

Erblichkeitslehre. Jena 1926. — KRISTENSEN, R. K.: Anlæg og Opgørelse af Markforsøg. Tidskr. f. Planteavl. 31, 1925. — LINDHARD, E.: Opgørelse af Markforsøg. Nord. Jordbruksf. 3-4, 1922. — SNEDECOR: Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. 4th edit. Jowa, The Jowa State College Press. 1947. — SCHMIDT, W.: Schlechtformigkeit und Schlecht-

sigkeit im ostdeutschen Kiefernwald. Deutscher Forstwirt 20, 509-514, 525-528, 537-542 (1938). — SCHRÖCK, O.: Beitrag zur Methodik der Leistungsprüfungen in der Forstpflanzenzüchtung. Der Züchter 21, 368-370 (1951). — YATES, F.: Variety trials involving a large number of varieties. Journ. Agric. Science 26, 301 (1936).

(Aus der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Abt. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Schmalenbeck)

Das Satnengewicht bei Kreuzungen innerhalb der Sektion Populus Leuce als Funktion des weiblichen und männlichen Partners

Von J. GREHN

(Eingegangen am 12. 8. 1952)

Eine auffällige Erscheinung bei der Durchführung künstlicher Kreuzungen innerhalb der Sektion Populus Leuce ist die Größenschwankung des gewonnenen Kreuzungssamens, wobei auch ohne Messung und Wägung eine starke Abhängigkeit von der als Mutter verwendeten Art in Erscheinung tritt. Da mit Ausnahme der Aspe keine Gewichtsangaben der Samen bekannt geworden

sind, wurden in den Jahren 1951 und 1952 alle bei den Kreuzungen angefallenen Samen gewogen und in einem Jahr (1952) zur Feststellung der Größen- und Form-Verhältnisse auch photographisch festgehalten. Abbildung 1 gibt ein Beispiel für die auftretenden Unterschiede.

Über den Umfang des in den Bereich der Untersuchungen einbezogenen Materials gibt Tab. 1 Auskunft. Danach

Tabelle 1. Anzahl der ausgeführten Kreuzungen innerhalb der Sektion Leuce 1951/1952

♂	♀	12 Herkünfte (in eim.)	5 Herkünfte (einheim.)	2 Herkünfte zwittrige und unsichere Form	25 Herkünfte tremula (einheim.)	2 Herkünfte tremula (nordisch)	1 Herkunft tremuloides	1 Herkunft alba x grandidentata	Summe: 48 Herkünfte
alba einheimisch	2 Herkünfte	3	3		5				11
alba mediterran	3 Herkünfte	3	3		4				10
alba var. Bolleana	1 Herkunft	4	2		2				8
canescens	20 Herkünfte	26	13	7	26	4	1		77
tremula einheimisch	16 Herkünfte	21	12	4	8	2	1	1	49
tremula nordisch normal	3 Herkünfte	5	1		2				8
tremula nordisch var. erecta	1 Herkunft	4		2	2	2			10
tremula nordisch triploid	1 Herkunft		3		7				12
tremula nordisch tetraploid	2 Herkünfte		1	1	1	1			6
tremuloides USA	4 Herkünfte	0	6	3	6		1		20
tremuloides Kanada	2 Herkünfte	0	2	2	5	1			18
grandidentata USA	3 Herkünfte	3	3	1	5				12
grandidentata Kanada	1 Herkunft	2	3		7				12
Summe:	59 Herkünfte	87	52	20	80	10	3	1	253

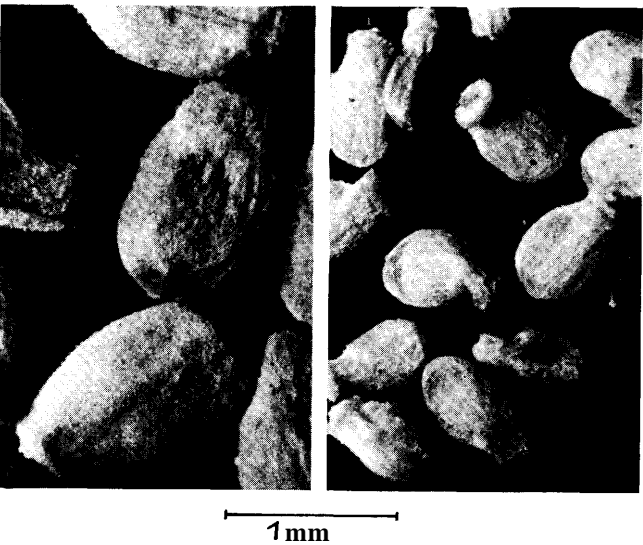


Abb. 1. Samenform und Samengröße. Links: Kreuzung 23/52 (P. alba x canescens). Tausendkorngewicht = 380 mg. Rechts: Kreuzung 47/52 (P. tremula x tremula). Tausendkorngewicht = 42 mg.

wurden 48 weibliche mit 59 männlichen Einzelbäumen (Herkünften) in der Weise gekreuzt, daß 253 Nachkommenschaften zu erwarten waren. Die Zahl der tatsächlich entstandenen und gegenwärtig in Kultur gehaltenen Nachkommenschaften ist beträchtlich geringer, da natürlich nicht alle versuchten Kreuzungen Nachkommen ergaben. Eine Übersicht über den Kreuzungserfolg gibt Tabelle 2, die für insgesamt 277 versuchte Kreuzungen einen Erfolg von 53% (Ausfall = 47%) ausweist, von denen bei einer Gesamtzahl von 6826 künstlich bestäubten Kätzchen mit Samenansatz rund 186 600 Samen erhalten wurden. In Anbetracht der hohen Anzahl von Samenanlagen, die sich bei einer ausreichenden Befruchtung und unter günstigsten Umweltsbedingungen entwickeln könnten, ist der durchschnittliche Ertrag von 27,4 Samen pro Kätzchen als gering anzusprechen. Doch erklärt sich diese Erscheinung weitgehend durch die Verhältnisse, unter denen die Samenbildung bei künstlichen Kreuzun-

<sup>1)</sup> Die hier aufgeführten 277 Kreuzungen gegenüber den in Tab. 1 aufgeführten 253 verschiedenen Kreuzungs-Kombinationen erklären sich durch Wiederholung bestimmter Kreuzungen im zweiten Versuchsjahr.

Tabelle 2. Ergebnisse der Kreuzungen innerhalb der Sektion *P. Leuce* 1951/1952

	Kreuzungen mit Samenansatz	Kreuzungen ohne Samenansatz	Ausfall %,	Anzahl der be- fruchteten Kätz- chen mit Samen- ansatz	Geeignete Samen	Ertrag pro Kätzchen
Kreuzungen mit <i>tremula</i> ♀ (ohne <i>canescens</i> ♂)	41	28	40	2807	90400	31,4
Kreuzungen mit <i>alba</i> ♀ (ohne <i>canescens</i> ♂)	40	21	35	2283	69700	30,6
Kreuzungen mit <i>canescens</i> ♀ (ohne <i>canescens</i> ♂)	15	25	62,5	522	8700	16,6
Kreuzungen mit <i>canescens</i> ♂	51	56	52	1214	17800	14,6
Summen und Durchschnitte	147	130	47	6826	186600	27,4

gen erfolgt: Die sich über mehrere Wochen hinziehende Wasserkultur der im Winter geschnittenen und häufig aus technischen Gründen längere Zeit im Eiskeller gelagerten, oftmals auch durch den Transport unvermeidlich erwärmten Blütenzweige ist eine erhebliche Belastung des Stoffwechsels, so daß es nicht verwundern kann, daß häufig ganze Kätzchen abgestoßen werden. Bei schwierig laufenden Kreuzungen führt offenbar auch geringer Samenansatz zum Vertrocknen der Kätzchen. Nach allgemeinen Beobachtungen scheint es nämlich erforderlich zu sein, daß wenigstens ein bestimmter Teil der Samenanlagen bzw. der Fruchtkapseln eine von der Befruchtung abhängige, normale Entwicklung durchmacht, um die Ausbildung einer Trennungsschicht zwischen Fruchtstand und Blütenzweig zu verhindern. Es besteht der Eindruck, daß ein vorzeitiges Abstoßen der Fruchtstände dann erfolgt, wenn weniger als etwa ein Zehntel bis ein Fünftel aller in einem Fruchtstand vereinten Kapseln infolge ausgebliebener Befruchtung keine normale Entwicklung durchmacht. Aus Tabelle 2 ist außerdem zu entnehmen, daß alle Kreuzungen, in denen *Populus canescens* als Mutter oder als Vater verwendet wird, einen um etwa 50% herabgesetzten Ertrag ergeben. Die Schwierigkeiten, die Graupappel in der Kreuzung zu verwenden, gehen sicherlich, wenigstens zum Teil, auf genetische Ursachen zurück. Darauf weist sowohl die Ungleichmäßigkeit des Pollens, wie das häufig zu beobachtende Auftreten von Zwergformen in den Nachkommenschaften der Graupappel hin (GREHN 1952).

Über die zahlenmäßigen Verhältnisse der Samenbildung bei frei abblühenden Aspen hat bisher P. REIM (1930) eingehende Angaben gemacht. Nach seinen, über mehrere Jahre ausgedehnten Untersuchungen an *P. tremula* in Finnland und Estland beträgt die durchschnittliche Zahl der Fruchtkapseln in einem voll ausgebildeten Kätzchen etwa 120 (Schwankungsbereich 60 bis 150) und die durchschnittliche Anzahl voll entwickelter Samen je Fruchtkapsel 4,3 (Schwankungsbereich 0,2 bis 11,2), so daß sich darauf ein Mittelsertrag von etwa 500 Samen pro Kätzchen errechnen läßt. Nach eigenen Beobachtungen schwankt der in freier Natur auftretende Samenertrag außerordentlich stark. Er ist, außer von den klimatischen Bedingungen in dem der Reife vorausgehenden Jahr, in hohem Maße von der zur Verfügung stehenden Pollendichte z. Z. der Empfänglichkeit der weiblichen Blüten abhängig, die wiederum von den oft stündlich stark wechselnden Temperatur- und Sonneneinstrahlungsverhältnissen beeinflusst wird. Hinzu kommt offenbar hohe Frostempfindlichkeit in der Zeit des Aufbrechens der

männlichen und weiblichen Blüte, häufig starker Befall durch Insekten während der Samenreife und hohe Abhängigkeit des Ausreifens von geeigneten klimatischen Bedingungen. So ist es erklärbar, daß trotz einer die Vermehrungsrate anderer Waldbäume stark überschreitenden Samenproduktion das Aufkommen von Samen in freier Natur in einzelnen Jahren sehr gering, in anderen dagegen so stark ist, daß der Anflug des leichten, windverbreiteten Samens eine Allgemeinerscheinung darstellt. Über die Gewinnung von Pappelsaatgut für Baumschulzwecke unter Angabe der durchschnittlich zu erwartenden Erträge werden auch in dem O. E. E. C.-Bericht (1951) Angaben gemacht.

Über Samenproduktion und Samenertrag der übrigen mitteleuropäischen Arten der Gruppe *Leuce* sind bisher keine verlässlichen Angaben bekannt geworden. Nach den seit einigen Jahren laufenden Beobachtungen bei *P. alba* und *P. canescens* scheint der Samenansatz bei diesen Holzarten, zumindest bei den zu *P. canescens* zu stellenden Formen, außerordentlich gering zu sein, obwohl unter geeigneten Klimabedingungen nach dem Auftreten der „Wolle“ (dem aus dem Funiculus hervorgehenden Haarkranz als Schwebeträger des reifen Samens) zu urteilen, mit der Möglichkeit einer normalen Entwicklung der Fruchtkapseln, wenn auch fast stets ohne normale Samen, gerechnet werden muß.

Von den in Tabelle 2 angeführten Samenmengen befinden sich gegenwärtig etwa 43 000 Sämlinge im ersten und zweiten Jahr in Kultur; das bedeutet einen Durchschnitt von etwa 300 Nachkommen je Kreuzung. Größere Mengen von Samen solcher Kreuzungen, die reichliche Samenmengen lieferten, sind für laufende Konservierungsversuche der Keimfähigkeit herangezogen worden (vgl. GREHN 1952).

#### Das Samengewicht der Kreuzungen

Die Keimfähigkeit des Pappelsamens ist zeitlich stark begrenzt, solange nicht besondere Bedingungen das Absinken der Keimfähigkeit verhindern (REIM 1930, ROHMEIDER 1941, SATO 1949, GREHN 1952). Sollen die Samen neben der Feststellung des Gewichtes, des Keimprozentes, der Samenform und -farbe, sowie der Häufigkeitszahl je Fruchtkapsel für eine möglichst vollständige Aufzucht der Nachkommenschaft verwendet werden, so ist ihre rasche Bearbeitung nach dem Aufspringen der Fruchtkapseln notwendig. Eine Lagerung des Saatgutes länger als 2 bis 3 Tage ohne Anwendung spezieller Konservierungsmethoden sollte auf alle Fälle vermieden werden. Infolge des hohen Arbeitsanfalles in der Zeit der Samenreife und der Kreuzungen mußte von vornherein auf eine Feststellung der Samengewichte (und Keimprozente) im Sinne der Vorschriften der Saatgutprüfung (EGGEBRECHT 1949) verzichtet werden. Eine so eingehende Prüfung scheint auch nicht erforderlich, weil die amtliche Saatgutprüfung in der Hauptsache der Sicherung wirtschaftlich wichtiger Beweiswerte dient, während im vorliegenden Fall die Feststellung signifikanter Unterschiede allein wichtig ist. Für unsere Versuche wurden normalerweise mindestens 200 Samen möglichst bald nach der Ernte und der Isolierung aus der Wolle auf einer Torsionswaage mit einer Genauigkeit von 1 mg (und einer Schätzungsmöglichkeit von 0,5 mg) gewogen und das Gewicht auf 1 000 Samen umgerechnet (TKG = Tausendkorngewicht). Soweit es der Arbeitsanfall zuließ, wurde möglichst die Wägung mit weiteren Proben wiederholt.

Bei vereinzelt Kreuzungen, von denen weniger als 200 Samen zur Verfügung standen, wurden sämtliche vorhandenen Samen zur Errechnung des TKG herangezogen.

Häufig ist zu beobachten, daß die zuerst ausreifenden Samenmengen einer Kreuzung höhere Gewichte zeigen als die später reifenden. Parallel hierzu geht die Erscheinung, daß die Samenreife innerhalb eines Kätzchens von der Basis zur Spitze hin fortschreitet, was ebenso für die Empfängnisfähigkeit beim Blühen und die Reifung des Pollens gilt. Im allgemeinen wurden die ersten, zur Wägung ausreichenden Samenmengen gewogen und für die nachfolgenden Rechnungen herangezogen. Der hierdurch eingebrachte Fehler erweist sich in der Praxis jedoch geringer, als es zunächst scheinen mag. Da die Ernte der Samen bei einer Kreuzung mehrmals am Tage gleichzeitig an mehreren Kätzchen erfolgen muß, um ein Abfliegen der reifen Samen zu verhindern, werden normalerweise Kapseln von der Basis gleichzeitig mit solchen von Mitte und Spitze verschiedener Kätzchen beerntet, so daß die Ernte in hohem Maße einen Durchschnitt darstellen dürfte. Soweit unterschiedliche Gewichte bei den Einzelwägungen festgestellt wurden, wurde das „gewogene Mittel“ bestimmt. Als Beispiel hierfür soll die Kreuzung 5/51 *P. alba* (Westerstede)  $\times$  *tremula* (Tharandt 12c) angeführt werden:

2000 Samen vom 15. u. 16. 3. 1951 ergaben: TKG = 201 mg  
450 Samen vom 17. 3. 1951 ergaben: TKG = 191 mg  
363 Samen vom 18. 3. 1951 ergaben: TKG = 206 mg

Gewogenes Mittel des TKG = 200,1 mg

Der Unterschied der zu verschiedenen Zeiten reifenenden Samen mag durch die Wasserkultur mit beeinflußt werden, während er in gleicher Weise wie beim Ausreifen am Baum auch von zahlreichen, schwer kontrollierbaren Einflüssen des Ortes und der Nährstoffversorgung abhängen wird. Etwas geringeres TKG der durch künstliche Befruchtung gewonnenen Samen gegenüber den am Baum ausgereiften Samen aus unkontrollierten Bestäubungen ist ziemlich sicher anzunehmen. Darauf weist folgende Feststellung hin: Das Durchschnittsgewicht (= arithmetisches Mittel) aller Einzelbestimmungen der Kreuzungen *P. tremula*  $\times$  *tremula* wurde mit 86,0 mg je 1000 Korn festgestellt, während für Samen von *P. tremula* aus natürlicher Reifung folgende Gewichte festgestellt wurden:

Einzelbaum S 5 (Darmstadt) TKG = 85,5 mg (20. 5. 50)  
Einzelbaum H 221 (Ahrensfelde) TKG = 85 mg (25. 5. 51)  
Einzelbaum H 228 (Darmstadt) TKG = 150 mg (25. 4. 52)  
Einzelbaum H 231 (Beimoor) TKG = 91 mg (3. 5. 52)  
30 verschiedene Herkünfte mit 13 500 Samen  
(nach REIM 1930) TKG = 123 mg.

Da es sich jedoch bei den zur Untersuchung herangezogenen Kreuzungssamen ausschließlich um solche handelt, die unter gleichmäßigen Bedingungen der Wasserkultur herangewachsen sind, dürfte der Fehler für die Vergleiche zu vernachlässigen sein.

Mit allen Bestimmungen des TKG wurde gleichzeitig eine Prüfung der Keimfähigkeit verbunden, auf deren Einzelergebnisse in diesem Zusammenhang nicht einzugehen ist. Von Interesse ist jedoch, daß eine Korrelation zwischen dem TKG und der Keimfähigkeit besteht, die noch genauer zu analysieren wäre. Lediglich auf zwei bemerkenswerte Grenzfälle sei in diesem Zusammenhang hingewiesen: Das kleinste bisher festgestellte TKG keimfähiger Samen wurde in einer Späternte der Kreuzung 45/52 (*P. tremula*  $\times$  *canescens*) mit 19,2 mg (810 Samen)

bei einer Keimfähigkeit von 27% festgestellt. Das größte TKG entstammt demgegenüber mit 685 mg (aus 300 Samen bestimmt) einer frühzeitigen Ernte der Kreuzung 20/52 (*P. alba*  $\times$  *canescens*), für die sich eine Keimfähigkeit von 92% ergab. Zwischen diesen beiden, sich um den 35fachen Betrag unterscheidenden Extremwerten liegen alle bisher festgestellten Gewichte.

Tabelle 3. Tausendkorngewichte der Kreuzungen 1951/1952

Kreuzungsgruppe	Tausendkorngewichte (mg) der Einzelkreuzungen <sup>1)</sup>	n	Mittelwert M
<i>P. alba</i> $\times$ <i>alba</i>	371; 270; 305; 277; 269; 221	6	285,5
<i>P. alba</i> $\times$ <i>tremula</i>	199; 118; 184; 216; 195; 136; 204; 145; 228; 155; 200; 182; 66; 315; 140; 225; 198; 221; 205; 189; 237; 292; 223; 300; 185; 235	26	198,3
<i>P. alba</i> $\times$ <i>canescens</i>	320; 151; 302; 180; 263; 226; 202; 250; 265; 343; 310; 210; 209; 281; 285; 155; 462; 380; 431	19	273,0
<i>P. alba</i> $\times$ <i>tremuloides</i>	100; 126; 182; 121; 140; 173; 90	7	133,1
<i>P. alba</i> $\times$ <i>grandidentata</i>	232; 175; 175; 96	4	169,5
<i>P. tremula</i> $\times$ <i>alba</i>	115; 82; 108; 150; 160; 149; 102	7	123,7
<i>P. tremula</i> $\times$ <i>tremula</i>	53; 84; 120; 70; 40; 74; 140; 42; 88; 98; 133; 112; 36; 145; 55	15	86,0
<i>P. tremula</i> $\times$ <i>canescens</i>	39; 172; 156; 131; 172; 145; 117; 160	8	136,5
<i>P. tremula</i> $\times$ <i>tremuloides</i>	48; 82; 105; 40; 76; 40; 81	7	67,4
<i>P. tremula</i> $\times$ <i>grandidentata</i>	106; 115	2	110,5
<i>P. canescens</i> $\times$ <i>alba</i>	199	1	199
<i>P. canescens</i> $\times$ <i>tremula</i>	380; 358; 216; 350	4	326,0
<i>P. canescens</i> $\times$ <i>canescens</i>	667; 388; 390	3	481,7
<i>P. canescens</i> $\times$ <i>tremuloides</i>	200	1	200
<i>P. canescens</i> $\times$ <i>grandidentata</i>	388; 316; 95	3	266,3
		113	

<sup>1)</sup> Die Liste der Einzelkreuzungen mit Angabe der genauen Herkünfte wurde aus Gründen der Platzersparnis nicht veröffentlicht, sie kann vom Verf. angefordert werden.

In der Tabelle 3 sind alle festgestellten TKG aufgeführt, und zwar sind die Kreuzungen zunächst nach der als Mutter verwendeten Art (*alba*, *tremula*, *canescens*) und innerhalb dieser Gruppen nach der als Pollenspende verwendeten väterlichen Art (*alba*, *tremula*, *canescens*, *tremuloides* und *grandidentata*) geordnet<sup>2)</sup>. Aufgeführt sind nur diejenigen Kreuzungen, bei denen eine systematische Zuordnung der Eltern mit Sicherheit durchgeführt werden konnte. (Es wurden aus züchterischen Erwägungen auch zahlreiche Kreuzungen vorgenommen, bei denen vorläufig die Sicherheit der Zuordnung eines Elternteiles zu den Arten *alba* oder *canescens*, bzw. *tremula* oder *canescens* fehlt.)

<sup>2)</sup> Wenn hierbei *P. canescens* zunächst der Rang einer „guten Art“ eingeräumt wird, so soll damit vorerst zur Frage ihrer systematischen Einordnung und ihrer möglichen Entstehung als natürlicher Bastard zwischen *P. alba* und *P. tremula* keine Stellung genommen werden. Auf diese Frage wird noch im Zusammenhang mit anderen laufenden Untersuchungen einzugehen sein. Vorerst ist es aus Gründen der analytischen Behandlung zweckmäßig, diese Frage ungeklärt zu lassen und keine rangmäßige Unterscheidung gegenüber den übrigen Arten der Sektion *Leuce* einzuführen.

Die Einzelwerte lassen im überblickenden Vergleich hohe Schwankungen erkennen. Es ist zu vermuten, daß es sich bei der Gesamtvariabilität des Materials mindestens um drei verschiedene Bereiche der Streuungsbeflussung handelt, nämlich einmal um eine Variabilität innerhalb der Gruppen, die den gleichen Kreuzungstypus (z. B. *alba* × *tremula*) repräsentieren, zum andern um eine Variabilität zwischen den Gruppen (z. B. aller Kreuzungen *alba* × *alba* gegenüber allen Kreuzungen *alba* × *tremula*) und schließlich um eine Variabilität, die zwischen den verschiedenen Familien besteht (z. B. zwischen allen Kreuzungen mit *alba* ♀ gegenüber allen Kreuzungen mit *tremula* ♀). Zur Prüfung der Sicherheit, mit der eine solche Behauptung aufgestellt werden kann, ist es zweckmäßig, zunächst alle Abweichungen von einem noch zu berechnenden Mittelwert als zufällig anzusehen; man stellt also eine Null-Hypothese mit der Behauptung auf, daß alle Abweichungen vom Mittelwert im Bereich der zufälligen Schwankungen liegen, um sodann die ermittelte Gesamtstreuung mit Hilfe der Varianzanalyse in Einzelkomponenten zu zerlegen und zu prüfen, ob außer der für alle biologischen Tatbestände üblichen Streubreite bestimmbarer Anteile verbleiben, die eine statistisch zu sichernde Aussage über die Einwirkung nicht zufällig bedingter Faktoren möglich machen. Ergibt sich im Verlauf der Prüfung ein Beweis für solche Beeinflussung, so ist die Null-Hypothese widerlegt. Das bedeutet, daß die Schwankungen auch durch nicht zufällige Einflüsse erzeugt werden, über deren Herkunft und Ausmaß natürlich nicht die mathematische Behandlung, sondern nur die Abwägung biologischer Gegebenheiten Auskunft geben kann.

Die Anwendung der Varianzanalyse ist, zumindest im deutschen Raum, auf derartige Beobachtungsbestände bisher noch wenig gebräuchlich, und deshalb sei es gestattet, auf einige zum Verständnis erforderliche Grundbegriffe kurz einzugehen. Entwickelt wurde die Varianzanalyse um 1925 durch R. A. FISHER (1950) vor allem in Anwendung auf das landwirtschaftliche Feldversuchswesen. In der Folgezeit hat sie mannigfachen Ausbau mit zahlreichen Anwendungsmöglichkeiten in den verschiedensten biologischen und medizinischen Disziplinen erfahren und im Rahmen der statistischen Behandlung landwirtschaftlicher und biologischer Probleme eine eingehende Darstellung vor allem bei SNEDECOR (1947) gefunden. Ihre Grundzüge sind für die spezielle Anwendung auf biologische Fragestellungen bei WEBER (1948) und für medizinisch-biologische Probleme bei GEBELEIN und HEITE (1951) dargestellt. Um ihre Anwendung im deutschen Feldversuchswesen haben sich besonders LEIN (1951), MUDRA (1949) und BLENK (1951) bemüht.

Die wesentlichsten Begriffe, die in der üblichen statistischen Berechnung wenig gebraucht werden, sind Varianz und Freiheitsgrad. Unter Varianz wird der quadratische Wert der mittleren Abweichung verstanden, wobei die mittlere Abweichung (häufig auch als Standard-Abweichung oder Streuung bezeichnet) bekanntermaßen definiert ist durch

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - M)^2}{n - 1}}$$

Hierbei ist  $x$  der gemessene Einzelwert,  $M$  das arithmetische Mittel aller Einzelwerte und  $n$  die Anzahl der Meßwerte. Der Wert des Nenners kann, wenn die Gruppierung und statistische Untersuchung des Materials nach mehr als zwei Unterscheidungsmöglichkeiten erfolgt, auch von  $n - 1$  abweichen. Dies hängt ab von der Anzahl der Freiheitsgrade, die für die Bestimmung der Varianz zur Verfügung stehen. Unter Freiheitsgrad wird dabei die von  $n$  abweichende Zahl verstanden, die für die Bestimmung eines Mittelwertes übrig bleibt, wenn eine vorläufige Schätzung vorgenommen und dafür ein oder mehrere Einzelwerte bereits vorweggenommen werden. Beispielsweise liegen für die Bestimmung eines Mittelwertes zwanzig Messungen vor; für die Berechnung wird ein bestimmter Wert zunächst als vorläufiger Mittelwert herausgegriffen und nunmehr untersucht, ob bei der Berechnung mittels der übrigen  $n - 1 = 19$  Werte der geschätzte Mittelwert zutreffend bleibt. Die Berechnung des Mittelwertes geschieht demnach mit  $n - 1 = 19$  Frei-

heitsgraden, d. h. außer dem einen bereits als endgültig vorweggenommenen Wert stehen noch  $n - 1$  Werte für die Berechnung zur Verfügung. Ein weiteres wesentliches Argument, dessen mathematische Ableitung hier nicht gegeben werden kann, ist die Erscheinung, daß Quadratsummen, aus denen die Berechnung der Varianz erfolgt, addierbar sind; das bedeutet umgekehrt, daß die Quadratsumme für eine Gesamtvarianz zerlegbar ist in Quadratsummen für Teilvarianzen. Hierin ist mathematisch gesehen die Zulässigkeit einer Zerlegung von Streuungskurven begründet.

Teilvarianzen können unter sich oder mit der Gesamtvarianz verglichen werden. Als zweckmäßig hat sich hierfür insbesondere der  $F$ -Wert erwiesen, der durch Quotientenbildung der Varianzen errechnet wird und der für bestimmte Grenzwerte der Überschreitungswahrscheinlichkeit ( $p$ ) tabelliert worden ist.

Bei Gruppierung nach mehr als einer Streuungsursache ist es zweckmäßig, das Zahlenmaterial in ein orthogonales System zu bringen, da andernfalls die variationsanalytische Behandlung sehr umständlich und zeitraubend wird. Eine solche orthogonale Anordnung liegt für die Werte der Tabelle 3 zunächst nicht vor, weil die Anzahl der Meßwerte in den einzelnen Vergleichsgruppen ungleich ist. Deshalb ist es ratsam, im vorliegenden Fall die Varianzanalyse in zwei getrennten Schritten durchzuführen:

1. Varianzanalyse aller Einzelwerte mit dem Ziel der Feststellung, ob bei Zusammenfassung der Einzelwerte zu Kreuzungsgruppen signifikante Unterschiede zwischen diesen verschiedenen Kreuzungsgruppen vorhanden sind, d. h. ob das Gesamtmaterial homogen oder inhomogen ist.

2. Varianzanalyse mit den Mittelwerten der Kreuzungsgruppen, die orthogonal geordnet und daraufhin geprüft werden können, ob eine Beeinflussung dieser Mittelwerte durch den weiblichen Elter und unabhängig davon durch den männlichen Elter erfolgt (vgl. Tab. 4).

#### Varianzanalyse 1 ergibt:

Variabilität	Summe der Abw. Quadrate	Freih. Grade	Varianz
Zwischen den 15 Kreuzungsgruppen	846 777,9	14	60 484,1
Innerhalb der Kreuzungsgrupp. (Fehler)	351 802,0	98	3 589,8

Daraus folgt  $F = 60 484,1 : 3 589,8 = 16,85$ .

Aus den  $F$ -Tabellen (z. B. SNEDECOR 1947) ergibt sich

$$p < 0,001.$$

Demnach ist mit sehr guter Signifikanz ein Unterschied zwischen den einzelnen Kreuzungsgruppen vorhanden. Die errechneten Mittelwerte der Kreuzungsgruppen können als repräsentativ angesehen werden. Die Mittelwerte sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

#### Varianzanalyse 2 ergibt:

Variabilität	Summe der Abw. Quadrate	Freih. Grade	Varianz
Zwischen den Zeilen (Einfluß des ♀)	95 243,0	2	47 621,5
Zwischen den Spalten (Einfluß des ♂)	39 725,4	4	9 931,3
Rest (Fehler)	31 240,8	8	3 900,6
Ges. Variabilität	166 208,8	14	-

$$F_1 (\text{Zeilen:Fehler}) = 12,2 \quad 0,001 < p < 0,01$$

$$F_2 (\text{Spalten:Fehler}) = 2,54 \quad 0,01 < p < 0,05$$

Es ergibt sich mit guter Signifikanz, daß die Mittelwerte durch den Einfluß des weiblichen Kreuzungspart-

ners in höherem Maße als durch den Einfluß des männlichen Kreuzungspartners bedingt werden. Der Einfluß des väterlichen Elters ist zwar nicht mit gleicher Sicherheit wie für den weiblichen Elter festzustellen, er ist jedoch offensichtlich vorhanden.

Die rechnerische Nachprüfung ergibt, daß der geringere Grad der Signifikanz für die Unterschiede, die durch den Pollenspende hervorgerufen werden, fast ausschließlich auf den abweichenden und unsicheren Wert der Gruppe *P. canescens* × *alba* mit  $TKG = 199$  mg zurückgeht. Setzt man hier für die Rechnung einen vermutlich richtigeren Wert von  $TKG = 400$  mg ein, so ändert sich  $F_2$  in  $F_2' =$

Mittelwerte der einzelnen Kreuzungsgruppen nach den Eltern geordnet aufgeführt. In der Spalte  $n$  ist die Anzahl der der jeweiligen Bestimmung zugrundeliegenden Einzelkreuzungen angegeben, in der Spalte  $\delta$  ist der Multiplikationsfaktor aufgeführt, mit dem das kleinste  $TKG$  (*P. tremula* × *tremuloides*) multipliziert werden muß, um das Größenverhältnis aller übrigen Kreuzungszahlen auf diese beliebig gewählte Grundgröße zu beziehen. Um die Regelmäßigkeit dieser Ordnung zu zeigen, sind in Abbildung 2 in ein Koordinatensystem die  $\delta$ -Werte von *P. alba* ♀ auf einer zunächst beliebig lang gewählten Geraden in der Weise eingetragen, daß der niedrigste Wert

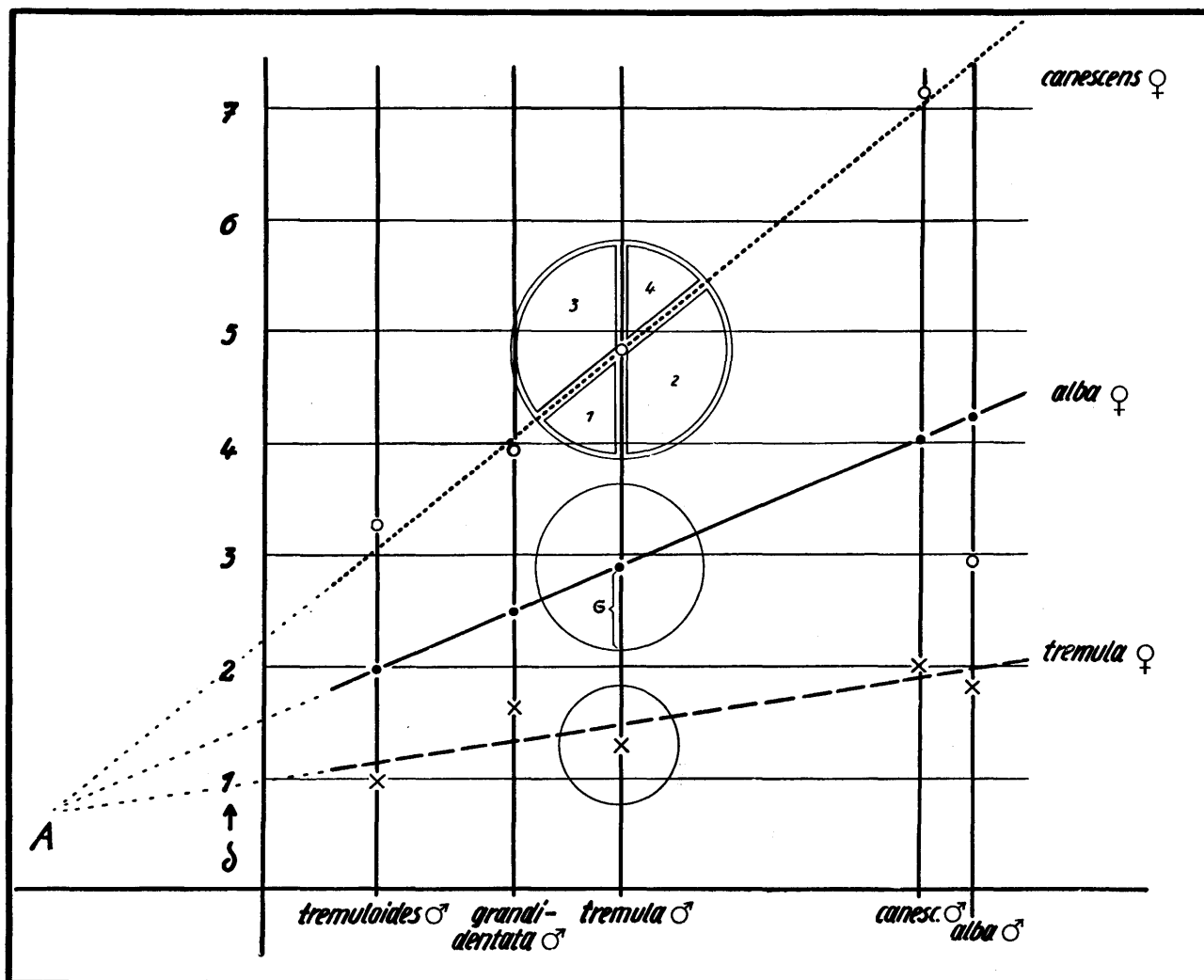


Abb. 2. Abhängigkeit des Samengewichtes von den Kreuzungseltern (Einzelheiten vgl. Text).

7,38 ( $p < 0,01$ ). Damit ist der gleiche Sicherheitswert wie für den weiblichen Einfluß erreicht.

Nachdem durch die Varianzanalyse sichergestellt ist, daß die Unterschiede der Mittelwerte der Tausendkorngewichte auf Inhomogenität der verschiedenen Kreuzungsgruppen untereinander beruhen, dürfte in Anbetracht der Gleichmäßigkeit der äußeren Bedingungen, unter denen die Bildung der Samen erfolgte, kein Zweifel daran möglich sein, daß die Tausendkorngewichte als Folge des elterlichen Einflusses sowohl von seiten der Mutter wie von seiten des Vaters bestimmte und signifikant unterschiedliche Werte annehmen. Es gilt nun, die Höhe dieses Einflusses zu erfassen. In Tabelle 4 sind die

am linken, der höchste Wert am rechten Ende liegt. Die dazwischen liegenden Werte ergeben auf dieser Geraden definierte Punkte, für die ebenso wie für die beiden Endpunkte gesagt werden kann, daß sie den geometrischen Ort darstellen, an dem sich der Einfluß des jeweiligen väterlichen Elters äußert. Verlängert man die damit erhaltenen Abszissen und trägt auf ihnen die dazugehörigen  $\delta$ -Werte für die Kreuzungen mit *P. tremula* ♀ und *P. canescens* ♀ ab, so ergeben sich Punktfolgen, die nach graphischem Ausgleich zwei weitere Gerade bestimmen, auf denen der Einfluß des Pollens auf die Entwicklung der Samengröße abgelesen werden kann. Der stark abweichende Wert für die Kreuzung 99/52 *P. canescens* ×

Tabelle 4.  
Mittelwerte (M) der Tausendkorngewichte 1951/1952 mit Angabe von n und  $\delta$   
(n = Anzahl der Kreuzungen, die der Mittelwertsbestimmung zugrunde liegen,  
 $\delta$  = Umrechnungswert, wenn der Mittelwert 67,4 mg (*P. tremula*  $\times$  *tremuloides*)  
= 1,00 gesetzt wird)

		<i>tremuloides</i> $\delta$	<i>grandidentata</i> $\delta$	<i>tremula</i> $\delta$	<i>canescens</i> $\delta$	<i>alba</i> $\delta$	Zeilen- mittel
<i>canescens</i> ♀	M n $\delta$	200,0 1 3,26	266,3 3 3,95	326,0 4 4,84	481,7 3 7,13	199,0 1 2,95	298,6
<i>alba</i> ♀	M n $\delta$	133,1 7 1,98	169,5 4 2,51	198,3 26 2,94	273,0 19 4,05	285,5 6 4,24	211,9
<i>tremula</i> ♀	M n $\delta$	67,4 7 1,00	110,5 2 1,64	86,0 15 1,28	136,5 8 2,02	123,7 7 1,83	104,8
Spaltenmittel		140,3	182,1	203,4	297,1	202,7	

*alba* ( $\delta$  = 2,95, s. Tab. 4) beruht mangels Material<sup>3)</sup> nur auf einer Bestimmung und repräsentiert wahrscheinlich keinen Durchschnittswert. Er ist beim graphischen Ausgleich unberücksichtigt geblieben (über die Bedeutung dieses Wertes für die Varianzanalyse 2 vgl. S. 11/12).

Die Beeinflussung des Samengewichtes läßt sich demnach folgendermaßen definieren: Das Samengewicht bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Leuce* ist zunächst von der als Mutter verwendeten Art abhängig in der Weise, daß die auf *P. alba* produzierten Samen schwerer (größer) sind als die auf *P. tremula* erzeugten und daß Samen auf *P. canescens* schwerer (größer) sind als die von *P. alba* und *P. tremula* stammenden. Der Einfluß des befruchtenden Vaters macht sich in einer Steigerung des Samengewichtes (der Samengröße) bemerkbar in der Weise, daß die Gewichte in der Reihenfolge *P. tremuloides*, *grandidentata*, *tremula*, *canescens*, *alba* steigen. Aus dieser Ordnung ist abzulesen, daß die Steigerung in mathematischer Regelmäßigkeit erfolgt und daß die Samengewichte reziproker Kreuzungen unterschiedlich sind.  $\times$

#### Diskussion der Ergebnisse

Der Bedarf an Nahrungsstoffen wird bei den *Populus*-arten bis zur Ausbildung der Wurzel nach KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER (1927) aus den Kotyledonen gedeckt, die reichlich Öl als Reservestoff enthalten. Andere Stoffreserven stehen nicht zur Verfügung, da der Samen der *Populus*-arten zur Zeit der Reife endospermlos ist. Nach GRAF (1921) beginnt die Reduktion des Nucellus bereits im Zweizellstadium des Embryosackes, und das Endosperm wird in einem sehr frühen Stadium aufgezehrt. Am reifen Samen ist lediglich zwischen Samenschale und Embryo eine sehr dünne, offensichtlich plasmafreie einzellige Schicht feststellbar, die bei der Keimung fest an der Samenschale haftet und den letzten Rest des einstmaligen Endosperms darstellt. Das Samengewicht wird also ausschließlich von der Größe des Embryos und der Samenschale bestimmt.

Um für den Anteil dieser beiden Komponenten einen Anhaltspunkt zu gewinnen, wurden von drei verschiede-

<sup>3)</sup> Weibliche Bäume von *P. canescens* scheinen unter den natürlichen Vorkommen in Deutschland weit seltener zu sein, als die männlichen. Umgekehrt sind männliche *P. alba*-Bäume nach unserer Meinung sehr selten; die meisten unter diesem Namen laufenden Herkünfte dürften zu *P. canescens* zu stellen sein. Einwandfrei männliche *P. alba* ist mir bisher — außer bei *P. alba* var. *Bolleana* — nur aus der Umgebung von Stuttgart (zwei gepflanzte Parkbäume vermutlich gleicher Herkunft) und aus den Donau-Auen um Dillingen bekannt geworden; doch ist nicht zu zweifeln, daß mit weiteren Vorkommen gerechnet werden kann.

nen Samenproben, und zwar von *P. tremula* H 231 (aus unkontrollierter Bestäubung innerhalb eines Aspenbestandes), von der Kreuzung 20/52 (*P. alba*  $\times$  *canescens*) und 94/52 (*P. alba*  $\times$  *canescens*) nach zweistündigem Einweichen in Wasser je 100 Samenschalen (in zwei Proben zu je 50) von den dazugehörigen Embryonen getrennt und auf der Analysenwaage nach 24stündigem Trocknen bei Zimmertemperatur gewogen. Das Ergebnis war:  
H 231 (TKG 91 mg) Samenschale 20,5%, Embryo 79,5%  
94/52 (TKG 414 mg) Samenschale 18,0%, Embryo 82,0%  
20/52 (TKG 526 mg) Samenschale 14,0%, Embryo 86,0%  
Mit steigendem TKG nimmt also relativ der Anteil der Samenschale ab und der Anteil des Embryos zu.

Da die Samenschale als Gebilde der Mutterpflanze nicht dem Einfluß der Kreuzung unterliegt, wenn von der Möglichkeit einer durch den Embryo bedingten Entwicklungsbeeinflussung abgesehen wird, kann also die Schlußfolgerung über die Beeinflussung des Samengewichtes dahingehend präzisiert werden, daß zum mindesten für etwa 80% des festgestellten Samengewichtes eine biparentale Beeinflussung durch unterschiedliche Ausbildung der Bastardembryonen anzunehmen ist. Darüber hinaus ist zu erwarten, daß der relative Anteil des mütterlichen Gewebes (Samenschale) mit zunehmendem Gewicht absinkt.

Das Samengewicht erweist sich, von dem Anteil der Samenschale abgesehen, in mathematischer Ausdrucksweise als Funktion  $f$  zweier Größen  $x$  und  $y$ , die biologisch den Eltern zugeordnet sind. Die Funktion  $f(x, y)$  könnte mit Hilfe der Differenzialrechnung geklärt werden und würde eine zur  $x$ - und  $y$ -Achse geneigte Fläche ergeben, die den geometrischen Ort aller möglichen Tausendkorngewichte darstellt<sup>4)</sup>.

Das ist biologisch verständlich, denn das Samengewicht stellt neben seiner Abhängigkeit von den Eltern-Einflüssen das Produkt einer individuellen Entwicklung dar, so daß das Gewicht bei Erreichung einer wohldefinierten Entwicklungsstufe, der Samenreife, einen insgesamt dreidimensional abhängigen Wert annehmen muß. Die in Abbildung 2 gegebene graphische Darstellung kann, da nur Gruppen gleicher Entwicklungsstufe verglichen werden, auf diese dreidimensionale Darstellung verzichten und stellt die Projektion des Entwicklungsganges auf eine Seitenfläche dieses Raumes dar. In dieser Ebene ist die Linie für *P. alba* ♀ als Ausgangspunkt für die gegenseitigen Lagebeziehungen als Gerade gewählt. Es zeigt sich, daß sich damit auch die Entwicklungslinien des Samengewichtes bei *P. tremula* ♀ und *canescens* ♀ ohne Zwang einer Geraden fügen. Das bedeutet, daß sich bei der Wahl einer anderen Kurve als einer Geraden für *P. alba* ♀ auch die beiden anderen Entwicklungslinien des TKG dieser andersartig aussehenden Kurve angleichen würden. Von der Form dieser Kurve sind die Abstände für den Einfluß des Pollenspenders abhängig. Es ist sicherlich zweckmäßig, aus Gründen der Einfachheit zunächst die Vorstellung einer Entwicklung auf Geraden beizubehalten, solange nicht Gründe gefunden werden, die das Vorliegen einer geradlinigen Steigerung des TKG unwahrscheinlich machen. Eine auffallende Erscheinung ist, daß die drei Geraden sich mit großer Annäherung in einem rückwärtigen Schnittpunkt A, und nicht in deren drei, schneiden. Dieser ge-

<sup>4)</sup> Auf die mathematische Durchführung dieser Aufgabe ist vorläufig verzichtet worden. Sie wird wesentlich erleichtert, wenn weitere Messungsergebnisse und damit größere Sicherheit für die Bestimmung der Einzelpunkte vorliegen.

meinsame Schnittpunkt bliebe auch erhalten, wenn die Geraden zu andersartigen Kurven abgeändert würden.

Bezüglich dieses Schnittpunktes A kann folgende Überlegung angestellt werden: Wenn wir uns auf der Linie des Samengewichtes bei einer Art, z. B. *P. alba*, in der Richtung der Abnahme des Wertes bewegen, werden wir irgendwann einen Minimalwert erreichen. Gleichzeitig dürfte aus dem Anteil der Samenschale am Samengewicht zu schließen sein, daß damit ein Maximalwert für den Anteil der Samenschale erreicht wird. Trifft der Punkt des Minimums für das Gewicht und der des Maximums für den Anteil der Samenschale für alle weiblichen Formen in einem Wert zusammen, so kann gefolgert werden, daß den drei Arten ein einheitlicher Grundwert für die Ausbildung der Samenschale, aber ein unterschiedlicher Wert für die Steigerung des Samengewichtes zukommt. Dieser Punkt ist gleichzeitig auch der Ort, an dem eine Befruchtung wirkungslos in bezug auf die Schwere der Samen sein müßte. Ein solcher hypothetischer Punkt deutet demnach eine Entwicklungskapazität an, die durch das Auftreten realer Funktionsvorgänge in verschiedenen Richtungen wirksam werden kann. Aus dem übereinstimmenden Schnittpunkt kann der Schluß gezogen werden, daß die drei als Mutter benutzten Arten auf einen entwicklungsgeschichtlich gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgehen. In gleicher Weise ist auch der auf der Ordinate des Koordinatensystems sich ergebende Abstand für den Einfluß des Vaters zu werten. Zunächst sagt die in ihrem Ausmaß beliebig gewählte Entfernung für den Standort von *P. tremuloides* ♂ und *P. alba* ♂ nur aus, daß zwischen diesen beiden Arten ein faßbarer Unterschied hinsichtlich ihrer Wirkung auf die Ausbildung des Samens besteht, dessen numerische Festsetzung gleichzeitig den Wert für die Gewichtssteigerung durch die übrigen Arten *P. grandidentata* ♂, *tremula* ♂ und *canescens* ♂ definiert. Würden wir aber die Darstellung der Abhängigkeit  $f(x, y)$ , statt sie auf der Grundlinie der *P. alba* ♀ zu entwickeln, beispielsweise auf der Grundlinie *P. tremula* ♂ durchführen, so ergäbe sich natürlich in gleicher Weise eine Konvergenz der männlichen Entwicklungslinien auf einen gemeinsamen Punkt, für den ebenfalls das oben Gesagte gilt. Eine solche Änderung in der Wahl der Grundlinie besagt ja nichts weiter, als daß die Projektion des oben bezeichneten dreidimensionalen Entwicklungsraumes auf eine andere der drei möglichen Flächen erfolgt. Die in Abbildung 2 aufgetragenen Ordinaten stellen also wahrscheinlich ein Maß für die entwicklungsgeschichtlichen Abstände der betreffenden Art hinsichtlich ihrer Einwirkung auf den Bastardembryo dar. Ob der gleiche Abstand auch für die Ausbildung anderer Eigenschaften als die Samengröße gilt, muß natürlich dahingestellt bleiben. Es wird Aufgabe weiterer experimenteller Prüfungen sein müssen, für andere Eigenschaften das Vorhandensein oder Fehlen ähnlicher Beziehungen festzustellen. Eine Maßeinheit für den Ordinaten-Abstand bzw. für die Ordinaten-Differenzen, die zu einer anderen bekannten Einheit in Beziehung gesetzt werden könnte, kann vorläufig nicht angegeben werden.

Die unterschiedliche Größe der Samen ist zum überwiegenden Teil auf unterschiedliche Ausbildung der Embryonen zurückzuführen. Da mit erheblichen Unterschieden des spezifischen Gewichtes kaum zu rechnen ist, bestehen für die Erklärung des Unterschiedes zwei Möglichkeiten: Entweder ist die Anzahl der Zellen bei Samen mit hohem TKG größer als bei Samen mit geringem

Gewicht (höhere Zellteilungsrate im Embryonalstadium), oder der absolute Größendurchschnitt der Zellen ist bei gleicher Zellenzahl verschieden. Natürlich können auch beide Möglichkeiten gemeinsam die Gewichtserhöhung bedingen. Die gleichen Möglichkeiten aber sind die einzigen Grundlagen eines sichtbaren Auftretens der Heterosis (BUCHHOLZ 1945), wenn auch nicht deren Ursache. Es liegt demnach die Frage nahe, ob nicht aus den Relationen über die Steigerung des Samengewichtes Schlüsse auf das Auftreten der Heterosis bereits im Stadium der Samenbildung möglich sind. Sicherlich darf der Schluß nicht in der Weise gezogen werden, daß hohes Gewicht auf Heterosis schließen ließe. Einem solchen Schluß würden alle Erfahrungen widersprechen. Aber die Punkte des TKG-Mittels, wie sie in Figur 2 angegeben sind, stellen lediglich Mittelpunkte von Streuungsflächen dar, innerhalb deren Umfang mit statistischer Wahrscheinlichkeit die Gewichte der betreffenden Kreuzungen liegen werden. Eine Streuungsfläche, und nicht eine einfache Linie, wird die richtige Darstellung für die Variabilität der Samengröße sein, weil sowohl von mütterlicher wie von väterlicher Seite Faktoren wirksam werden, deren Einfluß auf die Samengröße eine mehr oder weniger starke Abweichung vom Mittelwert zur Folge hat. Die Streuungsflächen sind der Einfachheit halber zunächst als Kreise angenommen und als Beispiel für die drei bei der Befruchtung mit Pollen von *P. tremula* ♂ auftretenden Samengrößen bei *P. tremula* ♀, *alba* ♀ und *canescens* ♀ mit ihrem Sigma-Wert eingezeichnet. An diese drei Streuungskreise können zwei symmetrische Tangenten angelegt werden. Aus der Tatsache, daß nur zwei gemeinsame Tangenten für die drei Streuungskreise existieren, geht wiederum die Gesetzmäßigkeit der dargestellten Beziehungen hervor. Innerhalb dieser Streuungskreise könnte den verschiedenen möglichen Samengewichten eine Bedeutung für das Auftreten der Heterosis durchaus zukommen: Die Streuungskreise werden durch die Entwicklungslinie des Samengewichtes und die Linie der väterlichen Gewichtsbeeinflussung in vier Sektoren geteilt (in Abb 2 in einem Fall mit 1 bis 4 nummeriert). Vom Mittelwert abweichende Samengewichte, die in den Sektoren 1 und 2 liegen, besagen, daß es sich um Mutterpflanzen mit verhältnismäßig geringer Potenz zur Steigerung des Samengewichtes handelt. Umgekehrt gilt für die Sektoren 3 und 4 die Tatsache einer relativ hohen Gewichtssteigerung durch die Mutter. Für den Einfluß des Vaters gelten gleiche Beziehungen hinsichtlich der beiden Sektoren links (1, 3) bzw. rechts (2, 4) der Mittellinie der väterlichen Art. Im rechten oberen Sektor (4) müßten dann die Samengewichte zu finden sein, die sowohl von väterlicher wie mütterlicher Seite eine Steigerungstendenz aufweisen. Das würde entweder eine (relative) Erhöhung der Zellteilungsrate oder eine (relative) Vergrößerung der Embryonalzellen oder schließlich auch beides zusammen bedeuten. Abgesehen von allen übrigen möglichen Beeinflussungen eines Sichtbarwerdens der Heterosis, wie Tageslängenabhängigkeit, physiologische Nutzungsmöglichkeit der Umweltbedingungen usw. wäre es denkbar, daß die relative Lage des Gewichtswertes innerhalb der Sektoren der Streuungsflächen über die heterotischen Entwicklungsmöglichkeiten frühzeitig Aufschluß gibt<sup>5)</sup>.

<sup>5)</sup> Entsprechende Untersuchungen über den möglichen Zusammenhang zwischen Samengewicht und Heterosis sind mit Hilfe des gleichen Kreuzungsmaterials in Angriff genommen, aber noch nicht abgeschlossen.



Aus der Lagebeziehung der Samengewichte in bezug auf ihre Eltern geht hervor, daß die Gewichte bei reziproken Kreuzungen verschiedene Mittelwerte aufweisen müssen. Wenn aber die Samengewichte vornehmlich durch den Embryo bestimmt werden, so könnte eine enge Beziehung zwischen dem Samengewicht und dem Jugendwachstum bestehen. Solche Beziehungen sind bei anderen Holzarten bereits festgestellt worden (LANGNER 1939). Die Verfolgung der Wachstumskurven in späterer Zeit hat allerdings gezeigt, daß die auf Grund des Samengewichtes aufgetretenen Unterschiede des Längenzuwachses mit zunehmendem Alter ausgeglichen werden (ROHMEDER 1939). Speziell für Kreuzungen in der Sektion *Leuce* hat v. WETTSTEIN (1933) Unterschiede bei reziproken Kreuzungen von *P. alba* und *tremula* festgestellt, und zwar hat sich bei seinen Versuchen der Bastard *P. alba* × *tremula* gegenüber dem reziproken Bastard als überlegen erwiesen. Dieser Überlegenheit des Bastards *P. alba* × *tremula* entspricht das höhere TKG-Mittel für den gleichen Bastard mit 198,3 mg gegenüber dem reziproken Bastard mit 123,7 mg in unseren Versuchen. Die Angaben v. WETTSTEINS beziehen sich allerdings nur auf zwei Kreuzungspopulationen im Alter von drei Jahren; Angaben über das weitere Verhalten in höherem Alter sind bisher nicht bekannt geworden. Eine solche reziproke Verschiedenheit muß nicht notwendigerweise mit Plasmon-Einflüssen gedeutet werden. Es könnte sich dabei auch um Arithmormorphosen, Heterogametie oder Anisogametie handeln (CORRENS 1930). Es wird auf alle Fälle von Interesse sein, die zahlreichen, für reziproke Bastard-Kreuzungen vorhandenen Nachkommen in ihrer späteren Entwicklung zu verfolgen und vielleicht festzustellende Unterschiede in Verbindung mit ihrem Samengewicht zu prüfen.

Schließlich ist noch zur Frage Stellung zu nehmen, ob die beobachtete Beeinflussung des Samengewichtes als Xenienbildung aufzufassen ist. Wenn man allgemein das Auftreten von Bastardmerkmalen bereits an Samen als Xenienbildung bezeichnet (CORRENS 1901), gehört der oben dargestellte Fall zweifellos in diese Kategorie. Doch ist die Frage der Xenien nahezu ausschließlich an Objekten untersucht worden, bei denen der Samen im wesentlichen Umfang entweder vom Endosperm (insbes. *Zea Mays*, CORRENS 1901) oder von den als Speicherorganen sehr kräftig ausgebildeten Kotyledonen (vor allem bei *Leguminosen*, TSCHERMAK 1931, 1932) nach Form, Gewicht, Chemosmus oder Farbe bestimmt wird.

Im ersten Fall ist die Endosperm-Befruchtung die wesentliche Ursache für die auftretenden Gewichtsunterschiede. CORRENS (1937) hat durch Trennung der Embryonen von Endosperm und Samenschale den relativen Anteil der Embryonen am Gesamtgewicht und die Schwankungen des Embryonalgewichtes bestimmt. Er schreibt, daß „von einer zuweilen deutlichen Wirkung der Heterosis“ abgesehen, die Embryonen sich offenbar intermediär verhalten, wenn Sippen stark verschiedener Samengewichte miteinander gekreuzt werden; die geringen und unsicheren Gewichtsunterschiede der Embryonen spielen aber dem Gesamtkorngewicht gegenüber keine Rolle. Die trotzdem deutlichen Unterschiede gehen also auf Endosperm-Unterschiede zurück und sind folglich Ausdruck einer doppelten Befruchtung, für deren Vorhandensein sie ja gerade von CORRENS als Beweis angesehen werden, nachdem der von GUIGNARD (1891) und NAWASCHIN (1898) zuerst erkannte Vorgang zunächst als eine recht fragliche, bis dahin gänzlich unbekannte Erscheinung galt.

Demgegenüber hat sich E. v. TSCHERMAK (1922, 1931, 1932) vor allem bei den Leguminosen mit Xenien befaßt, deren Charakter durch die Ausbildung der Kotyledonen bestimmt wird. Nach ihm sind „Xenien . . . . . direkt sinnfällige Effekte hybrider Befruchtung an den Bastardierungsprodukten, also an der ersten Samengeneration“. Für die Samen-Xenien (die von ihm neben den hier nicht interessierenden Fruchtstand-Xenien unterschieden werden) wird als Grund ihrer Entstehung die selbständige Vererbungsweise von Genen, die die Samenmerkmale betreffen, angenommen. Daraus ergibt sich (1932) die Unterscheidung von echten und falschen Xenien, wobei echte Xenien nur dann anzunehmen sind, wenn die Wirkungsweise der ihnen zugrundeliegenden Gene in der ersten oder zweiten Samengeneration eindeutig zum Ausdruck kommt. Hiervon deutlich zu trennen sind die falschen Xenien, bei denen ein Abweichen der Samenmerkmale bei Bastardierung von den mütterlichen Samenmerkmalen entweder auf unterschiedliche Lage- und Ernährungsbedingungen (normale Variationen) oder auf „Reizwirkung“ des Pollens zurückzuführen ist. Hierher gehören vor allem jene Fälle, bei denen eine Steigerung von Merkmalen nach Fremdbefruchtung als Ausdruck der Heterosis erfolgt. Auf Grund dieser Einschränkung werden dann auch die sehr umfangreichen Messungen von W. NICOLAISEN (1932) über Xenienbildung bei Roggen als beweisend angezweifelt.

In unserem vorliegenden Fall der Größenbeeinflussung durch den Pollen dürfte aber aus der Regelmäßigkeit der Gewichtsverteilung in den ansteigenden Kurven für das weibliche Geschlecht gar kein Zweifel darüber möglich sein, daß es sich nicht um Heterosis handelt, die ja zu einem über die Ausmaße der Eltern hinaus gesteigerten Gewicht führen müßte. Soweit sich Heterosis bereits im Samengewicht bemerkbar machen würde, könnte sie nur durch Verschiebung der Lage des Gewichtspunktes für die betr. Kreuzung innerhalb (oder außerhalb) des dazugehörigen Streuungskreises sichtbar werden.

Sieht man von den die Xenienbildung betreffenden Möglichkeiten einer Mitwirkung durch das Endosperm ab und befreit diesen Begriff außerdem von manchen belastenden Vorstellungen ungeklärter Wirkung von Hormonen usw., so bleibt eine höchst natürliche Tatsache: Bereits der mit der Mutterpflanze noch verbundene und von mütterlichem Gewebe umschlossene Samen durchläuft als Folge der Bastardierung ein frühzeitiges Stadium der Verschiedenheiten, die sich normalerweise bei Bastard-Nachkommen herausbilden. Ob diese Unterschiede sichtbar werden oder nicht, hängt ganz oder teilweise von den anatomischen Verhältnissen und dem Anteil des mütterlichen Gewebes bei der Samen- bzw. Fruchtbildung ab. Die Bedeutung von Samenverschiedenheiten liegt also nicht darin, ob sie Xenien (im Sinne der verschiedenen, in der Literatur vorhandenen Definitionen) sind oder nicht, sondern ob sie eine frühzeitige Erkennung von Bastardmerkmalen ermöglichen, und wie weit sich korrelative Verbindungen zu späteren Wachstumserscheinungen auffinden lassen; oder retrospektiv, welche Schlüsse sich auf entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge der gekreuzten Eltern daraus ziehen lassen.

Für beide hieraus folgenden Untersuchungsrichtungen scheinen die Kreuzungen innerhalb der Sektion *Leuce* ein besonders günstiges Objekt zu sein, weil die Samengröße in der Hauptsache vom Embryo bestimmt wird. Die Möglichkeiten einer entwicklungsgeschichtlichen



Schlußfolgerung sind angedeutet, und sie können vielleicht zu einer Sicherung oder Ergänzung unserer bisherigen Auffassung der Einordnung der einzelnen Arten in das natürliche System führen. Hieran würden sich Überlegungen über mögliche und zweckmäßige Kreuzungen für züchterische Zwecke anschließen können. Dazu aber ist vor allem erforderlich, den Umfang des Materials, besonders unter Einbeziehung der in unserem Gebiet nur unzureichend oder überhaupt nicht vertretenen Arten zu erweitern. Auf der anderen Seite muß der Zusammenhang zwischen Samengröße und Jugendwachstum anhand der Nachzucht der hier behandelten Kreuzungen untersucht werden.

#### Zusammenfassung

1. Die Untersuchung der Samen aus Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* ergibt statistisch gesicherte Gewichtsunterschiede, die auf den Einfluß sowohl des weiblichen wie des männlichen Elters zurückgeführt werden können.

2. Die Einordnung dieser signifikant unterschiedlichen Samengewichte in ein Koordinatensystem zeigt den gesetzmäßigen Verlauf dieser Beeinflussung.

3. Die aufgezeigte Gesetzmäßigkeit wird diskutiert hinsichtlich ihrer Bedeutung

- für die entwicklungsgeschichtliche Stellung der Arten,
- für das Auftreten des Heterosiseffektes,
- für die Frage der Unterschiedlichkeit reziproker Kreuzungen,
- für die Möglichkeit einer frühzeitigen Erkennung wirtschaftlich wertvoller Kreuzungen.

#### Summary

GREHN, J.: *The seed weight in crossings within the Section Populus Leuce as a function of the male and female parents.*

(1) The testing of seed from crossings within the Section *Populus Leuce* has revealed statistically significant differences in weight. These differences can be attributed to the influence of the female as well as of the male parent.

(2) The graphical representation of these seed weights shows that this influence has a systematic tendency.

(3) This correlation is discussed with regard to its importance:

- to the evolutionary placing of the species.
- to the occurrence of heterotic effects.

(c) to the question of the differences between reciprocal crossings.

(d) to the possibility of an early diagnosis of economically valuable crossings.

#### Literatur

- BLENN, H.: Grundsätzliche Betrachtungen zur Varianzanalyse. *Z. Pflanzenzüchtung* 30, 122–142 (1951). — BUCHHOLZ, J.: T.: Embryological aspects of hybrid vigor in Pines. *Science* 106, 135–142 (1945). — CORRENS, C.: Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. *Bibl. Botan.* 53, Gesammelte Abhandlungen 65, (1901). — CORRENS, C.: Nicht mendelesche Vererbung. In: *Handbuch der Vererbungswissenschaft* II H. Berlin 1937. — EGGBRECHT, H.: Die Untersuchung von Saatgut. In: *Handbuch der Landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethoden (Methodenbuch)*, Bd. 5. Hamburg 1949. — FISHER, R. A.: *Statistical methods for research workers*. London (Oliver & Boyd). 11. Aufl. 1950. — GEBELEIN u. HEITE: *Statistische Urteilsbildung*. Berlin (Springer) 1951. — GRAF, J.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus* L. *Beih. Bot. Cbl.* 38, 405–452 (1921). — GREHN, J.: Über die Erhaltung der Keimfähigkeit bei Pappelsamen. *Z. Forstgenetik* 1, 58 (1952). — GREHN, J.: Über Spaltungserscheinungen und photoperiodische Einflüsse bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* DUBY. *Z. Forstgenetik* 1, 61–69 (1952). — GUIGNARD, L.: Nouvelles études sur la fécondation. *Ann. sc. nat. Bot.* 14 (1891). — KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER: *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*, Bd. 2 (1927). — LANGNER, W.: Züchtung auf Wüchsigkeit (Theorie einer Auslese als Beitrag zur Forstpflanzenzüchtung). *Forstwiss. Cbl.* 61, 313–318 (1939). — LEIN, A.: Bemerkungen zu neueren Arbeiten über Fragen des Feldversuchs. *Z. Pflanzenzüchtung* 30, 89–111 (1951). — MUDRA, A.: Anleitungen zur Durchführung und Auswertung von Feldversuchen nach neueren Methoden. Leipzig (Hirzel) 1949. — NAWASCHIN, S.: *Lilium Martagon*. *Bull. de l'Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg* 1898. — NICOLAISEN, W.: Über quantitative Xenien bei Roggen und Erbsen. *Z. Pflanzenzüchtung* 17, 265–276 (1932). — O. E. E. C. (Organis. Europ. Econ. Coop.): *The American Poplar, its importance for Europe*. Paris 1951. — ROHMEDER, E.: Wachstumsleistungen der aus Samen verschiedener Größenordnung entstandenen Pflanzen. *Forstwiss. Cbl.* 61, 42–59 (1939). — ROHMEDER, E.: Die Vermehrung der Pappeln durch Samen. *Forstarchiv* 17, 73–80 (1941). — SATO, Y.: On the viability of *Populus* seeds (Jap., engl. Summary). *Res. Bull. Coll. Exp. Forests Hokkaido Univ.* 14, 77–92 (1949). — SNEDECOR, G. W.: *Statistical methods*. Ames, Iowa 1947. — TSCHERMAK, E.: Über die Vererbung des Samengewichts bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. *Z. ind. Abst. Vererb. Lehre* 28, 23–44 (1922). — TSCHERMAK, E.: Über Xenien bei Leguminosen. *Z. Pflanzenzüchtung* 16, 73–81 (1931). — TSCHERMAK, E.: Bemerkungen über echte und falsche Größen-Xenien. *Z. Pflanzenzüchtung* 17, 445–450 (1932). — WEBER, E.: *Grundriß der biologischen Statistik*. Jena (Fischer) 1948. — WETTSTEIN, W. v.: Die Kreuzungsmethode und die Beschreibung von F<sub>1</sub>-Bastarden bei *Populus*. *Z. Pflanzenzüchtung* 18, 597–626 (1933).

(Aus dem Institut für Forstsamenkunde und Pflanzenzüchtung, München)

## *Larix decidua* Mill. x *Larix Gmelini* Pilg., ein in Grafrath mehrfach natürlich entstandener luxurierender Bastard

VON MARION ROHMEDER und RUDOLF DIMPFLEMEIER

(Eingegangen am 28. 6. 1952)

Im Heinrich Mayrschen Exotenanbauversuchsgelände in Grafrath wurde im Jahre 1931 ein stark geneigter Nordwesthang mit zwei sibirischen Baumarten, *Larix sibirica* und *Pinus cembra sibirica* in Bestockung gebracht. Diese Hangneigung erschien in dem welligen Endmoränengelände der jüngeren Würmeiszeit für Baumarten aus einem extrem kalten Klima noch am ehesten geeignet. Der Boden besteht aus 70 bis 100 cm tiefgrün-

digem sandigen Lehm über kiesigsandigem Moränenschotter. Die Höhe über dem Meer beträgt 570 bis 580 m. Die beiden angebaute Exoten entwickelten sich sehr langsam, ja geradezu dürrig und kümmerlich. Dagegen wuchs ungewollt sehr üppig eine buntgemischte einheimische Gehölzflora, die zum Teil vom Wind, zum Teil von Vögeln angesät wurde: Birken, Erlen, Weiden, Vogelbeeren, Pulverholz, Fichte, Buche und Eiche. Die letzt-