

her bekannten und auch von keiner der nach dem bisher verwendeten internationalen Schema denkbaren Rassen der *Phytophthora infestans* befallen werden können.

Literatur

1. BLACK, W., C. MASTENBROEK, W. R. MILLS and L. C. PETERSON: A proposal for an international nomenclature

of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. *Euphytica* 2, 173—179 (1953). — 2. GRAHAM, K. M., I. S. NIEDERHAUSER und SEBASTIAN ROMERO: Observations on races of *Phytophthora infestans* in Mexico during 1956 to 1957. *Amer. Potato J.* 36, 196—203 (1959). — 3. SCHICK, R., E. SCHICK und M. HAUSSDÖRFER: Ein Beitrag zur physiologischen Spezialisierung von *Phytophthora infestans*. *Phytopath. Z.* 31, 225—236 (1958).

Aus dem Institut für Biologie der Kernforschungsanlage Jülich des Landes Nordrhein-Westfalen

Fertilität und Sexualität

Eine Untersuchung über die Ursachen verminderter Samenproduktion bei Polyploiden*

Von F. SCHWANITZ

Mit 3 Abbildungen

Seit mit Hilfe des Colchizins bei den verschiedensten Arten polyploide Pflanzen in beliebiger Menge hergestellt werden können, sind die Folgen der Verdoppelung oder Vervielfachung des Genoms für das Verhalten der Pflanze in zahlreichen Fällen analysiert worden. Zu den auffälligsten und für den Züchter unangenehmsten Veränderungen, die durch die künstlich induzierte Genomvermehrung hervorgerufen werden, gehört die in der Regel mehr oder minder starke Herabsetzung der Samenproduktion bei den neuen Polyploiden, die gewöhnlich als Verminderung der Fertilität bezeichnet wird. Diese verminderte Samenproduktion wird in der Regel ausschließlich oder doch vorwiegend auf die Zunahme der Pollensterilität und das Absterben von Zygoten und Embryonen zurückgeführt, die durch Störungen der Meiosis hervorgerufen werden. Dazu kommt noch die auf den gleichen Ursachen beruhende Entstehung aneuploider, weitgehend steriler Pflanzen.

Nicht oder zu wenig berücksichtigt wird hierbei in der Regel die Tatsache, daß es sich bei diesen durch Störungen in der Meiosis verursachten Veränderungen nur um einen Teil der Vorgänge handelt, die an der Verschlechterung der Samenproduktion beteiligt sind, daß es daneben aber auch noch einen anderen, gleichfalls durch die Polyploidie hervorgerufenen Vorgang gibt, der zumindest in gleichem Maße zu der Verringerung der Samenproduktion bei neuen Polyploiden beiträgt, nämlich die Herabsetzung der Sexualität der Pflanzen.

Wenn künstlich hergestellte Polyploide später zum Blühen kommen als ihre diploiden Ausgangsformen, wenn bei ihnen weniger Blütenprosse und Blüten gebildet werden als bei diesen, wenn bereits angelegte Knospen vor dem Aufblühen abfallen oder ein größerer Prozentsatz der Blüten oder der Blütenstände vergrünt, wenn die Zahl der Antheren abnimmt, die Zahl der Samenanlagen je Fruchtknoten und die Zahl der Pollenkörner je Anthere reduziert wird, dann können diese Erscheinungen ganz zweifellos nicht durch Störungen während der Meiosis hervorgerufen sein, es muß sich hier vielmehr um ein völlig anderes Phänomen handeln, das in der Regel freilich in der gleichen Richtung wirksam ist wie die Störungen in der Meiosis, in Richtung nämlich auf eine Verminderung der Samenproduktion, das aber

seiner Ursache und Wirkungsweise nach etwas völlig anderes ist (SCHWANITZ 1949, 1952a, 1953, F. u. H. SCHWANITZ 1950).

Wenn die erwünschte Verschlechterung der Samenproduktion bei Polyploiden auf zwei gänzlich verschiedenen, wenn auch auf die gleiche Veränderung — die Genomvermehrung — zurückgehenden Ursachen beruht, dann ist es vom theoretischen wie vom praktisch züchterischen Gesichtspunkt aus wichtig, die beiden Gruppen von Faktoren streng auseinanderzuhalten, die durch sie hervorgerufenen Veränderungen für sich zu betrachten und ihre Wirkung auf die Endresultate, die komplexe Eigenschaft „Samenertrag“, gesondert zu analysieren. Nur so wird es möglich sein, die Anteile beider Gruppen an der Verminderung der Samenproduktion zu erkennen und Methoden zu entwickeln, um möglichst rasch wieder zu einer Steigerung der Samenernte zu kommen.

Unter diesen Umständen scheint es angebracht, an einem besonders eindrucksvollen Beispiel die Verschiedenartigkeit und die gegenseitige Unabhängigkeit von Sexualität und Pollenfertilität aufzuzeigen. Es handelt sich hierbei um diploide, tetraploide und oktaploide Formen von *Bryophyllum crenatum* Bak., *B. daigremontianum* Hamed et Perrier, von den F_1 - und von bestimmten F_2 -Bastarden dieser beiden Arten.

Betrachten wir zunächst die autopolyploide Reihe *Bryophyllum daigremontianum* $2n$, $4n$, $8n$. Hier sinkt mit steigender Valenz die Pollenfertilität, gemessen an der Anzahl im mikroskopischen Bild normal erscheinender Pollenkörner. Sie betrug beim n -Pollen 98%, beim $2n$ -Pollen 87% und beim $4n$ -Pollen 59% (Abb. 1). Nehmen wir die Gesamtzahl der je Pflanze gebildeten Blütenanlagen, so finden sich im Durchschnitt bei den $2n$ -Pflanzen 157, bei den $4n$ -Pflanzen 89 und bei den $8n$ -Pflanzen 87 Anlagen. Davon kommen bei den Diploiden je 151, bei den Tetraploiden 65 und bei den Oktaploiden 33 Anlagen zur völligen Entwicklung und zum Aufblühen (SCHWANITZ 1952, Abb. 2). Pollenfertilität und Sexualität ändern sich in diesem Falle, wie es bei Autopolyploiden wohl die Regel ist, gleichsinnig, beide nehmen mit steigender Valenz ab.

Anders sehen die Dinge aus, wenn wir die Bastarde zwischen *Bryophyllum crenatum* und *B. daigremontianum* betrachten. Hinsichtlich der Blütenzahl können wir bei der F_1 freilich das gleiche Verhalten

* Frau Prof. Dr. ELISABETH SCHIEMANN zum 80. Geburtstag gewidmet.

feststellen wie bei *B. daigremontianum*. Die Blütenzahl sinkt auch hier von den Diploiden zu den Tetraploiden und von diesen zu den Oktoploiden ab. Die Zahl der Blüten ist bei den Allotetraploiden und den Allooktoploiden allerdings infolge der Heterosis, welche die F_1 -Bastarde auch hinsichtlich der Blütenzahl zeigen, stets größer als bei den entsprechenden

der Regel zu einer Steigerung der Pollenfertilität führt, die im Einzelfalle sehr verschieden groß sein und u. U. sogar negative Werte erlangen kann. Im ganzen gewinnt man aus der Zusammenstellung den Eindruck, daß die durch die Verdoppelung des Chromosomensatzes hervorgerufene Steigerung der Pollenfertilität um so größer ist, je niedriger der Prozent-

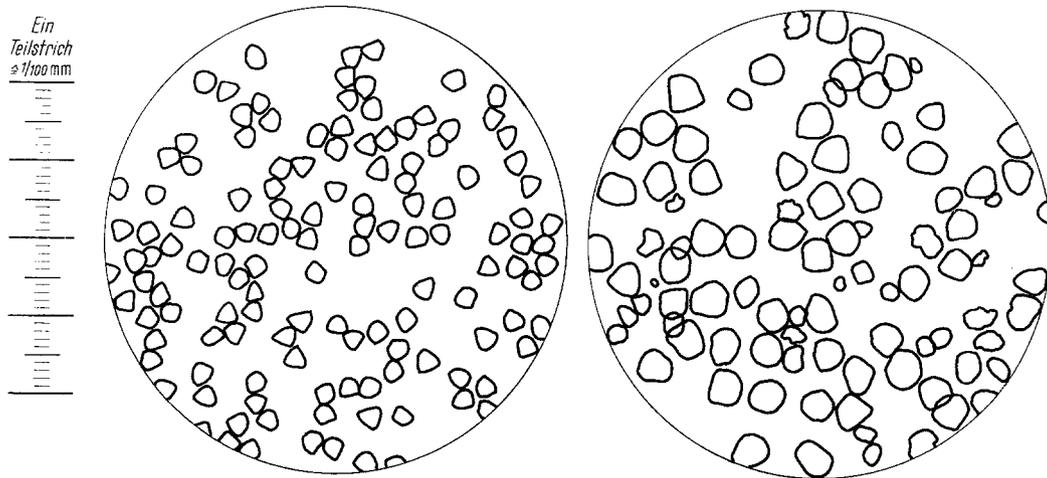


Abb. 1. Mikroskopisches Bild von haploidem (links) und tetraploidem Pollen von *Bryophyllum daigremontianum* (feuchter Pollen).

Valenzstufen von *B. daigremontianum*. Ein völlig anderes Verhalten zeigt sich hier jedoch im Pollenbild. Die diploiden F_1 -Pflanzen sind hochgradig steril, nur 27% der Pollenkörner waren äußerlich normal. Bei den Allotetraploiden, bei denen wie erwähnt die Blütenzahl gegenüber den Diploiden be-

satz an normalem Pollen bei den entsprechenden diploiden Ausgangsformen ist, jedoch läßt die geringe Zahl der untersuchten Klone keine sichere Entscheidung hierüber zu.

Vergleicht man nun die Pollenfertilität der diploiden Pflanzen mit deren Blühfreudigkeit, die wir als



Abb. 2. Blütenstand einer diploiden (links) und einer oktoploiden Pflanze von *Bryophyllum daigremontianum*.

trächtlich verringert war, stieg die Pollenfertilität erheblich an, sie betrug hier 57%. Die Allooktoploiden hatten eine Pollenfertilität von 39%, diese lag hier also noch beträchtlich über derjenigen der diploiden F_1 -Pflanzen (Abb. 3).

Von den durch Kreuzung der F_1 -Pflanzen miteinander oder durch Selbstung erhaltenen F_2 -Klonen war eine Reihe von Formen sehr unterschiedlichen Aussehens und sehr verschiedener Wüchsigkeit mit Colchizin behandelt worden. Auf diese Weise waren von einer Reihe von F_2 -Pflanzen diploide und tetraploide Klone vorhanden. Bei diesen wurde in beiden Valenzstufen der Prozentsatz normalen und mißbildeten Pollens bestimmt und — leider nur bei den diploiden Klonen — anhand der Blühfreudigkeit der Grad der Sexualität bonitiert. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 wiedergegeben. Aus ihnen wird ersichtlich, daß auch in der F_2 die Verdoppelung des Genoms in

Maßstab für die Sexualität genommen haben, so wird deutlich, daß offenbar kein Zusammenhang zwischen Pollenfertilität und Sexualität besteht. So hat die Nr. 1 (Klon 137 C) eine hohe Pollenfertilität (63%), ihre Sexualität ist dagegen als „sehr gering“ bonitiert worden. Bei Nr. 16 dagegen (Klon 156 O) ist die Pollenfertilität sehr schwach (30%), die Sexualität dagegen „sehr stark“. Andererseits finden sich auch

recht fertile Klone mit starker Sexualität (Nr. 3, Klon 129 A) und solche mit gleichzeitig niedriger Fertilität und Sexualität (Nr. 12, Klon 25a) sowie alle erdenklichen Zwischenformen. Man kann daher wohl mit recht großer Sicherheit sagen, daß jedenfalls bei dem vorliegenden Material eine Beziehung zwischen Sexualität und Pollenfertilität nicht vorhanden ist.

In einigen Fällen konnte bei diploiden und tetraploiden F_2 -Klonen vergleichend die Zahl der normal entwickelten Blüten, der vor dem Aufblühen abgeworfenen Knospen und die der verkümmerten Blütenanlagen bestimmt werden (Tab. 2). Die Pflanzen waren in wesentlich kleineren Töpfen kultiviert worden als die Eltern und die F_1 -Pflanzen, die Blütenzahlen sind daher nicht mit den oben für *Bryophyllum daigremontianum* angegebenen Werten vergleichbar.

Aus der Tabelle, in der drei auch in Tab. 1 enthaltene Klone zu finden sind, ist wiederum die starke Verminderung der Sexualität infolge der Verdoppelung der Chromosomenzahl zu ersehen. Sie äußert sich sowohl im Absinken der Zahl der insgesamt gebildeten Blütenanlagen als auch in der starken Zunahme des Anteils der verkümmerten oder vor dem Aufblühen abgefallenen Knospen. Betrachtet man

die Werte für die in beiden Tabellen aufgeführten Pflanzen 129A (Nr. 3 in Tab. 1), 138G (Nr. 8 in Tab. 1) und 135Y (Nr. 14 in Tab. 1), so wird ersichtlich, daß auch hier in allen Fällen die Polyploidie zu einer Steigerung der Pollenfertilität, gleichzeitig aber auch zur Herabsetzung der Sexualität geführt hat.

Es wurde bereits oben eine Reihe von durch die Polyploidie hervorgerufenen Veränderungen ange-

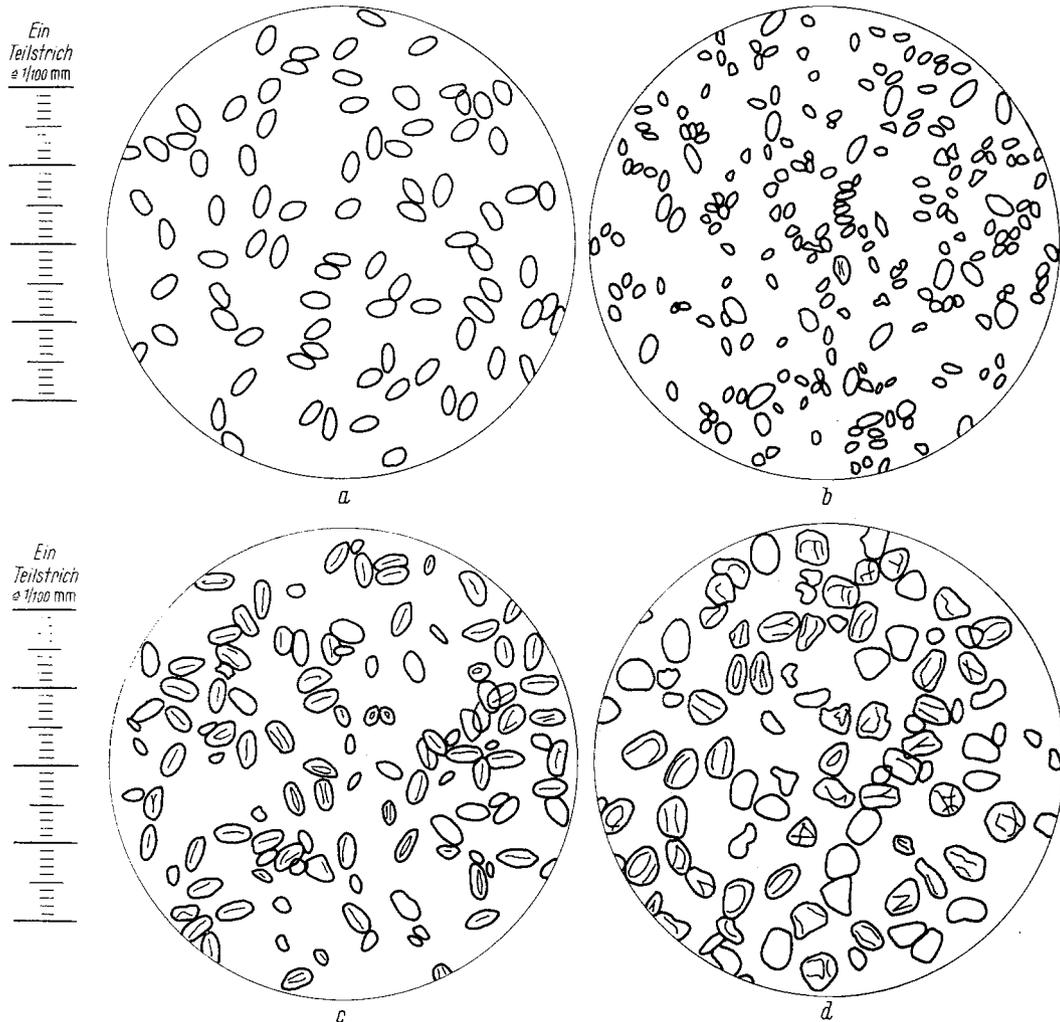


Abb. 3. Mikroskopisches Bild des (trockenen) Pollens einer diploiden Pflanze von *Bryophyllum daigremontianum* (a), einer diploiden (b), einer tetraploiden (c) und einer oktoploiden F₁-Pflanze der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* × *daigremontianum*.

Tabelle 1. *Pollensterilität und Sexualität bei diploiden und tetraploiden F₂-Klonen der Kreuzung Bryophyllum crenatum × daigremontianum.*

Lauf. Nr.	Bezeichn. d. Klons	Valenzstufe des Pollens				Veränderung der Fertilität beim 2n-Pollen in % (n = 100)			
		n		normal (%)	Sexualität Blühfreudigkeit	2n		normal (%)	
normal	abotiert	normal	abotiert						
1	137 C	428	247	63	sehr gering	508	304	62	98
2	137 F	1606	1044	61	sehr stark	1125	863	57	94
3	129 A	1297	1295	50	sehr stark	1955	1008	66	132
4	165 A	2782	2907	49	normal	1229	700	64	129
5	135 C	430	467	48	normal	1281	715	64	134
6	135 T	1219	1494	47	gering	175	125	58	125
7	135 AB	1426	1719	45	normal	1058	532	66	147
8	138 G	864	1041	45	gering	606	305	67	147
9	138 F	57	85	40	—	250	129	66	165
10	150 N	1281	1984	39	ganz schwach	1811	1110	62	158
11	135 AA	627	981	39	stark	841	644	57	146
12	25 a	1257	2302	35	gering	645	51	92	261
13	130 D	2711	4985	35	stark	521	750	41	116
14	135 Y	401	760	35	sehr stark	350	433	45	129
15	138 E	434	832	34	sehr stark	441	160	73	214
16	156 O	1313	3122	30	sehr stark	894	898	51	172

Tabelle 2. Veränderung der Blütenzahl und der Blütenentwicklung bei 5 F_2 -Klonen der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum* durch Polyploidie. (Durchschnittliche Blütenzahl.)

2n-Pflanzen							4n-Pflanzen				
Bez. d. Klons	Nr. in Tab. 1	Zahl der Pflanzen	Ges. Zahl d. Blütenanlagen je Pflanze	Entwickelte Blüten	Verkümmer- te Blüten	Abgefallene Blüten	Zahl der Pflanzen	Ges. Zahl d. Blüten- anlagen	Entw. Blüten	Verküm- merte Blüten	abgefallene Blüten
129 A	3	10	94	79	8	7	10	31	11	12	8
138 G	8	8	19	5	10	3	2	12	3	2	7
135 Y	14	8	64	28	27	9	10	46	17	15	14
138 C	—	10	80	51	17	12	6	48	19	22	7
24 a	—	10	54	16	6	30	8	72	8	2	62

führt, die wie die Verminderung der Blütenzahl, der Zahl der Antheren, Pollenkörner und Samenanlagen usw. mit Störungen der Meiosis überhaupt nichts zu tun haben und infolgedessen mit den eigentlichen Fertilitätsstörungen in keinem Kausalzusammenhang stehen können. Diese Beispiele ließen sich zwanglos vermehren. So zeigen etwa triploide Kulturbananen eine hohe Sexualität, die Zahl der von ihnen gebildeten Blüten ist hoch, ihre Fertilität ist jedoch sehr gering, ihr Pollen völlig oder fast völlig inert und ihre parthenocarpen Früchte sind samenlos. Das gleiche gilt für haploide Pflanzen. Diese übertreffen die Diploiden u. U. in der Blütenproduktion, ihre Sterilität ist dagegen vollkommen. An dieser Stelle müssen auch künstlich hergestellte Autopolyploide von *Malva silvestris* und von *Eschscholtzia californica* erwähnt werden. Bei beiden Arten zeigten die Tetraploiden eine deutliche Abnahme der Pollenfertilität von 93% auf 84% und von 91% auf 78% (F. u. H. SCHWANITZ 1950), die Blütenproduktion, d. h. die Sexualität der Tetraploiden, war jedoch bei beiden Arten erhöht (SCHWANITZ 1952 b).

Umgekehrt können wir dagegen bei diploiden Gigaspflanzen feststellen, daß hier keine Störungen in der Meiosis auftraten und daß demgemäß die Pollenfertilität völlig normal ist, daß aber die Sexualität ganz beträchtlich verringert sein kann (SCHWANITZ 1954).

Alles dies zeigt, daß es sich bei der Fertilität, vor allem bei der Pollenfertilität und bei der Sexualität um zwei völlig verschiedene Dinge handelt. Beide werden durch die Polyploidie beeinflusst und verändert, und bei Autopolyploiden gehen diese Veränderungen auch in der gleichen Richtung. So könnte bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck erweckt werden, als handle es sich hier um die gleiche Erscheinung. In Wirklichkeit aber haben wir es mit zwei gänzlich verschiedenartigen Dingen zu tun. Die Pollensterilität wird durch die Störungen verursacht, die bei der Meiosis vor allem autopolyploider Pflanzen aufzutreten pflegen, bei der Verschlechterung der Sexualität handelt es sich sicherlich um physiologische Störungen, die zweifellos zu einem großen Teil auf die Vergrößerung des Zellvolumens zurückzuführen sind (SCHWANITZ 1949, 1952a und b, 1953, F. und H. SCHWANITZ 1950). Beide Erscheinungen können durch die Polyploidie verursacht werden, und beide können zu einer Verminderung der Samenproduktion führen bzw. beitragen.

Die Erkenntnis, daß es sich bei Sexualität und Fertilität um zwei verschiedene Phänomene handelt, ist, wie schon gesagt, nicht nur theoretisch für die Analyse und das Verständnis der durch die Polyploidie an der Pflanze hervorgerufenen Veränderungen wichtig, sie kann vor allem für die Beseitigung

der durch die Polyploidie verursachten Verminderung des Samenertrages durch die Züchtung auch praktisch von Bedeutung sein. Wenn dieser zwei verschiedene Erscheinungen zugrunde liegen, dann müssen beide bei der Züchtungsarbeit berücksichtigt werden, wenn man zu polyploiden Kulturpflanzen kommen will, die auch im Samenertrag befriedigende Leistungen erbringen. Es dürfte jedenfalls nicht angebracht sein, bei Polyploiden mit vermindertem Samenertrag lediglich nach Formen mit gesteigerter Pollenfertilität zu suchen.

Zusammenfassung

Bei autopolyploiden Formen von *Bryophyllum daigremontianum* nimmt mit steigender Valenz die Blütenzahl je Pflanze und der Prozentsatz an fertilem Pollen ab.

Bei den weitgehend sterilen F_1 -Pflanzen der Kreuzung *Bryophyllum crenatum* \times *daigremontianum* fällt die Blütenzahl mit steigender Valenz. Die Pollenfertilität nimmt von n- zum 2n-Pollen erheblich zu, vom 2n- zum 4n-Pollen wieder ab, ohne den Sterilitätsgrad des n-Pollens zu erreichen.

Bei verschiedenen diploiden F_2 -Klonen der gleichen Kreuzung besteht offenbar keine Beziehung zwischen Blütenzahl und Pollenfertilität. Mit Verdoppelung der Chromosomenzahl steigt auch bei diesen Pflanzen die Pollenfertilität in der Regel an. Die Zunahme der Fertilität ist bei den einzelnen Klonen sehr verschieden, sie scheint im allgemeinen um so größer zu sein, je geringer die Fertilität der diploiden Pflanzen ist.

Aus den Befunden und aus einer Reihe bereits früher bekannter Tatsachen wird geschlossen, daß es sich bei der Pollensterilität und bei der sich in der Blütenzahl je Pflanze manifestierenden Sexualität um voneinander unabhängige Eigenschaften handelt.

Die Bedeutung dieser Tatsache für die Polyploidiezüchtung wird erörtert.

Literatur

- SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. V. Zur Sexualität polyploider Pflanzen. Der Züchter 19, 344—359 (1949). — 2. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XIII. Zellgröße und Blütenfüllung. Der Züchter 22, 244—359 (1952a). — 3. SCHWANITZ, F.: Untersuchung an polyploiden Pflanzen. XIV. Steigerung der Blütenproduktion durch Polyploidie bei *Malva sylvestris* L. ssp. *mauritanica* Thell. und bei *Eschscholtzia californica* Cham. Der Züchter 22, 338—342 (1952b). — 4. SCHWANITZ, F.: Die Zellgröße als Grundelement in Phylogenese und Ontogenese. Der Züchter 23, 17—44 (1953). — 5. SCHWANITZ, F.: Einige Beobachtungen zur Blütenbiologie und zur Sexualität diploider und polyploider Gigaspflanzen. Die Gartenbauwissenschaft 1 (19), 73—90 (1954). 6. SCHWANITZ, F. und H.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. X. Weitere Beiträge zur Sexualität polyploider Pflanzen. Der Züchter 20, 336—346 (1950).