

Über Spaltungserscheinungen und photoperiodische Einflüsse bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* Duby

Von J. GREHN

(Eingegangen am 15. 1. 1952)

Die Pappelzüchtung befaßt sich aus Gründen der wirtschaftlichen Zielsetzung mit zwei Hauptproblemen: In Analogie zur natürlich eingetretenen Bastardierung mit den aus Nordamerika eingeführten *Populus*-Arten, die im Lauf von etwa zwei Jahrhunderten eine weitgehende Verdrängung der einheimischen Schwarzpappel (*P. nigra*) durch Bastarde der Sektion *Aigairos* zur Folge hatte, wird versucht, den Heterosiseffekt durch Kombination geeigneter Ausgangsformen zu erhöhen und aus dem gewonnenen Kreuzungsmaterial wirtschaftlich wertvolle Typen auszulesen. Dabei kommt innerhalb der Sektion *Aigairos* die Möglichkeit der leichten vegetativen Vermehrung der dauernden Erhaltung **neuer**, erblich fixierter Formen in hohem Maße zugute. Demgegenüber stehen die Arten und Varietäten der Sektion *Leuce*, die eine vegetative Vermehrung nicht ohne weiteres zulassen*), so daß Bastarde, auch wenn sie auf natürlichem Wege entstanden sind und immer wieder entstehen, in sehr viel geringerem Maße Aussicht auf ein **rasch** ansteigendes **Übergewicht** über die ursprünglich vorhandenen Arten und auf deren schließliche Verdrängung besitzen. Wenn in dieser Sektion durch künstliche Kreuzung ein wirtschaftlich wertvoller Erfolg erzielt werden soll, so muß zunächst auf die Möglichkeit leichter Erhaltung aufgetretener Plustypen durch vegetative **Vermehrung** weitgehend **verzichtet** werden. An ihre Stelle muß die generative Erhaltung, also die Anzucht aus Samen, treten.

In allen ihren Formen, Arten und Bastarden ist die Pappel mit seltenen Ausnahmen (PETO 1938, RUNQUIST 1951, SEITZ 1952) diözisch. Mit der Verteilung der Geschlechter auf männliche und weibliche Bäume ist obligate Fremdbestäubung verbunden. Bei der Anzucht aus Samen muß also von vornherein mit starker **Heterozygotie** gerechnet werden, die zur Folge hat, daß bei der Kreuzung **zweier** beliebiger Ausgangseltern (**P-Generation**) in der ersten Nachkommenschaftsgeneration (F₁) bereits eine Aufspaltung eintritt, die eine Gleichförmigkeit der Bastarde ausschließt. Lediglich in bezug auf einzelne Genpaare kann **Homozygotie** in einem oder auch in **beiden** Eltern vorliegen, so daß sich in solchen Fällen durch **Rückschluß** aus der **Nachkommenschaftsprüfung** über die vermutliche Erbstruktur der Eltern Aussagen machen lassen. Diese Erkenntnis ist von Bedeutung, wenn man die Anzucht von wirtschaftlich brauchbarem **Pflanzmaterial** aus Samen beabsichtigt, wie es insbesondere

für den waldmäßigen Anbau der Aspe und Graupappel wegen ihrer geringeren Ansprüche an Boden und Klima erforderlich sein wird. Um die Möglichkeiten der Kreuzung innerhalb der Sektion *Leuce* wirtschaftlich zu nutzen, **wird** es demnach erforderlich sein, nur solche Zuchtbäume zur Gewinnung von Saatgut heranzuziehen, die in genügend großem Umfang eine gewisse Gleichmäßigkeit der **Nachkommenschaft** aufweisen. Für brauchbare Züchtungen innerhalb der Sektion *Leuce* sind demnach auf Grund der geringeren vegetativen Vermehrbarkeit im Gegensatz zu den vegetativ leicht vermehrbaren Gruppen vor allem zwei Forderungen zu erfüllen: erstens Steigerung der Leistung gegenüber den Ausgangsformen und zweitens die Erreichung einer ausreichenden Gleichmäßigkeit der Nachkommenschaft.

Im Rahmen der seit einigen Jahren am hiesigen Institut durchgeführten Kreuzungen innerhalb der Gattung *Populus* soll nachfolgend über einige Versuche aus dem Jahr 1950 berichtet werden, die sich bei Kreuzungen in der Sektion *Leuce* mit der Klärung der vorgenannten Voraussetzungen befassen. In Parallele wird dazu die Einkreuzung von *P. nigra* in die Sektion *Leuce* gestellt. Die Versuche beziehen sich auf folgende **Kreuzungskombinationen**: *P. canescens* SMITH X *P. tremula* L. (Kreuzungs-Nr. 7a/50 und 9/50), *P. canescens* SMITH X *P. nigra* L. (Kreuzungs-Nr. 16/50) und *P. tremula* X *P. tremula* (Kreuzungs-Nr. 1/50). Zusammen mit weiteren Kreuzungen stellen die vorgenannten Kombinationen den Versuch dar, den Erfahrungsbereich über die erbliche Wirksamkeit ausgewählter Einzelbäume zu erweitern, wie er ursprünglich von WETTSTEIN (1933, 1942) aufgestellt und durch weitere Arbeiten insbesondere von HEIMBURGER (1936), PERO (1938), JOHNSON (1940, 1942), ANDERSSON und STRAND (1951) u. a. ergänzt worden ist. Sie sollen dazu dienen, durch Prüfung einer in künstlicher Kreuzung entstandenen Nachkommenschaft die Eignung von Mutterbäumen und **Pollenspendern** für die Anzucht leistungsfähigerer Typen zu untersuchen, um schließlich durch Selektion der besten Erbträger eine in großem Maßstab durchzuführende Aufzucht von Pappelsämlingen mit erhöhter Leistungsaussicht auch für den waldmäßigen Anbau zu ermöglichen.

Material und Methodik

Für die in den Kreuzungen verwendeten Elternbäume wird folgende Beschreibung gegeben:

P. canescens (Mutterbaum [10]/50), Forstamt Dornberg/Groß-Gerau, Rev.-Forsterei Knoblochsau, Abt. 32. Geschlecht: ♀, Alter ca. 20 J. Wie alle bisher aufgefundenen ♀ Graupappeln von mäßiger Stammform, infolge frühzeitiger Verzweigung niedrig, stark beastet. Durch erhöhten Standort auf Hochwasserdamm freistehend.

P. canescens (Mutterbaum [14]/50), Forstamt Germersheim, Rev.-Forsterei Hördt, Abt. Hirschblöße. Geschlecht: ♀, Alter ca. 25 J. Nach Stammform unter Durchschnitt gegenüber den meist ♂ Graupappeln des Reviers. Gefällt.

P. tremula (Schwedische Reg.-Nr. 165:27), Rosfors/Nordschweden (63° 42' n. Br.). Geschlecht: ♂, Alter 70 J. Höhe 8,5 m, BHD 16 cm.

*) Vegetative Vermehrungsfähigkeit ist in eingeschränktem Umfang auch innerhalb der Sektion *Leuce* gegeben. Sie beruht vor allem auf einem hohen Regenerationsvermögen der Wurzel, die nach Verletzung u. a. äußeren Einflüssen leicht die sog. Wurzelbrut bildet. Auch die oberirdischen Organe zeigen in gewissem Ausmaß Regenerationsfähigkeit, deren Nutzung zur Anzucht von Jungpflanzen immer wieder versucht wird. Doch schließt die Unsicherheit des Erfolges vorläufig ein wirtschaftlich ins Gewicht fallendes Ausmaß dieser Vermehrungsmöglichkeit aus. Über die Möglichkeiten der vegetativen Vermehrung vgl. insbes. die Zusammenfassung bei HESMER und Mitarb. (1951).

P. tremula (Schwedischer Plusbaum 441:2), Junsele/Nord-schweden (63° 42' n. Br.). Geschlecht: ♂, Alter 70 J. Höhe 19 m, BHD 41 cm.

P. tremula (Mutterbaum [30]/50) Arboretum Tannenhöft Nr. 725. Geschlecht: ♂, Alter ca. 20 J. Höhe 12 m, BHD 21 cm.

P. nigra. Forstamt Gernersheim (Reg.-Nr. W 1), Revierförsterei Leimersheim. Geschlecht: ♂, Alter 75 J. Höhe 35 m, BHD 90 cm. Schmalkronig, sehr gute Form.

Die Kreuzungen wurden an abgeschnittenen und in Wasserkultur gehaltenen Zweigen im wesentlichen nach der von WETTSTEIN (1933) angegebenen Methode im Gewächshaus von Ende Februar bis Anfang März 1950 durchgeführt. Die Samenreife trat vom 16. 3. bis 1. 4. ein. Die Aussaat erfolgte jeweils am gleichen oder nächstfolgenden Tag auf Filtrierpapier bzw. sterilem Sand, anschließend wurde in Saatschalen pikiert und nach einem weiteren Pikieren am 22. 5. in das Freiland auf gärtnerisch vorbereiteten Boden im 15×20-cm-Verband ausgepflanzt. Bei der Samenernte wurde besonderer Wert darauf gelegt, alle entstandenen Samen vollständig zu erfassen. Deshalb wurde bei den verhältnismäßig geringen angefallenen Samenmengen jeder Samen mit der Pinzette aus der Samenwolle befreit und ohne Rücksicht auf gute oder schlechte Ausbildung zur Keimung ausgelegt. Auch beim Pikieren wurde versucht, jeden Keimling so lange in Kultur zu halten, als es irgend möglich war.

Die nachfolgend behandelten Kreuzungen sind das Ergebnis folgender Elternkombinationen:

7a/50: *P. canescens* (Knoblochsäue) × *tremula* (Tannenhöft)

9/50: *P. canescens* (Hirschblöße) × *tremula* (Junsele)

16/50: *P. canescens* (Knoblochsäue) × *nigra* (Leimersheim)

1/50: *P. tremula* (Rosfors) × *tremula* (Tannenhöft)

Demnach besitzen die Kreuzungen 7a/50 und 16/50 die gleiche Mutter, 7a/50 und 1/50 den gleichen Vater.

Die außerdem durchgeführten, wechselseitigen Kreuzungen mit dem gleichen Ausgangsmaterial 2/50 und 3/50 *P. tremula* (Rosfors) × *tremula* (Junsele), 7/50 *P. canescens* (Knoblochsäue) × *tremula* (Junsele) ergaben keinen Samenansatz. Eingetütete und offene Kontrollen der Mutterbäume *P. canescens* Knoblochsäue und Hirschblöße fielen zwischen 24. 3 und 1. 4. unbefruchtet ab.

Die Ergebnisse der Anzucht

Kreuzung 7a/50: *P. canescens* × *tremula*. Geerntet wurden insgesamt 344 Samen, wobei meist nur ein Samen der vorhandenen Anlagen, in einem kleineren Teil der Fälle zwei Samenanlagen entwickelt waren. Keimung aller geernteten Samen = 85% (284 Keimlinge). Alle Keimlinge wurden bis zur Pflanzung ins Freiland erhalten. Höhenmessungen der Sämlinge wurden am 5. 7., 8. 8., 1. 9. und nach Ausbildung der Endknospe am 14. 10. durchgeführt. Das Resultat ist in Abbildung 1 dargestellt.

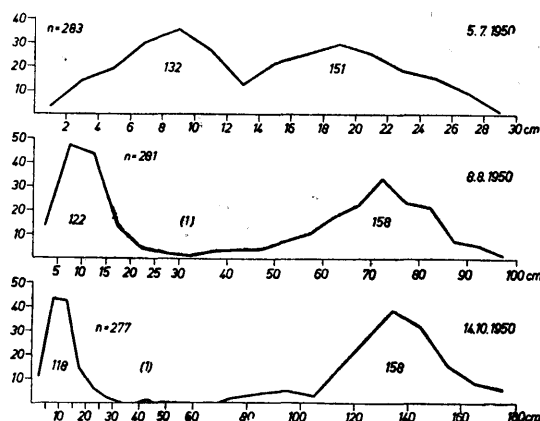


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung des Höhenwachstums bei Kreuzung 7a/50 (*P. canescens* × *tremula*) im ersten Jahr. Vgl. Text.

Während im Keimlingsstadium und zur Zeit der Verpflanzung auf das Freilandbeet ein über das normale Maß der Verschiedenheit hinausgehendes unterschiedliches Verhalten der Sämlinge nach Zuwachs und Habitus nicht feststellbar war (vgl. Abbildung 5), machte sich in den auf die Freilandpflanzung folgenden Wochen eine immer deutlicher werdende Spaltung der gesamten Population in zwei Gruppen bemerkbar. Bei einer Gruppe blieb der Zuwachs gering, bei der zweiten Gruppe nahm er dauernd zu, so daß sich infolge des gleichmäßigen Ausgangsstadiums innerhalb von wenigen Wochen ein Gemisch von großen und kleinen Pflanzen bildete, von dem Abbildung 2 einen Ausschnitt zeigt. Die Ausbildung

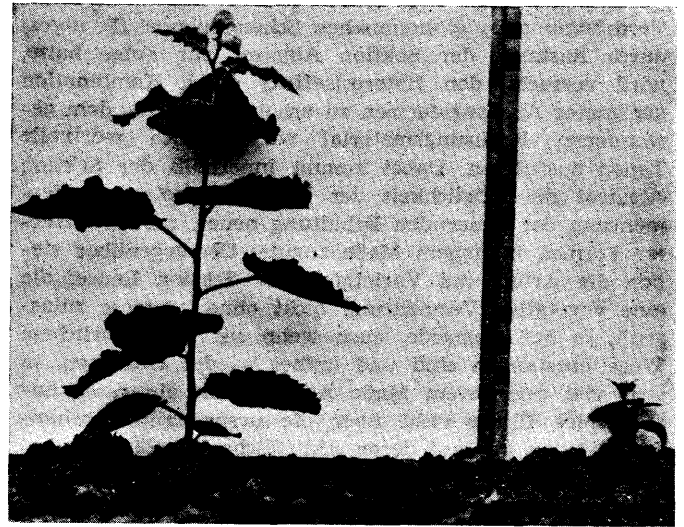


Abb. 2. Kreuzung 7a/50 (*P. canescens* × *tremula*), Links normaler, rechts zwergwüchsiger Sämling. (22. 7. 1950, Maßstabteilung: cm).

der beiden Sämlingsgruppen läßt sich im Diagramm der Zuwachsmessungen (Abb. 1) deutlich verfolgen, wo am 5. 7. die Größenklasse 12 bis 14 cm und die beiden Nachbarklassen geringer besetzt sind, als einer Normalverteilung entspricht, und in den folgenden Messungen die Mittelklassen von 30 bis 70 cm leer²⁾ bleiben. Aus den Messungen zu Ende der Vegetationsperiode ergibt sich eine so eindeutig zweigipflige Kurve, daß eine getrennte Errechnung der Mittelwerte möglich ist: Mittelwert M_1 der kleinen Gruppe = 10,98 cm (mittlerer Fehler des Mittelwertes m_1 = 0,50 cm, Gesamtzahl der Messungen n_1 = 118), für die großen Pflanzen sind die Werte M_2 = 135,51 cm, m_2 = 1,61 cm, n_2 = 158. Das Verhältnis der Mittelwerte beträgt 1:12,3. Die Gruppe der Kleinpflanzen kann demnach mit Recht als zwergwüchsig bezeichnet werden. Die Verteilung der Sämlinge auf diese beiden Gruppen der normalen und der zwergwüchsigen Nachkommen stellt sich nach den vier Messungen des Jahres so dar, daß die Zahl der zwergwüchsigen Sämlinge stärker abnimmt als die der normalen (Tab. 1).

Die Zwergpflanzen stellen ein sehr kümmerliches Material dar. Die Blätter bleiben dauernd in einem Zustand, der dem embryonalen Stadium ähnlich ist, sie sind elliptisch und fast ganzrandig, ober- und unterseits bei dunkelgrüner Farbe behaart und fühlen sich spröde an. Sie zeigen häufig Welkeerscheinungen am Blattrand, ebenso

²⁾ Ein mit 42 cm (14. 10.) gemessener Sämling kann unberücksichtigt bleiben, da er vermutlich bei der Unkrautjätung verletzt worden ist.

Tabelle 1

Datum d. Messung	Anzahl der Zwergpfl.	Anzahl der Normalpfl.	Zwischenformen	Zahlenverhältnis zwergig : normal
5. 7. 50	127	144	12	1 : 1,13
8. 8. 50	122	158	1	1 : 1,30
1. 9. 50	121	158	1	1 : 1,31
14. 10. 50	118	158	1	1 : 1,34

wie auch der gestauchte Sproß an seinem apikalen Ende Vertrocknungserscheinungen aufweist. Für den abgestorbenen Hauptsproß werden Seitenäste gebildet, die teilweise bald wieder abgestoßen werden, so daß schließlich trotz lebhafter Verzweigung häufig nur ein wachstumsfähiger Trieb zurückbleibt, der infolge Stauchung jedoch meist keine Verlängerung der Hauptachse bildet. Oftmals kommt auch ein nahezu rosettenartiger Wuchs zustande. Der Ausfall durch mangelnde Lebensfähigkeit ist weit höher als bei den normalen Pflanzen. Rückschließend läßt sich deshalb aus dem absinkenden Anteil der Zwergpflanzen an der Gesamtpopulation ermitteln, daß in der Messung vom 5. 7. des Diagramms (Abb. 1) noch ein gewisser Anteil der unterhalb der kritischen Klasse 12 bis 14 cm liegenden Sämlinge zu den Normalpflanzen gehört. Wird die Zahl der Normalpflanzen durch Hinzunahme der ganzen Klasse von 12 bis 14 cm und von mindestens zwei Sämlingen der Klasse 10 bis 12 cm auf den späteren Endbestand von 158 erhöht (und dabei die später auftauchende Zwischenform ausgeschieden), so bleibt schließlich ein Verhältnis der beiden Gruppen von 126 : 158 oder reduziert von 1 : 1,25 bestehen. Ein wesentlich weiteres Absinken nach 1 : 1 hin

bilden einen durchgehenden Schaft aus, zeigen eine nur sehr geringe Neigung zur Bildung von Seitenzweigen im ersten Jahr³⁾, erweisen sich auf dem windexponierten Gelände gegenüber den Sämlingen der Aigairos-Gruppe als auffallend windstabil und übertreffen zum mindesten im ersten Jahr Sämlinge von Schwarzpappelbastarden an Zuwachsleistung beträchtlich. Der bestwüchsige Sämling 7a/50/19 erreichte mit 178 cm eine Länge, die selbst bei den aus Steckholz gezogenen Pflanzen der Aigairos-Bastarde als sehr gut angesprochen werden muß, obwohl dort für die Ausbildung des Sprosses die beträchtlichen Mengen von Reservestoffen des Steckmaterials zur Verfügung stehen. Innerhalb der Gruppe der Normalpflanzen kommen naturgemäß Unterschiede des Längenwachstums ebenso zum Ausdruck, wie hinsichtlich der Ausbildung der Blattform (die alle möglichen Variationen um die Grundform der Herzförmigkeit annimmt), der Blattfarbe, der Behaarung von Blatt und Sproß und der Blattstellung. Es handelt sich eben trotz der Einheitlichkeit in der Grundform und im Grundverhalten um ein erblich unterschiedliches Material.

Im zweiten Vegetationsjahr (1951) wurden alle noch vorhandenen Sämlinge in Reihen mit 1 m Abstand auf 40 cm Entfernung verschult und dabei auch die Zwergpflanzen nach Möglichkeit ein weiteres Jahr am Leben erhalten. Die Messung aller Sämlinge wurde zum Ende der zweiten Vegetationsperiode durchgeführt und ergab, nunmehr getrennt nach Normalpflanzen und Zwergen, die Messungsreihe der Tabelle 2, wobei für die Normalpflanzen neben der Höhe auch die Durchmesser festgehalten wurden⁴⁾. Die Zahl der zwergwüchsigen Sämlinge

Tabelle 2

Kreuzung 7a/50: Höhenverteilung der Normalpflanzen am 24. Oktober 1951

(Klassengröße 10 cm)

Klassenmitte	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	cm
Häufigkeit p	1	2	2	7	11	14	23	27	23	21	10	8	2	1	0	1	
	M = 180,13 cm			σ = 24,7 cm			m = 1,99 cm			n = 153							

Durchmesserverteilung der Normalpflanzen

(Klassengröße 2 mm)

Kl. M.	12	14	16	18	20	22	24	26		mm
p	4	11	28	35	40	22	12	1		
	M = 18,82 mm			σ = 2,14 mm		m = 0,17 mm			n = 153	

Volumenverteilung der Normalpflanzen *)

(Klassengröße 20 cm³)

Kl. M.	50	70	90	110	130	150	170	190	210	230	250	270	290	310	330	350	370	cm ³
p	4	9	13	21	17	11	14	15	17	13	7	3	2	4	2	0	1	
	M = 165,82 cm ³			σ = 66,89 cm ³			m = 5,41 cm ³			n = 153								

Höhenverteilung der Zwergpflanzen

(Klassengröße 1 cm)

Kl. M.	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	25	cm
p	7	7	5	7	7	7	5	3	3	1	2	1	1	1	1	
	M = 7,53 cm			σ = 3,28 cm			m = 0,43 cm			n = 58							

*) Die Berechnung des Volumens geschah nach der Inhaltsformel für den Kegel $V = \frac{\pi \cdot d^2 \cdot h}{3 \cdot 4}$. Auf die Anwendung einer Formzahl wurde in Anbetracht des jugendlichen Alters verzichtet, da es lediglich auf den Vergleich statistischer Masse ankam.

ist auch unter Berücksichtigung verborgener Ausfälle nicht anzunehmen. Demnach dürfte die hier vorliegende Aufspaltung der Nachkommenschaft in Zwergpflanzen und Normalpflanzen mit großer Wahrscheinlichkeit nicht dem Rückkreuzungsschema entsprechen, das ein Verhältnis von 1 : 1 erwarten ließe.

Gegenüber den Zwergen bieten die Normalpflanzen einen besonders gesunden, wuchsfreudigen Eindruck. Sie

ist im zweiten Jahr durch Abgang während des Winters stark vermindert. Neben einigen mechanischen Verletzungen bei der Bearbeitung des Versuchslandes scheint vor allem mangelnde Frostresistenz die Ursache des Absterbens zu sein. Mikroskopische Untersuchungen des

⁴⁾ Der Durchmesser wurde mit einer Schieblehre an zwei Stellen gemessen und zwar a) an der Basis 3–5 cm über Boden unter Vermeidung der Einbeziehung des Wurzelanlaufes, b) in der Mitte der Gesamthöhe, die individuell unterschiedlich ist. Infolge der im zweiten Jahr auftretenden Seitenzweigbildung hat sich die Dickenmessung an der Basis als zuverlässiger herausgestellt, und nur sie wird künftig statistisch verwertet.

³⁾ Nach Abschluß des ersten Jahres wurden 14 von 158 Pflanzen mit Seitenzweigbildung ausgezählt und ausgelesen. Sie sollen in den folgenden Jahren gesondert weiterbeobachtet werden.

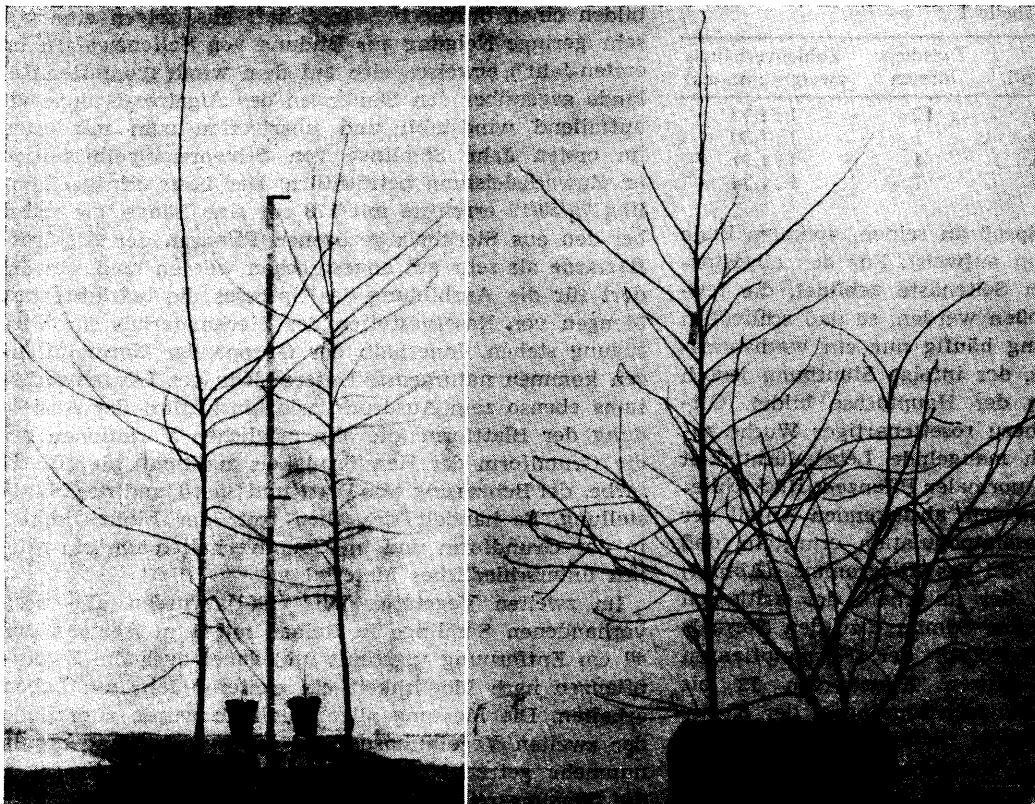


Abb. 3. Links: Kreuzung 7 a/50 (*P. canescens* × *tremula*). Zwei Normalpflanzen, in Töpfen zwei zwergwüchsige Pflanzen. (Höhe des Maßstabes = 2 m; 9. 1. 1952). — Rechts: Linke Pflanze. Sämling der Kreuzung 9/50 (*P. canescens* × *tremula*). — Rechte Pflanze. Wurzelbrutpflanze von *P. canescens*. Beide 2jährig. (3. 1. 1952).

Sproß- und Blattgewebes ließen jedenfalls kein auf Zerstörung durch pflanzliche oder tierische Parasiten zurückzuführendes Absterben erkennen. Feststellbar war nur eine allgemeine nekrotische Verfärbung und Zersetzung des Zellmaterials. Aus den dauernd auftretenden Absterbeerscheinungen ist auch das Absinken der Mittelhöhe nach dem zweiten Lebensjahr gegenüber dem ersten Jahr zu erklären. Insgesamt verschiebt sich das Verhältnis der Mittelhöhe der Zwerge zu den Normalpflanzen auf 1 : 25.

In Abbildung 3 wird ein Beispiel für das durchschnittliche Aussehen der zweijährigen Normalpflanzen im Vergleich zu einer gleichalten, aus Wurzelbrut erzeugten *P. canescens* gegeben. Dabei überzeugt der Sämling besonders durch sein orthotropes Wachstum, die durchlaufende Schaftbildung und die Gleichmäßigkeit der Verzweigung. Die Spaltung der Gesamtpopulation läßt sich bei dem sehr starken Unterschied der Mittelhöhen nur schwer auf einer Abbildung (vgl. Abb. 3 links) darstellen, die Maßstabsänderung für die Wiedergabe von Zwergpflanzen nach dem zweiten Jahr (Abb. 4) muß deshalb beachtet werden.

Kreuzung 16/50 : *P. canescens* × *nigra*. Nach der ausführlichen Darstellung der Aufspaltung im vorhergehenden Fall kann die Angabe der Messungen nachfolgend in gekürzter Form erfolgen:

Anzahl der geernteten Samen: 109. Keimung: 87%. Anzahl der bis zur Feldpflanzung erhaltenen Sämlinge: 91. Die Höhenentwicklung im Freiland auf Grund von 4 Messungen ergab wiederum eine zweigipfelige Kurve, die sich am

5. 7. 1950 mit einem Dichtemittel $K_1 = 8,2$ cm und $K_2 = 22,3$ cm abzuzeichnen beginnt. Die Berechnung der Dichtemittel erfolgte nach der von WEBER (1948) angegebenen Formel. Bei den weiteren Messungen sind die Gipfel bereits so weit auseinandergewandert, daß die beiden Kurventeile getrennt sind. Für die Endmessungen am 14. 10. 1950 ergeben sich folgende Werte:

$M_1 = 9,62$ cm
 $\sigma = 4,32$ cm
 $m_1 = 0,667$ cm
 $n_1 = 42$
 $M_2 = 127,44$ cm
 $\sigma = 16,87$ cm
 $m_2 = 2,56$ cm
 $n_2 = 44$

Das Verhältnis der Häufigkeit von Zwergpflanzen zu Normalpflanzen beträgt 1 : 1,048, der Mittelhöhen 1 : 13,4.

Die Messung der

Entwicklung bei der Gruppe der Normalpflanzen ergab zum Schluß des zweiten Jahres die Werte:

Höhe: $M = 189,54$ cm $\sigma = 23,16$ cm $m = 3,49$ cm $n = 44$
 Extremw. 124 und 240 cm
 Durchmesser: $M = 21,32$ mm $\sigma = 2,73$ mm $m = 0,41$ mm $n = 44$
 Extremw. 14 und 26 mm
 Volumen: $M = 220,0$ cm³ $\sigma = 73,10$ cm³ $m = 11,02$ cm³ $n = 44$
 Extremw. 68 und 393 cm³

Nach den Merkmalen des Blattes, des Sprosses, der Behaarung und der Verzweigung sind die Sämlinge dieser Kreuzung denen von 7a/50 und 9/50 so ähnlich, daß eine Unterscheidung nicht gelungen ist. Lediglich dem Eindruck nach kann gesagt werden, daß der Typus der Kreuzung 16/50 etwas massiger ist als der von 7a/50. Auch in der Gruppe der Zwergpflanzen ist ein von der vorigen Kreuzung abweichendes Verhalten nicht eindeu-

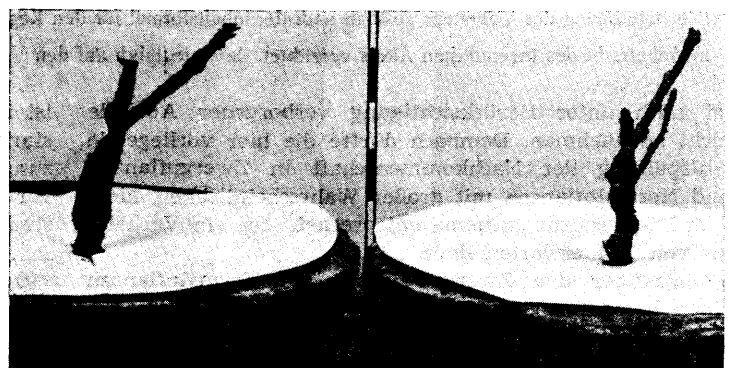


Abb. 4. Zwergwüchsige Sämlinge der Kreuzung 7 a/50, 2jährig. (Maßstabteilung: cm; 3. 1. 1952).

tig feststellbar. Von den zum Schluß des Jahres 1950 vorhandenen 42 Zwergpflanzen konnten allerdings im nächsten Jahr nur 11 Pflanzen am Leben erhalten werden, die eine Mittelhöhe von 9,82 cm erreichten und damit knapp hinter dem Wert 1950 zurückblieben.

Kreuzung 9/50: *P. canescens* × *tremula* (Schweden). Während bei den bisherigen Kreuzungen 7a/50 und 16/50 die Mutterpflanze identisch und der Vater verschieden war, handelte es sich hier um eine zweite weibliche *P. canescens*, die mit Pollen einer nordschwedischen *Aspe* befruchtet wurde. Auch in diesem Fall trat die Aufspaltung in zwergige und normalwüchsige Nachkommen auf, wie aus den Daten der Anzucht hervorgeht.

Ertrag der Kreuzung: 240 Samen. Keimung: 85% (= 210 Keimlinge). Anzahl Sämlinge bei Pflanzung im Freiland: 117. Nach der Keimung erwiesen sich 166 Pflanzen als pikierfähig (der Rest schied infolge mangelnder Wurzelbildung und unvollständigen Ablaufs der Keimung aus). Im Lauf der Anzucht im Gewächshaus wurden 42 Sämlinge (= 24,8%) ausgezählt, die von Anfang an hellgrün blieben, Stockung im Wachstum zeigten und auf die Keimblätter keine weitere Blattbildung mehr folgen ließen. Sie waren auch bei längerer Kultur im Gewächshaus nicht zu weiterer Entwicklung zu bringen und gingen im Lauf einiger Wochen ein, obwohl der zwar geringere, aber deutlich vorhandene Bestand an Chlorophyll und der normale Keimablauf eine Entwicklungsmöglichkeit vermuten ließ. Das Vorliegen eines frühzeitig wirksamen Letalfaktors kann vielleicht angenommen werden. Der Rest von 124 Pflanzen zeigte bei der Messung am 5. 7. 1950 eine bereits zweigipfelige Kurve der Höhenentwicklung ($K_1 = 7,4$ cm, $K_2 = 17,8$ cm, $n = 116$), doch sind die Mittelfelder noch deutlich besetzt. Am 8. 8. 1950 kann die Kurve infolge Fehlens der Mittelklassen in zwei Teilkurven zerlegt werden:

Zwerg: $M = 8,45$ cm $\sigma = 5,30$ cm $m = 0,985$ cm $n = 29$

Normal: $M = 55,74$ cm $\sigma = 11,75$ cm $m = 1,274$ cm $n = 85$

Die Endwerte des ersten Jahres am 14. 10. 1950 sind:

Zwerg: $M = 8,38$ cm $\sigma = 4,14$ cm $m = 0,812$ cm $n = 26$

Normal: $M = 102,24$ cm $\sigma = 28,05$ cm $m = 3,04$ cm $n = 85$

Das Verhältnis der Mittelhöhen beider Gruppen beträgt am Schluß des ersten Jahres 1:12,2. Die Häufigkeitsverteilung ist Zwerg: Normalpflanzen = 1:3,27. Berücksichtigt man den stärkeren Ausfall der Zwergpflanzen und insbesondere den im Saatbeet bereits ein-

getretenen Ausfall, so verändert sich das Verhältnis in 1:1,20.

Nach dem zweiten Wachstumsjahr standen schließlich noch 84 Normalpflanzen und 11 Zwergpflanzen zur Verfügung. Die Messung am 24. 10. 1951 ergab:

Höhe: $M = 149,76$ cm $\sigma = 41,58$ cm $m = 4,54$ cm $n = 84$
Extremw. 74 und 230 cm

Durchmesser: $M = 18,00$ mm $\sigma = 4,99$ mm $m = 0,545$ mm $n = 84$
Extremw. 8 und 35 mm

Volumen:⁵⁾ $M = 101,63$ cm³ $\sigma = 43,12$ cm³ $m = 4,70$ cm³ $n = 84$
Extremw. 13 und 680 cm³

Für die Zwergpflanzen ist der Mittelwert der Höhe $M = 7,54$ cm und zeigt damit wiederum eine Abnahme gegenüber dem Vorjahre.

Die äußeren Merkmale der Normalpflanzen sind wiederum die gleichen, wie bei den beiden vorausgehend beschriebenen Kreuzungen. Die nördliche Herkunft eines Elters macht sich deutlich im Vegetationsrhythmus bemerkbar, insbesondere im frühzeitigen Abschluß des Wachstums, der um etwa 14 Tage früher erfolgt als bei den Kreuzungen mit einheimischen Eltern. Mit der vorzeitigen Beendigung des Wachstums hängt jedoch die geringere Mittelhöhe der Pflanzen nicht allein zusammen, wie sich aus der vergleichenden Beobachtung im Lauf des Jahres ergibt.

Kreuzung 1/50: *P. tremula* (Schweden) × *tremula*. Aus dieser Kreuzung gingen 191 Samen hervor, die mit 48% keimten. Etwa 50% aller bestäubten Blüten erwiesen sich als unbefruchtet. Die Entwicklung der Keimpflanzen verlief völlig normal, eher sogar mit besonderer Beschleunigung, so daß die Sämlinge als die kräftigsten aller in diesem Frühjahr erhaltenen Kreuzungsnachkommen zuerst in das Freiland ausgepflanzt wurden. Auffallend war trotz der gleichmäßig guten Entwicklung das sehr unterschiedliche Aussehen der Sämlinge im Keimblatt-Stadium (Abb. 5). In der Folgezeit im Freiland blieb die Entwicklung hinter den im gleichen Beet ausgepflanzten *P. canescens*-Kreuzungen erst langsam, dann auffallend stark zurück. Die Höhenentwicklung nahm kaum mehr zu, neue Blätter wurden in geringerer Anzahl als normal gebildet, so daß ein außerordentlich gestauchter, z. T. geradestehend rosettenartiger Sproß zustande kam (Abb. 6). Nach zwei Monaten hatte keiner der Sämlinge eine Höhe von mehr als 2 cm erreicht, während die *P. canescens*-Kreuzungen bereits

50 bis 60 cm hoch waren. Die Sterblichkeit im Laufe des Sommers war sehr hoch. Am 1. 9. 1950 waren noch 32 Pflanzen am Leben, die alle unter 5 cm Höhe hatten. Ein großer Teil davon erhob sich kaum über dem Boden. Auf eine Messung wurde verzichtet, da auf dem ungleichen Boden und wegen des Rosettenwuchses alle Messungen mit einem so großen Unsicherheitsfaktor

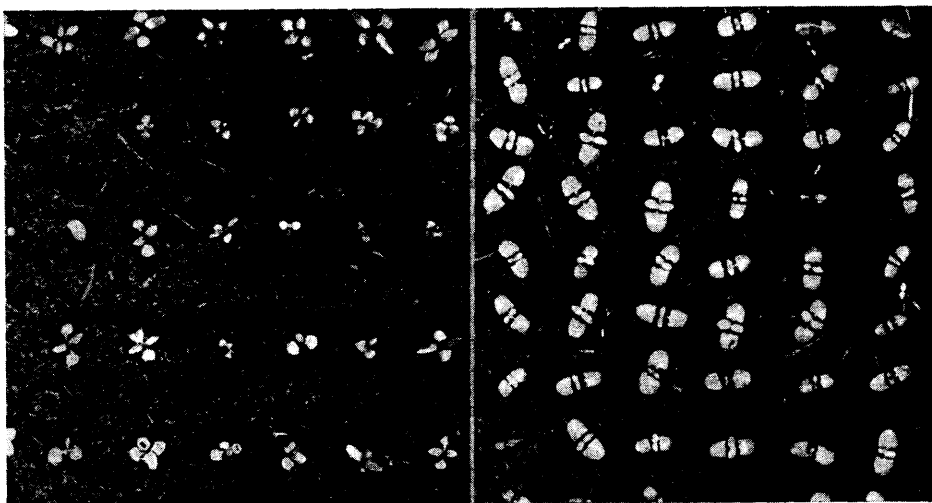


Abb. 5. Keimpflanzen der Kreuzungen 1/50 (links) und 7a/50 (rechts). Vgl. Text.

⁵⁾ Infolge der weiten Streuung der Volumina kann eine sinnvolle Verteilung nur auf logarithmischer Grundlage erfolgen. Infolgedessen ist der numerische Wert von σ nur gültig für den unmittelbaren Bereich des Mittelwertes.

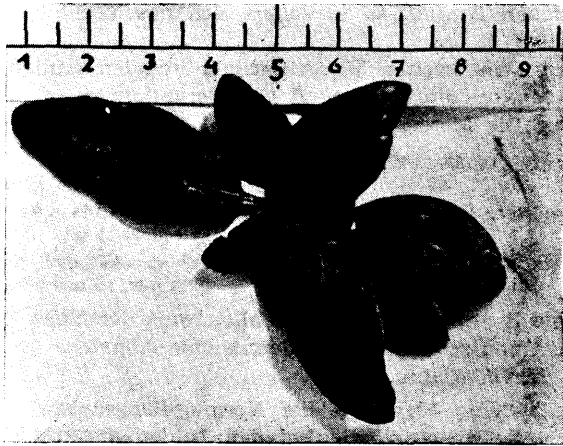


Abb. 6. Kreuzung 1/50 (*P. tremula* × *tremula*). Rosettenwuchs (22. 7. 1950).

belastet sind, daß exakte Werte nicht zu erreichen waren. Im Laufe des Sommers wurde für künftige zytologische Untersuchungen jede dritte Pflanze eingetopft und weiter im Gewächshaus kultiviert. Die Entwicklung der Pflanzen blieb auch hier bei etwas lebhafterer Neubildung von Blättern die gleiche wie im Freiland⁶⁾. Beim Ausheben fiel die verhältnismäßig starke Wurzelbildung dieser Zwergpflanzen auf. Gegenüber gleichaltrigen Sämlingen von *P. tremula* aus unkontrollierter Bestäubung im Freiland zeigte sich eine starke Verschiebung des Verhältnisses von Wurzelteil zu Sproßteil (Abb. 7):

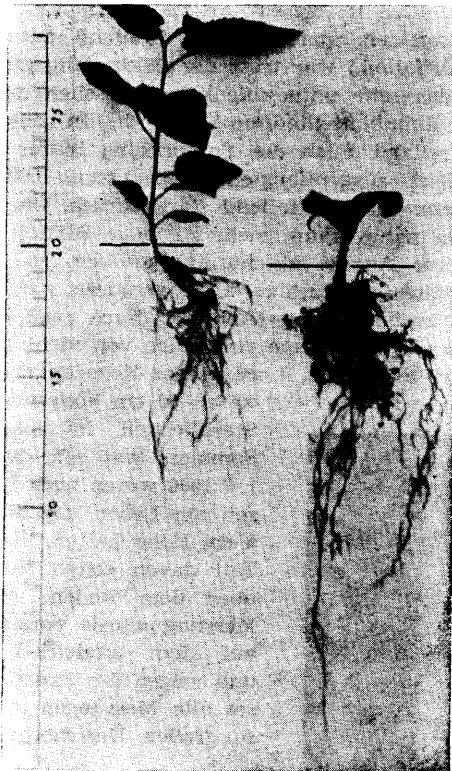


Abb. 7. Wurzelbildung. Links: Aspensämling, rechts: Sämling der Kreuzung 1/50 (*P. tremula* × *tremula*). 22. 7. 1950. Vgl. Text.

⁶⁾ Die bisherige zytologische Untersuchung einiger Sämlinge, für die ich meinem Kollegen, Herrn Dr. F. W. SEITZ, bestens danke, ergab keine Abweichung der Chromosomenzahl vom Normalfall ($2n = 38$).

Während das Verhältnis der Längen, Oberteil zu Unterteil, bei einem normalen Sämling im gleichen Alter etwa 1 : 1 ausmacht, ergibt sich hier ein Verhältnis von etwa 1 : 6. Eine Wurzelschädigung liegt also sicher nicht vor, die Zwergförmigkeit muß zunächst als Folge einer vor allem den Sproß betreffenden Einwirkung aufgefaßt werden. Natürlich hat zu einem späteren Zeitpunkt die Wurzelentwicklung nicht mehr dieses auffallende Übergewicht gegenüber normalen *P. tremula*-Sämlingen, weil der geringe Assimilationsapparat keine Möglichkeit zur Ausbildung einer normalen Wurzel bietet. Aber selbst nach einer zweijährigen Entwicklung, die bisher insgesamt 31 Pflanzen überstanden haben, ist die Wurzelbildung im Verhältnis zu den minimalen Sproßlängen noch als stark zu bezeichnen.

Die Vermutung, daß es sich in diesem Fall der Zwergbildung um einen photoperiodischen Vorgang auf erblicher Grundlage handelt, konnte durch Wiederholung der Kreuzung im Jahr 1951 gestärkt werden⁷⁾. Bei einem Anfall von insgesamt etwa 15 000 Samen konnten etwa 3 500 Samen in Tannenhöft zur Anzucht verwendet werden und etwa 5 000 Samen auf vier Forschungsstellen in sehr verschiedener geographischer Breite verteilt werden. Ein Vergleich der Höhenentwicklung einjähriger Sämlinge in Sundmo (Nordschweden 63° 30' n. Br.) und in Tannenhöft (53° 40' n. Br.) zeigt die ungleich bessere Entwicklung unter gesteigerten Langtagsverhältnissen:

Sundmo: $M = 16,59$ cm $\sigma = 5,62$ cm $m = 0,72$ cm $n = 61$ (17. 10. 1951)

Tannenhöft: $M = 5,26$ cm $\sigma = 4,28$ cm $m = 0,27$ cm $n = 254$ (23. 10. 1951)

Die Mittelhöhen verhalten sich also etwa wie 1 : 3. Eine durch Bodenunterschiede bedingte Besserentwicklung in Nordschweden scheidet aus, da dort die Anzucht der Sämlinge auf nahrungsarmem Boden erfolgte und ihre Entwicklung im Vergleich zu einer in Schweden gutwüchsigen *P. tremula* × *tremuloides*-Kreuzung als durchaus normal angesprochen werden muß.

Diskussion der Versuchsergebnisse

Die an den dargestellten Kreuzungen durchgeführten Beobachtungen werfen in ihren Einzelercheinungen und in ihrer Gesamtheit folgende Fragen auf:

1. Bestehen trotz der Ähnlichkeit der Aufspaltung und trotz der aus unterschiedlichen Kreuzungen hervorgegangenen/Phänotypenähnlichkeit gesicherte Unterschiede zwischen den einzelnen Kreuzungen, bei denen *P. canescens* als ♀-Elter verwendet wurde?

2. Ist die Bildung von Zwergformen bei den *canescens*-Kreuzungen und bei der *P. tremula* × *tremula*-Kreuzung auf eine einheitliche Ursache zurückzuführen?

3. Wie ist eine theoretische Erklärung der Aufspaltung bei gleichzeitigem Auftreten von Zwergformen möglich?

4. Kann das Ergebnis der besonderen Wüchsigkeit bei den Normalpflanzen in den Kreuzungen 7a/50, 9/50 und 16/50 als Heterosis gedeutet werden?

⁷⁾ Die für 1951 bezüglich dieser Kreuzung gemachten Angaben sind als vorläufige Mitteilung anzusehen. Auf die Ergebnisse wird im Zusammenhang mit umfangreichen Vergleichskreuzungen in einer späteren Mitteilung noch einzugehen sein. Jedoch möchte ich schon jetzt Herrn Jägmästare ERIC STEFANSSON, dem Leiter der Nordlandstation Sundmo der schwedischen Föräning för Växtförädling av Skogsträd für die wiederholte Abgabe von Kreuzungsmaterial für diese und andere Versuche danken, ebenso auch für die von ihm durchgeführte Aufzucht eines Teiles der hier gewonnenen Samenmengen in seiner Forschungsstation.

Tabelle 3

Vergleichsfall	Nr. der Kreuzung	n	M	σ	m	D	m_D	$t = D : m_D$	Beurteilung des Sicherungsgrades	
Höhe	1	7a/50	153	180,13	24,70	1,99	$D_{12} = 30,37$	$m_{D12} = 4,957$	$t_{12} = 6,13$	gut
	2	9/50	84	149,76	41,58	4,54	$D_{13} = 9,81$	$m_{D13} = 4,017$	$t_{13} = 2,44$	mäßig
	3	16/50	44	189,54	23,16	3,49	$D_{23} = 39,78$	$m_{D23} = 5,726$	$t_{23} = 6,95$	gut
Durchmesser	1	7a/50	153	18,82	2,14	0,17	$D_{12} = 0,82$	$m_{D12} = 0,576$	$t_{12} = 1,42$	unzureichend
	2	9/50	84	18,00	4,99	0,55	$D_{13} = 2,50$	$m_{D13} = 0,444$	$t_{13} = 5,63$	gut
	3	16/50	44	21,32	2,73	0,41	$D_{23} = 3,32$	$m_{D23} = 0,686$	$t_{23} = 4,84$	gut
Volumen	1	7a/50	153	165,82	66,89	5,41	$D_{12} = 64,19$	$m_{D12} = 7,166$	$t_{12} = 8,96$	gut
	2	9/50	84	101,63	43,12	4,70	$D_{13} = 54,18$	$m_{D13} = 12,276$	$t_{13} = 4,41$	gut
	3	16/50	44	220,00	73,10	11,02	$D_{23} = 118,37$	$m_{D23} = 11,980$	$t_{23} = 9,88$	gut

1. Die statistischen Unterschiede. Einen Vergleich der aus den Mittelwerten M, der mittleren Abweichung σ und dem mittleren Fehler des Mittelwertes m errechneten Quotienten $t = D : m$ gibt Tabelle 3, wobei D die Differenz der Mittelwerte und m_D die Differenz der mittleren Fehler des Mittelwertes angibt. Zu vergleichen sind nur die Normalpflanzen im Alter von 2 Jahren. Die außer in zwei Fällen über $t = 3$ liegenden Werte lassen erkennen, daß zwischen den drei Kreuzungsgruppen tatsächliche und nicht nur zufallsbedingte Unterschiede vorliegen, die entsprechend der Anzucht unter gleichmäßigen Boden- und Klimabedingungen nur als genetisch bedingte Unterschiede gedeutet werden können. Wenn in der Höhenentwicklung der Kreuzungen 7a/50 und 16/50 nur eine mäßige Sicherung vorliegt, so zeigen die Quotienten für die Durchmesserentwicklung und für das Volumen klare Unterschiede. Umgekehrt wird die zwischen den Kreuzungen 7a/50 und 9/50 ungenügende Unterscheidbarkeit auf Grund des Durchmessers durch die Verschiedenheit der Höhenentwicklung voll ausgeglichen. Damit lassen sich auch Rückschlüsse auf die von Seiten des Pollenspenders wirksamen Anlagen ziehen: Da 7a/50 und 16/50 vom gleichen Mutterbaum abstammen, können gesicherte Unterschiede dem väterlichen Genom zugeschrieben werden. Die deutliche Steigerung von Durchmesser und Volumen kann als Auswirkung der Einkreuzung von *P. nigra* angesehen werden. Unter der Voraussetzung, daß die hier im Jugendstadium festgestellte Verschiedenheit erhalten bleibt, müßte zum mindesten die Frage durch ausgedehnte und langfristige Versuche geprüft werden, ob grundsätzlich die Einkreuzung von *P. nigra* ein erhöhtes Dickenwachstum zur Folge hat, also vermehrte Holzertragsleistung verspricht. Auf die erheblichen Einschränkungen, die hinsichtlich einer solchen Verallgemeinerung gemacht werden müssen, sei aber deutlich hingewiesen. Sie liegen außer im Jugend-Alters-Wechsel auch in der individuellen Veranlagung der zu den Versuchen herangezogenen Zuchtstämme.

Demgegenüber muß festgestellt werden, daß in der Blattform, -farbe und -behaarung ein Unterschied der Bastarde *P. canescens* × *tremula* gegenüber *P. canescens* × *nigra* nicht erkannt werden konnte. Ein solcher Unterschied ist weder dem äußeren Anschein nach, noch durch statistische Prüfung⁸⁾ der Längen-Breitenindizes, der Abweichung von der Herzförmigkeit und der Winkelmaße der Blattformen festzulegen, wie er ebenso auch in der Verzweigungsform, in der Sproßbehaarung usw. vergeblich gesucht wurde. Auf eine hierzu in Parallele stehende Erscheinung weist VON WETTSTEIN (1933) bei einer Kreuzung

P. tremula × *nigra* hin. Er hebt, allerdings auf Grund weniger Nachkommen, die Ähnlichkeit der Blattform zu reiner *P. tremula* hervor. Die Annahme apomiktischer Entwicklung hat wenig Wahrscheinlichkeit, da das Auftreten der Aufspaltungserscheinungen neben der statistischen Unterscheidbarkeit bei den verschiedenen Kreuzungen nur als Wirkungsfolge verschiedener Genome angesehen werden kann.

2. Das Auftreten von Zwergformen. Die auffallendste Gemeinsamkeit der vier beschriebenen Kreuzungen liegt im Auftreten von Zwergformen. Durch Wiederholung der Kreuzung 1/50 *P. tremula* × *tremula* im folgenden Jahr und die getrennte Aussaat in verschiedener geographischer Breite ist es möglich, den Charakter der Zwergdeformation bei dieser Kreuzung auf die photoperiodische Anpassung an Langtagsverhältnisse zurückzuführen. In den übrigen drei Fällen dürfte dagegen eine solche Erklärung nicht zutreffen, da bei den Kreuzungen 7a/50 und 16/50 nur solche Eltern zur Kreuzung gebracht wurden, die in unserer Breite beheimatet sind. Zudem zeigt die auch bei der Kreuzung 9/50 eingetretene Aufspaltung, daß normale, wenn auch etwas weniger wüchsige Nachkommen neben den Zwergpflanzen auftreten, obwohl Pollen aus hoher nördlicher Breite verwendet wurde. Der hier zu vermutende ursächliche Unterschied wird schließlich auch durch den Anteil der Zwergpflanzen an der gesamten Nachkommenschaft unterstrichen, der im ersten Fall 100%, in den übrigen drei Fällen zwischen 40 und 50% beträgt. Eine Wiederholung der Kreuzungen 7a/50 und 16/50 war bisher nicht möglich, so daß eine vergleichende Aufzucht in unterschiedlicher geographischer Breite nicht erfolgen konnte. Für die Kreuzung 9/50 fällt eine Wiederholung aus, da der Mutterbaum nicht mehr existiert.

3. Zur Theorie der Zwergformen. Das Auftreten von zwergförmigen Nachkommen bei *Populus*-Bastarden ist bekannt und wird auch von WETTSTEIN (1933) im Zusammenhang mit der Beschreibung von Bastarden der Sektion *Leuce* erwähnt. Ebenso bestätigten uns mündliche Mitteilungen von Dr. H. JOHNSON (Ekebo) und Dr. G. SCHLENKER (Stuttgart) solche Beobachtungen. Während VON WETTSTEIN (1933) ganz allgemein für Wachstörnungen, die bei Rückkreuzung von *P. canescens* mit *tremula* auftreten, Genomstörungen als Ursache vermutet, liegt bei dem natürlichen Bastard *Sorbus aucuparia* × *Pirus communis* von H. J. SAX und K. SAX (1947) eine eingehendere Beobachtung über zwergwüchsige Nachkommen vor. Nach den Beobachtungen der Verfasser neigen die Abkömmlinge des erwähnten Bastards, der in seiner Varietät *bulbifera* zu den Versuchen verwendet wurde, zu einer Aufspaltung in zwei Gruppen: eine solche mit kräftigem Wuchs (und großer Ähnlichkeit zur Mutter) und eine Gruppe von

⁸⁾ Auf die Angabe der Zahlenwerte für diese umfangreichen Prüfungen wurde mit Rücksicht auf den erforderlichen Raum verzichtet.

Zwergpflanzen, die nur 1 bis 3 Jahre am Leben zu erhalten sind. Die Ausgangsform ist triploid (K. Sax 1932) mit vermutlich zwei Sätzen von Pirus-Chromosomen.

Die zytologischen Verhältnisse der für die *P. canescens*-Kreuzungen verwendeten Ausgangsformen sind vorerst ungenügend bekannt. Unter der Voraussetzung, daß deshalb vorerst sowohl ein normales wie ein abweichendes Genom einer Erklärung zugrunde gelegt werden muß, bestehen zunächst zwei Möglichkeiten. KAPPERT (1948) hat bei Kreuzung von zwei Sippen grünhülsiger Erbsen auf das Auftreten einer violett-hülsigen Form in der F_2 neben der Ausgangsform im Verhältnis 7:9 hingewiesen und damit ein neues Beispiel für die schon von BATESON und Mitarbeiter (1902–09) gefundene Spaltung unter gleichzeitiger Wirksamkeit zweier unelbstständiger Genpaare zur Ausbildung einer neuen Eigenschaft geliefert. Ein solches Verhalten ist als Sonderfall der Polygenie anzusehen und könnte auf die vorliegende Aufspaltung angewendet werden unter der Annahme, daß zwei Genpaare gemeinsam den Höhenwuchs und damit die Ausbildung als Normalpflanze bestimmen. Bezeichnen wir zwei solcher Genpaare mit Zz und Yy und stellen wir für die gegenseitige Abhängigkeit die Forderung auf, daß normales Wachstum nur bei gleichzeitigem Vorhandensein von Z und Y möglich ist, während der Übergang zum rezessiven Allel auch nur eines Genpaares Zwergwuchs zur Folge hat, so ergibt sich nach dem Schema der dihybriden Kreuzung

Zz Yy (<i>P. canescens</i>) × Zz Yy (<i>P. tremula</i>):				
♂	ZY	zY	Zy	zy
♀	ZY ZZYY	ZzYY	ZZYy	ZzYy
zY	ZzYY	zzYY	ZzYy	zzYy
Zy	ZZYy	ZzYy	ZZyy	Zzyy
zy	ZzYy	zzYy	Zzyy	zzyy

(Die Zwergtypen sind unterstrichen)

Das Verhältnis 9 normal : 7 zwergförmig ist somit möglich. Daß hinsichtlich der Genpaare Zz, Yy beide Eltern als heterozygot angesehen werden müssen, ist entsprechend ihrer eigenen Entstehung durchaus möglich, ohne daß damit die genetischen Unterschiede für die Kennzeichnung der Arten in ihrer Bedeutung herabgemindert werden. Um die Möglichkeit einer Aufspaltung nach dem gegebenen Schema zu prüfen, ist zunächst die Übereinstimmung der beobachteten Spaltungsverhältnisse mit einer Normalverteilung zu prüfen. Eine solche Prüfung ist nur bei der Kreuzung 7a/50 sinnvoll, da nur bei dieser Kreuzung eine einigermaßen vollständige Aufzucht aller entstandenen Keimlinge möglich war, während bei den anderen Kreuzungen der Anteil der eingegangenen Keimpflanzen einen Rückschluß unmöglich macht. Bei dieser Kreuzung war das Verhältnis der Zwergpflanzen zu Normalpflanzen zu einem möglichst frühzeitigen, die Entscheidung zulassenden Zeitpunkt (vgl. S. 63) 126 : 158 = 1 : 1,25. Für $n = 284$ errechnet sich der Erwartungswert zu 124,2 : 159,8. Die Übereinstimmung ist also sehr weitgehend⁹⁾. Trotzdem bleibt eine solche Erklärung mit einem beträchtlichen Unsicherheitsfaktor behaftet, der sich schon aus den weitgehend verschobenen Spaltungsverhältnissen bei den beiden Kreuzungen 9/50 und 16/50 ergibt. Auch die nicht 100%ige Keimung und Aufzucht läßt durchaus abweichende Schlußfolgerungen zu.

Eine weitere Erklärung liegt in der Annahme eines Genpaares, dessen rezessives Allel die Zwergwüchsigkeit

ohne Zusammenwirkung mit weiteren Genen bedingt. LINDSTRÖM (1925) hat für Tomate ein Genpaar Dd (tall-dwarf) nachgewiesen, das von McARTHUR (1926) eingehend beschrieben und in seiner unifaktoriellen Wirkung bestätigt wurde. Hierauf aufbauend hat LESLEY (1926) die Klärung für folgende Verhältnisse geschaffen: Aus der Kreuzung einer triploiden und einer diploiden Form gingen u. a. zwei Bastarde mit zwei überzähligen Chromosomen hervor (F_1), die normalwüchsig waren und bei gegenseitiger Kreuzung 38 diploide Nachkommen (und drei Pflanzen mit $2n + 1$ Chromosomen) in der F_2 erbrachten. Die 38 diploiden Nachkommen spalteten mit 22 : 16 in normale und zwergwüchsige Diplonten auf. Unter der Annahme, daß im überzähligen Chromosom der F_1 das Allel d für Zwergwüchsigkeit enthalten war und erfahrungsgemäß in Keimzellen überzählige Chromosomen die Befruchtungsfähigkeit verhindern, ergeben sich für die Keimzellen der F_1 sechs verschiedene Möglichkeiten der Zerlegung der Dreiergruppe Ddd in Keimzellen Dd, Dd, dd, d, d, d. Im Pollen sind nur Keimzellen mit D, d und d befruchtungsunfähig, so daß die Kombination für die Diplonten 1 DD : 4 Dd : 4 dd ergibt, davon sind DD und Dd phaenotypisch normal, dd phaenotypisch und genotypisch zwergwüchsig, so daß die Aufspaltung 5 normal : 4 zwergwüchsig ergibt.

Die Schwierigkeit der Kreuzung von *P. canescens* mit anderen Eltern, die Unregelmäßigkeit des *P. canescens*-Pollens¹⁰⁾ und die Aufspaltungsverhältnisse lassen die Vermutung, daß bei *P. canescens* gestörte Genome vorkommen können, ohne weiteres zu. Die zytologische Untersuchung ist in den zur Kreuzung verwendeten Fällen noch nicht ausreichend durchgeführt, um die Existenz von unregelmäßigen Genomen in diesem Fall behaupten zu können. Immerhin weisen aber die Untersuchungen von PERO (1938) darauf hin, daß Triploide und damit Unregelmäßigkeiten der Spaltung vorkommen, so daß zusätzliche Chromosomen durchaus im Bereich der Möglichkeit liegen.

Die genetische Struktur und die Unklarheit der systematischen Stellung von *P. canescens* (MÜLLER 1951) stehen sicher in einem inneren Zusammenhang. Es dürfte wertvoll sein, sowohl durch zytologische Untersuchung wie möglichst vollständige Aufzuchten von Kreuzungsnachkommen der *P. canescens* die vermuteten Abweichungen von der Regelmäßigkeit zu verfolgen und damit auch die Stellung im System der Lösung näher zu bringen.

4. Die Frage der Heterosis. Ohne auf die mögliche Erklärung heterotischer Erscheinungen bei Waldbäumen einzugehen (vgl. hierzu LANGNER 1951, dort auch weitere Literaturhinweise), bleibt vor allem vom züchterischen und wirtschaftlichen Standpunkt aus die Frage zu klären, ob die besondere Wüchsigkeit der Normalpflanzen in den beschriebenen Kreuzungen von *P. canescens* als Heterosis angesprochen werden kann. Eine eindeutige Entscheidung ist mit geringem Nachkommenschaftsmaterial nur dann möglich, wenn die vermutete Heterosis mit Nachkommenschaftsprüfungen aus Selbstung und reziproken Elternkreuzungen in Beziehung gesetzt werden kann. Bei obligaten Fremdbefruchtern scheiden beide Möglichkeiten aus und müssen durch statistische Auswertung möglichst vieler, aus unterschiedlichen Kreuzungen entstandenen Populationen ersetzt werden. Für die hier dargestellten *P. canescens* × tre-

⁹⁾ Die über den χ^2 -Wert errechnete Wahrscheinlichkeit P beträgt 72%.

¹⁰⁾ unveröffentlicht.

mula-Kreuzungen müßten möglichst viele Kombinationen vom Typus

P. tremula × tremula,
P. tremula × canescens,
P. canescens × canescens

herangezogen werden. Aus dem Kreuzungsmaterial des Jahres 1950 stehen vergleichbare Kreuzungen nicht zur Verfügung, dagegen können im Vergleich zu den Mittelhöhen 1950 eine Reihe von Werten herangezogen werden, die nach dem ersten Jahr an Kreuzungsmaterial von 1951 gewonnen wurden. Die in Tabelle 4 aufgeführten Kreuzungen sind vergleichbar mit den Jahresendwerten der Kreuzungen von 1950. Ihre M-Werte liegen in jedem Fall niedriger als bei den beschriebenen Kreuzungen.

nisse ermittelt werden, während die Entstehung der zwergwüchsigen Nachkommen in den P. canescens-Kreuzungen vermutlich auf unmittelbare Wirkung von Wachstumsgenen zurückzuführen ist.

5. Die Gruppen der Normalpflanzen zeigen ein durch Heterosis gesteigertes Wachstum bei wesentlich verbesserter Form gegenüber der bisher meist zur Vermehrung verwendeten Wurzelbrut der Graupappel. Trotz der teilweisen Zwergwüchsigkeit der Nachkommenschaft versprechen die heterotischen Normalpflanzen bei weitgehender Gleichmäßigkeit eine Steigerung der Leistungsfähigkeit, die vom wirtschaftlichen Standpunkt aus die Vermehrung der Bastarde zwischen Graupappel und Aspe aussichtsreich erscheinen läßt.

Tabelle 4

Kreuzungs- Nr.	Kreuzungstypus	M cm	m cm	n	Anmerkungen *
85/51	P. tremula × tremula	35,54	1,33	37	Aufspaltung in Zwergpflanzen und Normalpflanzen
61/51 4/51	P. canescens × canescens P. canescens × canescens	22,5 32,7	1,73 5,4	39 9	— —
69/51	P. tremula × canescens	35,66	2,72	15	—
2/51	P. canescens × tremula	62,31	2,72	52	Aufspaltung in Zwergpflanzen und Normalpflanzen
7a/50 9/50 16/50	P. canescens × tremula P. canescens × tremula P. canescens × nigra	135,51 102,2 127,4	1,61 3,04 2,56	158 85 44	} vergleiche Text

*) Soweit Aufspaltung in Zwerg- und Normalpflanzen auftritt, sind nur die Maße der Normalpflanzen zur Berechnung herangezogen. Zum Vergleich sind nur solche Kreuzungen verwendet, bei denen nach Herkunft der Eltern photoperiodische Beeinflussung des Längenwachstums nicht zu erwarten ist.

Auch unter Berücksichtigung der für das Wachstum der Jungpflanzen wesentlich schlechteren klimatischen Bedingungen des Sommers 1951 gegenüber 1950 (die vielleicht durch die Werte der Kreuzung 69/51 der Tab. 4 gekennzeichnet werden) dürfte eine Überlegenheit der Kreuzungen 1950 gegenüber den intraspezifischen Kreuzungen von 1951 vermutet werden. Wenn auch das Vergleichsmaterial in vielen Fällen der Ergänzung bedarf, so kann aber bereits jetzt mit großer Sicherheit gesagt werden, daß sich die Weiterführung und Weiterbeobachtung solcher P. canescens-Kreuzungen nicht nur wegen der verbesserten Form im Jugendstadium, sondern auch wegen des vielversprechenden erhöhten Zuwachses lohnen und möglicherweise zu wirtschaftlich brauchbaren Formen mit erhöhter Leistungsfähigkeit führen werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Kreuzungen von zwei verschiedenen weiblichen P. canescens mit männlicher P. tremula aus verschiedener geographischer Breite ergaben Nachkommenschaftspopulationen, die jeweils in deutlich getrennte Gruppen von normalen und zwergwüchsigen Pflanzen aufspalteten.

2. Auch die Einkreuzung von P. nigra (♂) führte zu einer gleichen Aufspaltung.

3. Zwergwüchsige Nachkommen entstanden als einzige Form auch in einer Kreuzung P. tremula × P. tremula, bei der ein Elter aus Nordschweden stammte.

4. Als Ursache der Zwergwüchsigkeit konnte bei der Kreuzung P. tremula × tremula die photoperiodische Abhängigkeit von der Anpassung an Langtagsverhält-

Literatur

ANDERSSON, E., och STRAND, L.: Några data från två jämförande försöksodlingar med asp. (Medd. Fören. Växtför. Skogstr. Nr. 54) Svensk Papperstidn. 54, 81—92 (1951). — BATESON, W. u. Mitarb.: Reports to the Evolution Committee of the Royal Soc. London 1—5 (1902—09). — HEIMBURGER, C.: Report on poplar hybridization. For Chron. 12, 285—290 (1936). — HESMER, H. und Mitarb.: Das Pappelbuch. Bonn 1951. — JOHNSON, H.: Cytological studies of diploid and triploid Populus tremula and of crosses between them. Hereditas 26, 321—352 (1940). — JOHNSON, H.: Cytological studies of triploid progenies of Populus tremula. Hereditas 28, 305—312 (1942). — KAPPERT, H.: Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin 1948. — LANGNER, W.: Kreuzungsversuche mit Larix europaea D. C. und Larix leptolepis GORD. Z. Forstgenetik 1, 2—18 (1951), 40—56 (1952). — LESLEY, J. W.: The genetics of Lycopersicon esculentum Mill. I. The trisomic inheritance of „dwarf“. Genetics 11, 325—354 (1926). — LINDSTRÖM, E. W.: Inheritance in tomatoes. Genetics 10, 305—317 (1925). — McARTHUR, J. W.: Linkage studies with the tomato. Genetics 11, 387—405 (1926). — MÜLLER, R.: Die Graupappel — P. canescens SMITH. Allg. Forstztschr. 6, 33—36 (1951). — PETO, F. H.: Cytology of poplar species and natural hybrids. Canad. J. Res., Sec. C, 16, 445—455 (1938). — RUNQUIST, E. W.: Et fall av androgyn hängen hos Populus tremula L. Bot. Notiser 1951, 188—191. — SAX, H. J., and SAX, K.: Generic hybrids of Sorbus. J. Arnold Arboretum 28, 137—140 (1947). — SAX, K.: Chromosome relationship in the Pomoideae. J. Arnold Arboretum 13, 363—367 (1932). — SEITZ, F. W.: Zwei neue Funde von Zwitterigkeit bei der Aspe. Z. Forstgenetik 1, 70—73 (1952). — WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena 1948. — WETTSTEIN-WESTERSHEIM, W. von: Die Kreuzungsmethode und die Beschreibung von F₁-Bastarden bei Populus. Z. Pflanzenzüchtung 18, 597—626 (1933). — WETTSTEIN, W. von: Möglichkeiten der Züchtung neuer Ökotypen nach Kreuzung. Züchter 14, 282—285 (1942).