

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin)

## Zur Physiologie der Selbst- und Kreuzungssterilität beim Radieschen (*Raphanus sativus* L.)

Von JOACHIM OELKE

Mit 2 Textabbildungen

### A. Einleitung

Seit der Jahrhundertwende ist die Vererbung der Selbststerilität von vielen Forschern bei den verschiedensten Cruciferengattungen verfolgt worden (CORRENS 1912; KARIZAKI 1930; BEATUS 1934; WERNER 1938 u. a.). Dabei zeigte sich, daß hinsichtlich der genetischen Grundlagen der Selbst- und Kreuzungssterilität für die untersuchten Cruciferen kein einheitliches Schema aufzustellen ist, wie es nach EAST (1929) für die selbststerilen *Nicotiana*-Arten möglich sein soll.

Wenig Beachtung ist jedoch bisher den physiologischen Ursachen der Selbst- und Kreuzungssterilität bei den Cruciferen gewidmet worden. Die Ursache der Selbststerilität bei den Homomorphen wird in einer Hemmung der Pollenschläuche im Griffelgewebe gesehen (GUSTAFSSON und NYGREN 1955), die seit EAST (1929) als Immunitätsreaktion bezeichnet wird. LINSKENS (1955) konnte an *Petunia* zeigen, daß dieser Mutualeffekt wahrscheinlich auf Bildung von bestimmten Kohlehydrat-Proteinkomplexen beruht, die bei der Sterilitätsreaktion im Griffelgewebe entstehen. Während für diejenigen Selbststerilen, bei denen die Pollenschläuche im Griffelgewebe gehemmt werden, die Sterilitätserscheinung durch die Annahme einer Immunitätsreaktion hinreichend verständlich erscheint, steht für die selbststerilen Cruciferen eine befriedigende Erklärung noch aus. Zahlreiche Autoren haben darauf hingewiesen, daß bei den untersuchten selbststerilen Kreuzblütlern der Pollen bereits auf der Narbe nicht oder nur sehr schlecht auskeimt (CORRENS 1912; RILEY 1936; STOUT 1931; SEARS 1937; BATEMANN 1954 u. a.).

In vorliegender Arbeit wurde geprüft, welche physiologischen Faktoren für die Selbst- und Kreuzungssterilität beim Radies verantwortlich zu machen sind.

### B. Versuchsmaterial und Methodik

Für die physiologischen Versuche im Winter 1954/55 stand zunächst die 1. Inzuchtgeneration ( $I_1$ ; K-Pflanzen) einer weitgehend selbststerilen Pflanze der Sorte „Saxa“ zur Verfügung, die nur bei Knospenselbstung einen sehr guten Samenansatz gab. Im Sommer 1955 wurden die Untersuchungen an der 2. Inzuchtgeneration ( $I_2$ ; A- und B-Pflanzen) weitergeführt. Als Kreuzungspflanze dienten in diesen Versuchen die selbststerile Hybride R 19 (Kreuzung der Sorten „Riesenbutter“  $\times$  „Eiszapfen“), ferner die weitgehend selbststerilen Hybriden H 200, H 201, und H 222, die aus der Kreuzung  $K 10/III \times R 19$  hervorgingen. Die selbststerile  $K 10/III$  ging aus der 1. Inzuchtgeneration hervor.

Zur Erzielung von Klonen wurden junge, noch im Wachstum befindliche Hypokotylknollen so in 3 bis 4 Teile zerschnitten (KOWALEWSKAJA 1938), daß jedes Stück einen Teil des Vegetationspunktes mitbekam. Das benutzte Gewächshaus wurde als ganzes gut gegen eindringende Insekten isoliert, so daß keine Isolierung der Einzelpflanzen erfolgte, falls dies nicht besonders vermerkt wird.

Da das Radieschen eine Langtagpflanze ist (GARNER und ALLARD 1923), stellte ich in den Wintermonaten durch eine Beleuchtungsanlage Langtagbedingungen

(17 Stunden) her. Zur Anwendung kamen die Leuchtstoffröhren HNI de Luxe und HNT im Verhältnis 1:1 (RUGE 1954).

Die relative Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus betrug im Winter durchschnittlich 70–85%, im Sommer an heißen Tagen 40–50%, nachts 80–90%. Die Gewächshausatemperatur lag im Winter zwischen 15 und 20°C, im Sommer am Tage bei 25°, nachts bei 20°C.

Zur Untersuchung der Pollenkeimung auf den Narben machte ich Narbenquetschpräparate, denen ich 1–2 Tropfen Chloralhydratlösung als Aufhellungsmittel hinzufügte. Da die große Zahl der Präparate es unmöglich machte, gekeimte und nicht gekeimte Pollenkörner auszuzählen, schätzte ich die Zahlen ab.

Es bedeutet:

1–5% = vereinzelt gekeimt; 5–20% = wenig gekeimt; 20–60% = häufig gekeimt; 60–80% = viel gekeimt.

In den Tabellen wird neben dem Ansatz in Prozent noch die Zahl der Samen/Schote  $\pm m$  ( $m$  = mittlerer Fehler des Mittelwertes) angegeben, ferner der Fertilitätsgrad F, das ist das Verhältnis von erhaltener Samenzahl zu Anzahl der bestäubten Blüten.

In den folgenden Ausführungen wird als Griffel der oberste Teil des Stylargliedes bezeichnet, der keine Samenanlagen mehr enthält (vgl. POMEL, HAYEK und SCHULZ, zitiert nach KARPECHENKO 1924).

### C. Versuchsergebnisse

#### Verhalten des Pollens bei steriler und fertiler Bestäubung

Als Hauptuntersuchungsobjekt diente der zunächst selbststeril erscheinende Klon K 2 (Klonglieder: K 2/I; K 2/II; K 2/III). Eine große Zahl von autogamen Selbststungen ergab keinen Ansatz. Entsprechend verhielten sich Bestäubungen innerhalb des Klons in den sechs möglichen Kombinationen. Knospenselbststungen (Kns) und Kreuzungen (Krzg.) mit der Hybride R 19 waren z. T. erfolgreich.

Narbenquetschpräparate zeigten folgende Bilder:

a) Der Pollen keimte mehr oder weniger gut aus. Die angekeimten Pollenkörner (P. K.) bildeten aber nur kurze Pollenschläuche (P. S.), die bis zu den Narbenpapillen (N. P.) wuchsen, hier z. T. anschwellen und im Wachstum sistierten. Dieses Verhalten soll als „sterile“ Bestäubung und das letzte Stadium als Kollisionsstadium (Koll.) bezeichnet werden.

Ein Winden der Pollenschläuche, wie es STOUT (1931) für *Brassica pekinensis* angibt, konnte ich nicht beobachten. Vielmehr trifft die bereits von CORRENS (1912) gegebene Beschreibung vollkommen für *Raphanus sativus* zu.

b) Knospenselbststungen oder Kreuzungen zeigten dagegen ein ungehemmtes Wachstum der Pollenschläuche an den N. P. und ein Einwachsen der P. S. in das Narben- gewebe (N. G.). Dieses Verhalten soll als „fertile“ Bestäubung bezeichnet werden.

#### 1. Untersuchung des „Narbensekretes“

Bei makroskopischer Betrachtung ließ sich auf den Radiesnarben kein Anzeichen für ein Narbensekret finden, wie es bereits STOUT (1931) und SEARS (1937) berichtet haben. Unter dem Mikroskop waren aber auf den N. P. kleine, stark lichtbrechende, tröpfchenartige Ausscheidungen zu erkennen, die im folgenden mit dem Symbol S. A. bezeichnet werden.

Die Menge dieser S. A. war von Pflanze zu Pflanze verschieden, für die Blüten einer Pflanze aber charakteristisch. Die von KATZ (1926) gefundene Abhängigkeit der Narbensekretausscheidung von Licht, Feuchtigkeit und Temperatur konnte ich für diese Gebilde nicht beobachten. Da bereits die Narbenpapillen ganz junger

Knospen (etwa 2 mm Knospengröße) diese Ausscheidung aufwiesen, scheint es fraglich, ob es sich hierbei um ein Narbensekret im eigentlichen Sinne handelt.

Mit dem Mikromanipulator ließ sich feststellen, daß diese S. A. von zäher Konsistenz sind.

Ich versuchte daher, soweit es technisch möglich war, verschiedene Mikroreaktionen nach TUNMANN-ROSENTHALER (1931) durchzuführen.

Der Nachweis von Kohlehydraten mit  $\alpha$ -Naphthol, Thymol und Fehling fiel negativ aus. Desgleichen ließen sich Eiweißstoffe nicht nachweisen. Reaktionen auf Phosphatide mit Ammoniummolybdat und Bleiazetat verliefen negativ. Dagegen färbten sich die S. A. mit Sudan III und Alkanin intensiv rot an, was auf ätherische Öle oder Fette hinweist.

In Fettlösungsmitteln lösten sie sich leicht, desgleichen in Eisessig, schwer dagegen in kaltem, leicht in heißem absoluten Alkohol. In verdünnter oder konzentrierter Chloralhydratlösung blieben die S. A. unverändert. Nach Einlegen in heißes  $H_2O$  vereinigten sich die kleinen tropfenartigen Gebilde zu größeren Tropfen. Der Fettauchweis mit  $OsO_4$  gab eine schwache Gelbfärbung, mit Chlor-Zink-Jod war kein Kutin nachzuweisen.

Die positiven Reaktionen lassen auf ätherisches Öl oder fettartige Substanzen schließen. Ausschlaggebend bei der Differenzierung dieser beiden Substanzen ist die Flüchtigkeit der ätherischen Öle bei hoher Temperatur und die Verseifbarkeit der Fette.

Erhitzen der Knospennarben und der Narben offener Blüten (20 Minuten bei  $130^\circ C$ ) zeigte, daß sich die S. A. zu größeren Tropfen vereinigten. Sie waren dann ohne weiteres in Fettlösungsmitteln löslich.

Für die Verseifung weniger geeignet ist das Verseifungsgemisch nach MOLISCH, da hierbei Kristalle nach längerer Zeit (24 Stunden) erscheinen, so daß es nicht möglich war zu entscheiden, ob die verschwundenen S. A. verseift worden waren. Gute Ergebnisse lieferte alkoholische KOH. Bereits kurz nach Einlegen der Knospennarben in das Gemisch erschienen die ersten Kristalle. Auch an abgelösten S. A. war die Verseifung gut zu verfolgen. Während dies aber bei Knospen und frisch geöffneten Blüten leicht durchführbar war, lösten sich die S. A. von älteren Narbenpapillen unverseift ab. Nur ganz vereinzelt konnte ich kleine Kristalle beobachten. Brachen die Knospen aber in feuchten Kamme n auf und wurden die Blüten hierin belassen, so war es ohne weiteres möglich, die S. A. auch älterer Blüten zu verseifen.

Nach Untersuchungen von POHL (1928, 1929) u. a. werden häufig in der Blütenregion fettartige Substanzen ausgeschieden, die die Konsistenz von schmierigen oder flüssigen bis zu festen Körpern haben können. Dabei erhärtet in vielen Fällen das zuerst auf der Epidermis als schmieriges fettes Öl ausgeschiedene Wachs allmählich an der Luft.

Auf Grund der frühen und konstanten Erscheinungsform, dem Verhalten bei den verschiedensten Mikroreaktionen, möchte ich annehmen, daß diese tröpfchenartigen Gebilde Wachausscheidungen der Narbenpapillen sind. Das unterschiedliche Verhalten in dem Verseifungsgemisch kann darauf beruhen, daß die S. A. an der Luft erhärten. TUNMANN-ROSENTHALER gibt an, daß sich Wachse weit schwerer verseifen lassen als Fette.

Die Narbenpapillen im Knospenzustand und in der offenen Blüte sind kutinisiert. Das beweisen die folgenden Reaktionen. Mit Sudan III tritt Rotfärbung auf, mit KOH und Chlor-Zink-Jod Gelbfärbung. In konzentrierter Schwefelsäure und Cuoxam sind die N. P. unlöslich, im polarisierten Licht negativ doppelbrechend.

## 2. Mischpollenversuche

Wie durch die Versuche von JOST (1905) und TOKUGAWA (1914) bekannt ist, kann Pollen systematisch weit entfernter Arten auf den Narben anderer Arten auskeimen. Insbesondere TOKUGAWA erblickte hierin den Beweis, daß sekretfreie Narben nur die Funktion von  $H_2O$ -Regulatoren haben. Die Pollenkeimung ist hier nicht auf einen besonderen chemischen Reiz angewiesen, wie es RENNER (1919) für die sekretbedeckten Narben von *Oenothera* annimmt.

Wenn beim Radies die Pollenkeimung (Po. Kei.) ausschließlich von der Transpiration der Narbe abhängig ist, so müßte es möglich sein, Pollen anderer Arten auf den

N. P. zum Auskeimen zu bringen. Zugleich sollte geprüft werden, ob Fremdpollen irgendeinen Einfluß auf den Radiespollen bei steriler und fertiler Bestäubung ausübt.

Als Fremdpollenspender wurden wahllos herausgegriffene Arten benutzt. Die frisch geschnittenen Blütenzweige standen einen Tag im Gewächshaus, so daß der Pollen gut austrocknen konnte. Eigener und artfremder Pollen ließen sich auf einem Uhrglas mischen. Zur Kontrolle wurde fertiler Radiespollen ebenfalls mit Fremdpollen gemischt und auf die Narbe gebracht. Das Narbenalter der selbststerilen K2/I betrug 24—48 Stunden.

Eine Beeinflussung des Selbstungs- oder Kreuzungspollens konnte nicht beobachtet werden.

Von den benutzten Fremdpollensorten fiel auf, daß vor allem Cruciferenpollen auf den Narben auskeimte. Zum Teil kamen die kurzen Pollenschläuche der artfremden Cruciferen nicht über das Kollisionsstadium hinaus. Sie verhielten sich wie *Raphanus*-Pollen bei steriler Selbstung. Pollenschläuche von *Iberis amara* und Kohlrabi konnten an den N. P. entlangwachsen und in das Narbengewebe einwachsen.

Besonders gut keimte auch der Pollen von *Ranunculus acer* und *R. repens* aus, deren Narben sekretfrei sind.

Der hier benutzte Cruciferenpollen zeigte — übereinstimmend mit Radies — eine große Empfindlichkeit bei Benetzung mit  $H_2O$ . Wenige Augenblicke nach Einlegen in das Wasser platzte der Pollen. Andere Pollensorten verhielten sich verschieden. Pollen, der nicht auf der Narbe auskeimte, konnte in  $H_2O$  beträchtliche Schlauchlängen entwickeln oder platzte. Pollen der beiden *Ranunculus*-Arten keimte auf den Narben und in Wasser.

Wesentlich an diesen Versuchen ist, daß die Ausbildung von Kollisionsstadien bei steriler Selbstung nicht eine spezifische Reaktion zu sein scheint.

In diesem Zusammenhange sollen noch Versuche und Beobachtungen erwähnt werden, die zeigen, daß bei Selbststerilen kein besonderer „Pollenkeimungshemmstoff“ von den Narbenpapillen abgegeben wird.

STOUT (1931) und BEATUS (1934) versuchten, durch Abwaschen der Narbe einen „Hemmstoff“ zu beseitigen. Die Versuche verliefen negativ. Abwaschen oder kurzes Überführen der Narben in  $H_2O$  ergaben auch in den eigenen Versuchen keine positiven Ergebnisse. Narbenquetschpräparate zeigten, daß der Pollen sofort platzte, wenn das zwischen den N. P. befindliche Wasser nicht sorgfältig entfernt worden war. Aber auch nach gründlichem Abtrocknen der N. P. konnte ich keine Änderung des Sterilitätsverhaltens beobachten.

Ferner legte ich in Griffelabschneiderversuchen (Methodik nach STRAUB 1946 u. 1947) an das untere Ende des Griffels für die durchwachsenden P. S. „sterile“ oder „fertile“ Narben. Eine Beeinflussung des Pollenschlauchwachstums, d. h. Anziehung fertiler, Abstoßung steriler P. S., konnte nicht festgestellt werden.

Auch wenn Narben für längere Zeit mit den N. P. auf Agarblöckchen belassen wurden, konnte nach Entfernen der Narben und Aussaat des Pollens auf dem Agar keine „fertile“ oder „sterile“ Bestäubung unterschieden werden. In bezug auf die Pollenkeimung gaben „Kreuzungen“ und „Selbstungen“ gleich viel gute und schlechte Ergebnisse.

Als sicherster Beweis, daß von den Narbenpapillen kein „Pollenkeimungshemmstoff“ abgegeben wird, muß die Tatsache gewertet werden, daß bei sterilen Selbstungen die kurzen Pollenschläuche angekeimter P. K. eine deutliche Ablenkung zu den N. P. hin aufwiesen. So konnte häufig festgestellt werden, daß ein zwischen zwei N. P. liegendes P. K. bei der Keimung ein gerichtetes Wachstum zu einer der Narbenpapillen aufwies.

Mit dem Mikromanipulator ließen sich angekeimte P. K. nur sehr schwer von den N. P. lösen. Unmöglich war es, auf diese Art ausgewachsene P. S. von den N. P. zu isolieren. In Narbenquetschpräparaten löste sich, durch starken Druck auf das Deckglas, die Narbe in einzelne Zellen auf, es war aber nicht möglich, die P. S. von den Narbenpapillen zu entfernen.

Mit Fettlösungsmitteln verliefen Abtrennungsversuche der P. S. von den N. P. negativ.

3. Fertilität des Pollens und der Narbe

Bereits TH. BECKER (zit. nach G. BECKER und VOGEL 1949) berichtet, daß die Empfängnisfähigkeit der Narbe und die Fertilität des Pollens vom Alter der Radiesblüte abhängig sind. Entsprechendes geben B. HUGHES und E. BABCOCK (1950) für *Crepis foetida* an.

Tabelle 1. *Pollenkeimung verschieden alten Pollens auf verschieden alten Narben nach Selbstung und Kreuzung.*

Es bedeuten: ○ = vereinzelt bis Koll. ● = häufig bis Koll. × = sehr viel bis Koll. + = sehr viel mit P. S. an N. P. (fertil).

a) Pflanze	Selbstung					Kreuzung				
	Narbenalter					Narbenalter				
	Kn	a. Kn	NI	NII	NIII	Kn	a. Kn	NI	NII	NIII
frisch	×	×	●	●	×	×	×	×	×	×
reif	+	×	●	●	+	+	×	×	+	+
alt	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
b) Feuchte Kammer	Selbstung					Kreuzung				
	Narbenalter					Narbenalter				
	Kn	a. Kn	NI	NII	NIII	Kn	a. Kn	NI	NII	NIII
frisch	+	×	×	+	+	+	+	×	+	+
reif	+	×	×	+	+	+	+	×	+	+
alt	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

Tabelle 2. *Fertilitätsgrade nach Selbstung und Kreuzung. Ohne besondere Eigensolation wurden die Narben bestäubt. Die Zahl der Samen ließ sich 14 Tage nach der Bestäubung in den Schoten bereits auszählen. Narben von der selbststerilen A 1/I, Kreuzungspollen von der Hybride H 200. Pollen reif.*

Selbstung A 1/I × A 1/I						
	bestäubte Blüten	Ansatz	in %	Samen	Sam./Schote ± m	F
Knospe	30	24	80,0	118	4,5 ± 0,36	3,93
a. Kn	30	—	—	—	—	—
NI	100	—	—	—	—	—
NII	100	—	—	—	—	—
NIII	44	27	61,4	68	2,5 ± 0,32	1,55
Kreuzung A 1/I × H 200						
	bestäubte Blüten	Ansatz	in %	Samen	Sam./Schote ± m	F
Knospe	35	30	85,7	129	4,3 ± 0,39	3,68
a. Kn	20	—	—	—	—	—
NI	30	—	—	—	—	—
NII	20	20	100,0	94	4,7 ± 0,32	4,70
NIII	20	12	60,0	24	2,0 ± 0,21	1,20

In den folgenden Versuchen wurden verschieden-altrige Narben der selbststerilen A 1/I mit verschieden altem Pollen geselbstet oder mit der Hybride H 200 gekreuzt. Die auch in den weiteren Ausführungen benutzten Symbole bedeuten:

a) Pollenalter: frisch = Knospe aufgebrochen, Antheren gestreckt, Theken geschlossen (Blüte bis zu 24 Stunden alt); reif = Theken geplatzt, bis zu 48 Stunden alt; alt = Pollen aus Antheren welker Blüten (etwa 3 Tage alt).

b) Narbenalter: Kn = Narbe geschlossener Knospe; a. Kn = Narbe aufbrechender Knospe (Kronblätter

schieben); NI = Narbe einer bis zu 24 Stunden alten Blüte; NII = Narbe einer bis zu 48 Stunden alten Blüte; NIII = Narbe einer welken Blüte (etwa 3 Tage alt, Kronblätter welk).

Die Pollenkeimung wurde 24 Stunden nach der Bestäubung untersucht.

Die in Tab. 1a wiedergegebenen Ergebnisse beweisen, daß für Selbstungen und Kreuzungen Pollen- und Narbenalter eine entscheidende Bedeutung haben, eine Tatsache, die bei allen mir bekannten genetischen Untersuchungen an Cruciferen zumindest nicht erwähnt worden ist.

Frischer Selbstungs- oder Kreuzungspollen (aus 1 Tag alten Blüten) keimt zwar gut aus, ist aber in keinem Falle fertil. Erst der Pollen aus Antheren, deren Theken bereits geplatzt sind (etwa 2 Tage alte Blüten), wächst unter normalen Bedingungen in das Narbengewebe ein. Pollen aus Antheren alter Blüten keimt zwar vereinzelt aus, ist aber nicht fertil.

Bei Selbstungen verhält sich reifer Pollen fertil, wenn die Narben im Knospenstadium oder wenn die Narben alter (welker) Blüten bestäubt werden. Reifer Kreuzungspollen ist nur auf Knospennarben, Narben zwei Tage alter oder welker Blüten fertil.

Entsprechend diesen Versuchen zeigen die an den Pflanzen unter diesen Bedingungen erhaltenen Fertilitätsgrade übereinstimmende Werte (Tab. 2).

Übereinstimmend zeigen Knospenselbstungen und Knospenkreuzungen gleich hohe F-Werte.

Das Absinken der F-Quotienten bei NIII sowohl bei Selbstung als auch bei Kreuzung dürfte durch die bereits eingetretene Alterung der Samenanlagen bedingt sein.

4. Einfluß des Feuchtigkeitsgrades auf die Selbststerilität

a) Selbststerile. An zahlreichen Narbenquetschpräparaten von Selbstungen selbststeriler Pflanzen ließ sich feststellen, daß die Zahl der gekeimten Pollenkörner stark von den Außenbedingungen abhing. Zu Zeiten hoher relativer Luftfeuchtigkeit (z. B. nachts oder an regnerischen Tagen) keimte der Pollen bedeutend besser aus, als bei niedriger relativer Luftfeuchtigkeit.

Die Pollenkeimung unter optimalen Feuchtigkeitsbedingungen (in feuchten Kammern) wurde auf Narben verschiedenen Alters mit verschieden-altrigem Pollen sowohl bei Selbstungen als auch bei Kreuzungen geprüft. Abgetrennte Blüten wurden bestäubt und 5 Stunden in feuchten Kammern belassen. Versuchspflanzen wie bei den Versuchen in Tab. 1a.

Aus Tab. 1b ergibt sich, daß hohe Luftfeuchtigkeit die Pollenkeimung förderte und die Fertilität (d. h. das Entlangwachsen der P. S. an den Narbenpapillen) sowohl des verschieden-altrigen Selbstungs- als auch des Kreuzungspollens heraufsetzte.

Durch das Fehlen eines eigentlichen Narbensekretes und den Einfluß hoher Feuchtigkeit auf die Pollenkeimung muß angenommen werden, daß die Transpiration der Narbe ausschlaggebend für die Pollen-

keimung ist. Da auf Narben alter Blüten und auf Knospennarben der reife Selbstungspollen optimal auskeimte, muß vermutet werden, daß mit der Entwicklung der Narbe eine Änderung der Transpirationsgröße vor sich geht. Durch Variation der Feuchtigkeitsverhältnisse innerhalb der Narbenentwicklung war es möglich festzustellen, welchen Einfluß hohe Luftfeuchtigkeit auf die Selbstfertilität streng selbststeriler Pflanzen hat.

Tabelle 3. *Einfluß von Feuchtigkeit auf die Selbstfertilität. Erklärung siehe Text.*

	Art der Bestäub.	Narbenalter	mit (+) ohne (-) Isolat.	best. Blüten	Ansatz	in %	Sa.	Sa./Scho. $\pm$ m	F
a	Selbst.	Kn.	—	80	65	81,3	306	4,7 $\pm$ 0,29	3,83
b	Selbst.	Kn.	—	30	24	80,0	118	4,5 $\pm$ 0,36	3,93
c	Selbst.	a. Kn.	—	50	—	—	—	—	—
d	Selbst.	a. Kn.	+	54	—	—	—	—	—
e	Selbst.	12h	+	40	—	—	—	—	—
f	Selbst.	24h	—	450	—	—	—	—	—
g	Selbst.	24h	+	110	—	—	—	—	—
h	Selbst.	24h	+	119	62	52,1	275	4,4 $\pm$ 0,26	2,31
i	Selbst.	24h	$\pm$	82	39	47,6	167	4,3 $\pm$ 0,32	2,04
k	Selbst.	48h	—	60	—	—	—	—	—
l	Selbst.	48h	+	83	67	80,7	350	5,2 $\pm$ 0,54	4,22
m	Kreuz.	48h	—	30	30	100,0	159	5,3 $\pm$ 0,22	5,30

Die Möglichkeit, Blüten nach der Bestäubung sofort unter optimale Feuchtigkeitsbedingungen zu bringen, gab die Anwendung kleiner durchsichtiger, aber wasserundurchlässiger Kunststofftüten. Wenige Minuten nach der Isolierung stellte sich durch die Transpiration der Blüte in diesen feuchten Kammern eine mit H<sub>2</sub>O gesättigte Atmosphäre ein. Die Kunststofftüten wurden nach Isolierung der Blüten an ihrer unteren offenen Seite mit einer heißen Flachpinzette zusammengeschmolzen. In der Nähe des Blütenstieles blieb eine kleine Öffnung, um die Luftzufuhr nicht vollständig zu unterbinden. Die Narben selbst kamen mit dem Kunststoff nicht in Berührung, da sich zwischen Narbe und Tüte die Blumenblätter befanden. Versuchspflanzen: die drei Klonglieder des selbststerilen Klons K2.

Aus den in Tab. 3 zusammengefaßten Ergebnissen geht hervor:

1. Normale Knospenselbstungen mit reifen Pollen ergaben bei dem selbststerilen Klon K2 einen Fertilitätsgrad von 3,83 (3a).

2. Wurden Knospen in ganz jungem Zustand (etwa 4—5 Tage vor dem normalen Aufbruch) geöffnet und somit die Narben freigelegt, dann waren geitonogame Selbstungen mit reifem Pollen noch fertil, wenn die Narben im Knospenstadium (etwa 1—2 Tage vor dem normalen Aufbruch) bestäubt wurden. F = 3,93 (3b).

3. Keinen Ansatz dagegen ergaben die geitonogamen Selbstungen aufbrechender Knospen (3c). Auch eine nachträgliche Isolation in Kunststofftüten hatte keinen Erfolg (3d). Der Pollen keimte in beiden Fällen optimal aus, die kurzen P. S. konnten jedoch das Kollisionsstadium nicht überwinden.

4. Entsprechende Ergebnisse ergaben die Versuche, wenn geschlossene Knospen in Kunststofftüten isoliert und die Narben

12 Stunden nach Aufbruch der Knospen geitonogam mit reifem Pollen geselbstet wurden. Nach der Bestäubung wurde wiederum isoliert (3e).

5. Ergebnislos waren Selbstungen 24 Stunden alter Narben ohne (3f) und mit Isolation (3g) nach der Bestäubung.

6. Wurden aber bereits Knospen isoliert und die Narben 24 Stunden nach Aufbruch der Knospen geitonogam mit reifem, nicht isoliertem Pollen bestäubt, und wieder isoliert, so

ergab sich ein Fertilitätsgrad von 2,31 (3h). Es genügte, selbst wenn diese Narben nach der Selbstung nicht mehr in feuchtigkeitsundurchlässigen Kunststofftüten isoliert wurden, auch dann waren nahezu 50% der geitonogamen Selbstungen fertil. F = 2,04 (3i).

7. Waren die Blüten bereits 48 Stunden alt, so konnte bei normaler autogamer Selbstung ohne Isolation kein Same erhalten werden (3k). Nachträgliche Isolation dieser bestäubten

Blüten erreichte einen Fertilitätsgrad von 4,22 (3l). Dieser Quotient liegt etwas unter dem F-Wert der fertilen Kreuzung mit der Hybride H 200, F = 5,30 (3m), die Anzahl der Samen/Schote ist in beiden Fällen nahezu gleich.

Diese Versuche zeigen, daß erst mit dem Aufbrechen der Knospen ein Selbststerilitätsmechanismus entsteht, der in den Anfangsstadien nicht, wohl aber zu einem späteren Zeitpunkt durch hohe Luftfeuchtigkeit beeinflußt werden kann.

b) Partiiell Selbststerile. Selbstungen nach Verletzen der Narbe. Nach SEARS (1937) kann beim Spargelkohl das Hemmsystem durch ein Verletzen der Narbe aufgehoben werden.

Die stecknadelkopfgroßen Radiesnarben verletzte ich dadurch, daß ich sie seitlich mit einer Pinzette flach zu-

Tabelle 4. *Selbstungen partiell Selbststeriler. Normale Knospenselbstungen (Kns). Selbstungen mit normalen Narben ohne Isolation (Sn), mit Isolation (Sn(KT)). Selbstungen mit verletzten Narben ohne Isolation (Sv), mit Isolation (Sv(KT)). Isolation in wasserundurchlässigen Kunststofftüten (s. S. 361).*

Pflanze	Art der Selbst.	bestäubte Blüten	Ansatz	Ansatz in %	Summe der Samen	Samen/Schote $\pm$ m	F
K1/I	Kns	10	8	80,0	30	3,8 $\pm$ 0,53	3,00
	Sn	40	2	5,0	4	2,0	0,10
	Sn(KT)	35	9	25,7	26	2,9 $\pm$ 0,49	0,74
	Sv	30	15	50,0	35	2,3 $\pm$ 0,36	1,17
	Sv(KT)	30	29	96,6	106	3,7 $\pm$ 0,20	3,53
K4	Kns	20	19	95,0	70	3,7 $\pm$ 0,47	3,50
	Sn	312	17	5,4	26	1,5 $\pm$ 0,18	0,08
	Sn(KT)	40	14	35,0	47	3,4 $\pm$ 0,49	1,18
	Sv	165	45	27,3	139	3,1 $\pm$ 0,26	0,84
	Sv(KT)	25	23	92,0	150	6,8 $\pm$ 0,40	6,00
K12	Kns	20	18	90,0	98	5,4 $\pm$ 0,40	4,90
	Sn	50	13	26,0	42	3,2 $\pm$ 0,66	0,84
	Sn(KT)	25	23	92,0	144	6,3 $\pm$ 0,56	5,76
	Sv	30	14	46,7	56	4,0 $\pm$ 0,61	1,87
	Sv(KT)	20	18	90,0	125	6,9 $\pm$ 0,44	6,25
K14	Kns	20	19	95,0	81	4,3 $\pm$ 0,32	4,05
	Sn	47	10	21,3	25	2,5 $\pm$ 0,61	0,53
	Sn(KT)	35	32	91,4	128	4,0 $\pm$ 0,39	3,66
	Sv(KT)	21	19	90,4	88	4,6 $\pm$ 0,40	4,19

sammendrückte. Der größte Teil der Narbenpapillen wurde dabei zerstört. Versuchspflanzen: Die partiell selbststerilen K<sub>1</sub>/I, K<sub>4</sub>, K<sub>12</sub> und K<sub>14</sub>. Narbenalter: 24 Std. nach Aufbruch, Antheren streuten leicht Pollen.

Nach Tab. 4 wird der F-Wert der partiell Selbststerilen durch ein Beschädigen der Narbe erhöht. Ohne Isolation in feuchten Kammern nach der Bestäubung liegt der Fertilitätsquotient der Sv-Versuche über dem der entsprechenden Sn-Versuche, der Fertilitätsindex der Knospenselbstungen wird jedoch nicht erreicht. Dieser wurde weit überschritten, wenn Sn- und Sv-Versuche in feuchten Kammern durchgeführt wurden. Bei K<sub>12</sub> und K<sub>14</sub> beträgt das Fertilitätsverhältnis von isolierten und nicht isolierten Sn-Versuchen 7:1!

### 5. Osmotische Werte der Narbenpapillen

STOUT (1931) weist bei seinen Untersuchungen an *Brassica pekinensis* darauf hin, daß sich mit dem Öffnen der Knospe und der damit verbundenen Narbenentwicklung die Größe der Narbe ändert.

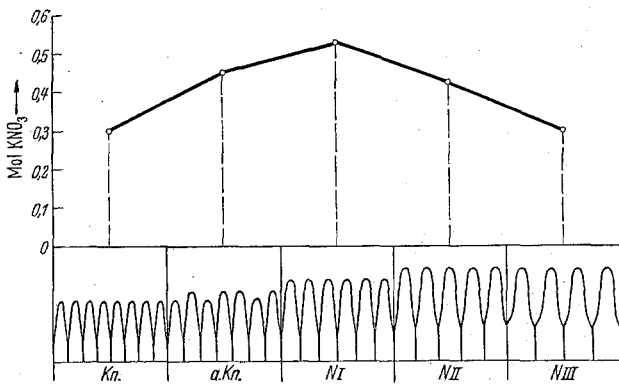


Abb. 1. Entwicklung der Narbenpapillen (schematisch) und die damit verbundene Änderung des osmotischen Wertes Og des Zellsaftes im Zustand der Grenzplasmolyse.

Die Größenverhältnisse verschiedener Narbenentwicklungsstadien einer *Raphanus*-Pflanze werden durch die schematische Darstellung in Abb. 1 wiedergegeben. Während im Knospens Stadium die Narbenpapillen relativ klein sind und eng aneinander gepreßt stehen, tritt zunächst mit dem Öffnen der Knospe ein Längenwachstum, in dem späteren Entwicklungsstadien eine Verbreiterung des basalen Abschnittes der N. P. und die damit verbundene Spreizung der N. P. ein. Es lag daher der Gedanke nahe, daß mit dieser Größenänderung eine Änderung des osmotischen Wertes der N. P. parallel geht.

Die osmotischen Werte des Zellsaftes (Og) bestimmte ich mit Hilfe der Grenzplasmolyse. Die frisch von der Pflanze abgenommenen Blüten infiltrierte ich in verschieden molaren KNO<sub>3</sub>- bzw. Rohrzuckerlösungen. Plasmolysezeitdauer in KNO<sub>3</sub> bei stets 2 Versuchsreihen 20 und 40 Minuten, in Rohrzucker 2 Stunden. Differente Narbenaltersstadien derselben oder verschiedener Pflanzen wurden zu selben Zeiten plasmolytisiert. Die mit großen Vakuolen ausgestatteten N. P. gaben eine typische Konvexplasmolyse, indem sich zuerst das Plasma von den N. P.-Spitzen löste. Innerhalb einer Narbe war der Zeitpunkt des Plasmolysebeginns und der Grad der Plasmolyse weitgehend konstant. Durchschnittlich wurden von jedem angegebenen Altersstadium in jeder angegebenen Konzentration 50 Narben plasmolytisiert.

Tabelle 5 gibt die für verschiedene Pflanzen ermittelten Grenzplasmolysewerte wieder. Innerhalb der angegebenen Grenzen schwankten die osmotischen Werte. Ein höherer Wert wurde stets an heißen Tagen gemessen, an denen die Temperatur im

Gewächshaus anstieg und die relative Luftfeuchtigkeit auf 40—50% abfiel. An regnerischen Tagen mit hoher relativer Luftfeuchtigkeit wurden stets die tiefsten osmotischen Werte beobachtet. Relativ konstante Zahlen ergaben Knospennarben und die Narben alter Blüten. Mit Ausnahme der A<sub>4</sub>, die partiell selbststeril war (F = 0,88), zeigten die anderen, ihrem Narbenstadium entsprechend, übereinstimmende osmotische Werte. Alle untersuchten Pflanzen erwiesen sich unter normalen Bedingungen als hochgradig selbststeril.

Tabelle 5. Osmotische Werte Og der Narbenpapillen verschiedener Altersstadien in mol.

Pflanze	Pla.	Kn	a. Kn	NI	NII	NIII
K <sub>2</sub> /II	KNO <sub>3</sub>	0,3	0,45	0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
A <sub>1</sub> /I	KNO <sub>3</sub>	0,3	0,45	0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
A <sub>1</sub> /I	Rohr.	0,4	0,55	0,65	0,5	0,4
B <sub>1</sub> I	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
B+P <sub>220</sub>	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
H+W <sub>200</sub>	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
H+W <sub>201</sub>	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
H+W <sub>202</sub>	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,5—0,55	0,4—0,45	0,3
A <sub>4</sub>	KNO <sub>3</sub>	0,3		0,45—0,5	0,35—0,4	0,3

Die ermittelten Werte lassen erkennen, daß allgemein der osmotische Wert des Zellsaftes mit dem Aufbruch der Knospe ansteigt und mit dem Alter der Blüte wieder abnimmt.

Mit dem Aufbrechen der Knospen beginnen sich die Narbenpapillen unter schwacher Volumenvergrößerung zu strecken. Damit geht parallel eine Erhöhung des osmotischen Wertes. Mit zunehmendem Alter strecken sich die N. P. nur noch wenig, es erfolgt vielmehr eine Verbreiterung des basalen Abschnittes, so daß eine einzelne Narbenpapille im NIII-Stadium das doppelte Volumen der Knospennapille hat. Dieser Volumenvergrößerung folgt vom NI-Stadium an eine Abnahme des osmotischen Wertes, so daß dieser bei NIII gleich dem von Kn ist, und somit die Erhöhung von Og im NI-Stadium durch Vergrößerung des Zellvolumens wieder ausgeglichen wird.

Dieser Wechsel der osm. Werte fällt mit den Sterilitäts-Selbstfertilitätserscheinungen zusammen. Bei den tiefsten osm. Werten (Kn und NIII) bestehen unter normalen Bedingungen Optima der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums an den N. P. Bei den osm. Werten des NII-Stadiums wird volle Selbstfertilität erreicht, wenn für genügend hohe Luftfeuchtigkeit gesorgt wird. Dagegen läßt sich bei den Stadien mit ansteigendem osm. Wert auch bei hoher Luftfeuchtigkeit keine Selbstfertilität erzwingen, es sei denn, daß die Narbe beschädigt wird.

Die Pollenkeimung selbst ist optimal auf Kn und NIII, dagegen bei nicht isolierten Selbstungen von NI und zeitweise auch von NII schlecht. Da aber bestimmte Beziehungen zwischen osm. Wert der N. P. und relativer Dampfspannung der nächsten Umgebung bestehen, wobei einer Zunahme des osm. Wertes eine Abnahme der Dampfspannung entspricht und umgekehrt, könnte sich diese Tatsache auf den Hydraturzustand des Pollens auswirken.

Der höchste osm. Wert wurde stets bei niedriger Luftfeuchtigkeit gemessen. Entwickelten sich die Blüten in feuchten Kammern, wie bei den bereits be-

schriebenen Versuchen (s. S. 361, Abs. 4), so ergab sich folgendes Bild:

(Gemessen wurden die osm. Werte der selbststerilen Pflanzen A1/I und B220.)

Etwa 12 Stunden nach Aufbruch der Kn entsprach  
Og 0,5 Mol  $\text{KNO}_3$ ,

24 Stunden nach Aufbruch der Kn 0,35—0,4  
Mol  $\text{KNO}_3$ .

Also auch in feuchten Kammern erfolgte eine Erhöhung des osm. Wertes, der aber nach 24 Stunden tiefer lag als der von Blüten, die sich unter normalen Bedingungen entwickelten. Die auf Seite 361, Abs. 4 geschilderten Versuche ergaben, daß diese Narben nach Selbstung keiner Isolation in feuchten Kammern bedurften, um ein positives Ergebnis zu erhalten.

Gegen Ende der Vegetationsperiode bildete K2/II nur noch verkleinerte, aber morphologisch vollentwickelte Blüten aus. Jedoch blieben die N. P. etwa 2 Tage alter Blüten auf der Größe des Knospennarbenstadiums stehen. Diese N. P. wiesen einen osm. Wert von 0,6 Mol  $\text{KNO}_3$  auf. Kreuzungspollen der Hybride R19 keimte zwar gut aus, bildete aber keine P. S. an den Narbenpapillen. Selbstungspollen keimte überhaupt nicht aus. Desgleichen blieben entsprechende Bestäubungen in feuchten Kammern steril, während zu dieser Zeit unter normalen Bedingungen Knospenselbstungen und Knospenkreuzungen fertil waren. Der gemessene osm. Wert dieser Narben betrug 0,3 Mol  $\text{KNO}_3$ .

## 6. Osmotischer Wert des Pollens

Wird bei steriler oder fertiler Bestäubung Pollen auf die Narbe gebracht, so geht in beiden Fällen binnen weniger Minuten der Pollen von seiner ellipsoidischen Luftform in eine turgeszent-kugelige Form über. Dabei ist es relativ gleichgültig, ob das Pollenkorn direkten Kontakt mit einer der Narbenpapillen hat oder auf anderen Pollenkörnern liegt. Es wird der Pollen also wohl kaum aktiv Feuchtigkeit aus den N. P. aufnehmen, sondern vielmehr seine Turgeszenz durch die Transpiration der Narbe erhalten.

Wie schon erwähnt, zeigt Radiespollen eine äußerst große Empfindlichkeit gegen direkte Benetzung mit  $\text{H}_2\text{O}$ . In Leitungswasser oder in aqua dest. eingelegerter Pollen wird augenblicklich turgeszent, platzt aber nach wenigen Minuten, ohne P. S. oder Anfangsstadien von P. S. zu bilden. In  $\text{KNO}_3$ -Lösungen trat nach kurzer Zeit Schrumpfen ein.

In verschiedenen konzentrierten Rohrzuckerlösungen vermochte der Pollen ebenfalls nicht auszukeimen. Bis zu einem bestimmten osm. Wert (0,6—0,7 Mol Rohrz.) platzten vielmehr die P. K., oder es platzte nur die Exine, und die Intine vergrößerte sich um das 2—3fache Normalvolumen ohne zu platzen. In Lösungen, die konzentrierter waren als 0,7 Mol Rohrz., wurde der Pollen zwar turgeszent, platzte aber nicht mehr. In einer 2,0 molaren Rohrzuckerlösung erreichte der Pollen keine Vollturgeszenz mehr.

SCHÖCH-BODMER (1936), RENNER (1919), v. WALTERDORFF (1924) u. a. bestimmten die osm. Werte der Pollenkörner in feuchten Kammern.

In den auf Objektträgern befestigten Glasringen befanden sich verschieden osm. wirksame Lösungen. In vorliegenden Versuchen benutzte ich Rohrzuckerlösungen. Mit Vaseline kittete ich das Deckglas auf den oberen Rand der Ringe. Der Pollen wurde direkt auf dem Deckglas ausgesät. Der Abstand Flüssigkeit — Deckglas betrug im allgemeinen 0,5 cm. Um eine Kondensation von Wasserdampf zu vermeiden, wurden die feuchten Kammern sofort nach Auflegen des Deckglases in Thermostaten mit höherer (22,5) als der Zimmertemperatur (20° C) gestellt. Nach einer Versuchsdauer von 12—24 Stunden versuchte ich, die Zahl der gekeimten und nicht gekeimten Pollenkörner unter Paraffin auszuzählen.

Bedingt durch die große Variationsbreite derartiger Versuche stellen die Ergebnisse in Tab. 6 nur Durchschnittswerte dar. Schon rein methodisch lassen sich keine exakten Resultate erzielen, da häufig Pollenschläuche lotrecht in den feuchten Raum wachsen, so daß diese gekeimten P. K. nicht mitberücksichtigt werden können.

Doch läßt sich eindeutig erkennen, daß hohe Luftfeuchtigkeit die Pollenkeimung fördert. Ein zahlenmäßiger Rückgang der gekeimten P. K. trat bereits über einer 0,6 molaren Lösung ein. In der von einer 0,7 Mol Rohrzuckerlösung entwickelten Dampfspannung keimten nur noch vereinzelt P. K. aus. In keinem der zahlreichen Versuche konnten über Lösungen von 0,8—2,0 mol. angekeimte P. K. beobachtet werden. Über einer 2,0 Mol Rohrzuckerlösung erreichte der Pollen keine Turgeszenz mehr.

In annähernd guter Übereinstimmung stehen diese Ergebnisse zu dem Verhalten des Pollens in verschiedenen Rohrzuckerlösungen. Die Zahl der geplatzen P. K. nahm in höher konzentrierten Lösungen ab. Dafür trat eine Quellung der P. K. auf. Diese Erscheinung konnte bis zu einer 0,7 mol. Lösung beob-

Tabelle 6. Verhalten des Pollens in und über verschiedenen molaren Rohrzuckerlösungen. Relative Dampfspannung in Abhängigkeit vom osm. Wert nach WALTER (1931).

Konz. in Mol/L	Rel. Dampf. in %, 20° C	über Lösung	in Lösung
$\text{H}_2\text{O}$	100	~70% angekeimt	vollständig geplatzt
0,2	99,6	~70% angekeimt	viel geplatzt
0,4	99,2	~70% angekeimt	~80% gepl., ~20% gequollen
0,5	98,9	~70% angekeimt	~50% gepl., ~50% gequollen
0,6	98,7	~40% angekeimt	~30% gepl., ~70% gequollen
0,7	98,4	vereinz. angekeimt	vereinz. gepl. u. gequollen
0,8	98,1	nur turgeszent	nur turgeszent
1,0	97,55	nur turgeszent	nur turgeszent
2,0	91,6	nicht turgeszent	schwach turgeszent

achtet werden. Zwischen 0,8 und 1,0 Mol war der Pollen, wie über den Lösungen, nur noch turgeszent, in 2,0 Mol schwach turgeszent.

Aus diesen Versuchen möchte ich folgern, daß der osm. Wert des Pollens zwischen einer 0,5 und 0,6 molaren Rohrzuckerlösung liegt, also zwischen den für NI und NII ermittelten osm. Werten. Gesicherte Differenzen zwischen Selbstungs- und fertilen Kreuzungspollen konnte ich nicht erhalten.

Die Reservestoffe der Pollenkörner dürften hauptsächlich aus Fetten bestehen; denn Sudan III ergab eine intensive Rotfärbung des Pollenkorninhaltes, desgleichen trat Schwärzung mit  $\text{OsO}_4$  ein. Mit Jodlösung konnte keine Stärke nachgewiesen werden.

Bei der Keimung des Pollenkorns trat der Pollenschlauch aus einer zur Längsachse der P. K. parallel verlaufenden Keimfalte aus.

### 7. Versuche zur Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration

Nach BRITIKOW (1952) sollen sich bei *Raphanus sativus* Narben und Pollen in ihrem  $p_H$ -Wert unterscheiden (Narben  $p_H$  6,5—7,0; Pollen  $p_H$  7,0—8,0). Der Autor färbte mit Neutralrot und verglich den Farbton der Narbenpapillen und Pollenkörner mit dem des Farbstoffes, der in verschiedenen  $p_H$ -Stufen gelöst worden war. Dabei zeigte das Plasma der Pollenkörner einen helleren Farbton als die Narbenpapillen.

In den eigenen Versuchen mit Neutralrot wurden keine einwandfreien Ergebnisse erzielt. Es ist überhaupt fraglich, ob man durch Vitalfärbung mit Neutralrot  $p_H$ -Bestimmungen durchführen kann (vgl. DRAWERT, 1955). Auch das Abdruckverfahren mit Indikatorpapier versagte infolge der Kleinheit der Narben. Erst recht war eine Preßsaftbestimmung unmöglich.

### 8. Kreuzungssterilität

Die Abgrenzung fertile-sterile Kreuzung wird durch den Einfluß von Außenfaktoren erschwert. So konnte ich feststellen, daß im Winter Kreuzungen bereits auf Narbenstadien erfolgreich waren, auf denen an heißen Sommertagen die gleichen Kreuzungen versagten. K2 ließ sich im Winter mit R19 bereits kreuzen, wenn sich die Antheren noch in aufrechter Stellung befanden, im Sommer dagegen erst, wenn sich die Antheren spreizten.

Für die folgenden Pollenkeimungsversuche benutzte ich daher neben Knospen- und NIII- ausschließlich NII-Stadien. Der Pollen wurde ebenfalls 2 Tage alten Blüten entnommen. Je Versuch führte ich 5—10 Bestäubungen durch. Kreuzungspflanzen waren die der selbststerilen (sst) Gruppe I und die Hybriden H200, H201 und H222. Die Bestäubungen nahm ich in den späten Nachmittagsstunden im Sommer 1955 vor. Fixiert wurde 15 Stunden nach der Bestäubung. Zusammenfassung der Ergebnisse in Tab. 7.

Tabelle 7. Verhalten des Pollens bei Kreuzungen. Es bedeuten: ○ = nicht gekeimt oder vereinzelt bis Koll., ● = häufig bis Koll., ± = viel bis Koll., vereinzelt bis häufig mit P.S., + = sehr viel mit P.S. an N.P.

♀	♂	sst Gruppe I				sst Hybriden		
		A1/I	K2/II	B10	B11	H200	H201	H222
A1/I	Kn	+	+	+	+	+	+	+
	NII	●	●	●	●	+	+	+
	NIII	+	+	+	+	+	+	+
K2/II	Kn	+	+	+	+	+	+	+
	NII	●	●	●	●	+	+	+
	NIII	+	+	+	+	+	+	+
B10	Kn	+	+	+	+	+	+	+
	NII	●	●	●	●	+	+	+
	NIII	+	+	+	+	+	+	+
B11	Kn	+	+	+	+	+	+	+
	NII	●	●	●	●	+	+	+
	NIII	+	+	+	+	+	+	+
H200	Kn	±	±	±	±	+	+	+
	NII	○	○	○	○	●	●	●
	NIII	○	○	○	○	+	+	+
H201	Kn	±	±	±	±	+	+	+
	NII	○	○	○	○	●	●	●
	NIII	○	○	○	○	+	+	+
H222	Kn	±	±	±	±	+	+	+
	NII	○	○	○	○	●	●	●
	NIII	○	○	○	○	+	+	+

Innerhalb der sst Gruppe I und innerhalb der Hybriden war eine ausgeprägte Intrasterilität auf den NII-Stadien zu verzeichnen, während Knospen- oder NIII-Bestäubungen fertil waren. Auf NII keimte der Pollen der Geschwisterpflanzen — bei der Gruppe I der des noch vorhandenen Elters K2/II — meist nur bis zum Kollisionsstadium aus. Ausgesprochen fertile Bestäubungen konnten nicht beobachtet werden.

Während sich auf allen drei geprüften Narbenstadien die Pflanzen der selbststerilen Gruppe I mit den Hybriden als vollkommen kreuzungsfertil erwiesen, zeigte die Rückkreuzung Hybriden × Gruppe I das folgende Ergebnis. Unter normalen Bedingungen keimte der Rückkreuzungspollen nur vereinzelt auf NII oder NIII aus, ohne P. S. an den Narbenpapillen zu bilden. Der Pollen wurde bereits kurze Zeit nach dem Auftragen turgeszent. Bei fünf weiteren aus der gleichen Aufzucht stammenden Hybriden war die gleiche Erscheinung zu beobachten.

Bei der Bestimmung der osm. Werte (s. S. 362) wiesen Pflanzen der Gruppe I und der Hybriden, ihren Narbenstadien entsprechend, übereinstimmende Werte auf. Ein Vergleich der Oberfläche der Narben zeigte aber, daß die N. P. der Hybriden, bei allen Pflanzen übereinstimmend, mit vielen tröpfchenartigen Sekretauusscheidungen bedeckt waren, während die der Gruppe I verhältnismäßig wenig S. A. aufwiesen.

Als Wachs kann diesen S. A. aber wohl nur die Funktion eines Transpirationsschutzes zukommen. Dies könnte zunächst dafür verantwortlich gemacht werden, daß die Narbenpapillen der Hybriden im Vergleich zu den Pflanzen der Gruppe I bei gleichem osmotischem Wert des Zellsaftes weniger transpirieren. Wenn aber eigener Hybridenpollen auf NIII-Stadien vollkommen selbstfertil ist, so kann dieser Hybridenpollen nur eine höhere Saugkraft haben als der Pollen der sst Gruppe I. Dadurch erscheint auch die vollkommene Kreuzungsfertilität der Hybriden (♂) mit den Pflanzen der Gruppe I (♀) auf NII verständlich. Da hier eigener oder Geschwisterpollen nicht fertil ist, kann dieser Pollen nur eine geringere Saugkraft als der Hybridenpollen haben. Die Hybriden erwiesen sich ja auf NII-Stadien als weitgehend selbst- und intrasteril. Dieses Narbenstadium hat aber einen übereinstimmenden osm. Wert mit dem entsprechenden der Gruppe I. Da der Hybridenpollen auf eigenen NII-Stadien schlecht auskeimt, muß angenommen werden, daß auch diese Narbenpapillen nicht die für eine optimale Pollenkeimung notwendige Feuchtigkeit abgeben.

Neben der transpirationsmindernden Wirkung der S. A. muß in Erwägung gezogen werden, daß andere Faktoren, wie der Grad der Kutinisierung der N. P. und die Permeabilität des Plasmas einerseits auf die Durchlässigkeit von H<sub>2</sub>O einen entscheidenden Einfluß ausüben, und somit andererseits der Saugkraft des entlangwachsenden Pollenschlauches einen gewissen Widerstand entgegensetzen. Dafür spricht folgende Beobachtung: Kreuzung der Hybridenknospen mit Pollen von K2/II, A1/I u. a. (s. Tab. 7) ergaben eine relativ gute Pollenkeimung, die P. S. wuchsen aber nur vereinzelt an den N. P. entlang. In feuchten Kammern waren diese Bestäubungen dagegen vollkommen fertil. Desgleichen erwiesen sich die entsprechenden, unter normalen Bedingungen absolut sterilen NIII-Kreuzungen in feuchten Kammern als fertil

Diese hier unter normalen Bedingungen beobachteten Rückkreuzungsschwierigkeiten konnte ich auch bei den Sortenkreuzungen K<sub>2</sub>/II (Saxa) × R<sub>19</sub> (Riesenbutter × Eiszapfen) feststellen. Während die Kreuzung Saxa (♀) × R<sub>19</sub> (♂) vollkommen fertil war, verhielt sich die reziproke Kreuzung wie oben beschrieben. Die Narbenpapillen von R<sub>19</sub> waren ebenfalls mit vielen S. A. bedeckt.

Für die Rückkreuzung H<sub>200</sub> × K<sub>2</sub>/II liegt keine Hemmung der Pollenschläuche im Griffel der offenen Blüte vor. Kreuzungen nach Beschädigen der Narbe ergaben einen durchaus normalen Samenansatz und Fertilitätsgrad.

Bei der Bestimmung der osm. Werte zeichnete sich die partiell selbststerile A<sub>4</sub> durch einen relativ niedrigen osm. Wert der NII-Stadien aus. Leider hatte diese Pflanze nur eine kurze Vegetationsdauer, so daß nur eine geringe Anzahl von Blüten geselbstet und gekreuzt werden konnte.

Schon bei normaler Selbstung keimte der Pollen auf NI sehr gut aus, ohne aber lange P. S. zu bilden. Dagegen konnten bei Selbstungen auf NII häufig lange, die N. P.-Basis erreichende P. S. beobachtet werden. NIII Selbstungen waren stets fertil.

Stets fertil waren auch die Kreuzungen mit Hybridpollen auf Knospen-, NII- und NIII-Narben. Bei Rückkreuzung keimte der A<sub>4</sub>-Pollen auf den Knospen- und NIII-Narben der Hybriden sehr gut aus und bildete P. S. an den N. P. Auf NII der Hybriden konnte sehr gute Pollenkeimung beobachtet werden, jedoch wuchs der Pollen nur sehr schlecht aus.

Bestäubungen der 2 Tage alten Narben von A<sub>4</sub> mit Kreuzungspollen der sst Gruppe I waren in den meisten Fällen fertil. Bei der Rückkreuzung war A<sub>4</sub>-Pollen fertil auf NII und NIII.

Daß auf NII von A<sub>4</sub> Pollen der sst Gruppe I weniger gehemmt ist als auf eigenen Narben, könnte durch den relativ niedrigen osm. Wert der A<sub>4</sub>-Narben verständlich erscheinen. Da aber A<sub>4</sub>-Pollen fertil auf NII der sst Gruppe I, desgleichen auf Knospen und NIII der Hybriden ist, kann gefolgert werden, daß dieser Pollen eine hohe Saugkraft hat.

### 9. Pfropfungen von Radies auf Kohlrabi

Nach Beobachtung von DARWIN (1877) verlor *Passiflora alata* ihre Unfruchtbarkeit mit sich selbst, als sie auf eine andere Spezies gepfropft wurde. Neuerdings berichten EVANS and DENWARD (1955), daß bei Pfropfungen innerhalb verschiedener intersteriler *Trifolium*-Sorten die Selbstfertilität selbststeriler Individuen zunimmt.

Der Hauptgrund für diese Pfropfversuche bestand darin, festzustellen, ob unterschiedliche Ernährungsbedingungen die Selbststerilität der Pflanze beeinflussen können (KOWALEWSKAJA 1938).

Auf verschiedene Kohlrabisorten (Prager Weißer Treib = P, Wiener Weißer Treib = W, Delikateß Weißer

Früher = D) pflanzte ich Teile junger Radiesknollen: Junge Kohlrabipflanzen, deren Blätter gestutzt worden waren, schnitt ich seitlich ein und befestigte in dieser Spalte die Radiescheibe (Abb. 2). Infolge großer Gewebespannung mußte der Schnitt mit verzinktem Draht geklemmt werden. Nachdem die Pfropfungen etwa 1 Woche in feuchten Kammern gestanden hatten, waren Reis und Unterlage verwachsen. Ein Teilstück der nicht-gepfropften Radiespflanzen wurde als Kontrolle gezogen.



Abb. 2.  
3 Wochen alte Pfropfung von Radies auf Kohlrabi.

Ein besonderer Einfluß der Kohlrabiunterlage auf die morphologischen Merkmale des Reises bestand nicht. Chlorophylldefekte Reiser ergrünten nicht.

Wohl aber machte sich der Einfluß der Unterlage in ernährungsphysiologischer Hinsicht bemerkbar. Im allgemeinen entwickelten sich die Pfropfungen

Tabelle 8. Selbstungs- und Kreuzungsergebnisse von gepfropften und nicht gepfropften Radiespflanzen.

Kombination	Art der Selbstung	best. Blüt.	Ansatz	in %	Zahl d. Samen	Samen/Schoten ± m	F
K <sub>117</sub> × K <sub>117</sub>	Sn	55	2	3,6	2	1,0	0,04
K <sub>117</sub> × W <sub>117</sub>	Sn	50	1	2,0	1	1,0	0,02
W <sub>117</sub> × W <sub>117</sub>	Sn	45	1	2,2	1	1,0	0,02
W <sub>117</sub> × K <sub>117</sub>	Sn	40	2	5,0	2	1,0	0,05
H <sub>200</sub> × H <sub>200</sub>	Sn	57	1	1,8	1	1,0	0,02
H <sub>200</sub> × W <sub>200</sub>	Sn	57	3	5,3	4	1,3	0,07
W <sub>200</sub> × W <sub>200</sub>	Sn	55	—	—	—	—	—
W <sub>200</sub> × H <sub>200</sub>	Sn	59	2	3,4	3	1,5	0,05
H <sub>201</sub> × H <sub>201</sub>	Sn	61	—	—	—	—	—
H <sub>201</sub> × W <sub>201</sub>	Sn	68	1	1,5	1	1,0	0,01
W <sub>201</sub> × W <sub>201</sub>	Sn	34	2	5,0	2	1,0	0,06
W <sub>201</sub> × H <sub>201</sub>	Sn	31	—	—	—	—	—
H <sub>222</sub> × H <sub>222</sub>	Sn	67	2	2,9	3	1,5	0,04
H <sub>222</sub> × P <sub>222</sub>	Sn	72	2	2,8	2	1,0	0,03
P <sub>222</sub> × P <sub>222</sub>	Sn	28	—	—	—	—	—
P <sub>222</sub> × H <sub>222</sub>	Sn	32	1	3,1	1	1,0	0,03
K <sub>117</sub> × K <sub>117</sub>	Sv	33	22	66,7	95	4,3 ± 0,35	2,88
W <sub>117</sub> × W <sub>117</sub>	Sv	30	22	73,3	82	3,7 ± 0,36	2,73
H <sub>201</sub> × H <sub>201</sub>	Sv	51	30	58,8	114	3,8 ± 0,33	2,24
H <sub>201</sub> × H <sub>201</sub>	Kn	20	17	85,0	77	4,5 ± 0,27	3,85
W <sub>201</sub> × W <sub>201</sub>	Sv	53	29	54,7	98	3,4 ± 0,37	1,85
W <sub>201</sub> × W <sub>201</sub>	Kn	20	18	90,0	73	4,1 ± 0,25	3,65

vegetativ besser als die Kontrollen. Die Vegetationsperiode war in vielen Fällen bedeutend verlängert.

Die Selbststerilitätsreaktion blieb auf die Narbe beschränkt. Selbstungen waren auf Knospen- und NIII-Narben fertil, bei Selbstungen auf NI und NII keimte der Pollen nur bis zum Kollisionsstadium aus. Die osm. Werte der N. P. (s. Tab. 5) ließen keine Abweichungen zu den Kontrollen erkennen.

Um einen Einfluß der Unterlage auf die Selbststerilität zu prüfen, kreuzte ich täglich NII-Blüten zwischen Reis und Kontrolle. Gleichzeitig selbstete ich autogam und geitonogam Blüten der gepfropften und nicht gepfropften Radiespflanzen, und zwar mit normalen und verletzten Narben. Diese Selbstungen



wurden nicht isoliert. Als Vergleich wird der Fertilitätsgrad bei Knospenselbstung gegeben. Ergebnisse s. Tab. 8.

Selbstungen der Pfropfungen und Kontrollen, Klonbestäubungen zwischen Pfropfungen und normalen Radieschen wiesen keine entscheidenden Differenzen in ihrem Fertilitätsverhalten auf. Die vereinzelt Ansätze waren gleich häufig in allen Kombinationen. Knospenselbstungen der gepfropften und nicht gepfropften Individuen gaben gleich gute Resultate. Durch Beschädigen der Narbe wurde in beiden Fällen ein fast normaler Samenansatz erzielt. Der Einfluß der Kohlrabiunterlage auf das Pfropfreis äußerte sich nicht in einer Änderung des Sterilitätsverhaltens, obwohl eine bessere vegetative Entwicklung des Reises festgestellt werden konnte.

#### 10. Bastardierungsversuche zwischen Radies und Kohlrabi

Wie bekannt, lassen sich *Raphanus sativus* und *Brassica oleracea* gut miteinander kreuzen (KARPECHENKO 1924; SUBRAMANYAM 1954). GRAVATT (1914) erhielt bei derartigen Kreuzungen nur vereinzelte Ansätze.

Negativ fallen dagegen die reziproken Kreuzungen aus. KARPECHENKO konnte bei histologischen Untersuchungen feststellen, daß entweder der *Raphanus*-Pollen auf *Brassica*-Narben schlecht keimt oder nur kurze Pollenschläuche in das Stylargewebe entsendet. SUBRAMANYAM berichtet, daß bei der Kreuzung *Brassica oleracea* (Cauli flower)  $\times$  *Raphanus sativus* der Radiespollen auf den Narben fast gar nicht auskeimt. Da auch nach Entfernen der Narbe kein positives Resultat erzielt werden konnte, nimmt der Autor einen „Hemmstoff“ in den Narben und im Stylar an.

Eigene Kreuzungsergebnisse zwischen Kohlrabi (Praeger Weißer Treib) und Radieschen (Saxa) ergaben folgenden Befund:

Bei Knospen- und NII-Kreuzungen mit reifem Pollen ist die Bestäubung fertil. Die P. K. keimen optimal aus, P. S. wachsen ungehemmt an den N. P. in das Narbengewebe ein. Auf NI-Narben keimt der Pollen zwar gut aus, bildet aber keine P. S. an den N. P. Griffelabschneiderversuche (Methodik nach STRAUB 1946 und 1947) von NII-Kreuzungen zeigten, daß das Stylar bei diesen Kreuzungen keine Hemmung ausübt. Mit  $\sim 25$  P. S./Stylar wird das Leitgewebe durchwachsen.

Etwa 200 Knospen- und NII-Kreuzungen an der Pflanze ergaben nicht einen Bastardsamen. Die Pollenkeimung wurde in vielen Fällen untersucht und als vollkommen fertil befunden.

Negative Ergebnisse ergaben auch Kreuzungen mit gepfropften Radieschen.

Die Ursachen für das Fehlschlagen dieser Kreuzungen können nicht durch einen im Stylar oder in der Narbe vorhandenen „Hemmstoff“ bedingt sein.

#### D. Besprechung der Ergebnisse

Aus den vorliegenden Versuchen kann gefolgert werden, daß den osmotischen Verhältnissen der Narbe und des Pollens bei der Selbst- und Kreuzungssterilität beim Radieschen ein entscheidender Einfluß zuzuschreiben ist. Im Laufe der Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß der Erfolg einer Bestäubung von zwei Faktoren abhängig ist: Der Pollenkeimung auf den Narben, die kein Narbensekret im eigentlichen Sinne ausscheiden, und dem Pollenschlauchwachstum an den Narbenpapillen. Eine gute Pollenkeimung schließt nicht immer ein gutes Pollenschlauchwachstum an den N. P. ein. In jedem Falle ergab sich ein positives Ergebnis, wenn die P. S. fähig waren, in das Narbengewebe einzuwachsen.

#### 1. Pollenkeimung

Schon in bezug auf die Pollenkeimung ist bei gewissen Selbstungen aus der Differenz normale Selbstung und Selbstung in feuchter Kammer ersichtlich, wie stark das Auskeimen der Pollenkörner von dem vorhandenen Feuchtigkeitsgrad abhängig ist.

Einige Autoren haben versucht, das „hemmende Prinzip“ von der Narbenoberfläche zu isolieren und mit Hilfe von Pollenkeimungsversuchen in vitro die Hemmung zu reproduzieren. CORRENS (1912) untersuchte *Cardamine pratensis*, TABEBE (1947, zitiert nach KROH 1956), *Raphanus sativus*, SEARS (1937) den Spargelkohl und KROH (1956) *Raphanus raphanistrum*. Keiner der angegebenen Versuche ergab eine befriedigende Aussage. Obwohl KROH durch „Narben-gelatine“-Versuche glaubt, daß sich die Reaktion zwischen Narbe und Pollen bei Selbstbestäubung in vitro reproduzieren läßt, zeigen ihre Versuchswerte doch, daß die Keimfähigkeit des Pollens auf künstlichen Substraten starken Schwankungen unterliegt ist, wie es bei den entsprechenden vorliegenden Versuchen beobachtet werden konnte.

Bereits SEARS sprach sich bei *Brassica oleracea* gegen einen spezifischen, die Pollenkeimung hemmenden oder fördernden Stoff aus, da der Pollen auf Zuckeragar gut auskeimt, und ferner *Brassica*-Pollen auf Narben systematisch weit entfernter Arten Pollenschläuche ausbildet.

So gelang es TOKUGAWA (1914), Pollen von *Brassica campestris* auf der Blattepidermis von *Vicia faba* auskeimen zu lassen, wobei er Schlauchlängen bis zu  $650 \mu$  beobachten konnte. TOKUGAWA ist der Ansicht, daß die sekretfreien Narben nur einen regulatorischen Einfluß auf den Wassergehalt der P. K. ausüben. Zu derselben Auffassung kamen JOST (1907) bei *Corydalis cava* und MARTIN (1913) an *Trifolium pratense*. Aus eigenen Versuchen mit Mischpollen geht hervor, daß das Nichtauskeimen der Pollenkörner keine spezifische Selbststerilitätsreaktion ist, denn art- oder gattungsfremder Pollen konnte sich auf Radiesnarben wie der eigene Pollen bei steriler oder fertiler Bestäubung verhalten.

Auf Grund der Beobachtungen ist die Annahme eines Pollenkeimungshemmstoffes von besonderer chemischer Natur nicht gegeben.

Bei der Pollenkeimung wird, neben Quellungserscheinungen der Exine und der Plasmakolloide, eine aktive Saugkraft der P. K. vorliegen, die bei einem bestimmten Turgeszenzstadium zur Sprengung der schwächsten Stelle der Exine und damit zur Auskeimung des Pollens führt. Der Turgeszenzgrad des Radiespollens ist von der vorhandenen Feuchtigkeitsmenge abhängig. In Keimungsversuchen in feuchten Kammern wird der zur Keimung notwendige Turgor erst über einer 0,6 molaren Rohrzuckerlösung (oder Lösungen mit höherer Dampfspannung) erreicht.

Bei steriler Bestäubung, der eine schlechte Pollenkeimung zu Grunde liegt, möchte ich annehmen, daß die von den Narbenpapillen abgegebene Feuchtigkeit nicht ausreicht, um den für die Keimung notwendigen Turgor im Pollenkorn hervorzurufen, bzw. daß das Pollenkorn nicht die erforderliche Saugkraft besitzt, um bei einer reduzierten Dampfspannung auszu-keimen.

Wie erwähnt, ist es unwahrscheinlich, daß die P. K. aktiv Feuchtigkeit aus den N. P. aufnehmen.

Auch SCHOCH-BODMER (1933, 1936) sieht es als wahrscheinlich an, daß die Pollenkeimung auf den sekretfreien Narben\* von *Corylus avellana* und *Betula pendula* durch Aufnahme von Transpirationsfeuchtigkeit bewirkt wird.

Das unterschiedliche Verhalten des Selbstungspollens selbststeriler Pflanzen unter normalen Bedingungen auf den verschiedenen Narbenstadien kann daher augenscheinlich nur auf eine Änderung der Transpirationsgröße zurückzuführen sein.

Wohl kaum aber dürften hierbei die empirisch ermittelten Zahlen zwischen osm. Wert und relativer Dampfspannung zutreffen, da sich zwischen Zellsaft und Außenmedium Plasma und Kutikula der N. P. befinden. So konnte beobachtet werden, daß Selbstungspollen auf Narben aufbrechender Knospen ( $Og = 0,45$  Mol  $KNO_3$ ) optimal auskeimt, während auf Narben 2 Tage alter Blüten, für die bei niedriger Luftfeuchtigkeit  $Og = 0,45$  Mol  $KNO_3$  betrug, ein Minimum der Pollenkeimung besteht. Neben einer Verfestigung der Kutikula beim Aufbrechen der Knospen muß mit Permeabilitätsänderungen des Plasmas im Laufe der Narbenentwicklung gerechnet werden. Bereits bei den Untersuchungen über die Kreuzungssterilität wurde darauf hingewiesen, daß bei gleich großem osmotischen Wert des Zellsaftes unterschiedliche Transpirationsgrößen bestehen müssen. Dies weist darauf hin, daß die Transpiration der Narbe durch individuelle, genetisch festgelegte Größen (Plasmapermeabilität, Stärke der Kutikula, Menge des auf den N. P. ausgeschiedenen Wachses u. a.), die quantitativ schwer zu erfassen sein werden, gesteuert wird.

## II. Osmotischer Wert der Narbenpapillen und Pollenschlauchwachstum an den Narbenpapillen

Während bei normalen Bestäubungen die Pollenkeimung von der Transpirationsmenge abhängig zu sein scheint, konnte für das Pollenschlauchwachstum an den Narbenpapillen beobachtet werden, daß ein optimales Wachstum nur bei tieferen osm. Werten möglich ist. Ein Zusammenhang zwischen N. P.-Entwicklung und osm. Wert ließ sich auf S. 362 geben. Wenn dadurch auch die Abnahme des osm. Wertes hinreichend verständlich erscheint, so läßt das plötzliche Ansteigen des osm. Wertes nur Vermutungen zu.

Die Versuche, bei denen sich die Blüten in feuchten Kammern entwickelten, haben gezeigt, daß auch hier ein Ansteigen des osmotischen Wertes erfolgt. Es kann also der Anstieg von Si (Saugkraft des Zellinnern) nicht durch die einsetzende Transpiration der Narbe bei Aufbruch der Knospe induziert werden.

Ein Variieren des Si-Wertes in Abhängigkeit von Außenfaktoren wäre auf Grund von Turgeszenzschwankungen verständlich. Zu Zeiten starker Transpiration (niedrige Luftfeuchtigkeit) verliert die Zelle an Turgeszenz, Si wird erhöht.

Bei Herabsetzung der Transpiration durch hohe Luftfeuchtigkeit wird Si absinken.

Bei den Plasmolyseversuchen konnte auch stets die entsprechende Relation gefunden werden. Es ist jedoch zu bedenken, daß bei Ermittlung des Grenzplasmolysewertes  $Og$  von nicht turgeszenten Zellen bestimmt wird, somit die Zellsaftkonzentration von normal und schwach turgeszenten Zellen gleiche Werte

ergeben müßte. Die hier ermittelten Differenzen könnten darauf hinweisen, daß außer Turgeszenzschwankungen die osm. Werte der N. P. von der Zelle selbst beeinflußt werden, vielleicht durch ein von Fermenten gesteuertes osmoregulatorisches System.

Möglicherweise beruht der Anstieg der Zellsaftkonzentration bei Aufbruch der Knospe auf einer Aktivierung von osmotisch unwirksamen Reservestoffen. Ferner wäre eine Verbindung mit dem Säurestoffwechsel in Erwägung zu ziehen, da eine Säurebildung eine Erhöhung des osm. Wertes bedingen kann.

Auf Grund vorliegender Selbstungs- und Kreuzungsergebnisse wäre anzunehmen, daß für das Pollenschlauchwachstum an den N. P. und somit für die Fertilitätsverhältnisse das Vorhandensein eines osm. Gefälles zwischen Pollenschlauch und Narbenpapille bestimmend ist. An N. P., die den höchsten osm. Wert aufweisen, konnte weder nach Selbstung noch nach Kreuzung unter normalen Bedingungen und in feuchter Kammer ein P. S.-Wachstum beobachtet werden.

Zweifellos finden bei der Entwicklung der Narbenpapillen stoffwechselphysiologische Prozesse in den Zellen statt, die das Pollenschlauchwachstum beeinflussen können. So deuten Befunde von BATEMANN (1954) an *Iberis amara* auf das Vorhandensein von Redoxvorgängen zwischen Pollenschlauch und Narbenpapille. Nach fertilen Bestäubungen verfärbten sich die im unbestäubten Zustand farblosen Narben rot. Dieser Farbtonwechsel unterbleibt bei Selbstungen Selbststeriler, da der Pollen nicht auskeimt. Hier könnte es sich um einen in den Zellen vorhandenen Farbstoff handeln, der seinen Farbton, entsprechend Redoxindikatoren, bei unterschiedlichem rH ändert.

Ferner könnte für das Nichtauswachsen der P. S. auf NI-Stadien eine durch entwicklungsphysiologische Prozesse bedingte Änderung des pH-Wertes verantwortlich gemacht werden, da die Wirksamkeit der Fermente von der Wasserstoffionenkonzentration abhängig ist.

## III. Pollenschlauchwachstum im Gynäceum

Bereits SEARS (1937) konnte an *Brassica oleracea* zeigen, daß durch Entfernung der obersten Narbenschicht die Selbststerilität aufgehoben werden kann. Diese Ergebnisse werden durch Untersuchungen von TABEBE (1939) an *Raphanus sativus* und von KROH (1956) an *Raphanus raphanistrum* bestätigt. Entfernen der halben Narbe bzw. Einführung des Pollens in das Griffelgewebe beseitigen die Hemmreaktion. Aus den Angaben in Tabelle 4 ist ersichtlich, daß das Beschädigen der Narbe zu erhöhtem Fruchtansatz führt.

Aber auch bei normalen Narben ist ein großer Frucht- und Samenansatz zu erzielen, wenn a) der Pollen reif und die Narbe empfängnisfähig ist, b) hohe Feuchtigkeit die Pollenkeimung fördert. Stets konnte ein Fruchtansatz beobachtet werden, wenn die Pollenschläuche in das Narben- oder Griffelgewebe eingewachsen waren, so daß eine Pollenschlauchhemmung im Griffelgewebe nicht vorliegen kann.

## IV. Reife des Pollens und Empfängnisfähigkeit der Narbe

GERSTEL und RINER (1950) beweisen durch ihre Versuche an der Composite *Parthenium*, daß die

Empfängnisfähigkeit der Narbe vom Blütenalter abhängig ist, eine Tatsache, die, wie die Autoren betonen, von ausschlaggebender Bedeutung für Bestäubungsversuche ist. Durch die geschilderten eigenen Versuche (Tabelle 2) wird eindeutig gezeigt, daß sowohl bei Selbstungen als auch bei Kreuzungen erst Pollen und Narbe zwei Tage alter Blüten reif bzw. empfängnisfähig sind, wie es bereits TH. BECKER (zitiert G. BECKER und VOGEL 1949) für Radies berichtet hat.

Durch das Vorhandensein eines osmotischen Hemmsystems können auch die Ursachen der von TH. BECKER zur Umgehung der Selbststerilität beim Radies angewendeten „Winterbestäubung“ verständlich erscheinen. TH. BECKER vermutet, „daß die Eizellen in der kühlen Temperatur (10—20° C) länger lebensfähig sind und dadurch bis zu dem Zeitpunkt lebensfähig bleiben, wo der langsam wachsende Pollenschlauch aus blüten- oder pflanzeigenem Pollen endlich ankommt“. Für die wirklichen Ursachen der Winterbestäubung möchte ich die insbesondere in den Wintermonaten in den Gewächshäusern vorherrschende hohe Luftfeuchtigkeit verantwortlich machen.

Die Erscheinung der Knospentfilität ist bei den verschiedensten selbststerilen Cruciferen beobachtet worden, während über die Fertilität alternder Blüten gegensätzliche Meinungen vertreten werden. KROH (1956) konnte das Vorhandensein dieser Fertilität z. B. nicht bestätigen. Der Grund für den Mißerfolg dürfte darin zu suchen sein, daß KROH Pollen frisch geöffneter Blüten benutzte.

Bei Anwendung reifen Pollens konnte in eigenen Versuchen gezeigt werden, daß eine eindeutige Selbstfertilität alternder Blüten bei selbststerilen Pflanzen vorliegt, während dies bei Anwendung des Pollens aus frisch geöffneten Blüten nicht der Fall ist.

### E. Zusammenfassung

1. Die Sterilitätsreaktion beim Radies ist auf die Narbe beschränkt. Bei bestimmten Selbstungen und Kreuzungen keimt der Pollen auf den Narben, die kein eigentliches Narbensekret ausscheiden, schlecht aus. Mit Hilfe mikrochemischer Bestimmungsmethoden konnte festgestellt werden, daß kleine, tröpfchenartige Gebilde auf den Narbenpapillen Wachsausscheidungen sind, denen die Aufgabe eines Transpirationsschutzes zugesprochen werden muß. Das Verhalten des Pollens läßt nicht auf das Vorhandensein eines besonderen „Pollenkeimungshemmstoffes“ schließen.

2. Mit der Entwicklung und dem Alter der Narbe ändern die Narbenpapillen ihre Form und Größe.

Die grenzplasmolytisch bestimmten osmotischen Werte der Narbenpapillen weisen bei Knospen und etwa 3—4 Tage alten (welken) Blüten die tiefsten Werte auf. Mit dem Aufbrechen der Knospe steigt der osmotische Wert stark an, erreicht am ersten Öffnungstage der Blüte seinen Höchstwert und fällt dann am 2. Tag wieder ab.

3. Unter normalen Bedingungen keimt und wächst reifer Selbstungspollen von sonst hochgradig Selbststerilen auf den Narben von geschlossenen Knospen und welken Blüten ungehemmt aus, wobei sich hohe Fertilitätsquotienten ergeben. Unter denselben Bedingungen versagen Selbstungen auf Narben aufbrechender Knospen sowie ein oder zwei Tage alter Blüten. Das unterschiedliche Verhalten des Pollens in bezug auf seine Keimung wird mit einer Änderung der Tran-

spirationsgröße der Narben in Zusammenhang gebracht.

4. Der Erfolg einer Bestäubung hängt unter normalen Bedingungen wesentlich vom Alter des Pollens ab. Bei gewöhnlicher Bestäubung erwies sich erst der Pollen aus zwei Tage alten Blüten als fertil. Aus Kreuzungsversuchen auf gleichaltrigen Narbenstadien wird gefolgert, daß normal fertiler Kreuzungspollen eine höhere Saugkraft als der Pollen von Selbststerilen hat.

5. Selbstungen nach Verletzen ein Tag alter Narben ergeben optimale Fertilitätsgrade, wenn hohe Feuchtigkeit die Pollenkeimung fördert.

Auf Grund von Kreuzungsergebnissen wird gefolgert, daß — außer Knospennarben — erst wieder die Narben 2 Tage alter Blüten empfängnisfähig sind.

Selbstungen auf diesem Narbenstadium ergeben, unter Anwendung hoher Luftfeuchtigkeit, bei sonst hochgradig Selbststerilen sehr gute Fertilitätsgrade. Anhaltspunkte für eine Hemmreaktion im Griffelgewebe werden daher nicht gefunden.

Es wird vermutet, daß die Ursachen der von TH. BECKER zur Umgehung der Selbststerilität beim Radies angewendeten „Winterbestäubung“ auf dem fördernden Einfluß hoher Feuchtigkeit beruhen.

6. Der negative Ausfall der Kohlrabi-Radieskreuzung kann nicht durch einen im Stylar vorhandenen „Hemmstoff“ bewirkt werden, da das Leitgewebe ungehemmt durchwachsen wird.

Herrn Professor Dr. H. DRAWERT danke ich für die Anregung der Arbeit.

### Literatur

1. BATEMANN, A. J.: Self-Sterility Systems in Angiosperms. I. Theory. *Heredity* 6, 285 (1952).
2. BATEMANN, A. J.: Self-Sterility Systems in Angiosperms. II. *Iberis amara*. *Heredity* 8, 305 (1954).
3. BEATUS, R.: Die Selbststerilität von *Carydamine pratensis*. Jahrbuch für wiss. Botanik 80, 457 (1934).
4. BEATUS, R.: Die Selbststerilität. *Der Biologe* 7, 281 (1938).
5. BECKER, G. und VOGEL, P.: Rettich und Radies. Handb. d. Pflanzenzücht. I. Aufl., Bd. 5, 354 (1949).
6. BRITIKOW, J. A.: Über einige Besonderheiten der Pollenkeimung und des Wachstums der Pollenschläuche in den Fruchtblattgeweben. In: Über den Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Tieren, Folge I, S. 233. Berlin: Verlag Kultur und Fortschritt. 1952.
7. CORRENS, C.: Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. Med. Nat. Ges. z. 84. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte Münster i. Westf. (1912).
8. DARWIN, C.: Cross- and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom (1877).
9. DRAWERT, H.: Der pH-Wert des Zellsaftes. In RUHLAND, W.: Hdb. Pflanzenphysiol. Bd. I. Berlin/Göttingen/Heidelberg 1955.
10. EAST, E. M.: Self-Sterility. *Biographica Genetica* 5, 329 (1929).
11. EAST, E. M.: The Reaction of the Stigmatic Tissue against Pollen Tube Growth in Selfed Sterile Plants. *Proceed. Nat. Acad. Sci.* 20, 364 (1934).
12. EVANS, H. and DENWARD, TH.: Grafting and Hybridization Experiments in the Genus *Trifolium*. *Nature* 175, 687 (1955).
13. GARNER, W. and ALLARD, A. H.: Further Studies in Photoperiodism. *Journ. Agric. Research* 23, 871 (1923).
14. GERSTEL, D. U.: Self-Incompatibility Studies in Guayule. II. Inheritance. *Genetics* 35, 482 (1950).
15. GERSTEL, D. U. and RINER, M. E.: Self-Incompatibility Studies in Guayule. I. Pollen Tube Behavior. *Journal Heredity* 41, 49 (1950).
16. GRAVATT, F.: A Radish-Cabbage Hybrid. *Journ. Heredity* 5, 269 (1914).
17. GUSTAFSSON, A. u. NYGREN, A.: Die Fortpflanzung und Vermehrung der höheren Pflanzen. Handb. d. Pflanzenzücht. 2. Aufl., Bd. I, 61 (1955).
18. HUGHES, M. B. and BABCOCK, E. B.: Self-Incompatibility in *Crepis foetida rhoeadifolia*. *Genetics* 35, 570 (1950).
19. JOST, L.: Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. Deutsch.

Bot. Ges. 23, 504 (1905). — 20. JOST, L.: Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeitung 65, Abt., 77 (1907). — 21. KAKIZAKI, Y.: Self- and Crossincompatibility in the Common-Cabbage. Jap. Journ. Botany 5, 133 (1930). — 22. KARPECHENKO, G. D.: Hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Journ. Genetics 14, 375 (1924). — 23. KATZ, E.: Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens. Flora N. F. 120, 243 (1926). — 24. KOWALEWSKAJA, P. J.: Zur Benutzung der Inzucht in der Selektion der Fremdbestäuber (russisch). Jarowisation 4—5, 150 (1938). — 25. LINSKENS, H.: Physiologische Untersuchungen der Pollenschlauchhemmung selbststeriler Petunien. Zeitschr. f. Bot. 43, 1 (1955). — 26. MARTIN, J. N.: The Physiology of the Pollen of *Trifolium pratense*. Bot. Gaz. 56, 112 (1913). — 27. POHL, F.: Über die physikalische Beschaffenheit des Wachses bei seinem Erscheinen auf der Epidermis. Planta 6, 526 (1928). — 28. POHL, F.: Ölüberzüge verschiedener Pflanzenorgane, besonders der Blüte. Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 565 (1929). — 29. RENNERT, O.: Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. f. Bot. 11, 305 (1919). — 30. RILEY, H. P.: The Genetics and Physiology of Self-Sterility in the Genus *Capsella*. Genetics 21, 25 (1936). — 31. RUGE, U.: Anzucht von Pflanzen bei ausschließlich künstlicher Beleuchtung. Zeitschr. f. Bot. 42, 31 (1954). — 32. SCHOCH-BODMER, H.: Methoden zur Ermittlung der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 113, 368 (1932). — 33. SCHOCH-BODMER, H.: Osmotische Untersuchungen an Griffeln und Pollenkörnern von *Corylus avellana* und *Betula pendula*. Verhandl.

Schweizer. Naturf. Ges. 114, 378 (1933). — 34. SCHOCH-BODMER, H.: Zur Physiologie der Pollenkeimung bei *Corylus Avellana*. Protoplasma 25, 337 (1936). — 35. SEARS, E. R.: Cytological Phenomena connected with Self-Sterility in the Flowering Plants. Genetics 22, 130 (1937). — 36. STOUT, A. B.: Cyclic Manifestation of Sterility in *Brassica pekinensis* and *Brassica chinensis*. Bot. Gaz. 73, 110 (1922). — 37. STOUT, A. B.: Pollen Tube Growth in *Brassica pekinensis*. Amer. Journ. Bot. 18, 686 (1931). — 38. STOUT, A. B.: The Genetics of Incompatibilities in Homorphic Flowering Plants. Bot. Review 4, 275 (1938). — 39. STRAUB, J.: Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von *Petunia*. Zeitschr. f. Naturf. 1b, 287 (1946). — 40. STRAUB, J.: Zur Entwicklungsphysiologie der Selbststerilität von *Petunia*. II. Das Prinzip des Hemmungswachstums. Zeitschr. f. Naturforsch. 2b, 433 (1947). — 41. SUBRAMANYAM, K. N.: Inter-Genetic Hybridization between *Brassica* and *Raphanus*. Current Science 23, 60 (1954). — 42. TABEBE, T.: Studies on Old Flower Pollination in the Japanese Radish. Bot. and Zool. 5, 599 (1937). — 43. TOKUGAWA, Y.: Zur Physiologie des Pollens. Journ. of the College Science 35, Tokyo 1914. — 44. TUNMANN-ROSENTHALER: Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl. (1931). — 45. V. WALDERDORFF, M.: Über die Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv 6, 84 (1924). — 46. WALTER, H.: Die Hydratur der Pflanze. Jena: Fischer 1931. — 47. WERNER, G.: Untersuchungen über die Selbststerilität beim Radies (*Raphanus sativus*) und Kohlrabi (*Brassica oleracea* var. *gongyloides*). Zeitschr. f. Pflanzenzücht. 22, 588 (1938).

Aus dem Institut für Pflanzenbau der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.  
Direktor: Prof. Dr. E. KLAPP

## Die Ertragsfähigkeit der Kartoffeln im Laufe der Zeit

Von W. SCHREINER u. W. GLIEDEN

In der kürzlich in dieser Zeitschrift veröffentlichten Arbeit von SEIFFERT (6) wird u. a. auf die Dissertation von GLIEDEN (1) verwiesen, die leider aus zeitbedingten Gründen nicht im Druck erschienen ist. Wir nehmen die Veranlassung wahr und geben im Folgenden einen kurzen Auszug aus dieser und anderen Arbeiten unseres Institutes.

GLIEDEN (1) hat in seiner Arbeit aus der älteren Literatur weit über 100 Ertragsangaben aus der Zeit vor 1845 gesammelt. Die Angaben wurden aus einem größeren Zahlenmaterial kritisch ausgewählt und stammen aus verschiedenen Teilen Deutschlands sowie aus den westeuropäischen Ländern. Besondere Aufmerksamkeit wurde der Umrechnung der verschiedenen alten Maßeinheiten in das Dezimalsystem gewidmet. Da die zitierten Autoren zumeist erfahrene Praktiker und Wissenschaftler waren, v. LEMBERGER, THAER, KOPPE, BURGER, SCHLIPF, BLOCK u. a., ist an einer sachlichen Darstellung der Verhältnisse kaum zu zweifeln. Diesen Quellen zufolge sind vor 1845 schon Spitzenerträge von 460 dz/ha erzielt worden. Erträge von mehr als 350 dz/ha sind in diesen Berichten nicht selten. Das Mittel der Ertragsangaben liegt bei etwa 200—220 dz/ha.

Wie aus den näheren Angaben vieler Berichte hervorgeht, sind diese Erträge unter besten acker- und pflanzenbaulichen Verhältnissen erzielt worden, so nach Klee-, Gras- und Wiesenumbrüchen, Brachen, mit z. T. hohen Stallmistgaben, bei Spatenkultur oder auf Eschböden. Die damaligen Kartoffelsorten waren also schon durchaus in der Lage, unter günstigen Bedingungen Erträge zu erzeugen, wie sie auch heute in gut geleiteten Wirtschaften erreicht werden. Die Anpassungsfähigkeit an schlechte Anbauverhältnisse

war jedoch wahrscheinlich geringer. Aus der gleichen Zeit und z. T. aus den gleichen Quellen lassen sich auch Belege über außerordentlich geringe Erträge zusammenstellen, so wurden z. B. in der Eifel 29—69 dz/ha im Durchschnitt geerntet, wobei über Schwankungen von 4—156 dz/ha berichtet wird. Da die Betriebe mit schlechten Anbauverhältnissen und -maßnahmen natürlich weit in der Überzahl waren, dürfte der damalige Durchschnittsertrag für Deutschland bei etwa 100 dz/ha gelegen haben. Die Ergebnisse der ersten Bemühungen einer statistischen Erfassung der Erträge schwanken um diesen Wert.

Soweit aus dieser Zeit Angaben über den Stärkegehalt der Kartoffeln vorliegen und diese mit den nach heutigen Methoden ermittelten Werten vergleichbar sind, ist wohl die Annahme berechtigt, daß die in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts angebaute Kartoffeln im wesentlichen schon die gleichen Stärkegehalte aufwiesen und somit auch die gleichen Stärkeerträge bringen konnten wie heute.

Im Jahre 1845 wurde der Kartoffelanbau durch das erste epidemische Auftreten der *Phytophthora* stark geschädigt. In den folgenden Jahren wird von verschiedenen Seiten ein Rückgang der Kartoffelerträge festgestellt. Dieser hat jedoch seine Ursachen weniger in einer geringeren Leistungsfähigkeit der Sorten, als in einer stärkeren Ausbreitung von Krankheiten sowie in einer Erschöpfung der Nährstoffe auf intensiver genutzten Betrieben, für die noch keine Möglichkeit des Nährstoffersatzes durch Handelsdünger bestand.

Aus den 60er und 70er Jahren liegen Ergebnisse von „Preiswettanbauten“ sowie Sortenversuche von PIE-