

holzung in der Samenschalenwand bedingt. Durch die genetische Analyse der Kreuzung Zucchini \times Tsch. Ölkürbis wird gezeigt, daß zwei Gene für die Verholzung der Samenschalenwand verantwortlich sind. Diese beiden Gene werden bei Zucchini A und B als *H* (Hauptverholzungs-gen) und *N* (Nebenverholzungs-gen) bezeichnet. Tsch. Ölkürbis hat die Gene *h* und *n*. Die einzelnen Genotypen und ihr weiterer Erbgang werden an der F_3 beschrieben.

Der zweite Teil der Arbeit behandelt die Vererbung der Form des Fruchtstieles. Es werden zwei Gene angenommen: bei Zucchini A und B die Gene *P* (parallelkantig) und *m* (keine Modifikation), bei Tsch. Ölkürbis *p* (nicht parallelkantig = stark schräg) und *M* (Modifikations-gen).

Im dritten Teil der Arbeit wird über die Vererbung des Fruchtusters berichtet. Das Mustergen des Zucchini *BU* und des Tsch. Ölkürbis *u_n* sind als Allele aufzufassen. Das entsprechende Allel des ungemusterten Zucchini A ist *u*.

Der vierte Teil der Arbeit bringt einiges Grundsätzliche über die Vererbung der Fruchtform. Zur genauen Analyse ist das Material zahlenmäßig unzureichend.

Abschließend wird für Zucchini A die Formel *HH NN PP mm uu*, für Zucchini B die Formel *HH NN PP mm UU* und für Tsch. Ölkürbis die Formel *hh nn pp MM u_nu_n* aufgestellt.

Literaturverzeichnis.

1. BERKERN: Der schalenlose Kürbis, ein Fett- und Eiweißlieferant. Züchter, 123—126 (1940). — 2. BUCHINGER, A.: Die wichtigsten europäischen Kürbisarten. Gartenbauwiss. 18, H. 3, 311—332 (1944). — 3. BUCHINGER, A.: Kürbiszüchtung. Die Bodenkultur, 2.

Jahrg., H. 1, 10—27 (1948). — 4. CASTETTER, E. F. und A. T. ERWIN: A Systematic Study of Squashes and Pumpkins. Iowa Agricultural Experiment Station Bulletin 244, 107—135 (1927). — 5. CURTIS, L. C.: Yankee Hybrid Summer Squash. Connecticut Agricultural Experiment Station Circular 152. 61—65 (1942). — 6. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena: G. Fischer 1913. — 7. KAPPERT, H.: Die Vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin und Hamburg: P. Parey 1948. — 8. LUDWIG, R. und R. FREISLEBEN: Über neuere statistische Methoden zur Auswertung von Koppelungsversuchen vor allem in der Pflanzenzüchtung. Z. f. Pflanzenzüchtung 24, H. 4. 523—538. — 9. REINHOLD: Korrelationen beim schalen- und rankenlosen Kürbis als Grundlagen der Vorselektion. Züchter 177—180 (1937). — 10. SINNOT E. W.: The Independence of Genetic Factors governing Size and Shape in the Fruit of *Cucurbita Pepo*. Jour. Heredity 22, (1931). — 11. SINNOT, E. W. und G. B. DURHAM: Developmental History of the Fruit in Lines of *Cucurbita Pepo* differing in Fruitshape. Bot. Gaz. 87, 411—421 (1929). — 12. SINNOT, E. W. und D. HAMMOND: Factorial Balance in the Determination of Fruitshape in *Cucurbita*. Am. Nat. 64, 509—524 (1930). — 13. WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena: G. Fischer 1948. — 14. ALEFELD, F.: Landwirtschaftliche Flora. Berlin: Wiegandt u. Hempel 1866. — 15. FRIMMEL, F.: Die züchterische Bedeutung der Remontierfähigkeit. Gartenbauforschung im Dienste der Kriegsernährung (1943). — 16. KLEMM, M.: Der Kürbis und seine Bedeutung als Ölpflanze. Forschungsdienst 11, 676—698 (1941). — KLEMM, M.: Über neue Kürbissorten in Deutschland. Mitt. D. L. G. 1, Nr. 3, 42—44 (1948). — 18. TSCHERMAK, E. v.: Der Kürbis mit schalenlosen Samen und deren Verwertung zur Ölgewinnung und als Mandelersatz. 11. intern. Gartenbau-Kongreß in Rom, Nr. 10 (1935). — 20. SCHITENEWA, N. E.: Allgemeine sowjetische staatliche Samenkontrolle der Nationalen Ackerbau-Kommission der USSR, Autorenbrigade der Spezialisten der staatlichen Samenkontrolle. Führer durch die Sortenkontrolle über Gemüsearten, Kürbisgewächse und Futterwurzelfrüchte. Moskau-Leningrad: Landw. staatl. Verlag. — 21. WHITACKER, T. W.: Fertile gourd-pumpkin hybrids. Jour. Hered. 23, 425—430 (1932).

Untersuchungen an polyploiden Pflanzen.

X. Weitere Beiträge zur Sexualität polyploider Pflanzen.

Von F. und H. SCHWANITZ.

Mit 9 Textabbildungen.

In einer früheren Veröffentlichung dieser Reihe¹ wurde versucht, die verminderte Fertilität polyploider Pflanzen zu analysieren. Es konnte hierbei gezeigt werden, daß die verminderte Fruchtbarkeit der Polyploiden auf eine Herabsetzung der Sexualität dieser Pflanzen zurückgeht: das Verhältnis der vegetativen und der reproduktiven Teile der Pflanzen ist zuungunsten der reproduktiven Teile verschoben, die Blüten werden zuweilen bereits im Knospenstadium abgeworfen, die Zahl der Samenanlagen und Samen ist reduziert, die Anzahl der zur Entfaltung kommenden Blüten ist häufig erheblich geringer und die Neigung zur Verkümmern von Antheren oder Antherenhälften ist erhöht. Aus dem Verlauf des Blühens bei Arten mit verschiedener Blühdauer sowie auf Grund des Trockensubstanzgehaltes und der chemischen Zusammensetzung von Früchten und Samen wurde weiter geschlossen, daß die Herabsetzung der Sexu-

alität bei den Polyploiden auf eine Verlangsamung der Stoffbewegungen in der Pflanze zurückzuführen sei. Das Trägerwerden der Stoffleitung wird andererseits durch die Vergrößerung der Zellen und die dadurch hervorgerufenen morphologischen und physiologischen Veränderungen bei den Polyploiden zu erklären versucht, durch die Verkleinerung des Quotienten Zelloberfläche: Zellvolumen und die dadurch bedingte Verschlechterung des Stoffwechsels und der Stoffleitung. Es wurde seinerzeit bereits betont, daß diese Vorstellungen noch einer weiteren experimentellen Unterbauung bedürften. Eine Reihe weiterer Untersuchungen zur Klärung dieses Problems wurde daher im Sommer und Herbst 1949 durchgeführt.

Das Material für diese Untersuchungen stammte von Pflanzen, die von uns selbst durch Behandlung der Keimpflanzen mit Colchicin polyploid gemacht worden waren. Als diploides Vergleichsmaterial wurde entweder das diploide Ausgangsmaterial oder Absaaten davon benutzt. Die statistische Auswertung der Versuche erfolgte nach den üblichen Methoden

¹ Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen. Züchter 19, H. 11—12, 1949.

(FISHER 1938, FISHER und YATES 1943, JOHANNSEN 1926, JUST 1935, KOLLER 1940, PÄTAU 1943). Für die Sicherung der Differenz zwischen zwei Werten bedienen wir uns auch hier der von PIRSCHLE eingeführten Zeichen: $^{xxx}P < 0,0027$, $^{xx}P 0,0027$ bis $0,01$, $^xP 0,01-0,05$, $^oP 0,05-0,1$, $^{oo}P > 0,01$.

I. Ergebnisse.

1. Antherenzahl.

Bereits in unserer ersten Veröffentlichung über die Sexualität polyploider Pflanzen hatten wir feststellen können, daß bei *Salvia officinalis* die Genomverdoppelung zur Zunahme der Zahl der mißbildeten und unentwickelten Antheren führte. Es lag daher nahe, zu untersuchen, ob die hier beobachtete Tendenz zur Reduktion im Andrözeum auch bei anderen Objekten zu finden ist. Zur Klärung dieser Frage schienen uns Pflanzen geeignet, die eine hohe, zahlenmäßig nicht scharf begrenzte Antherenzahl besitzen. Unter den uns zur Verfügung stehenden polyploiden Arten kamen für derartige Untersuchungen zwei in Frage: *Papaver nudicaule* und *Aquilegia Skinneri*. Von der ersten Art waren diploide und tetraploide von der zweiten Art darüber hinaus auch oktoploide Pflanzen vorhanden. Tab. 1 gibt die Ergebnisse der Zählungen wieder.

Tabelle 1. Antherenzahl bei diploiden und polyploiden Pflanzen von *Aquilegia Skinneri* und *Papaver nudicaule*.

Objekt	Valenz n	M ± m	2n = 100	Verkümmerte Antheren
<i>Aquilegia Skinneri</i> H.K.	2 n 87	53,4 ± 0,6	100 ^{xxx}	0,3
	4 n 97	48,5 ± 0,3	90,8 ^{xx}	0,4
	8 n 41	46,3 ± 0,6	88,7	7,2
<i>Papaver nudicaule</i>	2 n 23	227,7 ± 1,9	100 ^{xxx}	—
	4 n 30	186,6 ± 3,5	81,9	—

Es zeigt sich hierbei, daß mit steigender Valenz die Antherenzahl bei beiden Arten abnimmt. Die Unterschiede in der Antherenzahl, die zwischen den beiden Valenzstufen bestehen, sind gesichert. Daß die Verminderung der Antherenzahl zum mindesten zu einem großen Teil auf eine schlechtere Versorgung der polyploiden Blüten mit Nährstoffen zurückgeht, erweist vor allem die Zunahme des Prozentsatzes der unentwickelten und verkümmelten Antheren bei den oktoploiden Blüten von *Aquilegia*. Wir dürfen somit die Abnahme der Antherenzahl bei den polyploiden Formen der beiden untersuchten Objekte als weiteren Beleg für die in der oben angeführten Arbeit aufgestellte Hypothese ansehen, daß die Verminderung der Sexualität in erster Linie eine Folge der schlechteren Nährstoffversorgung der Polyploiden sei.

2. Pollenzahl.

In der ersten Arbeit über die Sexualität polyploider Pflanzen war, wie schon erwähnt, festgestellt worden, daß bei verschiedenen Arten eine Reduktion der Samenanlagen eingetreten war. Es lag nahe, diese Untersuchung auch auf das Andrözeum auszudehnen. Zu diesem Zwecke wurden, je nach dem Objekt eine bis mehrere reife aber noch nicht geplatze Antheren in einer bestimmten Menge Wasser sorgfältig von ihrem Polleninhalte entleert. Das Wasser wurde durch

Durchblasen mit einer Pipette gleichmäßig mit dem Pollen durchmischt. Das pollenhaltige Wasser wurde dann in einen Blutkörperchen-Zählapparat gebracht und die Pollenzahl nach der für die Zählung von Blutkörperchen üblichen Methode festgestellt. Bei jedem Objekt wurde eine Anzahl von Einzelbestimmungen gemacht, von denen dann der Mittelwert errechnet wurde. Nachdem die ersten technischen Schwierigkeiten überwunden waren, ergaben die Einzelmessungen recht nahe beieinander liegende Werte, so daß die Unterschiede zwischen den diploiden und den tetraploiden Pflanzen schon auf Grund verhältnismäßig weniger Messungen als gesichert angesehen werden können. Tab. 2 gibt die erhaltenen Werte wieder.

Tabelle 2. Pollenzahl je Anthere bei diploiden und tetraploiden Pflanzen.

Objekt	Valenz n	M ± m	Relative Zahlen 2n = 100
<i>Dianthus superbus</i>	2 n 7	3294 ± 197	100 ^{xxx}
	4 n 7	1833 ± 108	56
<i>Eschscholtzia Californica</i> CHAM.	2 n 5	30220 ± 1678	100 ^{xxx}
	4 n 5	20100 ± 1789	66
Münchener Bierrettich (<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> Voss)	2 n 5	10630 ± 278	100 ^{xxx}
	4 n 5	7592 ± 314	71
<i>Datura stramonium</i> var. <i>inermis</i> L.	2 n 8	23528 ± 666	100 ^{xxx}
	4 n 10	19360 ± 435	82
<i>Datura inermis</i>	2 n 12	21500 ± 780	100 ^{xxx}
	4 n 14	16390 ± 259	76
<i>Verbascum thapsiforme</i> SCHRAD.	2 n 20	14314 ± 623	100 ^{xxx}
	4 n 20	9283 ± 295	65
<i>Digitalis ferruginea</i>	2 n 5	84100 ± 2600	100 ^{xxx}
	4 n 5	51780 ± 2883	62

Man sieht daraus, daß nicht nur hinsichtlich der Zahl der Samenanlagen sondern auch in der Zahl der je Anthere oder je Antherenfach gebildeten Pollenkörner bei Genomvermehrung eine sehr beträchtliche Verminderung eintritt und zwar ist, wie der Vergleich mit den Verhältnissen im Gynözeum zeigt, die Reduktion im Andrözeum stärker als im Gynözeum. Diese Feststellung ist nicht weiter verwunderlich, hat sich doch in zahlreichen anderen Fällen gezeigt, daß die Pollenkörner von modifikativ oder erblich bedingten Störungen in der Regel weit mehr betroffen werden als die Samenanlagen. Es muß allerdings dahingestellt bleiben, ob bzw. in welchem Umfange diese Verminderung der Pollenzahl in den Antheren unmittelbar durch die Verschlechterung der Versorgung mit Nährstoffen hervorgerufen ist. Wir wissen ja aus den Untersuchungen von F. VON WETTSTEIN wie auch aus denjenigen verschiedener anderer Autoren, daß die Organe polyploider Pflanzen sich aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammensetzen als diejenigen diploider Formen. Dies dürfte selbstverständlich auch auf die Antheren zutreffen. Ist aber die Gesamtzahl der Antherenzellen herabgesetzt, so muß auch die Zahl der Pollenmutterzellen und damit die Zahl der Pollenkörner entsprechend verringert

sein. Damit dürfte jedenfalls zu einem erheblichen Teil die Verminderung der Zellenzahl in den Organen tetraploider Pflanzen an der Reduktion der Zahl der Pollenkörner beteiligt sein. Andererseits wurde bereits in früheren Arbeiten gezeigt, (SCHWANITZ 1949, zff) daß die Bildung einer geringeren Zahl von Zellen je Organ gleichfalls auf die Verschlechterung der Versorgung der wachsenden Pflanzenteile mit Nährstoffen zurückzuführen ist. Abgesehen von der schlechteren Zuleitung der Assimilate muß ferner noch in Erwägung gezogen werden, daß zum Aufbau einer polyploiden Zelle ganz erheblich mehr Bau- und Betriebsstoffe verbraucht werden als für den einer diploiden Zelle, so daß ein tetraploides Organ, das die gleiche Zellenzahl besäße wie ein diploides, wesentlich größere Nährstoffzufuhren benötigte als ein entsprechendes Organ bei einer diploiden Pflanze. Können wir so wahrscheinlich machen, daß die Nährstoffversorgung der begrenzende Faktor für die Zellenzahl je Organ ist, so dürfen wir wohl zum mindesten mittelbar auch die Verminderung der Pollenzahl auf die schlechtere Nährstoffversorgung und die gesteigerte Zellgröße der polyploiden Organe zurückführen.

3. Pollenqualität.

Die Veränderung der Pollenqualität, d. h. des Prozentsatzes morphologisch normalen und des geschrumpften oder sonstwie mißbildeten Pollens infolge der Genomvermehrung ist bereits von verschiedenen Autoren untersucht worden. Es schien uns jedoch angebracht, die bereits vorliegenden Beobachtungen um weitere Objekte zu erweitern, um klarzulegen, ob die von uns und anderen Autoren festgestellte Herabsetzung der Pollenkeimung auf die

Tabelle 3. Qualität des Pollens bei diploiden und tetraploiden Pflanzen.

Objekt	Valenz	n	Prozentsatz der mißbildeten Pollenkörner
<i>Eschscholtzia Californica</i> CHAM.	2 n	1300	9
	4 n	1172	22
<i>Brassica Rapa</i> L. var. <i>silvestris</i>	2 n	1720	2
	4 n	1598	7
<i>Raphanus sativus</i> L. var. <i>major</i> Voss	2 n	717	26
	4 n	954	28
<i>Fragaria vesca</i> L. Monats erdbeere „BARON SOLEMACHER“	2 n	882	10
	4 n	738	16
<i>Malva silvestris</i> var. <i>maureliana</i> L.	2 n	517	7
	4 n	885	16
<i>Linaria vulgaris</i> MILL.	2 n	633	16
	4 n	575	25
<i>Linaria maroccana</i>	2 n	633	16
	4 n	573	35

Erhöhung des Gehalts an mißbildeten Pollenkörnern allein zurückgeführt werden kann. Wie Tab. 1 zeigt, ist die Steigerung des Gehalts an abnormalen Pollenkörnern bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Auffällig ist, daß der Rübsen, der nach unseren früheren Untersuchungen die Genomverdoppelung recht vorteilhaft beantwortet, auch als tetraploide Pflanze nur recht wenig gestörten Pollen aufweist, und daß

sich bei der Monatserdbeere, die ebenfalls eine sehr vorteilhafte Reaktion auf die Polyploidie zeigt, die Zunahme des Prozentsatzes gestörten Pollens verhältnismäßig unbedeutend ist. Die anderen Objekte zeigen eine erheblich stärkere Zunahme der Pollensterilität. Die Zahl der normal entwickelten Pollenkörner ist jedoch auch bei ihnen so groß, daß die Zunahme der abnormalen Pollenkörner nicht als die entscheidende Ursache für die schlechtere Pollenkeimung angesehen werden kann. Das erheblich langsamere Wachstum der zur Keimung kommenden diploiden Pollenschläuche scheint uns darauf hinzuweisen, daß bei den diploiden Pollenkörnern physiologische Hemmungen vorliegen, die dazu führen, daß bei diploidem Pollen ein größerer Prozentsatz nicht zur Keimung kommt als bei haploidem Pollen, und daß andererseits die gekeimten Pollenschläuche erheblich langsamer wachsen. Welche Ursachen diesem Verhalten zugrunde liegen mögen, zeigte die Feststellung, daß diploider Pollen niedrigere osmotische Werte aufweist als haploider (GREEN 1946), also einen geringeren Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen hat. Da diese osmotisch wirksamen Substanzen im Pollen voraussichtlich in Zucker bestehen, darf man den geringeren Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen wohl auch als Indikator für dessen niedrigeren Zucker- bzw. Kohlenhydratgehalt ansehen. Ein geringerer Kohlenhydratgehalt der diploiden Pollenkörner bedeutet aber, daß diesen weniger Bau- und Betriebsstoffe zur Verfügung stehen als den haploiden. Eine solche Verminderung des Kohlenhydratgehalts beim diploiden Pollen würde andererseits durchaus den Verhältnissen entsprechen, die von uns und von anderen Autoren für polyploide Samen festgestellt wurden, die in der Regel einen geringeren Kohlenhydrat- bzw. Fettgehalt haben als die Samen der dazugehörigen Diploiden. Dieser geringere Kohlenhydrat- resp. Fettgehalt in polyploiden Samen wurde von uns seinerzeit auf die Verlangsamung der Stoffbewegungen in den polyploiden Pflanzen zurückzuführen versucht, die zur Folge haben müssen, daß die Stellen des Nährstoffverbrauches bzw. der Nährstoffspeicherung bei Polyploiden schlechter mit Nährstoffen versorgt sind als die Diploiden. Was für die Samen gilt, muß in gleicher Weise auch für die Pollenkörner Gültigkeit haben. Wir gehen demnach wohl nicht allzu sehr fehl, wenn wir die schlechtere Keimfähigkeit des diploiden Pollens in erster Linie auf dessen geringeren Gehalt an Reservestoffen zurückführen. Die Herabsetzung der Keimfähigkeit des Pollens würde sich dann zwanglos in den Rahmen der übrigen Veränderungen einfügen lassen, die zur Herabsetzung der Sexualität bei den Polyploiden führen und die alle weitgehend auf die Verschlechterung der Nährstoffzufuhr zurückgehen.

Ein weiterer Faktor, der ebenfalls die Keimfähigkeit und die Keimgeschwindigkeit des Pollens stark schwächen kann, ist die Verminderung der Atmungsintensität infolge der Polyploidie. Da die Keimung des Pollens und das Wachstum der Pollenschläuche mit der dabei notwendigen Synthese größerer Mengen von Zellulose für den Aufbau der Pollenschlauchmembran Vorgänge sind, die nicht nur bedeutende Mengen von Reservestoffen sondern auch die Zuführung größerer Energiemengen benötigen, muß sich hier nicht nur die Verminderung der auc für die

Atmung notwendigen Mengen an Kohlenhydraten sondern auch die Herabsetzung der Atmung selbst nachteilig auswirken.

Die Erhöhung der Zahl der mißbildeten Pollenkörner bei polyploiden Pflanzen wird im allgemeinen auf die bei der Meiosis dieser Formen auftretenden Störungen — Bildung von Quadri-, Tri- und Univalenten — zurückgeführt, und diese Erklärung ist ja ohne weiteres einleuchtend. Neuere Beobachtungen haben es uns allerdings als fraglich erscheinen lassen, ob diese chromosomalen Unregelmäßigkeiten zum mindesten als einzige Ursache dieser Erscheinung angesehen werden dürfen. Wir konnten nämlich, wie in einer der nächsten Arbeiten dieser Reihe ausführlicher gezeigt werden wird, feststellen, daß auch bei diploiden Gigaspflanzen gegenüber den Normalformen eine erhebliche Steigerung der Zahl der abnormen Pollenkörner eintritt, obwohl hier eine Bildung von unbalanzierten Chromosomensätzen als Ursache für die Verminderung der Fertilität nicht in Frage kommen kann. Es wurde bereits in der ersten Arbeit über die Sexualität polyploider Pflanzen darauf hingewiesen, daß auch die starke Bildung von Polyvalenten und von Univalenten bei den Polyploiden weitgehend auf ernährungs- und stoffwechselphysiologische Veränderungen zurückgehen kann. Der Befund, daß auch diploide Gigasformen eine ähnliche Fertilitätsminderung aufweisen wie polyploide, unterstreicht unsere damaligen Feststellungen und zeigt, daß in den durch den Gigascharakter der Pflanzen bedingten Hemmungen und Störungen tatsächlich der entscheidende Faktor für die Herabsetzung der Sexualität und damit der Fertilität zu suchen ist.

4. Vergrünung der Blüten bei Herbstastern.

Von Herbstastern („ausdauernde großblumige verbesserte Hybriden“ der Firma Benary) war durch Colchicinbehandlung der Keimlinge eine Anzahl von tetraploiden Pflanzen sowie eine oktoploide Form erhalten worden, die im Herbst 1949 erstmalig zum Blühen kamen. Bei Herbstastern finden sich auch bei diploiden Pflanzen sowohl Blüten, die auf dem Knospens Stadium stehen bleiben (Abb. 1), wie auch



Abb. 1. Auf dem Knospens Stadium stehengebliebene Blütenköpfe von tetraploider Herbstaster. (Natürl. Größe.)

Vergrünungen der Blüten, bei denen sämtliche Blütenorgane in grüne ungestielte Laubblättchen umgewandelt sind (Abb. 2). Bereits eine oberflächliche Betrachtung des Materials ergab, daß die tetraploiden Pflanzen einen weit größeren Anteil vergrüner Blüten besaßen als die diploiden (Abb. 3—5). Die Zählung der normalen, der knospensartig verkümmerten und

der richtig vergrünten Blüten bei einer Anzahl diploider und tetraploider Pflanzen bestätigte diesen Eindruck (Tab. 4, Abb. 8). Die Zahl der Vergrünungen



Abb. 2. Vergrünte Anlagen von Blütenköpfchen einer tetraploiden Herbstaster. (Natürl. G. 88e.)

nimmt als Folge der Genomverdoppelung ganz erheblich zu und auch die Zahl der verkümmerten Blüten erscheint erhöht. Bei der einen oktoploiden Pflanze, die wir erhalten konnten, war diese Zunahme so stark,

Tabelle 4. Zahl und Prozentzahlen der normalen, der verkümmerten und der vergrünten Blüten bei Einzelpflanzen von diploiden und tetraploiden Herbstastern.

Pflanze Nr.	Absolute Zahlen			Verhältniszahlen		
	normale Blüten	verkümmerte Blüten	vergrünte Blüten	normale Blüten	verkümmerte Blüten	vergrünte Blüten
2 n						
1	1145	74	218	80	5	15
2	1660	67	99	91	4	5
3	855	70	165	79	6	15
4	1669	122	175	85	6	9
5	1639	180	130	84	9	7
6	1298	80	95	88	5	7
7	1562	213	78	84	12	4
8	1159	153	128	80	11	9
9	1532	101	109	88	6	6
10	2236	178	356	81	13	6
4 n						
1	458	113	640	38	9	53
2	156	3	68	69	1	30
3	107	51	157	34	16	50
4	355	22	1496	19	1	80
5	513	123	852	35	8	57
6	768	200	515	52	13	35
7	125	2	226	35	1	64
8	96	139	248	20	29	51
9	619	527	727	33	28	39
10	225	69	154	50	15	35
11	403	48	164	65	8	27
12	754	148	324	61	12	27
13	730	337	346	52	24	24
14	515	188	673	37	14	49

daß überhaupt keine normale Blüte gebildet wurde. Bezeichnend ist es andererseits, daß während normalerweise der Prozentsatz der mißbildeten oder vergrünten Blüten bei diploiden Herbstastern verhältnismäßig niedrig bleibt, bei einem Klon unbekannter

Herkunft, der an einem offensichtlich sehr stickstoffreichen Standort wuchs, die Zahl der Vergrünungen ebenfalls ganz ersichtlich erheblich zugenommen hatte.

Wie lassen sich diese Befunde deuten? Die Tatsache, daß auch die diploiden Pflanzen in einem gewissen, wenn auch weit geringeren Umfange sowohl das Steckenbleiben in einem sehr frühen Knospstadium wie auch das Vergrünen der Blüten zeigen, beweist, daß bereits in dem diploiden Material physiologische Störungen vorliegen, die bei einem gewissen Prozentsatz von Blüten dazu führen, daß diese nicht normal entwickelt werden, sondern entweder auf dem Knospstadium stehen bleiben oder vergrünen. Diese bestehenden Störungen sind nun bei den Polyploiden offensichtlich ganz erheblich verstärkt, so daß hier der Prozentsatz der abnormalen Blüten beträchtlich erhöht ist.



Abb. 3. Blütentrieb einer tetraploiden Herbstaster mit einer im Knospstadium steckengebliebenen Anlage und mehreren vergrüneten Anlagen von Blütenköpfchen. (Natürl. Größe.)

Es fragt sich nun, welcher Art diese Störungen sein mögen, die schon bei den diploiden Asten zur Ausbildung verkümmert oder vergrünter Blüten führen. Hier vermag uns die

Pflanze stehen. Es kann dadurch einmal ein Mißverhältnis entstehen zwischen der Menge der von den Blättern gebildeten Assimilate und der Anzahl der



Abb. 4. Sproß einer tetraploiden Herbstaster mit mehreren vergrüneten Blütenstandsanlagen. (Natürl. Größe.)



Abb. 5. Sproß einer tetraploiden Herbstaster mit einem halbentwickelten und einem in Knospstadium steckengebliebenen Blütenköpfchen. (Natürl. Größe.)

Blütenanlagen, die diese Assimilate für ihren Aufbau und ihre Entwicklung benötigen. Dieser Mangel an Nährstoffen muß dazu führen, daß ein Teil der Blüten-

Blütenanlagen, die diese Assimilate für ihren Aufbau und ihre Entwicklung benötigen. Dieser Mangel an Nährstoffen muß dazu führen, daß ein Teil der Blüten-



Abb. 6 u. 7. Größerer Ausschnitt aus dem Blütenstand von tetraploiden Herbstastern mit normalentwickelten, auf dem Knospstadium stehengebliebenen und vergrüneten Blütenstandsanlagen. (Natürl. Größe.)

Betrachtung der blühenden Asterpflanzen einige Anhaltspunkte zu geben: die Asten erzeugen eine derartige Fülle von Blütenanlagen bzw. Blüten, daß diese in keinem Verhältnis zu der Blattfläche der

anlagen nicht fertig entwickelt wird, und es ist anzunehmen, daß vornehmlich alle jene Blütenanlagen, die im Knospstadium stecken bleiben, ihr Verkümmern dem Mangel an Nährstoffen zu verdanken haben.

Die Blätter sind andererseits aber nicht nur die Stätten der Assimilation, sondern es werden in ihnen auch die blütenbildenden Stoffe erzeugt (GERHARD 1940, HARDER u. v. WITSCH 1940, 1942). Ist die Zahl der Blütenanlagen im Verhältnis zu der vorhandenen Blattfläche unverhältnismäßig groß, so wird es leicht geschehen, daß die Menge der gebildeten Blühormone nicht ausreicht, um sämtliche Blütenanlagen in wirkliche Blüten umzubilden. Es ist daher angesichts der Fülle der bei den Asten angelegten Blüten verständlich, daß auch im Normalfalle ein Teil der Blütenanlagen unzureichend mit blütenbildenden Stoffen versorgt wird. Derartige Blütenanlagen können sich nicht zu normalen Blüten umbilden, sie „vergrünen“ daher.

In der ersten Veröffentlichung über die Sexualität polyploider Pflanzen konnte eine Reihe von Indizien dafür erbracht werden, daß der Stofftransport in polyploiden Pflanzen träger verläuft als in ihren Ausgangsformen. Ist dies der Fall, so müssen die Blütenanlagen der tetraploiden Asten nicht nur mit Nährstoffen sondern auch mit blütenbildenden Substanzen schlechter versorgt sein als die der diploiden. Da die den Blüten zur Verfügung stehenden Mengen sowohl an Nährstoffen wie an Blühhormonen bereits bei den diploiden Pflanzen nicht mehr völlig ausreichend sind, muß hier die Polyploidie dazu führen, daß die Versorgung mit diesen Stoffen noch stärker verschlechtert wird; die Zahl der als winzige Blütenknospe in der Entwicklung stehen bleibenden oder der vergrünenden Blüten muß sich demgemäß noch ganz wesentlich erhöhen. Auch in diesem Falle führen die durch die Polyploidie hervorgerufenen Störungen und Verlangsamungen des Stofftransportes in der Pflanze also zu einer entschiedenen Abschwächung der Sexualität.

In diesem Zusammenhang muß auch noch kurz auf die Beobachtung hingewiesen werden, daß Astenpflanzen auf stark mit Stickstoff angereichertem Boden ebenfalls eine nicht unbeträchtliche Zunahme des Gehalts an vergrünenden Blüten zeigten. Wir dürfen in dieser Erscheinung den Ausdruck der seit langem allgemein bekannten Tatsache erblicken, daß übermäßige oder einseitige Stickstoffversorgung die vegetative Phase der Pflanze verstärkt, die reproduktive Phase dagegen schwächt. Das ähnliche Verhalten von Stickstoffdüngung und Polyploidie, das wir bereits früher wiederholt beobachten konnten, legt die Frage nahe, wieweit diese Übereinstimmungen im Verhalten nicht durch ähnliche primäre Veränderungen, das eine Mal genetisch, das andere Mal modifikativ bedingt, hervorgerufen sein kann.

5. Schosserzahl und Bestockung.

Für die Samenproduktion einer Pflanze ist es neben anderen Faktoren, die in dieser und in der früheren Veröffentlichung über die Sexualität polyploider Pflanzen zum Teil bereits untersucht wurden, von Bedeutung, wieviele Blüten sprosse entwickelt werden. Es ist demgemäß einmal wichtig, zu wissen, wie stark

die Bestockung ist, wieviele Sprosse also von der Pflanze angelegt werden, dann aber auch, wieviele von diesen Sprossen zum Schossen und zum Blühen kommen.

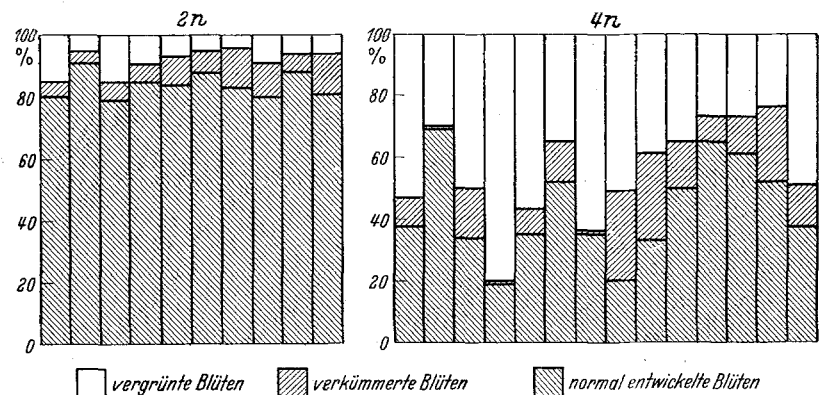


Abb. 8. Schematische Übersicht über den Anteil von normalen, auf dem Knospstadium steckengebliebenen Blütenköpfchen (Natürl. Größe.)

a) *Dianthus barbatus*.

Tab. 5 gibt uns Aufschluß über die Gesamtzahl der gebildeten Sprosse je Pflanze sowie über die Anzahl der geschoßten und der nicht geschoßten Triebe bei diploiden und tetraploiden Einzelpflanzen von *Dianthus barbatus*.

Tabelle 5. Bestockung und Schosserbildung bei *Dianthus barbatus*.

Valenz	n	Zahl der geschoßten Sprosse je Pflanze M ± m	Zahl der nicht geschoßten Sprosse je Pflanze M ± m
2 n	200	3,56 ± 0,17 ^{xxx}	1,96 ± 0,17 ^o
4 n	200	1,06 ± 0,10	1,90 ± 0,14

Wir können aus den erhaltenen Zahlen ersehen, daß die Anzahl der überhaupt gebildeten Sprosse bei den Diploiden fast doppelt so groß ist wie bei den Tetraploiden. Die Zahl der geschoßten Triebe ist bei den Diploiden etwa dreieinhalb mal so groß wie bei den Tetraploiden, die Zahl der nicht geschoßten Triebe ist dagegen in beiden Valenzstufen gleich. Die Tetraploiden bestocken sich also nur etwa halb so stark



Abb. 9. Verminderung der Sproßzahl bei polyploiden Pflanzen. Diploide (links) und tetraploide Pflanze der Gartensalbei, *Salvia officinalis* L.

wie die Diploiden. Die Zahl der Schosser ist bei ihnen absolut und relativ sehr erheblich niedriger als bei diesen. Beide Faktoren, die geringere Bestockung und die kleinere Zahl von Schössern müssen dazu

führen, daß die produzierte Menge an Blüten, Früchten und Samen bei den Tetraploiden sehr viel niedriger ist als bei den Diploiden.

b) *Allium Schoenoprasum*.

An zwei Jahre alten Schnittlauchpflanzen wurde der Einfluß der Polyploidie auf die Bestockung bestimmt. Dadurch, daß die Abkömmlinge der Einzelzweibelchen des ersten Jahres am Ende des zweiten Jahres noch von einer gemeinsamen vertrockneten Scheide umhüllt waren, war es möglich, nicht nur den Bestockungsgrad des zweiten sondern auch den des ersten Jahres zu bestimmen (Tab. 6).

Tabelle 6. Bestockung bei diploiden und tetraploiden Pflanzen von *Allium Schoenoprasum*.

Valenz	n	Bestockung im ersten Jahr M ± m	Bestockung im zweiten Jahr M ± m
2 n	37	5,89 ± 0,28 ^{xxx}	52,36 ± 2,17 ^{xxx}
4 n	37	2,76 ± 0,18	15,65 ± 1,14

Auch hier liegen im ersten und mehr noch im zweiten Jahre die Werte der 4n-Pflanzen ganz wesentlich unter denen der 2n-Pflanzen. Die Bestockung der Tetraploiden ist also auch bei diesem Objekt ganz erheblich niedriger als die der Diploiden. Entsprechend der geringeren Bestockung war auch die Zahl der im Sommer entwickelten Blütenstände bei den Tetraploiden sehr viel niedriger als bei den Diploiden. Dagegen konnte kein Unterschied in der Zahl der Blüten je Köpfchen gefunden werden: 2n = 47,9 ± 1,3 (n = 32); 4n = 49,2 ± 1,3 (n = 32). Diese Übereinstimmung in der Blütenzahl je Blütenstand erscheint auf den ersten Blick überraschend, da wir ja bei unseren früheren Untersuchungen gefunden haben, daß überall dort, wo die Blühperiode verhältnismäßig kurz ist — und dies ist ja bei Schnittlauch im allgemeinen und bei den einzelnen Köpfchen im besonderen der Fall — bei den Tetraploiden erheblich weniger Einzelblüten zum Blüten kommen als bei den Diploiden. Das abweichende Verhalten des Schnittlauchs wird jedoch verständlich, wenn man die Gewichte der unteren Sprossenden, die die Reservestoffbehälter dieser Pflanze darstellen, bei Diploiden und Tetraploiden vergleicht. Diese untersten 2 cm des Sprosses wiegen bei den Diploiden 0,13 ± 0,007 g (n = 50), bei den Tetraploiden 0,34 ± 0,019 g, n = 50). Das bedeutet aber, daß den Tetraploiden wesentlich mehr an Reservestoffen zur Verfügung steht als den Diploiden, und da die Anlage der Blütenköpfchen verhältnismäßig nahe der Basis der Pflanze erfolgt, sind die Leitungsbahnen von den Speicherorganen zu den Blüteninitialen nicht so weit, daß durch die Verlangsamung des Stofftransportes eine wesentliche Verschlechterung der Nährstoffversorgung der in der Anlage befindlichen Blütenstände einträte. Zum mindesten scheinen die Verhältnisse hier so zu liegen, daß sich die größere Menge der vorhandenen Nährstoffe und die schlechtere Leitung derselben die Wage halten.

c) *Melissa officinalis*, *Erigeron mesograndis*, *Digitalis purpurea*, *Salvia sclarea*.

Unterschiede in der Zahl der Blüten sprosse konnten schließlich auch bei dreijährigen Pflanzen von Zitronenmelisse (*Melissa officinalis* L.), von rotem

Fingerhut (*Digitalis purpurea* L.), von *Erigeron mesograndis* und von Muskatellersalbei (*Salvia sclarea* L.) festgestellt werden (Tab. 7). In allen diesen Fällen ist die Zahl der Blüten sprosse bei den Tetraploiden nur etwa halb so stark wie bei den Diploiden. Es ist wohl ohne weiteres einleuchtend, daß diese geringere Zahl von Blüten sprossen bei den Tetraploiden sich außerordentlich stark auf die Blüten- und Samenproduktion auswirken muß, sofern nicht — und das

Tabelle 7. Schosserzahl bei diploiden und tetraploiden Pflanzen von *Melissa officinalis*, von *Erigeron mesograndis*, *Digitalis purpurea* und *Salvia sclarea*.

Objekt	n	Zahl der Sprosse bei 2 n-Pflanzen M ± m	n	Zahl der Sprosse bei 4 n-Pflanzen M ± m
<i>Melissa officinalis</i> (dreijährig)	32	39,41 ± 1,58 ^{xxx}	32	21,16 ± 1,48
<i>Erigeron mesograndis</i> (zweijährig)	13	21,64 ± 1,85 ^{xxx}	11	11,64 ± 1,12
<i>Digitalis purpurea</i> (zweijährig)	45	3,98 ± 0,27 ^{xxx}	45	2,09 ± 0,11
<i>Salvia sclarea</i> (zweijährig)	30	4,42 ± 0,23	21	2,65 ± 0,16

ist zum mindesten bei den angeführten Objekten nicht der Fall — die übrige Entwicklung der Tetraploiden wesentlich üppiger ist als die der Diploiden.

6. Diskussion der Ergebnisse.

Die angeführten Ergebnisse runden das in der ersten Untersuchung über die Sexualität polyploider Pflanzen erhaltene Bild weiter ab: die Zahl der Antheren wird bei Objekten mit großer, nicht fixierter Antherenzahl mit steigender Valenz vermindert. Das Auftreten von verkümmerten Antheren, deren Anzahl mit Zunahme der Polyploidie steigt, weist darauf hin, daß die Reduktion der Antherenzahl sich zum mindesten zu einem großen Teil von der schlechteren Ernährung der polyploiden Blüten herleitet.

Ähnlich liegen die Dinge hinsichtlich der Zahl der Pollenkörner je Anthere. Wenn hier die Verminderung der Pollenzahl zunächst auch damit erklärt werden kann, daß tetraploide Organe sich aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammensetzen als diploide, so ist andererseits die geringere Zellenzahl polyploider Gewebe wiederum auf die schlechtere Versorgung der betreffenden Initialen mit Nährstoffen sowie auf den größeren Nähr- und Baustoffbedarf der tetraploiden Zellen zurückzuführen. Somit sind die in den früheren Arbeiten dieser Reihe eingehend behandelten Hemmungen im Stofftransport auch in diesem Falle als die letzte Ursache für die Abnahme der Zahl der Pollenkörner bei den Polyploiden anzusehen.

Hinsichtlich der Steigerung der Zahl der geschrumpften und abnormen Pollenkörner bei Zunahme der Valenz wurde bereits oben betont, daß das vermehrte Auftreten von mißbildeten Pollenkörnern in der Regel auf die Bildung von polyvalenten Chromosomenverbänden und die damit verbundene Entstehung von Gonen mit irregulären Chromosomenzahlen zurückgeführt wird. Es wurde aber auch dar-

auf hingewiesen, daß auch bei diploiden Gigasformen der Prozentsatz der abnormalen Pollenkörner gegenüber den Ausgangsformen, die keinen Gigascharakter zeigen, erheblich gesteigert ist. Wir dürfen demnach wohl annehmen, daß auch bei der Erhöhung der Zahl der sterilen Pollenkörner der Gigascharakter der Polyploiden und die dadurch hervorgerufenen ernährungsphysiologischen Störungen wenigstens zum Teil mit beteiligt sind.

In diesem Zusammenhang muß noch darauf hingewiesen werden, daß die Reduktion der Pollenzahl sich bei fast allen Objekten in der gleichen Größenordnung bewegt, wie wir sie auch bei der Keimung und bei der Atmung der Tetraploiden bereits früher haben feststellen können. Es wurde damals gezeigt, daß die Herabsetzung dieser Werte dem Absinken der „relativen Oberfläche“ $\left(= \frac{\text{Oberfläche}}{\text{Volumen}} \right)$ bei den tetraploiden Zellen entspräche und daß demgemäß diese Reduktionserscheinungen bei den Polyploiden als Ausdruck des RUBNERSchen Gesetzes von der Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße gewertet werden müsse. Die vorliegende Arbeit zeigt, daß offenbar auch die Pollenzahl durch das RUBNERSche Gesetz bestimmt wird, und sie läßt schließlich auch die Vermutung wach werden, daß letzten Endes auch die Abnahme der Zellenzahl je Organ eng mit dem RUBNERSchen Gesetz verknüpft ist.

Daß sowohl das Auftreten von verkümmerten Knospen wie auch die Bildung von vergrüntem Blüten bei Herbstastern auf der ungenügenden Versorgung mit Nährstoffen bzw. mit Blühhormonen zurückgeführt werden kann, wurde bereits oben betont. Die überaus große Zahl von Blütenanlagen, die für diese Pflanze charakteristisch ist, führt bereits bei den diploiden Pflanzen zu einem Mißverhältnis zwischen Laubblättern und den von diesen ernährten und mit Blühhormonen versorgten Blütenanlagen, das seinen Ausdruck in der Entstehung von verkümmerten Knospen oder von vergrüntem Blüten findet. Hierbei wird das Steckenbleiben und Verkümmern der Knospen in erster Linie mit dem Nährstoffmangel, das Vergrünen der Blüten dagegen vor allem mit dem Fehlen ausreichender Mengen von blütenbildenden Substanzen erklärt. Eine schlechtere Stoffleitung in den polyploiden Pflanzen muß die Versorgung der Blütenregion mit Nährstoffen wie mit Blühhormonen noch stärker verschlechtern und daher zur Vergrößerung des Prozentsatzes der unentwickelten und der vergrüntem Blüten führen.

Auf eine schlechtere Zuleitung der blütenbildenden Stoffe von den Blättern zu den Vegetationsspitzen läßt sich auch die geringere Schosserzahl bei der tetraploiden Bartnelke zurückführen. Es muß angenommen werden, daß hier der Übergang vom rein vegetativen Rosettenstadium zur Schosserbildung ebenfalls durch die Einwirkung von Blühhormonen erfolgt, die von den Blättern erzeugt und den Vegetationsspitzen zugeleitet werden. Ist die Stoffbewegung in der tetraploiden Pflanze verlangsamt, so kann sehr leicht die Menge der zu den Vegetationspunkten gelangenden Blühstoffe unterhalb der für die Auslösung des Schossvorganges notwendigen Schwelle bleiben.

Unklar sind vorläufig die Ursachen der schwächeren Bestockung der polyploiden Pflanzen. Hier werden noch weitere Untersuchungen einzusetzen haben.

Über eine Verminderung der Bestockung als Folge der Genomverdoppelung bei *Solanum tuberosum* berichtet auch STELZNER (1941). Die von ihm durch Colchicinbehandlung erhaltenen 8n-Pflanzen hatten die Zahl der Sprosse auf 1 reduziert; dagegen zeigten diese Pflanzen auf der anderen Seite eine erhöhte Tendenz zur Ausbildung von Seitensprossen. Auch dieser letzte Befund läßt sich ohne Schwierigkeit durch langsamere Stoffleitung in den polyploiden Pflanzen erklären, da das Austreiben der Achselknospen durch Stoffe gehemmt wird, die von den jungen Blättern in der Nähe der Vegetationsspitzen erzeugt und von hier basalwärts geleitet werden. Schon eine schlechtere Ableitung dieser Hemmstoffe muß dazu führen, daß bei polyploiden Pflanzen die Achselknospen leichter austreiben als bei nicht polyploiden. Eine Verminderung der Bestockung wurde auch von FREISLEBEN (1942) bei tetraploider Gerste beobachtet. Dagegen fand GREIS (1949), daß bei tetraploider Gerste die Halmzahl zunimmt. Bei *Taraxacum kok-saghyz* ist nach BANNAN (1945, 1947) die Zahl der Infloreszenzen bei tetraploiden Pflanzen sehr erheblich verringert. Besonders aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang jedoch Beobachtungen, die BEACHELL und JONES (1945) bei Reis machten. Hier ist bei den Tetraploiden die Zahl der Schosser vermindert, bei den Haploiden dagegen vermehrt. Da die Zellgröße haploider Pflanzen etwa die Hälfte derjenigen diploider Pflanzen beträgt, zeigt sich hier deutlich die von uns bereits wiederholt hervorgehobene Abhängigkeit der Sexualität von der Zellgröße: auch die Herabsetzung der Sexualität dürfen wir nur als einen Sonderfall des RUBNERSchen Gesetzes von der Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körper-, hier von der Zellgröße betrachten.

STELZNER (1941) fand die Zahl der angelegten Blütenknospen bei tetraploiden und oktoploiden Kulturkartoffeln gleich, die 8n-Pflanzen warfen jedoch einen höheren Prozentsatz von Knospen ab als die 4n-Pflanzen. Wir sehen hier wieder einmal, wie je nach der Konstitution der Pflanze die Genomverdoppelung und die durch sie hervorgerufenen gleichartigen primären Veränderungen im morphologischen und physiologischen Verhalten bei den einzelnen Arten letzten Endes außerordentlich verschiedenartige Folgen haben können. Die gleiche Verminderung der Nährstoffzufuhr zur Blütenregion ruft einmal eine absolute Verminderung der Blütenproduktion hervor (*Sinapis alba*, *Digitalis purpurea*), in anderen Fällen wird die gleiche Blütenzahl erzeugt, aber der Blühverlauf wird abgeändert (*Cichorium intybus*). Bei einer weiteren Gruppe von Pflanzen wird die gleiche Zahl von Knospen in beiden Valenzstufen angelegt, bei den Polyploiden fällt ein höherer Prozentsatz bereits im Knospenstadium ab (*Cucumis sativus*, *Lathyrus odoratus*, *Solanum tuberosum*). Es kann ferner die gleiche Zahl von Blüten im Blütenstand vorhanden sein, aber die Bestockung bzw. die Zahl der Schosser ist bei den polyploiden Formen geringer, so daß auch auf diese Weise die Menge der produzierten Blüten herabgesetzt wird (*Allium Schoenoprasum*), und schließlich hat sich noch gezeigt, daß bei den polyploiden Pflanzen ein höherer Prozentsatz von Blüten im Knospenstadium stecken bleibt oder vergrünt (Aster). Die Reaktion der einzelnen Arten auf die durch die Polyploidie hervorgerufenen morphologischen und physiologischen

Veränderungen dürfte im wesentlichen dadurch bestimmt werden, wieweit die einzelnen Faktoren der Blütenbildung und -entwicklung labil oder fixiert sind. Es ist anzunehmen, daß von allen Veränderungen in der Blütenregion, wie sie z. B. durch die verschlechterte Nährstoffversorgung hervorgerufen werden, stets die labilsten Funktionen am stärksten betroffen werden. Da bei den einzelnen Arten ganz verschiedene Faktoren besonders stabil bzw. labil sind, ist es verständlich, wenn einmal die Anzahl der Blüten sprosse, ein andermal die Zahl der Blüten oder der Blühverlauf, wieder ein anderes Mal die Zahl der abfallenden oder die Zahl der nicht fertig entwickelten oder gar der vergrünteten Blüten durch die Polyploidie in erster Linie betroffen wird.

Eine spätere Blütezeit der Polyploiden wurde von KUHK (1943) und von ROSS und BOVES (1946) für Lein, von HUNTER (1945) für *Antirrhinum majus*, von PORTER und WEISS (1948) für Soja und von KERNS und COLLINS (1947) für Ananas festgestellt. Bei *Taraxacum kox-saghyz* blühen die 4n-Pflanzen im ersten Jahre zum großen Teil überhaupt nicht, soweit sie jedoch zum Blühen kommen, ist die Blütezeit wesentlich später und die Blütenproduktion dazu noch erheblich schwächer als bei den Diploiden (BANNAN 1948). Es wurde schon früher (SCHWANITZ 1949, 3) ausgeführt, daß sich diese Verzögerung des Blühtermins ohne weiteres von der Verlangsamung des Stofftransportes in der polyploiden Pflanze ableiten läßt.

Eine Abnahme der Sexualität der Polyploiden konnte auch von LARSEN (1943) nachgewiesen werden. Bei *Solanum gracile* und bei *Solanum nigrum* führt die Verdoppelung der Chromosomenzahl auf der einen Seite zu einer beträchtlichen Verminderung der Beerenzahl, auf der anderen zu einer Erhöhung der Produktion an vegetativer Substanz. Diese Beobachtung steht völlig in Übereinstimmung zu unseren früheren Beobachtungen (SCHWANITZ 1942, 1948) an verschiedenen Objekten, aus denen wir damals bereits eine Abschwächung der reproduktiven Phase ableiteten.

Langsamere und schlechtere Pollenkeimung wurde von CRANE und THOMAS (1939) bei tetraploiden vegetativen Abkömmlingen der diploiden Birnensorte „Fertility“ und von ARTSCHWAGER (1942) bei tetraploiden Zuckerrüben beobachtet. Bei Mais wächst n-Pollen auf 2n- und 4n-Narben schneller aus als 2n-Pollen; die Valenzstufe der Narbe hat dagegen überhaupt keinen Einfluß auf die Keimung und das Wachstum des Pollens. Zugleich konnte bei diesem Objekt auch noch festgestellt werden, daß haploider Pollen einen höheren osmotischen Wert besitzt als diploider (GREEN 1946).

Eine hohe Sterilität im Andrözeum findet sich bei künstlich polyploid gemachten Formen verschiedener Baumwollarten. Hier öffnen sich die Antheren zum größten Teil nicht mehr und die Pflanzen sind hochgradig steril (BEASLEY 1940, MENDES 1940).

Für die von uns bereits in der ersten Arbeit über die Sexualität polyploider Pflanzen geäußerte Hypothese, daß die herabgesetzte Fertilität und Sexualität der Polyploiden vor allem auf die Verlangsamung der Nährstoffleitung zurückzuführen sei, spricht auch die Feststellung von GREIS (1940), daß bei der 4n-Gerste die sich entwickelnden Karyopsen überwiegend am Basalende der Ähre sitzen. Durch ein Trägerwerden

der Stoffleitung gelangen nur ungenügende Mengen von Assimilaten in die Ähre. Es ist einleuchtend, daß unter diesen Umständen zwar die an der Basis der Ähre sitzenden Ährchen noch ganz leidlich mit den notwendigen Nähr- und Baustoffen versorgt sind, daß aber von den für die Versorgung der gesamten Ähre unzureichenden Nährstoffmengen ein so hoher Prozentsatz in die basalen Ährchen abgezweigt wird, daß die darüber liegenden Ährchen nur unzureichend ernährt werden und daß die Karyopsen in ihnen daher vorzeitig absterben.

Es wurde bereits früher (SCHWANITZ 1949, 3) darauf hingewiesen, daß eine Verlangsamung der Stoffleitung sich auch in der chemischen Zusammensetzung der Blätter, der Früchte und Samen und der Speicherorgane ausdrücken muß: der Kohlenhydratgehalt der Samen und der Speicherorgane muß bei den Polyploiden niedriger, der Proteingehalt dagegen höher sein als bei den Diploiden. Dagegen ist zu erwarten, daß in den Blättern und Stengeln der Gehalt an Kohlenhydraten bei den Tetraploiden höher ist als bei den Diploiden. Den seinerzeit angeführten Beispielen seien hier noch einige zugefügt: Bei Soja besitzen die Samen tetraploider Pflanzen einen höheren Eiweiß- und einen niedrigeren Ölgehalt als die Samen der dazugehörigen Diploiden. Einen höheren Proteingehalt fand auch MÜNTZING (1942) bei tetraploiden Gersten. Tetraploider Mais besitzt im Korn einen um etwa 15%, in der Spindel um 20—34% höheren Stickstoffgehalt als diploider, dagegen war der Rohfaser- und Zellulosegehalt der Spindel bei den Tetraploiden niedriger (ELLIS, RANDOLPH und MATRONE 1945). In der gleichen Linie liegen Feststellungen von KUHK (1943), wonach bei Lein durch die Polyploidie die Verholzung vermindert, der Fasergehalt herabgesetzt und die Faserlänge verkürzt wird. Bei Zuckerrüben wurde ein geringerer Zuckergehalt in der Wurzel der polyploiden Pflanzen festgestellt (ABEGG 1942, LEVAN 1943), während bei Futterrüben bei den 4n-Pflanzen zwar die Refraktometerwerte erhöht, jedoch die Rübengröße herabgesetzt ist. Eine Erhöhung des Zuckergehaltes in der Grünmasse tetraploider Pflanzen gegenüber den diploiden wurde bei *Lolium perenne* festgestellt (SULLIVAN und MJERS 1939).

Bereits in unseren vorhergehenden Veröffentlichungen wurde betont, daß Veränderungen, wie sie hier durch die Verdoppelung des Genoms erzeugt werden, in ähnlicher Weise auch modifikativ hervorgerufen werden können. So wurde darauf hingewiesen, daß starke oder einseitige Stickstoffdüngung die Blätter größer und dunkler werden läßt, die Anfälligkeit der Pflanze gegen Schädlinge und ungünstige Umweltverhältnisse erhöht, die vegetative Phase fördert, die reproduktive dagegen reduziert. Ähnliche Veränderungen im physiologischen und morphologischen Verhalten, die zum Teil stark an die durch die Polyploidie hervorgerufenen Veränderungen erinnern, kennen wir im Übrigen auch von Bormangelpflanzen. Die Zellen besonders des Pallasidengewebes sind hier stark vergrößert, die Blattspreiten sind erheblich dicker geworden, die Farbe der Blätter ist dunkler, der Wassergehalt ist erhöht. Vor allem aber konnte auch hier eine besondere ungünstige Einwirkung auf die reproduktive Phase beobachtet werden: die Blütenknospen fallen ab oder ver-

kümmern (Leguminosen, Kompositen, Solanaceen), oder aber es wird vor allem die Entwicklung der Antheren und des Pollens gestört (Gerste, Mais, Hirse). Die Fruchtbildung und -produktion wird sehr erheblich herabgesetzt. Auffällig ist ferner, daß bei bormangelkranken „glasigen“ *Brassica*-Rüben diese weniger Kohlenhydrate aber mehr Eiweiß enthalten als gesunde Rüben (SCHARRER 1944, SCHROPP 1942).

Alle diese Feststellungen deuten darauf hin, daß durch den Bormangel ähnliche Veränderungen hervorgerufen werden wie durch die Genomvermehrung. Wir dürfen auch hieraus schließen, daß Abänderungen in der Sexualität der Pflanzen durch bestimmte morphologische und physiologische Veränderungen hervorgerufen werden können, die sowohl modifikativer wie genetischer Natur zu sein vermögen. Im Ganzen bringen die hier wiedergegebenen experimentellen Befunde wie auch die angeführten Ergebnisse der Untersuchungen anderer Forscher neue Belege für die Berechtigung der in der ersten Untersuchung über die Sexualität polyploider Pflanzen dargelegten Vorstellungen, wonach die verminderte Samenproduktion der Polyploiden auf einer Abschwächung der Sexualität beruht, die ihrerseits wieder ihre Hauptursache in dem Trägerwerden des Stofftransportes in der polyploiden Pflanze hat, das seinerseits wiederum letzten Endes auf die Vergrößerung des Zellvolumens infolge der Polyploidie zurückgeht.

Die Arbeiten werden fortgesetzt.

Zusammenfassung.

Bei *Papaver nudicaule* und *Aquilegia Skinneri* nimmt mit steigender Valenz die Zahl der Antheren ab.

Bei *Raphanus sativus* var. *major*, *Dianthus superbus*, *Eschscholtzia Californica*, *Verbascum thapsiforme*, *Digitalis ferruginea*, *Datura stramonium* und *Datura inermis* sinkt mit Verdoppelung des Genoms die Pollenzahl je Anthere ab.

Eine Zunahme des Prozentsatzes der verkümmerten Pollenkörner wurde bei *Brassica campestris*, *Raphanus sativus*, *Fragaria vesca*, *Eschscholtzia Californica*, *Malva silvestris* var. *maurebiana*, *Verbascum thapsiforme*, *Linaria maroccana*, *Linaria vulgaris* festgestellt. Der Prozentsatz des mißbildeten Pollens und die Steigerung dieses Prozentsatzes bei Verdoppelung des Genoms ist bei den einzelnen Arten recht verschieden.

Bei Herbstastern zeigen bei der untersuchten Herkunft bereits die diploiden Pflanzen eine nicht unerhebliche Neigung zum Verkümmern eines Teils der Blütenknospen und zur Vergrünung der Blüten. Beide Vorgänge werden auf die im Verhältnis zur Blattmasse zahlenmäßig unverhältnismäßig starke Ausbildung von Blütenanlagen zurückgeführt, die zur Folge hat, daß ein Teil von diesen zu geringe Mengen von Blühhormonen und von Nährstoffen erhält. Bei den Tetraploiden ist der Anteil der verkümmerten und der vergrünenden Blüten erheblich gesteigert.

Die Bestockung der tetraploiden Pflanzen ist bei *Dianthus barbatus*, *Allium Schoenoprasum*, *Digitalis purpurea*, *Salvia sclarea* und *Melissa officinalis* gegenüber den diploiden Pflanzen auf etwa die Hälfte herabgesetzt.

Der Schosseranteil ist bei *Dianthus barbatus* 4n erheblich niedriger als bei den dazugehörigen 2n-Pflanzen.

Bei *Allium Schoenoprasum* besteht kein Unterschied in der Blütenzahl je Köpfchen zwischen den diploiden und den tetraploiden Pflanzen.

Alle diese Veränderungen, die mit als Ausdruck der herabgesetzten Sexualität der polyploiden Pflanzen gewertet werden müssen, werden auf den verschlechterten Stofftransport in den polyploiden Pflanzen zurückgeführt, der seinerseits die Folge der durch die Polyploidie hervorgerufenen Zellvergrößerung ist.

Literatur.

1. ABEGG, F. A.: Evolution of polyploid strains derived from curly-top-resistant and leafspot-resistant sugar-beet varieties. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 1942, 309—320, (1942).
2. ARTSCHWAGER, E.: Colchicine-induced tetraploidy in sugar beets. Morphological effects shown in progenies of a number of selections. Proc. Soc. Sugar Beet Techn. 1942, 296—303 (1942).
3. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz*. I. Characters of the leaves and inflorescences in the parental colchicine induced generations. Canad. J. Res. Sect. C. Bot. Sci. 23, 131—143 (1945).
4. BANNAN, M. W.: Tetraploid *Taraxacum kok-saghyz*. III. Achene weight, flowering and plant development. Canad. J. Res. Sect. C. Bot. Sci. 25, 59—72 (1947).
5. BANNAN, M. W.: *Taraxacum kok-saghyz*. IV. Comparison of second generation families. Canad. J. Res. Sect. C. Bot. Sci. 26, 115—127 (1948).
6. BARR, C. G. and E. H. NEWCOMER: Physiological aspects of tetraploidy in cabbage. J. Agric. Res. 67, 329—336 (1943).
7. BEACHELL, H. M. and J. W. JONES: Tetraploids induced in rice by temperature and colchicine treatment. J. Amer. Soc. Agronom. 37, 165—175 (1945).
8. BEASLEY, J. O.: The production of polyploids in *Gossypium*. J. Heredity 31, 39—48 (1940).
9. CRANE, M. B. and P. T. THOMAS: Genetical studies in pears. I. The origin and behaviour of a new giant form. J. Genetics 37, 287—299 (1939).
10. ELLIS, G. H., L. F. RANDOLPH und G. MATRONE: A comparison of the chemical composition of diploid and tetraploid corn. J. agric. Res. 72, 123—130 (1945).
11. FISHER, R. A.: Statistical Methods for research workers. Ed. 7 (1938).
12. FISHER, R. A. und F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 1938.
13. FREISLEBEN, R.: Untersuchungen an tetraploiden Kulturgersten. Der Forschungsdienst, Sonderheft 16, 361—364 (1942).
14. GERHARD, E.: Über die Entwicklung der Pflanzen unter dem Einfluß der Tageslänge und der Temperatur im Jugendstadium. J. Landwirtschaft. 40, 161—203, (1940).
15. GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Zücht. 12, 62—73 (1940).
16. GREEN, J. M.: Comparative rates of pollen tube establishment in diploid and tetraploid maize. J. Heredity 37, 117—121 (1946).
17. HARDER, R. und H. VON WITSCH: Über die Bedeutung des Alters für die photoperiodische Reaktion von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta 31, 192—208 (1940).
18. HARDER, R. und H. VON WITSCH: Wirkung von Photoperiodismus und Yarowisation auf die Blütenbildung von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Gartenbauwiss. 15, 226—246 (1940).
19. HARDER, R. und H. VON WITSCH: Über den Einfluß der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz und den Wasserhaushalt von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Jb. wiss. Bot. 89, 354—411 (1940).
20. HARDER, R. und H. VON WITSCH: Über blütenbildende und blattformbestimmende Stoffe in den Pflanzen. Forschungsdienst, Sonderheft 16, 263—266 (1942).
21. HUNTER, A. W. S.: Tetraploid snapdragons. Florists exchange 104, 18 (1945).
22. JOHANNSEN, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1926.
23. JUST, G.: Praktische Übungen zur Vererbungslehre. Berlin 1935.
24. KERN, K. R. und J. L. COLLINS: Chimeras in pineapple. Colchicine induced tetraploids and diploid tetraploids in the Cayenne variety. J. Heredity 38, 323—330 (1947).
25. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden und Leipzig 1940.
26. KUHK, R.: Vergleichende Untersuchungen an di- und tetraploidem Lein (*Linum usitatissimum* L.). Z. Pflanzenzüchtg. 25,

- 92—III, (1943). — 27. LARSEN, P.: The aspects of polyploidy in the genus *Solanum*. II. Production of dry matter, rate of photosynthesis and respiration, and development of leaf area in some diploid, autotetraploid and amphidiploid *Solanums*. Kgl. danske Vidensk. Selsk., biol. Medd. 18, 1—52 (1943). — 28. LEVAN, A.: Jämförande undersökning över utvecklingen av diploid och tetraploid sockerbeta och foderbeta. Sver. Utsädesför. Tidskr. 53, 215—238 (1943). — 29. MENDES, A. J. T.: Polyploid cottons obtained through use of colchicine. I. Cytological observations in octoploid *Gossypium hirsutum*. Bot. Gaz. 102, 287—294 (1940). — 30. MÜNTZING, A.: Experimentella kromosomatals-förändringar och deras betydelse för växt-förädlingar. Kgl. Landbruks-Akad. Handl. och Tidskr. 81, 97—114 (1942). — 31. PORTER, K. B. und M. G. WEISS: The effect of polyploidy on soybeans. J. Amer. Soc. Agronom. 40, 710—724 (1948). — 32. ROSS, J. G. und J. W. BOVES: Tetraploidy in flax. Canad. J. Res., Sect. C. Bot. Sci. 24, 4—6 (1946). — 33. SACHAROV, V. V., S. L. FROLOVA und V. V. MANSUROVA: High fertility of buckwheat tetraploids obtained by means of colchicine treatment. Nature 154, 613 (1944). — 34. SCHARER, K.: Biochemie der Spurenelemente. 2. Aufl. Berlin 1944. — 35. SCHROPP, W.: Über Bormangelerscheinungen. Forschungsdienst, Sonderheft 16, 188—191 (1942). — 36. SCHWANITZ, F.: Über den Einfluß des Entfernens der Keimblätter auf die Entwicklung und den Ertrag von diploidem und autotetraploidem Senf (*Sinapis alba*) Züchter 14, 86—93 (1942). — 37. SCHWANITZ, F.: Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden im künstlichen Medium. Züchter 14, 273—282 (1942). — 38. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I. Feldversuche mit diploiden und autotetraploiden Nutzpflanzen. Züchter 19, 70—86 (1948). — 39. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. II. Zur Keimungsphysiologie diploider und autotetraploider Nutzpflanzen. Planta 36, 389—401 (1949). — 40. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Zum Wasserhaushalt diploider und polyploider Pflanzen. Züchter 19, 221—232 (1949). — 41. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen. Züchter 19, 1949. — 42. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VI. Pollengröße und Zellkerngröße bei diploiden und autotetraploiden Pflanzen. Züchter 20, 53—57, (1950). — 43. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen VII. Zur Atmung diploider und autotetraploider Pflanzen. Züchter 20, 76—81, (1950). — 44. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VIII. Über das Wachstum von diploiden und autotetraploiden Keimpflanzen von gelbem Senf (*Sinapis alba* L.) und Sprengelrüben (*Brassica rapa* L. var. *oleifera* METZGER). Züchter 20, 131—135, (1950). — 45. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IX. Über den Gehalt der Blätter diploider und tetraploider Gartenstiefmütterchen (*Viola tricolor maxima hort.*) an Calciumoxalatdrusen. Züchter 20, 208—209, (1950). — 46. SCHWANITZ, F.: Der Gigascharakter der Kulturpflanzen als Ursache für dieschlechten Leistungen künstlich polyploid gemachter Nutzpflanzen. Vorläufige Mitteilung. Naturwissenschaften 37, (115—116), 1950. — 47. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XII. Der Gigascharakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. Züchter (im Druck). — 48. STELZNER, G.: Colchicininduzierte Polyploidie bei *Solanum tuberosum* L. Züchter 13, 121—128 (1941). — 49. SULLIVAN, J. T. und W. M. MYERS: Chemical composition of diploid and tetraploid *Lolium perenne* L. J. Amer. Soc. Agronom. 31, 869—871 (1939). — 50. TEDIN, O.: Handbuch der Pflanzenzüchtung. Bd. I, 359—394 (1941). — 51. WARMKE, H. E.: Experimental polyploidy and rubber content in *Taraxacum kok-saghyz*. Bot. Gaz. 106, 316—324 (1945).

(Aus dem Institut für Obstbau der Lehr- und Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in Geisenheim/Rhein.)

Vorläufiger Bericht über einen Stamm- bzw. Gerüstbildnerversuch.

Von K. J. MAURER, Geisenheim/Rhein.

Mit 12 Textabbildungen.

Allgemeines zur Stamm- bzw. Gerüstbildnerfrage.

In der theoretischen Betrachtung und praktischen Ausführung sind bei der Stamm- bzw. Gerüstbildnerfrage zwei grundsätzliche Richtungen zu erkennen, und zwar:

1. Anwendung besonders starkwüchsiger Stammbildner, um der Baumschule eine äußerst rasche Erzeugung von Hochstämmen zu ermöglichen. Hierdurch soll für die Sorten, welche selbst schwach, krumm, schleudernd, also in der Baumschule unbefriedigend wachsen, ein Stammbildner verwendet werden, welcher nach Erreichen der vorgeschriebenen Hochstammhöhe in der Baumschule mit der fraglichen Sorte unveredelt wird.

2. Anwendung besonders frostresistenter Gerüstbildner, um den Obstbau vor Frostkatastrophen zu sichern. Dadurch soll der Anbau hochedler Kultursorten auch in frostgefährdeten Gebieten ermöglicht werden, also dort, wo diese mit eigenem Stamm erfrieren. Die Anwendung frostresistenter Gerüstbildner hat also zur Aufgabe, die Obstbäume vor Frostschäden, Frostplatten und Frostrissen zu schützen. Sie werden aus der Baumschule entweder als Heister oder als kronenfertige Bäume abgegeben, um auf dem Standort nach 3—5 Jahren im Gerüst unveredelt zu werden. Vom Gerüstbildner verlangen wir also:

a) eine vollkommene Frosthärte, b) eine vollkommene Verträglichkeit mit den Kultursorten und c) nach Möglichkeit einen geraden, kräftigen, aber gedrungenen Wuchs.

Die Erfahrungen aus den kalten Gebieten haben uns seit 50 Jahren belehrt, daß eine ideale Verbindung der von deutschen Baumschulen und deren Sprechern gewünschten Schnellwüchsigkeit, gekoppelt mit einem vorschriftsmäßig geraden, glatten, konischen Stamm, mit einer vollkommenen Frosthärte bisher nicht möglich war. In kalten Gebieten werden auch mit großer Skepsis die starkgewachsenen, mastig aussehenden Bäume, die in Deutschland unter Güteklasse 1 fallen, als frostempfindlich und daher wertlos, auf den Scheiterhaufen geworfen.

In kalten Gebieten ist ferner die von HILKENBÄUMER (Obstbau 1948) u. a. vertretene Ansicht, wonach der Schutz der empfindlichen Sorte mittels des Stammbildners durch das Herausheben derselben über die bodennahe Kaltluftzone erfolgen soll, an Hand von Millionen von Bäumen eindeutig widerlegt worden. Es gibt nämlich in den kalten Gebieten keinen Hochstamm seit mindestens 5 Jahrzehnten mehr und alle Gerüstbildner haben eine Stammhöhe von 70 bis 160 cm. Die noch bis vor kurzem im mitteleuropäischen Ostraum empfohlene Stammhöhe von 160 cm wird jetzt auf 100—120 cm reduziert. Da in diesen