

Trud. priklad. bot., genet., selekc. Ser. 2, 7 (1937). — 9. KOSTOFF, D. u. I. A. AKSAMITNAJA: Forschung polyploider Pflanzen. IX. Chemische Analyse diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 2, 3—4 (1935). — 10. KOSTOFF, D.: Durch Colchicin und Acenaphthen hervorgerufene Unregelmäßigkeiten der Mitose und Polyploidie. Dokl. Akad. Nauk SSSR. XIX, 3 (1938). — 11. KOSTOFF, D.: Chromosomenverdopplung (Polyploidie) — eine Methode zur Erzeugung neuer Pflanzenformen. Selekcija i Semenowodstwo, 8 (1939). — 12. KOSTOFF, D.: Die Polyploidie und ihre Rolle in der Evolution und Züchtung der Pflanzen. Sofia 1941. — 13. LAMM, R.: Investigations on some tuberbearing *Solanum* hybrids. Hereditas 39 (1953). — 14. LAMM, R.: Notes on octoploid *S. punae* plants. Hereditas 29 (1943). — 15. LEBEDEWA, N. A.: Polyploidie einiger wilder Kartoffelarten. Botan. Journ. 4 (1955). — 16. LEBEDEWA, N. A.: Das Variieren der Eigenschaften und Merkmale nach Polyploidisierung. Thesen zum Vortrag, gehalten am Symposium über entfernte Bastardierung. Moskau, 2 (1958). — 17. LIVERMORE, J. R. and F. E. JOHNSTONE: The effect of chromosome doubling on the crossability of *Solanum chacoense*, *S. jamesii* and *S. bulbocastanum* with *S. tuberosum*. Amer. Potat. Journ. 17, 7 (1940). —

18. PROKOSCHEV, S. M., PETROSCHENKO, E. J. and BARANOWA, W. S.: Glykoalkaloide der knollentragenden *Solanum*-Arten in Beziehung zur Resistenz gegen den Koloradokäfer. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 82, 6 (1952). — 19. RYBIN, W. A.: Auslösung der Tetraploidie bei *S. rybinii* Juz. et Buk. durch Colchicin. Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 27, 2 (1940). — 20. ROTHACKER, D. u. H. FIEDLER: Erzeugung polyploider Kartoffelpflanzen nach der Pfropfcolchicinierungsmethode. Der Züchter 27, 4 (1957). — 21. SCHMUCK, A.: Polyploidieauslösende Stoffe und ihre chemische Struktur. Trud. prikl. bot., genet., selekc., t. 28, 1 (1948). — 22. SCHWANITZ, F.: Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese. Der Züchter 23 (1953). — 23. STELZNER, G.: Colchicininduzierte Polyploidie bei *Solanum tuberosum*. Der Züchter 13 (1941). — 24. STELZNER, G. u. M. TORKA: *Solanum macolae*, eine neue käferfeste Wildkartoffel. Der Züchter 19 (1948). — 25. STELZNER, G.: Über die Erzeugung von Bastarden von *Solanum polyadenium* (Greenm.) mit Kulturkartoffelsorten und ihre Resistenzmerkmale. Der Züchter 19 (1949). — 26. STRAUB, J.: Wege zur Polyploidie (1950). — 27. SWAMINATHAN, M. S.: Notes on induced polyploids in the tuber-bearing *Solanum* species and their crossability with *Solanum tuberosum*. Amer. Potat. Journ. 28, 1 (1951).

Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität Freiburg, Direktor: Prof. Dr. Dr. H. MARQUARDT

Über die Vererbung der Holzfaserlängen bei verschiedenen Arten der Gattung *Populus*

Von KARL HEINRICH MEYER-UHLENRIED

Mit 5 Abbildungen

Einleitung

Untersuchungen an Pappelklonen über die Vererbung anatomischer Eigenschaften führten zu der Erkenntnis, daß in den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* das Merkmal „mittlerer Durchmesser der ersten Frühholz-(EF)-Tracheen“ vorwiegend durch das Erbgut bestimmt wird und bezüglich dieses Merkmals außerdem die Sektion *Tacamahaca* gegenüber der Sektion *Aigeiros* dominant ist (MEYER-UHLENRIED 1958a). Hierbei handelt es sich um ein Merkmal, dem wohl keinerlei praktische Bedeutung zukommt. Es erschien uns deshalb wesentlich, die Untersuchungen auf die Länge der Holzfaser auszuweiten, einem Merkmal, das vor allem für die chemische Verwertung des Holzes bedeutungsvoll ist. Nachdem LIESE und AMMER (1958) an einem Exemplar von *Populus robusta* für die Variabilität der Holzfaserlängen innerhalb einer Sproßachse Gesetzmäßigkeiten feststellten, wie sie von uns in ähnlicher Weise für die Größe der EF-Tracheen gefunden worden waren (MEYER-UHLENRIED 1958b), interessierte es uns, zu prüfen, ob überhaupt und auf welche Weise die Längenausbildung der Holzfaser genetisch gesteuert ist oder ob dabei ökologische Einflüsse überwiegen. In der vorliegenden Arbeit sollen deshalb sowohl reine Klone der Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*, als auch verschiedene Kreuzungen zwischen beiden Sektionen bezüglich der Länge ihrer Holzfaser untersucht werden.

Material und Methode

Das Untersuchungsmaterial wurde zum überwiegenden Teil freundlicherweise von der Württ. Forstl. Versuchsanstalt in Stuttgart-Weilimdorf zur Verfügung gestellt. Es handelte sich um Exemplare aus Klonen, deren Wachstum protokollarisch festgehalten ist von den Standorten Weilimdorf-Fasanengarten und Ludwigsburg-Favoritpark. Außerdem wurde noch Material aus dem

Versuchsgarten des Forstbotanischen Instituts, Freiburg-Lehen, und aus dem Forstbezirk Wildtal, Staatl. Forstamt Freiburg 1, ausgewertet.

Im einzelnen wurden teils mehrere Exemplare von folgenden Sorten untersucht:

Populus robusta
Populus regenerata Harff
Populus generosa × *serotina*
Populus maximowiszii × *nigra* var. *plattierensis* (= *Pop. Rochester*) (Stout und Schreiner)
Populus deltoides × *simonii*
Populus canadicans × *trichocarpa*

Dabei handelt es sich bei *Pop. robusta* und *Pop. regenerata* um reine Schwarzpappeln (Selektion *Aigeiros*), bei *Pop. canadicans* × *trichocarpa* um reine Balsampappeln (Sektion *Tacamahaca*). *Pop. deltoides* × *simonii* und *Pop. maximowiszii* × *nigra* sind Hybriden zwischen beiden Sektionen, wobei einmal die Mutter (*Pop. deltoides* × *simonii*) und einmal der Vater (*Pop. maximowiszii* × *nigra*) der Sektion *Aigeiros* angehört. Die *Pop. generosa* × *serotina* ist ein Bastard aus einer F₂-Generation mit einem Großelter aus der Sektion *Tacamahaca* (MEYER-UHLENRIED 1958a).

Die Proben wurden an vergleichbaren Stellen nach Himmelsrichtung, Anzahl der Jahrringe vom Mark aus, Höhe innerhalb der Sproßachse und Lage innerhalb des betreffenden Jahrringes entnommen. Nach einem Viertel des betreffenden Jahrringes vom Frühholz aus wurden 3—4 je 100—120 µ dicke Tangentialschnitte mit einem Holzmikrotom gefertigt und in ein Mazerationsgemisch gebracht. Trichloressigsäure und das SCHULZESCHE Mazerationsgemisch erwiesen sich für die vorliegenden Untersuchungen als zu grob. Beste Ergebnisse erzielten wir nach der Methode von JEFFREY in abgewandelter Form. Danach werden die Proben in ein Gemisch von gleichen Teilen 10%iger Chromsäure und 10%iger Salpetersäure gelegt und 12—14 Stunden darin belassen. Ein anfängliches, kräftiges Schütteln von etwa 30 Minuten fördert den Mazerationsprozeß. Ebenso hat sich ein etwa zweistündiges Schütteln bei mäßiger Geschwindigkeit am Ende der Mazeration für die schoname Trennung der Zellelemente als besonders vorteilhaft erwiesen. Anschließend wird mit Wasser gut ausgewaschen und in der aufsteigenden Alkoholreihe bis

zum absoluten Alkohol entwässert. Zur Fertigung von Präparaten ist beim Aufbringen des mazerierten Holzes auf die Objektträger die Verwendung von Pinzetten und Präpariernadeln zu vermeiden, da die sehr empfindlichen Holzfasern durch diese Behandlung leicht abbrechen. Als besonders günstig hat sich deshalb zur Herstellung von Dauerpräparaten die Verwendung von Cyclonlack gezeigt (MEYER-UHLENRIED, im Druck). Dabei werden die mazerierten Fasern mittels einer Pipette im Alkohol auf den Objektträger gebracht und der Cyclonlack wird vorsichtig darauf getropft. Der Lack schichtet sich unter den Alkohol, so daß dieser verdunsten kann und die Holzfasern, die im Einbettungsmittel auseinander schwimmen, demzufolge gut isoliert liegen und in dieser Lage festgehalten werden. Bei der richtigen Verdünnung des Lackes erübrigt sich ein Abdecken mit Deckgläsern.

Ausgewertet wurden die Präparate bei 128facher Vergrößerung. Gemessen wurden nur Fasern, die isoliert, einschichtig, mit beiden Enden frei lagen und keinerlei Bruchstellen aufwiesen, und zwar je Präparat 100 Fasern in der linken oberen Ecke des Präparates beginnend bei systematischer Durchmusterung mit Hilfe des Kreuztisches.

In einer früheren Arbeit, MEYER-UHLENRIED (1957), wurde dargelegt, daß ein Kollektivumfang von $n = 100$ für derartige Untersuchungen ausreichend ist und keine wesentlich höhere statistische Sicherung erreicht wird, wenn man die Anzahl der Einzelmessungen vermehrt. Bei der angewendeten systematischen Durchmusterung der Präparate ist es gewährleistet, daß die Stichproben gut durchmischt und homogen sind. Die arithmetischen Mittel und die σ -Werte wurden nach dem Multiplikationsverfahren errechnet und die statistischen Vergleiche nach der Methode der gesicherten Differenzen (t-Werte) vorgenommen.

Ergebnisse

Die Länge der Holzfasern gleicher Sorte auf gleichem und auf verschiedenen Standorten

Zunächst war zu prüfen, wie sich die Holzfasernlängen bei verschiedenen Exemplaren der gleichen Sorte auf gleichem und auf verschiedenen Standorten verhielten. Die Notwendigkeit einer genauen Lokalisation der Vergleichsstellen ließ sich bereits aus der Arbeit von LIESE und AMMER (1958) über die Variabilität der Holzfasernlängen innerhalb einer Sproßachse von *Pop. robusta* ableiten, deren Ergebnisse hier kurz zusammengefaßt folgen:

1. Die Faserlänge nimmt innerhalb eines Jahrringes stets vom Frühholz zum Spätholz hin progressiv zu. Die Längenänderung beträgt 15–20%.

2. Faserlänge und Wachstumsintensität stehen — bezogen auf einen Jahrring — im Verhältnis umgekehrter Proportionalität.

3. Innerhalb eines Jahrestriebes nimmt die Länge der Holzfasern in apikaler Richtung ab.

4. Die Faserlänge steigt mit zunehmendem Alter der Jahrringe an und weist in den ersten 10 Jahren die größte Längenzunahme auf.

5. In gleichweit vom Mark entfernten Jahrringen wächst die Länge der Holzfasern mit der Höhe am Stamm. Für die Faserlänge ist nicht das Kalenderjahr der Bildung ausschlaggebend, sondern die Entfernung des Jahrringes vom Mark, das heißt, das Alter des die Zellen bildenden Kambiums.

6. Auf der Südseite ist bei freistehenden Pappeln die Holzfasern um durchschnittlich 4% kürzer als in den anderen Himmelsrichtungen.

7. Die Fasern haben teilweise deutlich abgesetzte, gabelte oder gekrümmte Enden, die auf ein bipolares Spitzenwachstum hindeuten.

Anfänglich zeigten sich an der gleichen Sproßachse von *Pop. robusta* Differenzen zwischen unseren Messungen und den von LIESE und AMMER veröffentlichten Werten. Es stellte sich dann heraus, daß durch die Entnahme mehrerer Stammscheiben zu Kontrollzwecken der eigene Meßpunkt — bei sonst genau gleicher Lokalisation — 10 cm höher lag an der Sproßachse als der von LIESE u. AMMER. Dabei ergab sich bereits eine mittlere Längendifferenz von $13,3 \mu$, ein Betrag, der bei Vergleichen schon eine merkbare Verschiebung des Sicherungswertes bewirkt. Berücksichtigt man jedoch die richtige Höhe am Stamm (60 cm statt 50 cm vom Stammfuß aus), so passen sich unsere Längswerte sehr gut der Kurve an, wie sie von LIESE u. AMMER (1958) für die Längenabnahme der Holzfasern innerhalb eines Jahrringes bei steigender Höhe am Stamm beschrieben wurde. Aus dieser Kontrollmessung geht besonders deutlich hervor, wie wichtig die peinlich genaue Lokalisation der Vergleichsstellen ist.

Stellt man zwei Exemplare gleicher Sorte vom gleichen Standort, hier zwei Stämme der Sorte *Pop. robusta* vom Standort Weilimdorf, beide in 60 cm Höhe vom 4. Jahrring der Nordseite gegenüber, so ergeben sich folgende Werte:

Tabelle 1. Gegenüberstellung gleicher Sorte auf gleichem Standort.

Sorte	Standort	Anzahl der Messungen	mittlere Holzfasernlänge μ	Streuung σ
<i>Pop. robusta</i>	Weilimdorf	100	724,3	71,70
<i>Pop. robusta</i>	Weilimdorf	100	722,0	66,95

Daraus errechnet sich eine statistische Sicherung mit einem Koeffizienten von 0,234. Das bedeutet, daß die beiden Exemplare in ihren Holzfasernlängen übereinstimmen. Die folgenden Untersuchungen wurden alle in 50 cm Höhe am Stamm durchgeführt. Eine Gegenüberstellung verschiedener Exemplare der gleichen Sorte auf verschiedenem Standort, z. B. einer *Pop. robusta* vom Standort Weilimdorf und einer *Pop. robusta* aus dem Forstbezirk Wildtal in Freiburg, gemessen in 50 cm Höhe im 2. Jahrring der Nordseite, zeigte die Werte der Tabelle 2:

Tabelle 2. Gegenüberstellung der gleichen Sorte auf verschiedenen Standorten.

Sorte	Standort	Anzahl der Messungen	mittlere Holzfasernlänge μ	Streuung σ
<i>Pop. robusta</i>	Weilimdorf	100	717,3	66,6
<i>Pop. robusta</i>	Wildtal b. Freiburg	100	709,1	66,3

Dies entspricht einem Sicherungswert von 0,862.

Damit ist nachgewiesen, daß auch die Länge der Holzfasern — unabhängig vom Standort — sortenbedingt und somit in stärkerem Maße genetischen als ökologischen Einflüssen unterworfen ist.

Durch zahlreiche weitere Vergleiche an Proben von anderen Jahrringen, Himmelsrichtungen und verschiedenen Höhen am Stamm wurden diese Ergebnisse erhärtet¹. Auch die von LIESE u. AMMER (1958)

¹ Die zahlenmäßigen Unterlagen für diese Vergleiche liegen im Forstbotanischen Institut der Universität Freiburg und können dort angefordert werden.

beschriebene Verkürzung der Holzfaser an der Südseite der Sproßachse von *Pop. robusta* bestätigte sich bei allen untersuchten Sorten, so daß die dort an einem Exemplar gefundenen Gesetzmäßigkeiten als allgemein gültig für die Gattung *Populus* angesehen werden können.

Der Vergleich verschiedener Sorten innerhalb der Sektion *Aigeiros*

Für den Vergleich verschiedener Sorten innerhalb der Sektion *Aigeiros* standen Exemplare von *Pop. robusta*, Standort Weilimdorf, und von *Pop. regenerata* Harff, Standort Ludwigsburg, zur Verfügung. Die mittlere Länge der Holzfaser ergab bei 50 cm Höhe am Stamm der Nordseite des 4. Jahrringes die Werte der Tabelle 3.

Tabelle 3. Gegenüberstellung verschiedener Sorten der Sektion *Aigeiros* von verschiedenen Standorten.

Sorte	Standort	Anzahl der Messungen	mittlere Holzfaserlänge μ	Streuung σ
<i>Pop. robusta</i>	Weilimdorf	100	737,6	71,7
<i>Pop. regenerata</i>	Ludwigsburg	100	753,6	83,1

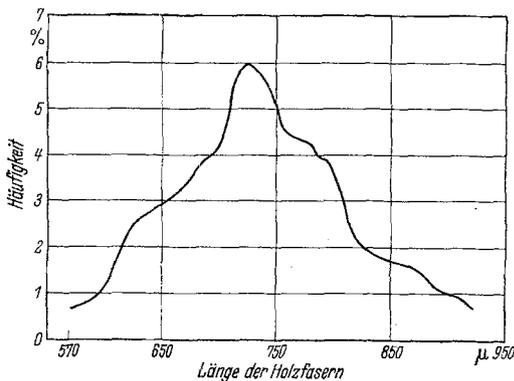


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung für die Holzfaserlängen der Sektion *Aigeiros*.

Daraus errechnet sich, obwohl beide Sorten auf verschiedenen Standorten wuchsen, ein Sicherungskoeffizient von 1,458. Das bedeutet, daß die Längen der Holzfaser innerhalb der Sektion *Aigeiros* keine Unterschiede aufweisen, sondern daß vielmehr die Übereinstimmung der beiden verglichenen Sorten in diesem Merkmal durch einen straffen statistischen Zusammenhang gesichert ist.

Besonders zu bemerken ist, daß alle Verteilungen der Holzfaserlängen bei sämtlichen Proben innerhalb der Sektion *Aigeiros* stets eingipfelige Häufigkeitskurven ergeben, vgl. Abb. 1. Die Länge der Holzfaser schwankt demzufolge bei einer relativ geringen Streuung um einen einheitlichen Mittelwert, der in jedem Falle mit den von LIESE u. AMMER (1958) beschriebenen Werten bei entsprechender Lokalisation übereinstimmt.

Die Holzfaserlänge bei der Sektion *Tacamahaca*

Die Messungen an der reinen Balsampappel *Pop. candicans* \times *trichocarpa* ergaben für die Holzfaser eine mittlere Länge von 1015 μ . Dieser Wert allein ist jedoch nicht typisch, da die Häufigkeitsverteilung einer deutlich zweigipfeligen Kurve entspricht mit einem größeren Gipfel bei etwa 1100 μ und einem niedrigeren Gipfel bei etwa 840 μ , vgl. Abb. 2. Um

diese Tatsache zu überprüfen, wurde neben dem Standardkollektiv von 100 Einzelmessungen ein weiteres Kollektiv von $n = 225$ ausgewertet. Die Be-

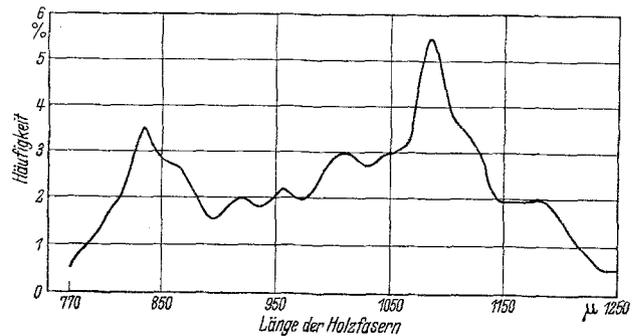


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung für die Holzfaserlängen der Sektion *Tacamahaca*.

rechnungen der arithmetischen Mittel der Holzfaserlängen für beide Kollektive ergaben folgende Werte:

Kollektivumfang	mittlere Holzfaserlänge in μ	Streuung σ
100	1015,4	118,9
225	1009,2	116,9

Diese Zahlen zeigen deutlich, daß das größere Kollektiv keinen Einfluß auf die Lage des arithmetischen Mittels und der Streuung hat, jedoch tritt bei dem Kollektiv $n = 225$ die Zweigipfeligkeit der Verteilungskurve noch schärfer hervor.

Zur genaueren Untersuchung dieses Phänomens wurden am gleichen Präparat die Messungen wiederholt und dabei die morphologische Ausformung der einzelnen Fasern beachtet. Es stellte sich einwandfrei heraus, daß bei der Sektion *Tacamahaca* offensichtlich zwei verschiedenen Typen von Holzfasern vorhanden sind. Die Holzfaser vom Typ 1 (Abb. 3a) haben eine

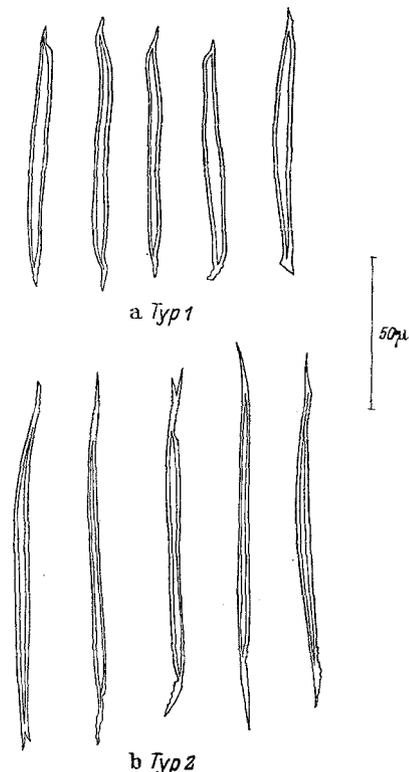


Abb. 3. Holzfasertypen der Sektion *Tacamahaca*. — Typ 1: kurze, gedrungenere Fasern mit geringem Spitzenwachstum; Typ 2: langgestreckte, schmale Fasern mit starkem, bipolarem Spitzenwachstum und teils gegabelten oder gezahnten Enden.

mittlere Länge von etwa 850 μ , dabei einen relativ großen Durchmesser, sind an den Enden stumpfspitz und zeigen ein nur geringes sekundäres Spitzenwachstum. Sie bilden den kleineren Gipfel in der Verteilungskurve. Die größere Anzahl gehört zum Fasertyp 2 (Abb. 3b) mit einer durchschnittlichen Länge von 1100 μ . Diese Fasern sind langgestreckt, spindelförmig, schmal, mit engem Lumen und langausgezogenen, oft gezähnten oder gegabelten Enden als Folge eines starken sekundären Spitzenwachstums, dessen Ansatzstellen durch Einkerbung deutlich markiert sind. Die mittleren Längenwerte der beiden Fasertypen decken sich zwar mit den beiden Maxima der Verteilungskurve, wie jedoch ein Blick auf Abb. 2 zeigt, besteht zwischen den beiden scharf hervortretenden Gipfeln keine eindeutige Trennung, die es gestatten würde, zwei getrennte Kollektive für jede der beiden Faserlängen zu eliminieren. Vielmehr deutet der Kurvenverlauf auf einen, wenn auch zahlenmäßig geringen fließenden Übergang hin.

Bei den morphologischen Untersuchungen konnte weiterhin festgestellt werden, daß die kurzen, gedrungenen Fasern vom Typ 1 häufig mit einer Markstrahlzelle besonders fest verbunden sind, so daß beide Zellen trotz des langen Schüttelns während der Mazeration nicht getrennt wurden. Auch fanden sich in den Präparaten gelegentlich Reihen solcher Holzfasern, die durch mehrere Markstrahlzellen verbunden waren. Bei den längeren Fasern vom Typ 2 konnte diese Erscheinung nach unserer Behandlungsmethode nicht festgestellt werden.

Zur Überprüfung dieser Befunde wurden dünne Radial- und Tangentialschnitte auf einer Glasplatte dem Mazerationsgemisch ausgesetzt, so daß die Verbindung der einzelnen Zellen zwar gelöst, ihre Lage zueinander jedoch erhalten wurde. Diese Präparate zeigten die Kurzfasern vom Typ 1 besonders längs solcher Markstrahlen, die nur aus wenigen Zellreihen bestehen. Die Langfasern vom Typ 2 sind dagegen unregelmäßig über das Gewebe verteilt.

Der Vergleich der Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*

Der bei der Sektion *Tacamahaca* erhobene Befund veranlaßt uns, auch die Verhältnisse bei der Sektion

Aigeiros auf ihre morphologische Zusammensetzung zu untersuchen. Dabei ergab sich, daß auch bei der eingipfeligen Verteilungskurve der Holzfasernlängen bei der Sektion *Aigeiros* die beschriebenen zwei Typen von Holzfasern vorhanden sind. Jedoch ist der Längenunterschied so gering, daß die beiden Typen zusammen eine eingipfelige Verteilungskurve mit relativ geringer Streuung und einem breiten Maximum zwischen 720 und 800 μ ergeben (Abb. 1).

In Tabelle 4 sind die mittleren Längenwerte, 4. Jahrring, Nordseite in 50 cm Höhe der beiden Sektionen gegenübergestellt. Für die Sektion *Tacamahaca* sind dabei auch die mittleren Längen für die beiden Fasertypen angegeben.

Aus den oben angegebenen Gründen ist eine einwandfreie statistische Trennung der beiden Fasertypen nicht möglich. Ein rechnerischer Vergleich ist deshalb nur mit den Werten des Gesamtkollektives sinnvoll. Trotzdem ergibt sich für die Holzfasernlängen beider Sektionen ein Unterschied, der mit einem Koeffizienten von 18,58 gesichert ist. Diese Tatsache beweist, daß die Sektion *Tacamahaca* und die Sektion *Aigeiros* in der durchschnittlichen Länge ihrer Holzfasern unterschieden werden können.

Die Holzfasernlängen bei den Hybriden zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*

Die Kreuzungen zwischen den beiden Sektionen (*Pop. deltooides* \times *simonii*, *Pop. maximowiszii* \times *nigra* var. *platiensis* sowie *Pop. generosa* \times *serotina*) zeigen für die Länge ihrer Holzfasern Mittelwerte, die sich denen annähern, wie sie bei der reinen Balsampappel gefunden wurden. In der folgenden Tabelle 5 sind die Werte gemessen am 4. Jahrring, in 50 cm Höhe am Stamm, Nordseite, gegenübergestellt.

Diese Zahlen zeigen deutlich die Tendenz nach der Holzfasernlänge der Sektion *Tacamahaca*, ohne aber deren Durchschnittswert von 1015,4 μ zu erreichen.

In Tabelle 6 sind die statistischen Sicherungswerte aus den Vergleichen der untersuchten Sorten für jeweils die Nordseite des 4. Jahrringes in 50 cm Höhe am Stamm zusammengefaßt.

Wenn man eine zulässige Überschneidungswahrscheinlichkeit von 0,27% zugrunde legt und damit einen sehr straffen Zusammenhang der verglichenen Kollektive fordert, so liegt der kritische Wert bei 3,0. Wird dieser Wert überschritten, so ist der Unterschied zwischen den beiden Kollektiven statistisch gesichert. Aus den Werten der Tabelle 6 ist demnach ersichtlich, daß sich der Unterschied aller Hybriden gegenüber den Sorten der Sektion *Aigeiros* sehr stark ausprägt (Sicherungskoeffizient von 15,97 und 20,34).

Aber auch gegenüber der Sektion *Tacamahaca* überschreiten die Hybriden zum Teil den kritischen Wert (Sicherungskoeffizient 4,49 und 5,12), doch scheinen ihre

Tabelle 4. Gegenüberstellung der Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*.

Sektion	Standort	Fasertyp	mittlere Holzfasernlänge μ	Streuung σ	Anzahl der Messungen
<i>Tacamahaca</i>	Weilimdorf	(1) Kurzfasern	850,0		75
		(2) Langfasern	1100,0		125
		Übergangsformen	980,0		25
<i>Tacamahaca</i>	Weilimdorf	1+2	1015,4	118,9	225
<i>Aigeiros</i>	Weilimdorf	1+2	737,6	71,7	500

Tabelle 5. Mittelwerte der Holzfasernlängen für die Kreuzungen zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*.

Sorte	Generation	Standort	Anzahl der Messungen	mittlere Holzfasernlänge μ	Streuung σ
<i>Pop. deltooides</i> \times <i>simonii</i>	F ₁	Weilimdorf	100	989,2	100,8
<i>Pop. maximowiszii</i> \times <i>nigra</i>	F ₁	Weilimdorf	100	947,9	91,7
<i>Pop. generosa</i> \times <i>serotina</i>	selektionierter Klon aus F ₂	Weilimdorf	100	941,1	82,9

Holzfasernlängen der Sektion *Tacamahaca* näher zu stehen. Eine klare, statistisch gesicherte Übereinstimmung besteht nur bei *Pop. deltooides* × *simonii* mit einem Sicherungswert von 1,68. Der Abstand der Sicherungswerte aus dem Vergleich der Hybriden mit der Sektion *Aigeiros* (15,97 bis 20,34) einerseits und der Sektion *Tacamahaca* (1,68 bis 5,12) andererseits sowie die durchschnittlichen Längen ihrer Holzfasern in Tabelle 5 deuten somit auf einen starken Einfluß der Sektion *Tacamahaca* bezüglich der Holzfasernlängen auf die Kreuzungen hin.

Wichtiger jedoch als ein Vergleich der mittleren Längen der Holzfasern, erscheint ein solcher beim Verlauf der Verteilungskurven von den verschiedenen Sorten. In Abb. 4 sind die Verteilungen der Hybriden denjenigen der Sektion *Aigeiros* und der Sektion *Tacamahaca* zeichnerisch gegenübergestellt. Alle Kreuzungen weisen danach ebenfalls zweigipfelige Verteilungen auf. Die beiden Sorten *Pop. maximowiszii* × *nigra* und *Pop. deltooides* × *simonii* haben ihren größten Gipfel bei etwa 1030 µ, also in der Nähe der Sektion *Tacamahaca* (bei 1100 µ). Der kleinere Gipfel befindet sich — wie bei der Sektion *Tacamahaca* — etwa bei 850 µ. Beide Sorten sind Klone aus einer F₁-Generation zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*. Die doppelt-heterozygote Sorte *Pop. generosa* × *serotina* — selektionierter Klon aus einer F₂-Generation mit nur einem Großelternanteil aus der Sektion *Tacamahaca* — hat ihren größeren Gipfel dagegen bei etwa 860 µ, also stark an die maximale Häufigkeit der Sektion *Aigeiros* mit etwa 740 µ angenähert. Ihr kleinerer Gipfel liegt bei etwa 1030 µ, wo die anderen Hybriden den größeren Gipfel aufweisen.

Dieser verschiedene Verlauf der Verteilungskurven gestattet einen Einblick in die Vererbung des anatomischen Merkmals „Länge der Holzfasern“ bei der Gattung *Populus*.

Die vorstehenden Befunde wiederholten sich in entsprechender Weise beim Vergleich anderer Meßstellen, deren Zahlenwerte ebenfalls vom Forstbotanischen Institut der Universität Freiburg angefordert werden können.

Diskussion

a) Anatomische Fragen

Nach den vorstehenden Befunden ist es sicher, daß im Holz der Pappel zumindest zwei verschiedene Typen von Holzfasern vorhanden sind. Jede einzelne

Tabelle 6. Sicherungswerte für den Vergleich der untersuchten Sorten.

Sektion	Sorte	Aigeiros		Hybriden			Tacamahaca
		Pop. robusta	Pop. regenerata	Pop. generosa × serotina	Pop. maximowiszii × nigra	Pop. deltooides × simonii	Pop. candicans × trichocarpa
Aigeiros	Pop. robusta	—	—	—	—	—	—
	Pop. regenerata	1,46	—	—	—	—	—
Hybriden	Pop. generosa × serotina	18,57	15,97	—	—	—	—
	Pop. maximowiszii × nigra	18,07	15,69	0,55	—	—	—
Tacamahaca	Pop. deltooides × simonii	20,34	18,04	3,69	3,03	—	—
	Pop. candicans × trichocarpa	18,58	18,04	5,12	4,49	1,68	—

Holzfasern hat jedoch, wie schon aus einem Tangentialschnitt ersichtlich ist und sich auch aus der Arbeit von BRAUN (1955) über die Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen ableiten läßt, irgendeinen Anschluß an einen Markstrahl. Demzufolge ist es nicht wahrscheinlich, daß die Lage der einzelnen Faser innerhalb des Holzkörpers als Ursache für die verschiedene morphologische Ausbildung der Holzfasern anzusehen ist. Auch für eine unterschiedliche Ernährung der Fasern während der Zeit ihrer Ausdifferenzierung, die

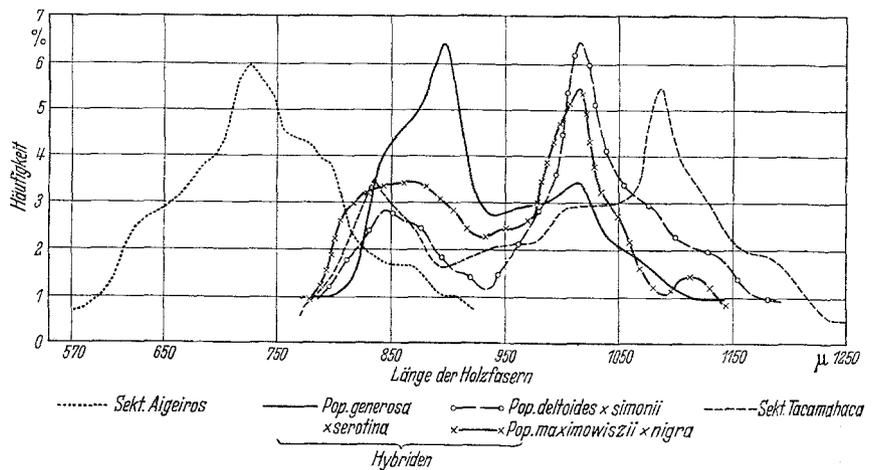


Abb. 4. Gegenüberstellung der Häufigkeitsverteilungen für die Holzfasernlängen der Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* mit denen der Hybriden zwischen beiden Sektionen in der F₁- und F₂-Generation.

nach WIELER (1889, 1892) eine anatomische Veränderung zur Folge haben könnte, scheint kein Grund vorhanden zu sein. Dagegen liegt die Vermutung nahe, daß die beiden Typen von Holzfasern einen verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Ursprung haben.

Holzfasern entstehen im Kambium aus Fusiform-Initialen (fusiform initials nach ESAU (1953) u. a.). Aus diesen können neue Markstrahlzellen gebildet werden, indem von der Fusiform-Initiale, terminal oder seitlich in beliebiger Höhe, durch eine inaequale Teilung eine Zelle abgegliedert wird, die sich zu einer Markstrahl-Initiale entwickelt, wie dies BANNAN (1950, 1951) und BARGHOORN (1940a) für die Koniferen und BARGHOORN (1940b; 1941a, b) auch für Dictyledonen beschreiben. Die innige Verbindung, die unsere kurzen, gedrungenen Fasern vom Typ 1 (Abb. 3a) mit einzelnen Markstrahlzellen aufweisen, läßt vermuten, daß diese Fasern aus solchen Initialen hervor-

gegangen sind, von denen gleichzeitig eine Markstrahl-Initiale gebildet wurde. Dafür spricht auch das oben beschriebene gehäufte Auftreten dieses Fasertyps an Markstrahlen, die nur aus wenigen Zellreihen bestehen und demzufolge wahrscheinlich sekundär sind.

Die Holzfaser vom Typ 2 (Abb. 3b) würden dann aus den gewöhnlichen, langgestreckten Fusiform-Initialen entstanden sein. Sie sind gezwungen, durch verstärktes bipolares Spitzenwachstum in das Gewebe hineinzuwachsen, um sekundär Anschluß an einen Markstrahl zu gewinnen. Die oft gezahnten oder gegabelten Enden dieser Fasern beweisen dieses intensive Spitzenwachstum, SCHOCH-BODMER und HUBER (1940), LIESE und AMMER (1958).

Als dritte Möglichkeit muß die Entwicklung solcher Holzfaser in Betracht gezogen werden, die aus einer Fusiform-Initiale entstanden sind, welche im Kambium unmittelbar an eine schon vorhandene Markstrahlinitiale angrenzt. Für diese Fasern liegt keine Veranlassung zu einer besonders engen Bindung an die angrenzende Markstrahlzelle vor wie für diejenigen vom Typ 1; andererseits brauchen sie aber auch nicht erst durch verstärktes sekundäres Spitzenwachstum den Anschluß an einen Markstrahl zu suchen wie der Typ 2. Als Derivate gewöhnlicher Fusiform-Initialen muß die morphologische Ausprägung dieser Fasern mehr nach der des Typs 2 tendieren, ohne daß sie sich jedoch eindeutig einer der beiden Gruppen zuordnen lassen werden. Auch in ihrer Längenausbildung werden sie dann eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen einnehmen. Das entspricht dem Verlauf der Verteilungskurve (vgl. Abb. 2), gleichzeitig ergibt sich die Notwendigkeit, die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Zellelemente im Holz eingehend zu untersuchen.

Die gefundenen Unterschiede in der Holzfaserlänge der verschiedenen Pappelsorten haben nur einen rein wissenschaftlichen Wert, sind — wie betont werden muß — nur bei genauester Lokalisation der Vergleichsstellen nachweisbar und beziehen sich auf Proben von normalen, ebenen Pappelstandorten. Für die technologische Verwendung des Pappelholzes spielen sie keine Rolle, da die Variabilität innerhalb einer Sproßachse nach Himmelsrichtung, Alter, Lage innerhalb des Jahrringes und Höhe am Stamm größer ist als die Differenz zwischen den Sorten.

b) Genetische Fragen

Der Verlauf der verschiedenen Verteilungskurven für die Holzfaserlängen der beiden Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* einerseits und der verschiedenen Hybriden zwischen beiden Sektionen andererseits gestattet einige Aussagen über die Vererbung der Holzfaserlänge bei der Gattung *Populus*.

Bei den gegebenen Untersuchungsbedingungen erlaubt der Längenunterschied der Holzfaser — besonders vom Typ 2 — eine Unterscheidung der beiden Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*. Der Kurvenverlauf sowie auch die durchschnittliche Holzfaserlänge der einfachen Hybriden zwischen beiden Sektionen (*Pop. maximowiszii* × *nigra* var. *platierensis* und *Pop. deltoides* × *simonii*), vgl. Abb. 4, läßt auf eine klare Dominanz der Sektion *Tacamahaca* gegenüber der Sektion *Aigeiros* für das Merkmal „Länge der Holzfaser“ schließen. Beide Hybriden weisen nicht nur die größere Länge auf, wie sie für die Sektion

Tacamahaca charakteristisch ist, sondern der Verlauf der einzelnen Verteilungskurven deckt sich in ihrer Zweigipfeligkeit auch nahezu mit derjenigen der Sektion *Tacamahaca*.

Die doppelt-heterozygote Sorte *Pop. generosa* × *serotina* gestattet noch einen weiteren Einblick in die Vererbung des Merkmals „Holzfaserlänge“. Dazu ist eine nähere Erläuterung ihrer Erbkonstitution erforderlich, die in Abb. 5 schematisch dargestellt ist. Die Ausgangsgeneration enthält in der *Pop. trichocarpa* nur einen Vertreter aus der Sektion *Tacamahaca*.

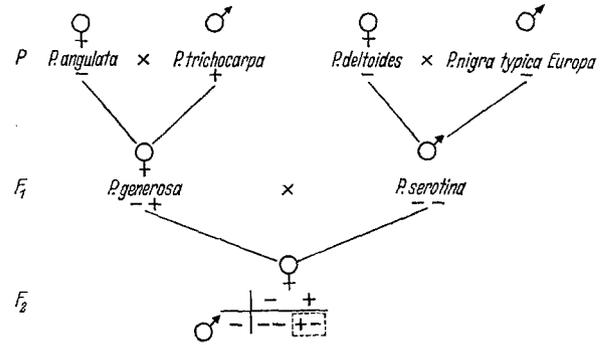


Abb. 5. Erbkonstitution des selektierten Klonen aus einer F_2 -Generation, schematisch dargestellt.

Pop. trichocarpa aus der Sektion *Tacamahaca*
Pop. angulata aus der Sektion *Aigeiros* (Amerika)
Pop. deltoides aus der Sektion *Aigeiros* (Amerika)
Pop. nigra aus der Sektion *Aigeiros* (Europa)
 Erklärung im Text.

Der Anteil dieses *Tacamahaca*-Genoms, der für die Eigenschaft „Holzfaserlänge“ verantwortlich ist, wurde mit „+“ bezeichnet; die entsprechenden Anteile von den europäischen und amerikanischen Arten der Sektion *Aigeiros* mit „-“. Nach Aufspaltung in der F_2 -Generation wäre bei Unterstellung einfacher Erbverhältnisse, wie wir sie für die EF-Tracheen nachweisen konnten (MEYER-UHLENRIED 1958a), die *Tacamahaca*-Komponente nur in 50% der Population zu erwarten. Die durchschnittliche Holzfaserlänge unseres Klonen, die mit $941,1 \mu$ (vgl. Tab. 5) nahe dem Bereich der Sektion *Tacamahaca* liegt, bestätigt die schon bei der Vererbung der EF-Tracheen gefundene Tatsache, daß dieser Klon aus dem Teil der Population selektiert sein muß, der die *Tacamahaca*-Komponente enthält. Ein Vergleich der durchschnittlichen Holzfaserlängen allein (vgl. Tab. 6) scheint die Annahme einer einfachen Vererbung auch für die Holzfaserlänge zu bestätigen, denn der Abstand zur Sektion *Aigeiros* ist so groß, daß der Klon eindeutig den Hybriden mit dem dominanten Erbgut der Sektion *Tacamahaca* zugeordnet werden muß. Zweifelhaft wird diese Annahme jedoch durch den Verlauf der Verteilungskurve des Klonen aus der F_2 -Generation, deren größerer Gipfel (vgl. Abb. 4) bei den kürzeren Fasern liegt und somit stark in der Richtung nach dem Gipfel der Sektion *Aigeiros* hin verschoben ist. Diese Tatsache weist darauf hin, daß für die Vererbung des Merkmals „mittlere Länge der Holzfaser“ bei der Gattung *Populus* kompliziertere Verhältnisse vorliegen müssen, als sie für das Merkmal „Durchmesser der EF-Tracheen“ gefunden wurden.

Die Tatsache, daß die einzelnen Arten der Gattung *Populus* als Angehörige verschiedener Sektionen aus verschiedenen Kontinenten im anatomischen Aufbau des Holzkörpers — von dem bisher der prozentuale Anteil der verschiedenen Zellelemente, der EF-

Tracheendurchmesser und die Holzfasernlänge geprüft wurden — nur quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden sind, läßt auf eine geringe Mutabilität der entsprechenden Gene in der Stammesgeschichte schließen.

Bei den von uns untersuchten Kreuzungen zwischen den Sektionen und von so weit voneinander getrennten Herkünften wäre das Auftreten von Heterosis-Effekten zu erwarten. Solche wurden jedoch bisher ausschließlich bei Hybriden innerhalb der Sektion *Leuce* in bezug auf morphologische Merkmale von v. WETTSTEIN (1938), PAULEY (1947), JOHNSON (1956) und anderen beschrieben.

Innerhalb der Sektion *Aigeiros* konnten durch Kreuzungen nach KOPECKY (1956) zwar einige praktisch wesentliche Eigenschaften verbessert werden, jedoch traten auch dabei keine Heterosis-Erscheinungen auf. Kreuzungen zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* sind daraufhin bisher nicht untersucht worden. Unsere Untersuchungen an den anatomischen Eigenschaften Durchmesser der EF-Tracheen und Holzfasernlänge zeigen jedoch, daß für beide Merkmale auch bei Hybriden zwischen den beiden Sektionen keine Heterosis zu erkennen ist.

Zusammenfassung

1. An zehn Exemplaren verschiedener Sorten und Hybriden der Gattung *Populus* wurden Messungen über die Länge der Holzfasern durchgeführt.

2. Die von LIESE u. AMMER (1958) an *Pop. robusta* beschriebenen Gesetzmäßigkeiten über die Veränderung der Holzfasernlänge innerhalb einer Sproßachse wurde bei allen untersuchten Sorten bestätigt.

3. Im Holz der Pappel kommen zwei verschiedene Typen von Holzfasern vor, die sich morphologisch und — bei der Sektion *Tacamahaca* — auch in der Länge unterscheiden. Als Ursache für die verschiedene Ausbildung der Fasern wird eine unterschiedliche Entwicklungsgeschichte vermutet.

4. Die Länge der Holzfasern ist auf normalen Standorten und bei Beachtung genauer Lokalisation der Vergleichsstellen für jede Sorte unabhängig vom Standort konstant und erscheint somit überwiegend genetisch gesteuert.

5. Die Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* unterscheiden sich in der Länge ihrer Holzfasern. Innerhalb der Sektionen ist — soweit unsere Untersuchungen reichen — für die einzelnen Sorten kein solcher Unterschied festzustellen.

6. Die Sektion *Tacamahaca* erwies sich gegenüber der Sektion *Aigeiros* für das Merkmal „Länge der Holzfasern“ als dominant.

7. Theoretisch konnte abgeleitet werden, daß für das Merkmal „Länge der Holzfasern“ vermutlich keine einfache Vererbung vorliegt, sondern ein komplizierterer Erbgang wahrscheinlich ist.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

1. BANNAN, M. W.: The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*. Amer. Jour. Bot. 37, 511—519 (1950). — 2. BANNAN, M. W.: The reduction of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis* and *Thuja*. Canad. Jour. Bot. 29, 57—67 (1951). — 3. BARGHOORN, E. S.: Origin and development of the uniseriate ray in the ciniferae. Torrey Bot. Club Bul. 67, 303—328 (1940). — 4. BARGHOORN, E. S.: The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. Amer. Jour. Bot. 27, 918—928 (1940). — 5. BARGHOORN, E. S.: II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. Amer. Jour. Bot. 28, 273—282 (1941). — 6. BARGHOORN, E. S.: III. The elimination of rays. Torrey Bot. Club Bul. 68, 317—325 (1941). — 7. BRAUN, H. J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen. Botanische Studien 55, 73—131 (1954). — 8. ESAU, K.: Plant Anatomy. New York a. London 1953. — 9. JOHNSON, H.: Heterosiserscheinung bei Hybriden zwischen Breitengrassorten von *Pop. tremula*. Zeitschr. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 5, 156 (1956). — 10. KOPECKY, F.: Feketenyárnemesítésünk Kérdése. Erdészeti Kutatások I, 17—32 (1956). — 11. LIESE, W. u. AMMER, U.: Untersuchungen über die Länge der Holzfasern bei der Pappel. Holzforschung 11, 169—174 (1958). — 12. MEYER-UHLENRIED, K. H.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Holzes verschiedener Pappeln. Dissertation, Freiburg 1957. — 13. MEYER-UHLENRIED, K. H.: a) Untersuchungen über die Vererbung eines anatomischen Merkmals bei Kreuzungen von Pappeln verschiedener Sektionen. Der Züchter 28, 5 (1958). — 14. MEYER-UHLENRIED, K. H.: b) Holzanatomische Untersuchungen an der Pappel. Holzforschung 11, 150—157 (1958). — 15. MEYER-UHLENRIED, K. H.: im Druck: Eine Methode zur Präparation von Holzfasern zu Meßzwecken. — 16. PAULEY, S. S.: Early selection for heterosis in poplar hybrids. Genetics 32, 100 (1947). — 17. SCHOCH-BODMER, H. und B. HUBER: Spitzenwachstum und Gabelbildung bei sekundären Fasern. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 100, 551 (1949). — 18. v. WETTSTEIN, W.: Transgression und Heterosis bei *Populus*-Kreuzungen. Forstwissenschaftl. Centralblatt 60, 555. (1938). — 19. WIELER: Über Anlage und Ausbildung von Librifasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Ztg. 517 (1889). — 20. WIELER: Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharandter Forstl. Jahrb. XLII (1892).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung Kleinwanzleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin und dem Institut für Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

Mutationsversuche an Kulturpflanzen

X. Über Pleiotropie und eine zweifache Mutante bei Wintergerste

Von GERHARD BANDLOW

Mit 1 Abbildung

Spontane wie experimentell erzeugte Mutanten sind in den meisten Fällen gegenüber der Ausgangsform nicht nur in einem, sondern in mehreren Merkmalen abgeändert, die bei einem Mutationsschritt pleiotrop oder durch mehrere gleichzeitige Mutationen entstanden sein können. Die Kreuzungsanalyse ent-

scheidet im allgemeinen über den jeweiligen Zustand. Doch können in seltenen Fällen Doppelmutanten mit absoluter Koppelung zweier mutierter Gene vorliegen, so daß zwischen Pleiotropie und Koppelung nicht unterschieden werden kann. Bei umfangreichem Mutantenmaterial gestattet die große Anzahl vorliegender