit Hilfe eines Kälteschranks der Firma Linde durchgeführt wurden, diese Angaben für die von uns geprüften Objekte bestätigen. Eine geringere Frosthärte konnten auch GATES (1915) und HEILBORN (1941) bei den Polyploiden feststellen. Dagegen wurde von KOSTOFF (1938), von NISHIYAMA (1934) und

ausgesetzt sind, die Tetraploiden früher und stärker geschädigt werden als die Diploiden. Ganz anders liegt der Fall, wenn die Temperaturen für beide Valenzstufen über dem kritischen Punkt liegen, die Pflanze aber durch stärkere Luftbewegung größere Mengen Wasser verliert, die sie infolge der niederen Temperatur im Boden nicht ersetzen kann, so daß das Blattgewebe infolge dieses starken Wasserverlustes stirbt. In diesem — zweifellos sehr häufig eintretenden — Falle können die Diploiden erheblich schneller und stärker geschädigt werden als die Tetraploiden. So kann schon durch die geschilderten morphologischen und physiologischen Veränderungen eine wesentliche Grundlage für eine Ausbreitung nach Norden und in das Hochgebirge hinauf gegeben sein. Findet dann noch gleichzeitig eine natürliche Auslese auf eine Erhöhung der Frostresistenz statt — daß eine derartige Auslese u. U. sehr rasch zu beachtlichen Erfolgen führen kann, wissen wir von der Selektion auf höhere Fertilität bei Polyploiden — so wird damit zu rechnen sein, daß die dann erhaltenen Stämme, die mit normaler Frostresistenz den typischen Bau und damit auch den typischen Wasserhaushalt einer tetraploiden Pflanze vereinigen, den normalen Diploiden in der Widerstandsfähigkeit erheblich überlegen und damit befähigt sind, Gebiete in den nördlichen Breiten und

im Hochgebirge zu besiedeln, die den Diploiden unzüglich sind. Vergleichende Untersuchungen über die Frostresistenz Diploider und künstlich hergestellter Tetraploider bei unbewegter und bei bewegter Luft, sowie eine Analyse natürlicher diploider und tetraploider Sippen von solchen Arten, bei denen die Tetraploiden weiter nach Norden verbreitet sind als die Diploiden, werden über die Brauchbarkeit dieser Arbeitshypothese Aufschluß geben können.

Die geringere Transpiration der Tetraploiden aber kann nicht nur deren ökologisch verschiedenartiges Verhalten erklären, sie erlaubt auch einen Einblick in eine entwicklungsphysiologisch wichtige Eigenart der Tetraploiden. Es hat sich dort, wo die Zahl der Zellen pro Blatt bestimmt worden ist, vielfach herausgestellt, daß die tetraploiden Blätter aus weniger Zellen zusammengesetzt sind als die diploiden, und daß die oktoploiden Blätter wieder weniger Zellen enthalten als die tetraploiden usw. (F. v. WETTSTEIN 1924, 1928, STÅLFELT 1943). Die tetraploiden Blätter stellen demnach ihr Teilungswachstum nach einer geringeren Anzahl von Zellteilungen ein als die diploiden. Die geringere Transpiration der Polyploiden kann vielleicht auch zum Verständnis dieser Erscheinung beitragen. Ist nämlich die Transpiration der jungen noch wachsenden Blätter bei den tetraploiden Pflanzen erheblich schwächer als bei den diploiden, so wird auch die Versorgung des Blattes der Tetraploiden mit Mineralstoffen schlechter sein als die der Diploiden. Einen Beleg für die Richtigkeit dieser Vorstellung geben die Untersuchungen von GREIS an diploiden und tetraploiden Gersten. Hier erfolgt das Schossen bei den tetraploiden Formen nicht wie bei den diploiden gleichzeitig, sondern die einzelnen Sprosse schossen zu recht verschiedenen Zeiten, so daß sich das Schossen der Gesamtpflanze über eine längere Zeit hinzieht. Der Aschengehalt der ersten 8 Schosser lag erheblich niedriger als der der Schosser 9—16, das Verhältnisse war wie 100 : 137,5. Wir dürfen aus diesen Zahlen schließen, daß die Mineralstoffversorgung junger Organe, also auch junger Blätter, bei tetraploiden Pflanzen infolge der herabgesetzten Transpiration schlechter ist als bei den Diploiden. Diese geringere Mineralstoffzufuhr kann damit ein begrenzender Faktor für das Wachstum der jungen Blätter sein und bewirken, daß die Entwicklung der Blätter bei den Tetraploiden nach einer geringeren Anzahl von Zellteilungen abgeschlossen wird als bei den Diploiden.

Darüber hinaus erhebt sich die Frage, ob nicht die Verringerung der Transpiration als ein wichtiger begrenzender Faktor für die Stoffproduktion der Polyploiden überhaupt angesehen werden muß. Wir wissen daß trotz der bekannten Vergrößerung der einzelnen Organe die Stoffproduktion der neu hergestellten Polyploiden in der Regel nicht größer, teilweise sogar erheblich geringer ist als die der diploiden Ausgangsformen (SCHWANITZ 1948, dort weitere Literaturhinweise). Voraussetzung für eine hohe Produktion der Pflanze ist die optimale Entwicklung der vegetativen Organe. Diese wird u. a. entscheidend beeinflußt durch die Menge von anorganischen Nährstoffen, insbesondere von Stickstoffverbindungen, die der Pflanze im Entwicklungsstadium zur Verfügung stehen. Die Aufnahme möglichst großer Mengen von Nährstoffen im Jugendstadium ist damit die Voraussetzung für eine hohe Assimilationsleistung der Gesamtpflanze. Eine

starke Düngung der jungen Pflanze vor allem mit Stickstoffverbindungen führt so zu einer bedeutenden Steigerung des Ertrages: denn da die Assimilate zunächst vorwiegend für die Bildung von Blättern verwendet werden, läuft die Entwicklung zwangsläufig weiter in Richtung auf die Ausbildung einer ausgedehnten Blattfläche. Damit sind von der Pflanze her die Voraussetzungen für eine bedeutende Assimilationsleistung gegeben: die Pflanze kann unter günstigen äußeren Bedingungen sehr viel Kohlenhydrate aufbauen. Daher kommt es, daß solche Pflanzen bei der Ernte im Stroh, in den Früchten und Samen einen sehr hohen Gehalt an Kohlenhydraten, dagegen einen sehr geringen Stickstoff- und Aschengehalt aufzuweisen haben. Ist die Pflanze dagegen in der Jugend ungenügend mit mineralischen Nährstoffen und mit Stickstoffverbindungen versorgt, so wird die vegetative Entwicklung gehemmt, es wird eine kleine Blattfläche entwickelt und die Produktion von Kohlenhydraten bleibt demgemäß niedriger. Eine Düngung auf späteren Entwicklungsstadien, etwa gegen Ende der vegetativen Phase, bleibt in der Regel ohne Wirkung auf die Entwicklung der Blattmasse und wird nur noch zur Erhöhung des Aschen- bzw. Stickstoffgehaltes der Pflanze benutzt (vgl. SCHWANITZ und SCHWARZE 1937).

Eine so beträchtliche Herabsetzung der Transpiration, wie wir sie als Folge der Genomvermehrung feststellen konnten, kann für die Pflanze zu ähnlichen Folgen führen wie eine Verringerung der Düngung. Infolge der geringeren Transpiration steht der betreffenden Pflanze je Zeiteinheit weniger an Mineralsalzen und an Stickstoff zur Verfügung als Pflanzen der gleichen Art, die eine höhere Transpirationsleistung haben. Das bedeutet aber, daß die Tetraploiden die im Boden befindlichen Nährstoffe nicht so gut aufnehmen und zum Aufbau von Blattmasse verwenden können wie die Diploiden. Infolge der geringeren Nährstoffaufnahme vermögen also die Tetraploiden die ihnen durch die Verdoppelung des Genoms gegebenen größeren Möglichkeiten zu einer beträchtlichen Ertragssteigerung in der Regel nicht voll auszunutzen, ja in zahlreichen Fällen sinkt aus dem angeführten Grunde ihre Stoffproduktion sogar mehr oder minder stark unter die der Diploiden ab.

Daß die Leistungsfähigkeit der Tetraploiden jedoch an und für sich potentiell derjenigen der Diploiden überlegen ist, geht u. a. aus Ertragsversuchen mit Rübsen hervor, über die in der ersten Arbeit dieser Reihe (SCHWANITZ 1948) berichtet wurde. Hier konnte festgestellt werden, daß in dem einen Jahr bei den Tetraploiden der Ertrag an Grünmasse etwa 170—180 Prozent höher lag als bei den Diploiden, und daß der Körnertrag in beiden Valenzstufen der gleiche war, während im nächsten Jahre der Ertrag an Grünmasse in beiden Valenzstufen gleich, der Körnertrag der Tetraploiden auf 54—67% des Ertrages der Diploiden abgesunken war. Das unterschiedliche Verhalten der Pflanzen in den beiden Jahren wurde auf die verschiedenen Witterungsverhältnisse zurückgeführt. Im ersten Falle war durch Niederschläge während der ganzen Entwicklung reichliche Bodenfeuchtigkeit vorhanden. Eine sehr warme Witterung bis weit in den Herbst hinein sowie ein sehr zeitiger Beginn milden Wetters im Frühjahr förderten Transpiration und Assimilation. Die Folge war, daß sowohl die Jugendentwicklung wie auch die weitere Entwicklung der Pflan-

zen ungewöhnlich üppig war. Unter diesen für die Pflanze sehr günstigen Verhältnissen aber übertrafen die Tetraploiden in der Produktion an Grünmasse die Diploiden ganz erheblich. Im folgenden Jahre wirkten Dürre und Kälte der Entwicklung der Pflanzen entgegen. Die Produktion an Grünmasse war gegenüber dem Vorjahr sehr niedrig und bei beiden Valenzstufen praktisch gleich groß, nur ein tetraploider Stamm, der in einer feuchten Senke stand, zeigte sehr üppige vegetative Entwicklung und einen nahezu normalen Samenertrag. Diese Befunde erlauben die Schlußfolgerung, daß bei sehr günstiger Bodenfeuchtigkeit und warmer trockener Witterung die Transpiration auch bei den Tetraploiden ausreichend ist, um eine optimale Versorgung der Pflanze mit den notwendigen Nährstoffen zu gewährleisten. Die durch die Polyploidie gegebene größere Leistungsspanne wird in diesem Falle vollständig oder doch befriedigend ausgenutzt, und es können so von diesen Polyploiden Leistungen erzielt werden, die diejenigen der Diploiden weit in den Schatten stellen. Arides Klima und ausreichende künstliche Bewässerung wären demnach neben einer starken Düngung die Voraussetzungen dafür, daß die Tetraploiden die ihnen innewohnende höhere Leistungsfähigkeit entfalten können. Ertragsversuche mit einer größeren Anzahl von polyploiden Arten und Sorten unter solchen Bedingungen würden uns vielleicht Aufschluß darüber geben können, unter welchen äußeren Bedingungen polyploide Pflanzen ihre optimalen Leistungen hervorzubringen vermögen.

Lassen sich so bestimmte morphologische, physiologische und ökologische Eigenarten der Polyploiden aus ihrer veränderten Transpiration erklären, so wird andererseits die verminderte Transpiration verständlich, wenn man die Ergebnisse der morphologischen und anatomischen Analyse betrachtet. Die Untersuchung der Spaltöffnungen ergab, daß die Zahl der Spaltöffnungen infolge der Genomverdoppelung auf etwa die Hälfte herabgesetzt wurde, während die Fläche der einzelnen geöffneten Spalte etwa doppelt so groß war wie bei den Diploiden. Hinsichtlich der Gesamtfläche der geöffneten Spalten je  $\text{cm}^2$  Blattfläche wurden zwischen Diploiden und Tetraploiden keine bemerkenswerten Unterschiede gefunden. Ähnliche Ergebnisse hinsichtlich der Spaltöffnungszahlen und -größe erhielt GLOTOV (1940) bei *Menia piperita*. LAPIN und TELOUCH fanden bei *Citrus*, *Poncirus* (früher *Citrus*) und *Fortunella* (früher *Citrus*) eine Zunahme der Spaltöffnungsgröße sowie eine Abnahme ihrer Zahl; die erhaltenen Werte waren aber im einzelnen je nach den untersuchten Arten recht verschieden (Länge der Stomata +3,8% bis +32,5%, Weite +2,9 bis +20,8%, Zahl -30,9% bis -66,1%). ZHURBIN (1938) untersuchte die Stomatagröße von auto- und allopolyploiden Nicotianaformen: bei *N. glauca* betrug die Stomatalänge der diploiden Formen  $33,3 \mu$ , die der tetraploiden  $43,7 \mu$ , die Breite der diploiden  $25,9 \mu$ , die der tetraploiden  $30,5 \mu$  usw. Es scheint also bei den Polyploiden ganz allgemein eine Vergrößerung der Stomatafläche aber auch eine Verminderung der Spaltöffnungszahlen einzutreten.

Wir sahen, daß die Verminderung der Zahl der Spaltöffnungen und die Vergrößerung der Fläche der geöffneten Spalten sich soweit ausgleichen, daß die Gesamtfläche der geöffneten Spalten je Einheit der Blattfläche bei den Diploiden und den Tetraploiden gleich groß

ist. Das bedeutet aber nicht, daß damit bei Diploiden und Tetraploiden hinsichtlich der Spaltöffnungen die gleichen Bedingungen für die Transpiration gegeben wären. Da kleinere Flächen relativ stärker verdunsten als größere (BROWN und ESCOMBE 1900, RENNER 1910, 1911, STEFAN 1873, SEYBOLD 1931 usw.), muß die Transpiration bei den Diploiden mit ihren kleineren Spaltöffnungen mehr begünstigt sein als bei den Tetraploiden. Daß eine geringere Gefäßbündellänge pro Flächeneinheit sowie eine Abnahme des Interzellularraumes und schließlich auch eine Zunahme der Blattdicke gleichfalls transpirationshemmend wirken müssen, liegt auf der Hand. Zu einer weiteren wenn auch geringen Verminderung der Transpiration mag schließlich auch die Zunahme der Dicke der Zellwände wie auch der verdickten Außenwände der Epidermiszellen führen. Eine solche Zunahme der Zellwanddicke bei den Tetraploiden um etwa 20—30% konnte bei Messungen der Wandungen der verschiedensten Zellformen immer wieder von uns festgestellt werden. Die Reduktion der Behaarung wirkt allerdings zum mindesten wohl bei *Satureja*, das recht dickwandige Haare hat, in umgekehrter Richtung. Bei den dünnwändigen, aus lebenden Zellen zusammengesetzten Digitalis-Haaren ist gut vorstellbar, daß diese selbst transpirieren. In diesem Falle würde die Verminderung der Haarzahl auch mit zur Herabsetzung der Transpiration beitragen. Wir wissen von einer Reihe von Untersuchungen an polyploiden Pflanzen, daß die gleiche Funktion durch die Polyploidie völlig verschiedenartig verändert werden kann, ohne daß die Gründe für ein solches unterschiedliches Verhalten der Pflanzen bisher klargelegt werden konnte. Die Verminderung der Zahl der Haare infolge der Genomvermehrung kann als Modell dafür dienen, wie völlig gleiche morphologische Veränderungen zu sehr verschiedenenartigen, ja gegensätzlichen physiologischen Reaktionen führen können.

Vom Gesichtspunkt der Ökologie darf man die aufgetretenen morphologischen Änderungen wohl so kennzeichnen, daß durch die Polyploidie der Charakter der Pflanze ein wenig in Richtung auf die Ausbildung succulenter Merkmale verschoben ist.

Es erhebt sich schließlich noch die Frage nach den Ursachen der beschriebenen morphologischen Veränderungen bei den tetraploiden Pflanzen. Nach den Untersuchungen von BÜNNING und SAGROMSKY (1948) fragt es sich, ob zum mindesten die Veränderungen in der Zahl der Spaltöffnungen und der Haare nur als unmittelbares Ergebnis der Zellvergrößerung angesehen werden dürfen. Da nach BÜNNING und SAGROMSKY das  $\text{pH}$  einen erheblichen Einfluß auf die Zahl der gebildeten Spaltöffnungen ausübt, wurde an Preßsaft von diploiden, tetraploiden und oktoploiden Blättern von *Bryophyllum Daigremontianum* das  $\text{pH}$  untersucht. Es betrug bei allen Valenzstufen 6,2. Es dürfte danach nicht möglich sein, die verschiedenen Spaltöffnungszahlen auf Unterschiede im  $\text{pH}$  des Zellsaftes zurückzuführen. In der angeführten Arbeit haben BÜNNING und SAGROMSKY andererseits die Vorstellung entwickelt, daß die Verteilung der Spaltöffnungen auf der Blattoberfläche dadurch bestimmt wird, daß von der Spaltöffnungsinitiale teilungsfördernde Stoffe an die Nachbarzellen abgegeben werden, die die Bildung neuer Initialen in einem bestimmten Umkreis unterdrücken. Da in polyploiden Zellen das Volumen des

Zellkernes sowohl wie das der Zelle doppelt so groß ist wie bei den diploiden Zellen, läßt es sich ohne weiteres vorstellen, daß von einer tetraploiden Initiale eine erheblich größere Menge von teilungsfördernden Substanzen abgegeben wird als von einer diploiden Initiale, und daß demgemäß erst in einer entsprechend größeren Entfernung von einer Spaltöffnungsinitiale andere Initiale sich bilden können. Für die Bildung der Haare gelten sinngemäß die gleichen Vorstellungen. Über die Ursachen der anderen beschriebenen morphologischen Veränderungen kann nichts gesagt werden, doch darf man wohl vermuten, daß auch sie in ähnlicher Weise auf die Verdoppelung des Zellvolumens zurückgehen werden.

Die Analyse des Wasserhaushaltes polyploider Pflanzen hat somit ergeben, daß sich alle beobachteten Veränderungen auf einfache morphologische Faktoren zurückführen lassen. Da höchstwahrscheinlich nur die Vergrößerung des Zellvolumens als Ursache dieser Veränderungen angesehen werden darf, können wir in diesem Falle eine Kette verschiedenster ökologischer, physiologischer und morphologischer Veränderungen auf die Veränderung eines einzigen Faktors, der Zellgröße, zurückführen: das vergrößerte Zellvolumen führt dazu, daß auch die Spaltöffnungsfläche im gleichen Verhältnis vergrößert, andererseits aber die Zahl der Spaltöffnungen entsprechend vermindert wird. Die Spaltöffnungsfläche pro Flächeneinheit bleibt praktisch unverändert, da sie jedoch bei den Polyploiden aus einer wesentlich kleineren Anzahl entsprechend größerer Spaltöffnungen sich zusammensetzt, ist eine Herabsetzung der Transpiration bei den Polyploiden zu erwarten. Im Sinne der Herabsetzung der Transpiration wirken ferner die Zunahme der Blattdicke, die Abnahme der Gefäßbündellänge je Flächeneinheit und die Verminderung des Interzellularraumes. Die Zunahme des Gefäßdurchmessers muß andererseits diesen Tendenzen zur Verringerung der Transpiration etwas entgegen wirken. Dasselbe gilt für die Verminderung der Behaarung überall dort, wo Haare vorhanden sind, die nicht transpirieren, sondern nur als Transpirationsschutz dienen. Wo dagegen die Haare mit an der Transpiration teilnehmen, muß die Verringerung der Haarzahl auch mit zur Verminderung der Transpiration beitragen. Diese — und vielleicht noch einige weitere nicht genauer analysierte Faktoren, z.B. die dickeren Zellwände — bewirken es, daß die Transpiration tetraploider Pflanzen erheblich niedriger ist als die diploider. Daher ist das natürliche Wasserdefizit in Blättern polyploider Pflanzen stets niedriger als in den Blättern diploider Pflanzen. Von diesen Unterschieden im natürlichen Wasserdefizit leitet sich also, wenigstens zu einem Teil, einmal der höhere Wassergehalt, zum anderen der niedrigere osmotische Wert polyploider Pflanzen her. Auf der anderen Seite führt die geringere Transpiration der Polyploiden dazu, daß unter gleichen äußeren Bedingungen bei diesen das Welken später eintritt als bei Diploiden. Damit ist es — wie GYÖRFY gezeigt hat — für die Tetraploiden möglich, unter stark ariden Außenbedingungen besser zu gedeihen als Diploide. Dieses unterschiedliche Verhalten der Diploiden und der Tetraploiden gibt uns aber die Möglichkeit, das unterschiedliche ökologische Verhalten und die verschiedene Verbreitung der Diploiden und der Tetraploiden in der Natur zu deuten. Es gibt uns ferner eine Erklärung für die Beobachtung

dafür, daß tetraploide Blätter aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammengesetzt sind als diploide, und für die Tatsache, daß die Tetraploiden im Ertrag häufig den Diploiden gleich oder gar unterlegen sind.

Herrn Professor RUDORF möchte ich auch an dieser Stelle für die Unterstützung danken, die er meinen Arbeiten stets zuteil werden ließ. Herrn Professor SEYBOLD bin ich für zahlreiche Anregungen, Herrn Professor RENNER für eine Reihe von Hinweisen und Bemerkungen sehr zu Dank verpflichtet.

#### Z u s a m m e n f a s s u n g.

Tetraploide Pflanzen besitzen auf der Flächeneinheit des Blattes nur etwa die Hälfte der Spaltöffnungen, die für die entsprechenden diploiden Formen charakteristisch sind. Die Größe der geöffneten Spalten ist jedoch verdoppelt. Die Gesamtfläche der offenen Spalte je  $\text{cm}^2$  Blattfläche ist damit bei beiden Valenzstufen praktisch gleich.

Die Länge der Gefäßbündel pro  $\text{cm}^2$  Blattfläche ist bei Tetraploiden um etwa 25% geringer als bei Diploiden. Dagegen ist der Durchmesser der Gefäße um über 20% vergrößert.

Die Blätter tetraploider Pflanzen sind durchschnittlich um etwa 10% dicker als die der entsprechenden diploiden. Der Interzellularraum ist bei Tetraploiden um 15—30% kleiner als bei Diploiden.

Die Haarzahl pro  $\text{cm}^2$  Blattfläche beträgt bei den Tetraploiden nur etwa die Hälfte der für die entsprechenden Diploiden charakteristischen Werte. Die Diploiden von *Digitalis purpurea* besitzen ein wenig längere Haare als die Tetraploiden (0,45 : 0,42 mm); die Zahl der Zellen, die das einzelne Haar zusammensetzen, ist bei den Diploiden erheblich größer als bei den Tetraploiden (5,0 : 3,8).

Die meisten der untersuchten morphologischen und anatomischen Eigenschaften werden durch die Polyploidie so verändert, daß dadurch eine Herabsetzung der Transpiration eintreten muß.

Eine solche Verminderung der Transpiration wurde tatsächlich bei den Tetraploiden einer Reihe von Arten beobachtet. Die Unterschiede in der Transpiration zwischen Diploiden und Tetraploiden scheinen um so größer zu sein, je stärker die Transpiration an und für sich ist. Unter günstigen Bedingungen ist die Transpiration der Diploiden fast doppelt so groß wie die der Tetraploiden. Die geringere Transpiration der Tetraploiden bewirkt, daß das Sättigungsdefizit in ihren Blättern erheblich geringer ist als in denen diploider Pflanzen, und daß es im Laufe des Tages bei den Diploiden deutlich stärker zunimmt als bei den Tetraploiden. Das größere Sättigungsdefizit bei den Diploiden erklärt wenigstens zum Teil den immer wieder beobachteten höheren Wassergehalt und den geringeren osmotischen Wert tetraploider Gewebe. Die geringere Transpiration führt andererseits dazu, daß bei gleichen Außenbedingungen das kritische Wasserdefizit von den Tetraploiden später erreicht wird als von den Diploiden.

Abschließend wird die Bedeutung der geringen Transpiration und der dadurch erhöhten Welkungsresistenz für die Besiedlung ökologisch extremer Gebiete durch polyploide Sippen und Arten diskutiert. Ferner wird versucht, die Verringerung der Zahl der Zellen in den einzelnen Organen und die Tatsache, daß die neu hergestellten Polyploiden im Ertrag den Diplo-

iden gleich oder sogar unterlegen sind, auf die Herabsetzung der Transpiration zurückzuführen. Schließlich wird die Abnahme der Zahl der Haare bei den Polyploiden als Beispiel dafür angeführt, wie durch gleichartige genetische und morphologische Veränderungen ganz verschiedene physiologische Effekte hervorgerufen werden können.

#### Literatur.

1. BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmawirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heteroploider Pflanzen. *Ztschr. f. Vererbgl.* **60**, 17 (1931).
- 2. BOWDEN, W. M.: Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationship in the flowering plants. *Am. J. Bot.* **27**, 357 (1940).
- 3. BROWN, H. T. und F. ESCOMBE: Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)* **93**, 223 (1900).
- 4. BÜNNING, E. und SAGROMSKY, H.: Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattempidermis. *Ztschr. f. Naturforschg.* **3b**, 203 (1948).
- 5. FABERGÉ, A. G.: The physiological consequences of polyploidy. *Journ. of Genet.* **33**, 367 (1936).
- 6. FISCHER, A. und SCHWANITZ, F.: Die Bedeutung der Polyploidie für die ökologische Anpassung und die Pflanzenzüchtung. *Züchter* **8**, 225 (1936).
- 7. GATES, R. R.: The mutation factor in evolution. *London* 1915.
- 8. GLOTOV, V.: Amphidiploid fertile of *Mentha piperita* L. produced by colchicine treatment. *C. R. Acad. Sci. URSS.* **28**, 450 (1940).
- 9. GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. *Züchter* **12**, 62 (1940).
- 10. GRIESINGER, R.: Die Bedeutung der Ergebnisse der Polyploidieforschung für die Pflanzenzüchtung. *Ber. d. d. Bot. Ges.* **60**, 36 (1943).
- 11. GYÖRFFY, B.: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. *Planta* **32**, 15 (1941a).
- 12. GYÖRFFY, B.: The physiological and chemical conditions in polyploid plants. *Arb. d. Ungar. Biol. Forschgsinst.* **13**, 362 (1941b).
- 13. HAGERUP, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas* **16**, 19 (1931).
- 14. HEILBRONN, O.: On some effects of primary and secondary polyploidy in apples and pears. *Ann. of the Agricul. Coll. of Sweden* **9**, 116 (1941).
- 15. HESSE, R.: Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Petunien. *Ztschr. f. Vererbgl.* **75**, 1 (1938).
- 16. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. *Jena* 1926.
- 17. JUST, G.: Praktische Übungen zur Vererbungslehre. *Berlin* 1935.
- 18. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. *Dresden u. Leipzig* 1940.
- 19. KÖSTORF, O.: Directed heritable variations conditioned by euploid chromosome alterations. *J. Genet.* **36**, 447 (1938).
- 20. LAPIN, V. K. und TELOUCH, V. G.: Size and number of stomata in diploid and polyploid forms in *Citrus*, *Poncirus* and *Fortunella*. *C. R. Acad. Sci. URSS, N. S.* **27**, 365 (1940).
- 21. MÜNTZING, A.: The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* **21**, 263 (1936).
- 22. NEBEL, B. R.: Characteristics of diploid and triploid apple varieties. I. Measuring of stomata. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **132** (1934).
- 23. NISHIYANA, J.: The genetics and cytology of certain cereals. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. Nr. 32*, (1934).
- 24. PÄTÄU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* **63**, 152 (1943).
- 25. PIRSCHLE, K.: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen besonders hinsichtlich des Mineralstoffhaushaltes an Petunia DD, dd, Dd und DDDD. *Planta* **31**, 349 (1940).
- 26. RENNER, O.: Beiträge zur Physik der Transpiration. *Flora* **100**, 451 (1910).
- 27. RENNER, O.: Zur Physik der Transpiration I. *Ber. d. Bot. Ges.* **29** (1911).
- 28. SCHLÖSSER, L. A.: Frosthärte und Polyploidie. *Züchter* **8**, 75 (1936).
- 29. SCHLÖSSER, L. A.: Grenzen und Möglichkeiten der Ausnutzung von Polyploidie in der Pflanzenzüchtung. *Forsch.-Dienst* **3**, 69 (1937).
- 30. SCHLÖSSER, L. A.: Physiologische Untersuchungen an polyploiden Pflanzen-Reihen. *Forsch.-Dienst* **10**, 28 (1940a).
- 31. SCHLÖSSER, L. A.: Untersuchungen an autopoloiden Zuckerrüben. *Ztschr. d. Wirtschaftsgr. Zuckerindustrie* **90**, 88 (1940b).
- 32. SCHWANITZ, F.: Polyploidie und Pflanzenzüchtung. *Naturw.* **28**, 353 (1940).
- 33. SCHWANITZ, F.: Über den Einfluß der Keimblätter auf die Entwicklung und den Ertrag von diploidem und autotetraploidem Senf (*Sinapis alba* L.). *Züchter* **14**, 86 (1942a).
- 34. SCHWANITZ, F.: Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden in künstlichen Medien. *Züchter* **14**, 273 (1942b).
- 35. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I. Feldversuche mit diploiden und autotetraploiden Nutzpflanzen (Senf, Rübsen, Ölrettich, Rettich, Grünkohl, Weißkohl, Wirsing und Chicoree). *Züchter* **19**, 70 (1948).
- 36. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. II. Zur Keimungsphysiologie diploider und autotetraploider Nutzpflanzen. *Planta* (im Druck).
- 37. SCHWANITZ, F. und P. SCHWARZE: Die physiologischen Grundlagen für die Züchtung von ertrag- und eiweißreichen Sorten bei unseren Getreidearten. *Forschgs-D.* **4**, 19 (1937).
- 38. SEYBOLD, A.: Die physikalischen Komponenten der pflanzlichen Transpiration. *Monogr. aus d. Gesamtgebiet d. wiss. Bot. u. Zool.* **2**, Berlin (1929).
- 39. SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. *Erg. Biol.* **5**, (1929).
- 40. SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. *Erg. Biol.* **6**, (1930).
- 41. SEYBOLD, A.: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse I. *Planta* **13**, 18 (1931).
- 42. SIERP, H. und SEYBOLD, A.: Kann die Transpiration aus einem multiporaten Septum die einer gleich großen Wasserfläche erreichen? *Planta* **5**, 616 (1928).
- 43. STÄLFELT, M. G.: Kohlensäureassimilation und Atmung von großwüchsigen Polyploiden. *Ark. Bot. A* **30**, 1 (1943).
- 44. STEFAN, J.: 1973 Versuche über die Verdampfung. *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Abt. I*, 26.
- 45. TEDIN, O.: Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. I, 359 (1941).
- 46. THOMAS, W. und FERGUSON, A.: On evaporation from a circular water surface. *Journ. of Science Ser. 6*, 34 (1917).
- 47. TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für pflanzengeographische Probleme. *Forsch. u. Fortschr.* **12**, 37 (1936).
- 48. TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. *Bot. Jhrb.* **67**, 1 (1937).
- 49. TISCHLER, G.: Die Beziehungen chromosomaler Rassenunterschiede zur Ökologie der Pflanzen. *Forsch. u. Fortschr.* **15**, 420 (1939).
- 50. TISCHLER, G.: Polyploidie u. Artbildung. *Naturw.* **30**, 713 (1942).
- 51. WETTSTEIN, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. *Ztschr. f. Vererbgl.* **33**, 1 (1924).
- 52. WETTSTEIN, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. II. *Bibl. Genet.* **10**, (1928).
- 53. WETTSTEIN, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. I. Zellgrößenregulation und Fertilwerden einer polyploiden Bryum-Sippe. *Z. f. Vererbgl.* **74**, 34 (1937).
- 54. WETTSTEIN, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Zur Polyploidie als Artbildungsfaktor. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **58**, 375 (1940).
- 55. WETTSTEIN, F. v. und STRAUB, J.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. III. Weitere Untersuchungen an polyploiden Bryum-Sippen. *Z. f. Vererbgl.* **80**, 271 (1942).
- 56. ZHURBIN, A. J.: Comparative study of cell sizes of auto- and allopolyploids. *C. R. Acad. Sci. URSS* **18**, 467 (1938).