

Über das Auftreten von Triploiden nach der Selbstung anomaler Zwitterblüten einer Graupappelform

Von F. W. SEITZ

(Eingegangen am 10. 10. 1953)

Bisher ist verschiedentlich über Untersuchungen an einem Wurzelbrutklon von Graupappeln aus dem Auwald bei Dillingen an der Donau berichtet worden, der bei seinen Glied-Individuen in der Zeit von 1951 bis 1953 blütenmorphologisch in jedem Jahr das gleiche eigentümliche zwittrige Verhalten gezeigt hat. Diese schon ältere Baumgruppe ist diploid und hat $2n = 38$ Chromosomen. Die Entwicklungsabläufe in ihrer Blütenregion lassen einige Besonderheiten erkennen. Während auf der einen Seite die Abläufe im Fruchtknoten der zwittrigen Blüten normal vor sich gehen, entsprechen ihnen andererseits gewisse Unregelmäßigkeiten in den Antheren, die bei der Stadienfolge der Meiose in den Pollenmutterzellen feststellbar sind und die zu der anomal großen Variationsbreite der Pollenkorn-Durchmesser (von 20 bis 68μ) in Beziehung stehen (vgl. SEITZ 1952, 1953). Aus der Art der Zusammensetzung der verschiedenen Entwicklungsstufen, die sich jeweils in der gleichen Anthere finden lassen, sowie aus dem Vorkommen noch ungegliederter Pollenmutterzellen neben schon ausgebildeten Tetraden hat sich damals die Vermutung ergeben, daß bei unserem Objekt ein Teil der P.M.Z. offenbar unreduziert bleibt und diploide Pollen bildet. Als derartige diploide Einheiten müssen die extrem großen Körner aufgefaßt werden. Im Anschluß daran haben dann außerdem Kulturen mit diesem Pollen auf Zuckerlösung ergeben, daß auch die größten Körner in der Lage sind, Pollenschläuche auszubilden.

Um die Auswirkungen der beschriebenen besonderen Erscheinungen bei diesem Material kennenzulernen, ist im Frühjahr 1953 der Versuch unternommen worden, von ihm unter Ausnutzung seiner Zwitterigkeit eine größere Selbstungs-F, herzustellen. Über das bisherige Ergebnis des Versuchs sowie über die Identifizierung einzelner triploider Individuen in der angezogenen Nachkommenschaftspopulation soll im folgenden vorläufig berichtet werden.

Die Herstellung der Selbstungs- generation

Im Verlaufe des Februar 1953 wurde die Selbstbestäubung in der bei Pappelkreuzungen üblichen Weise an abgeschnittenen Blühreisern vorgenommen. Die Reiser standen in Glasgefäßen mit Wasser, die im Gewächshaus bzw. auf dem Flur des Institutes aufgestellt worden waren.

Die Pollenmenge, die bei der Selbstbestäubung auf die Narben reifer Blüten gebracht werden konnte, war recht unterschiedlich groß. Sie war davon abhängig, wieviel Pollen von den sich öffnenden Antheren abgesammelt werden konnten. Eine Wiederholung der Bestäubung der Blüten war darum oftmals notwendig. Etwa acht Tage nach der ersten Bestäubung ließen sich stets im Narbengewebe eingedrungene Pollenschläuche beobachten. Von den nicht ausgekeimten Pollenkörnern fielen während dieser Zeit die meisten wieder von den Narben ab.

Wie zu erwarten, war auch der Ansatz bei den einzelnen Kätzchen unterschiedlich groß. Bis zur vollständigen Reife

kamen 20 Kätzchen. Alle anderen fielen vorher von den Zweigen ab und wurden verworfen. Die in der Zeit vom 5. Februar bis 13. Februar bestäubten Kätzchen begannen am 23. März 1953 zu „wollen“ und reifen Samen zu entlassen. Bei 8 Kätzchen, die stark bestäubt worden waren, wurde bei dieser Gelegenheit die Anzahl der entwickelten Samen je Fruchtknoten ausgezählt. Das Ergebnis ist in Tab. 1 zusammengestellt worden.

Tabelle 1
Anzahl der reifen Samen je Fruchtknoten bei 8 geselbsteten Kätzchen

Anzahl Samen je Fruchtknoten	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Anzahl Fruchtknoten	2	3	24	65	121	183	189	196	171	129	8

Bei der Beurteilung dieser Zahlen ist zu berücksichtigen, daß der Fruchtknoten unseres Objektes aus 2 Fruchtblättern mit je 1 Plazenta besteht, an der sich jeweils 5 Samenanlagen befinden. Demnach konnten bei diesem Material also im Höchsthalle nur 10 reife Samen in jedem Fruchtknoten normalerweise entstehen. Die Zahlentafel der Tab. 1 gibt also zu erkennen, daß selbst bei starker Selbstbestäubung dieser 8 Kätzchen keine volle Ausnutzung der Samenbildungspotenz der Fruchtknoten erreichbar war.

Eine zweite Serie von Blühreisern (in einem oberen Flur des Institutes aufgestellt) wurde in der Zeit vom 24. Februar bis 28. Februar 1953 geselbstet. Von ihr wurden ab 29. März 1953 reife Samen geerntet. Die Fruchtbarkeitsverhältnisse ergaben kein anderes Bild wie bei den Kätzchen der ersten Serie.

Alle geernteten Samen sind nach Möglichkeit sofort in Petrischalen zur Keimung ausgelegt worden. Wir folgten dabei sowie bei der Erziehung der Jungpflanzen der Methodik, wie sie GREHN (1952 und unveröff.) für die Anzucht von Kreuzungsnachkommenschaften für Aspen und Graupappeln im Institut entwickelt hatte. Die Kulturmaßnahmen wurden lediglich bei einem Arbeitsgang verändert. Von Ende Mai bis Anfang Juli 1953 ist wegen der geeigneteren Fixierungsmöglichkeit der Wurzelspitzen, die zu ersten zytologischen Untersuchungen von Mitosen gewonnen werden sollten, eine vorübergehende Topfkulturperiode eingeschaltet worden. Im Anschluß daran sind alle Pflanzen möglichst mit unverletztem Ballen auf einem Anzuchtbeet im Freiland ausgepflanzt worden. Offenbar durch diese Topfzwischenkultur und durch die verspätete Auspflanzung verursacht, blieb der durchschnittliche Höhenwuchs der Gesamtnachkommenschaft in der Folge hinter der Durchschnittsgröße vergleichbarer anderer Nachkommenschaften zurück, die früher ins Freiland gekommen waren. Diese Erscheinung behinderte jedoch unser Untersuchungsvorhaben nicht.

Insgesamt sind ursprünglich etwa 8800 Samen ausgelegt worden. Ihre Keimfähigkeit lag zwischen 90 und 99%. Wie zu erwarten, setzte im Verlaufe der Kultur ein erheblicher

Pflanzenabgang ein. Am 13. Juli 1953 standen auf dem Kulturbeet noch 2333 Sämlinge von sehr unterschiedlicher Größe, und von ihnen sind bis zum 3. August 1953 noch weitere 187 Individuen eingegangen. Die vor dem Auspflanzen bereits eingetretene Differenzierung des Gesamtmaterials in kleine, mittlere und große Pflanzen nahm im Verlaufe des Spätsommers weiterhin zu. Ebenso vertieften sich die Unterschiede zwischen den Individuen in der Form und der Größe der Blätter. Seit ihrem Entwicklungsbeginn im Pikierkasten fielen einige wenige Pflanzen durch ihre relativ großen Blätter auf. Dieser aus dem Rahmen der Gesamtmanngfaltigkeit der Nachkommenschaft sich abhebende Unterschied wurde im späteren Alter noch deutlicher. Solche Pflanzen stellten sich bei der zytologischen Untersuchung als Triploide heraus.

Eine Reihe weiterer Pflanzen wurde bei der Anzucht der Nachkommenschaft als morphologische Abweicher festgestellt. Auf sie soll besonders hingewiesen werden, da bei ihnen während der ersten Jugendentwicklung mehr oder weniger verzerrte und unsymmetrische Blätter aufgefallen sind. Ihre Erscheinungsform ähnelte oftmals derjenigen, die bei colchiciniertem Material allgemein bekannt ist und die dort auf Chromosomenzahlen-Chimären hinweist. Da wir später solche Chromosomenzahlen-Chimären bei unseren Pflanzen gefunden haben, vermuten wir, daß die morphologische Anomalie damit in Zusammenhang steht und daß es sich bei diesen Individuen um herabregulierende Triploide gehandelt hat. Später wird von derartigen Typen noch zu sprechen sein.

Chromosomenzählungen innerhalb der Selbstungsnachkommenschaft

Das geschilderte Selbstungsexperiment mit dem zwitterigen Material hatte, aufbauend auf den Ergebnissen früherer zytologischer und embryologischer Untersuchungen, zunächst der Prüfung zu dienen, inwieweit bei der Erzeugung einer solchen Generation tatsächlich unreduzierte Pollen wirksam werden. Wir begannen deshalb mit der Ermittlung der somatischen Chromosomenzahlen der Individuen der Population.

Zur Herstellung der erforderlichen Präparate verfahren wir auch hierbei nach der Essigsäurekarmin-Quetschtechnik. Soweit diese für spätere Untersuchungen wichtig erschienen, wurden sie in Euparal-Dauerpräparate umgewandelt.

Die zunächst benutzten Wurzelspitzen sind während der Topfkultur entnommen und in Essigalkohol fixiert worden. Infolge der Schwierigkeiten, die unser Objekt wegen der Kleinheit der Chromosomen (vgl. Abb. 1) den zytologi-



Abb. 1. Mitosen aus Wurzelspitzen von Selbstungsnachkommen. — Links: triploides Individuum ($2n = 57$); rechts: diploides Individuum ($2n = 38$).

sehen Untersuchungen bereitet, konnten natürlich bei weitem nicht alle Individuen während der Zeit der Topfkultur auf diese Weise bearbeitet werden. Wir beschränkten uns deshalb zunächst auf eine Anzahl Pflanzentypen,

die morphologisch einen Querschnitt durch die Population darzustellen schienen. Zuerst wurden 14 im Rahmen der Gesamtnachkommenschaft besonders auffallende Individuen identifiziert. Daran anschließend sind dann von 136 weiteren Pflanzen, die einen Querschnitt darstellen konnten, die Chromosomenzahlen ermittelt worden. Eine Ausdehnung der Untersuchungen an Wurzelspitzen über diese 150 Pflanzen hinaus war unmöglich, da sonst alle Pflanzen in ihrem Wachstum empfindlich geschädigt worden wären. Sie mußten ohnehin schon mit einigen Wochen Verspätung ins Freiland gebracht werden.

Für die weitere Klärung der Chromosomenzahlenverhältnisse innerhalb der Selbstungsnachkommenschaft mußten deshalb Sproßteile herangezogen werden. Es konnten aber nur solche Organe Verwendung finden, deren Entnahme keine Beeinträchtigung des Pflanzenwachstums verursachte. Wir fanden in den Spitzen der jüngsten Blattanlagen am Sproß ein für unsere Zwecke geeignetes Gewebe, das stets eine genügende Anzahl Mitosen enthielt. Die Vegetationskegel der ruhenden Achselknospen schieden dafür aus, da sie zur Untersuchungszeit keine Kernteilungen zeigten. Die im Teilungswachstum befindlichen Gewebeteile der Blattspitzen ließen sich unter dem Präpariermikroskop leicht isolieren. Ihre zytologische Untersuchung nach der Essigkarminmethode und die Herstellung von Quetschpräparaten brachten keine neuen technischen Schwierigkeiten mit sich.

Mit Hilfe dieser Technik sind zunächst nach dem Auspflanzen ins Freiland alle 150 bereits an den Wurzelspitzen getesteten Pflanzen am Sproß nachuntersucht worden. Es erschien erforderlich, daß sich die an den Wurzelspitzen erhaltenen Zahlen wegen der Langlebigkeit der Objekte auch an den Sproßteilen verifizieren ließen. Wir wurden auf diese Notwendigkeit aufmerksam, da die Wurzelspitzen-Untersuchungen für 4 Pflanzen einen Chimären-Aufbau aus triploidem ($3n = 57$) und diploidem ($2n = 38$) Gewebe ergeben hatten. In diesen 4 Fällen waren beide Chromosomenzahlen in den Wurzeln der Einzelindividuen gefunden worden. Von diesen Pflanzen zeigte eine die gleiche Eigentümlichkeit auch im Sproß. Die weiteren Blattspitzenzenteste ergaben dann noch 3 derartige Chimären. Es bleibt abzuwarten, ob die fortgesetzte Untersuchung des Materials ihre Anzahl vergrößern wird. Die Eigentümlichkeit selbst soll durch laufende Kontrolluntersuchungen an den gefundenen Pflanzen in ihrer weiteren Entwicklung verfolgt werden.

Mit Ausnahme der erwähnten Gewebs-Chimären ist sowohl bei den in den Wurzelspitzen als auch bei der Hauptmasse der Diploiden im Sproß jeweils die gleiche Chromosomenzahl in den Mitosen wiedergefunden worden. Die Untersuchung weiterer Pflanzen allein am Sproß wird laufend fortgesetzt. Inzwischen haben sich dabei 5 weitere Triploide ergeben. Auch sie fallen auf ihrer jetzigen Entwicklungsstufe phänotypisch auf. Unsere bislang gesammelten Erfahrungen gehen dahin, daß die Triploiden innerhalb der Nachkommenschaft im wesentlichen unter den extremen morphologischen Abweichern zu erwarten sind. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß die Hauptmasse der Selbstungsnachkommenschaft zum überwiegenden Teil diploid sein wird, obwohl auch bei dem Rest der Pflanzen die Variation in der Blattform und im Höhenwuchs der Pflanzen noch unverhältnismäßig groß ist.

Das bisherige Ergebnis unserer Chromosomenzählungen innerhalb der Selbstungsnachkommenschaft des Zwitters läßt sich, wie folgt, zusammenfassen (Stand der Untersu-

chung vom 10. September 1953): Von über 2000 Pflanzen sind 19 rein triploide Individuen mit $2n = 57$ Chromosomen ausgelesen worden. Außerdem konnten 7 Pflanzen festgestellt werden, die sowohl triploide als auch diploide Mitosen zeigten. Alle untersuchten Einzelpflanzen erhielten Nummern. Sie werden im nächsten Frühjahr auf größere Standräume zur Weiterbeobachtung verpflanzt.

An dieser Stelle sei auch Fräulein L. UTIKAL besonders gedankt, die als technische Assistentin unermüdlich die schwierigen zytologischen Serienuntersuchungen durchgeführt und bei der umfangreichen Kleinarbeit bei der Sämmlingsanzucht gewissenhaft geholfen hat.

Der Habitus der triploiden Selbstungsnachkommen

Es ist bereits angedeutet worden, daß sich die ausgelesenen Triploiden durch morphologische Eigenschaften aus der Masse der übrigen diploiden Inzuchtnachkommenschaft herausheben. Vor allem unterscheiden sie sich in der Oberfläche ihrer Blätter, die merklich größer ist, als die der Diploiden. Um diese Tendenz zu verdeutlichen,

wurde in der Abb. 2 (Mitte) ein mittleres Sproßblatt des einjährigen Sämlingsaufwuchses einer Triploiden dargestellt, dem links und rechts mittlere Sproßblätter von zwei Diploiden gleicher Größe beigegeben sind. Außerdem sind diese beiden Blätter absichtlich zwei solchen diploiden Selbstungsnachkommen entnommen worden, die sich stark in ihrer Blattmorphologie unterscheiden.

Hinsichtlich ihrer absoluten Pflanzenhöhen liegen die Triploiden im ersten Sämlingsjahr innerhalb der Gruppe der größten Pflanzen der Population. Eine entsprechende Höhenbonitierung, die von Zeit zu Zeit wiederholt werden soll, veranschaulicht die Tab. 2. Die Tab. 3 soll weiterhin andeuten, daß die Triploiden möglicherweise die Tendenz haben, weniger Blätter je Sproßlängeneinheit zu bilden als gleichgroße Diploide. Zu diesem Zweck wurden am 8. September 1953 die Triploiden in ihren Sproßlängen gemessen und außerdem die Anzahl der Blattinsertionsstellen je Sproß ausgezählt. Zu jeder Triploiden wurde zur vorläufigen Veranschaulichung eine gleichgroße Diploide, die auf dem Pflanzbeet in der Nähe steht, herangezogen und in gleicher Weise behandelt. Solche Vergleiche müs-

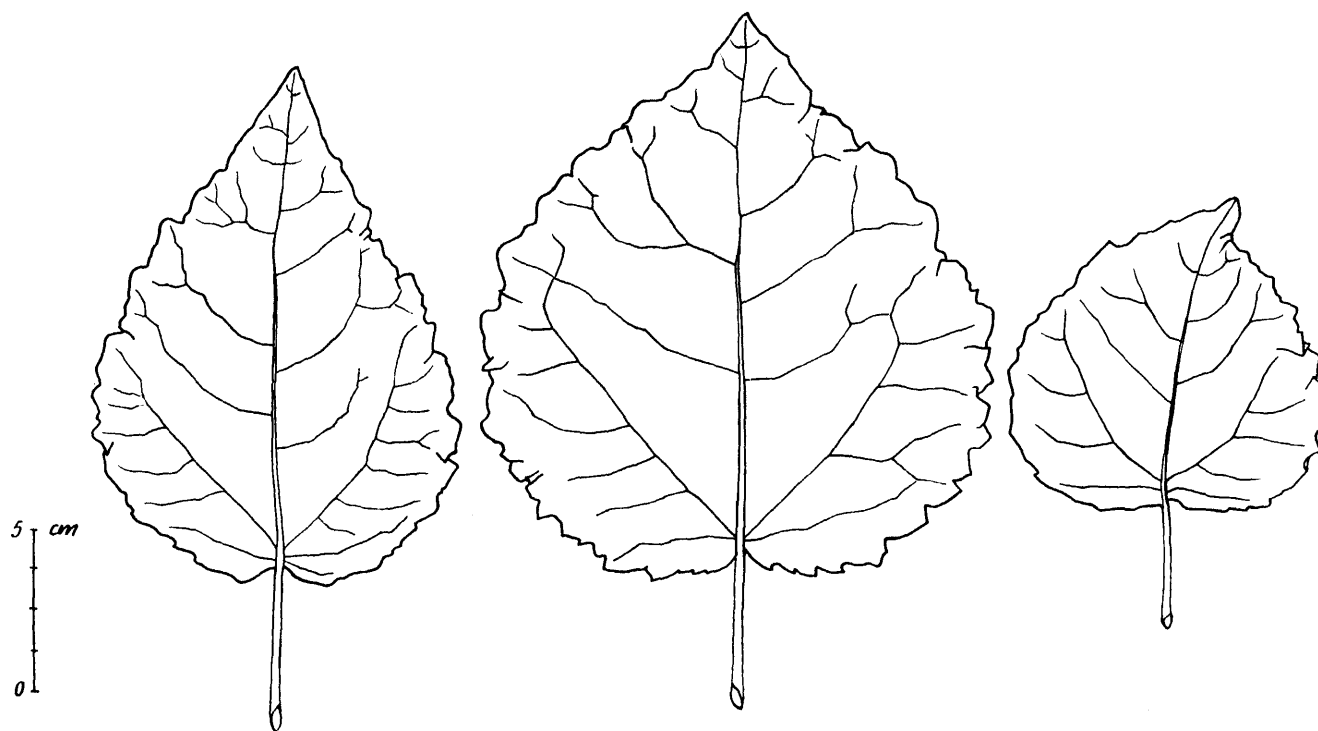


Abb. 2. Blätter aus der Sproßmitte von drei Pflanzen der Selbstungsnachkommenschaft. — Mitte: triploides Individuum. — Links und rechts: diploide Individuen mit verschiedenen Blattformen. (Verkleinert.)

Tabelle 2
Pflanzenhöhen der diploiden und der triploiden Individuen aus der Selbstungspopulation am 3. August 1953

Pflanzenhöhe bis cm	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	Individuenanz. n
Anzahl der diploiden Pflanzen	475	389	348	321	272	190	93	30	7	—	2	2127
Anzahl der triploiden Pflanzen	—	—	—	2	2	4	6	2	2	1	—	19

Tabelle 3
Anzahl der Blattansatzstellen bei gleichhohen diploiden und triploiden Pflanzen der Selbstungsnachkommenschaft (gemessen und gezählt am 8. September 1953)

Pflanzenhöhe in cm	25	30	33	38	44	45	46	46	46	47	48	48	50	50	52	52	57	61	66	je 1 cm Sproßl.
Anzahl der Blattinsertionsstellen der triploiden Pflanze	21	22	22	23	22	26	23	26	32	26	25	25	24	26	28	28	28	30	29	0,55
Anzahl der Blattinsertionsstellen bei einer gleichhohen diploiden Pflanze	22	24	26	32	31	32	29	25	30	28	31	28	32	30	31	24	33	34	36	0,63

sen jedoch in späteren Jahren am einjährigen Holz wiederholt werden. Falls eine derartige Tendenz bei diesem Material vorhanden ist, wird sie dann erst statistisch zu sichern sein.

Die Entstehungsweise von Triploiden aus diploidem Elternmaterial bei Graupappeln und Aspen

Das bisherige Ergebnis der Chromosomenzählungen innerhalb der Selbstungsnachkommenschaft, über das hier berichtet worden ist, hat demnach die Bestätigung der Richtigkeit einer Vermutung erbracht, die ursprünglich auf Grund früherer Untersuchungsbefunde aus der Blütenregion des zwittrigen Ausgangsobjektes gewonnen worden ist. Die danach zu erwartenden Triploiden konnten in 19 Fällen bisher identifiziert und aus der Masse diploider Inzuchtindividuen ausgelesen werden. Außerdem weisen weitere aus triploidem und diploidem Gewebe bestehenden Chimären, die sich als herabregulierende Chromosomenzahlen-Typen erklären lassen, ebenfalls auf eine Entstehung aus triploiden Zygoten hin. Diese Verifizierbarkeit der Auswirkung einer früher aus morphologischen Eigentümlichkeiten heraus gewonnenen Vorstellung von den Entwicklungsabläufen, wie sich das bei der vorliegenden Inzuchtpopulation ergeben hat, läßt es berechtigt erscheinen, gewisse Zusammenhänge erneut zu betrachten.

Die Veranlassung zur zytologischen und embryologischen Bearbeitung dieses anomalen Zwitter ergab sich, wie eingangs berichtet, da die Ursache der 1952 konstatierten, ganz ungewöhnlichen Variation der Pollenentwicklungsgeschichtlich geklärt werden sollte. Dazu konnte 1953 ein Beitrag vorgelegt werden, und außerdem war es ebenfalls 1953 möglich, die diploide Valenzstufe ($2n = 38$) für das zwittrige Ausgangsmaterial nachzuweisen. Darüber hinaus ergaben die damaligen Befunde, daß nur die Entwicklungsabläufe in den Antheren der Zwitterblüten in gewissem Umfang Unregelmäßigkeiten erkennen lassen, die auf die teilweise Produktion diploiden Pollens hindeuten. Es war deshalb zu vermuten gewesen, daß bei Selbstung der Zwitterblüten u. a. auch Triploide entstehen müßten. Diese Schlußfolgerung erwies sich jetzt als richtig; denn etwa 1% der durch Selbstung gewonnenen Nachkommen ist triploid. Ihre Entstehung kann offenbar allein als Funktion des Unvermögens eines Teiles der P. M. Z. angesehen werden, eine reduzierende Kernteilung in Gang zu setzen. Gleichzeitig läßt sich aber auch unsere an diesem Material gewonnene Vorstellung weiter präzisieren. Folgende Glieder einer Kette von Erscheinungen können dabei zueinander in Beziehung gesetzt werden: 1. die Anomalie der Ausbildung zwittriger Blüten bei einem gewöhnlich streng diözischen Objekt, 2. das Unterbleiben meiotischer Vorgänge in einem Teil der P. M. Z. bei den anomal entstandenen Antheren, 3. daraus resultierend, eine gewisse Menge diploiden lebensfähigen Pollens (mit ungewöhnlich großer Variationsbreite des Pollenbildes des Objektes), 4. bei kontrollierter Verwendung des Pollens (hier zur Selbstung) die Entstehung triploider Nachkommen, deren relative Anzahl zu den ebenfalls gebildeten diploiden Populationsgliedern dem Umfang des vorkommenden diploiden Pollens zu entsprechen scheint.

Die genetischen Hintergründe, die den Ausgangspunkt zum Ablauf dieser Kette bilden können, sind jedoch nach den bisher vorliegenden Ergebnissen noch nicht näher erfaßbar. Befunde über folgende Untersuchungen bleiben außerdem noch abzuwarten: 1. über die Wirkungsweise des unreduzierten Pollens in Kreuzungsnachkommen-

schaften mit rein weiblichen Aspen und Graupappeln; 2. über die Möglichkeit, ob auch rein männliche Aspen und Graupappeln fallweise unreduzierten Pollen produzieren können. — Den neu und unerwartet in Erscheinung tretenden Individuen in der Inzuchtnachkommenschaft, die offenbar im Verlaufe ihrer Jugendentwicklung die Chromosomenzahl auf die Diploidstufe herabzuregulieren vermögen, wird aber eine weitere Beachtung geschenkt werden müssen. Ebenso macht ein solcher Befund natürlich die laufende Kontrolle der Konstanz der bisher überlebenden reinen Triploiden in den folgenden Jahren notwendig. Damit beeinträchtigt die Erscheinung der Chromosomenzahlen-Regulation zugleich auch den Wert der Triploiden zu Züchtungszwecken, wenn, wie im vorliegenden Falle, ein baumförmiges Objekt mit einer langen Entwicklungszeit genutzt werden soll.

Der Befund jedoch, daß durch die Selbstung anomaler Zwitterblüten in beschränktem Umfang neben diploiden auch triploide Nachkommen entstanden sind, läßt es rückblickend notwendig erscheinen, die Bildungsursachen für die in Schweden wiederholt in der Natur gefundenen spontanen triploiden Aspen, hierzu in Parallele, erneut zu betrachten (vgl. NILSSON-EHLE 1936, MÜNTZING 1936, JOHNSON 1940). Eine Berechtigung scheint dazu außerdem dadurch gegeben zu sein, da auch dort neuerdings zufällig eine androgyne Aspe gefunden worden ist (RUNQUIST 1951). Weitere derartige Funde werden sicherlich bei der sich ausweitenden züchterischen Bearbeitung der Aspen und Graupappeln noch zu erwarten sein. Damit ist aber zugleich durch das Ergebnis unseres Selbstungsexperimentes eine neue Möglichkeit für die Entstehungsweise einer „spontanen“ Triploiden innerhalb der Sektion *Leuce* gegeben.

NILSSON-EHLE (1936), der die erste triploide „Gigasaspe“ in Schweden fand, äußerte damals die Vermutung, daß vieles für „eine autopolyploide Entstehungsweise“ spricht, und hält es für möglich, daß die gefundene Polyploidstufe die Folge von einer direkten Auswirkung eines Umwelteinflusses (z. B. eines Waldbrandes) sein kann. Diese Entstehungsmöglichkeit verliert aber heute in dieser Form an Wahrscheinlichkeit, da inzwischen eine ganze Reihe solcher triploider Aspen in schwedischen Beständen gefunden worden sind (vgl. JOHNSON 1940).

MÜNTZING (1936) hat seinerzeit die von NILSSON-EHLE gefundene Gigasaspe (ein rein männlicher Baum) zuerst zytologisch in Mitose und Meiose untersucht. Auf Grund seiner Befunde bekräftigt er die Ansicht von NILSSON-EHLE, daß es sich bei ihr um eine Autotriploide handeln muß. Er schließt das aus den Chromosomenkonfigurationen in den Pollenmutterzellen während der Metaphase I, die „Trivalente neben Bivalenten und Univalenten häufig enthalten“. MÜNTZING äußert sich dann über die Entstehung der Triploiden weiter und sagt, „daß sie durch die Vereinigung eines reduzierten und eines unreduzierten Gameten entstanden sein muß“. Damals ist natürlich eine derartige Behauptung nicht ohne weiteres zu beweisen gewesen. Unsere eigenen Ergebnisse zeigen aber heute, wie bei unserem Material tatsächlich ein solcher Mechanismus für die Bildung einer Triploiden aufgezeigt werden kann, wobei in diesem Falle das diploide Pollenkorn das Chromosomenzahlen-erhöhende Element darstellt. Der Zusammenhang aber zwischen anomaler Zwitterblütenbildung und der Entstehung von triploiden Nachkommen, wie er sich bei den eigenen Untersuchungen ergeben hat, kann auch unter natürlichen Umweltverhältnissen als Möglichkeit für die Herleitung spontaner Triploider gegeben sein.

Die Triploiden der beschriebenen Inzuchtnachkommenschaft entstammen zwar einer Graupappelform, und sie sind daher von einer wahrscheinlichen Bastardstufe zwischen Aspe und Silberpappel herzuleiten. Aber auch sie sind, entsprechend ihrer Entstehungsweise, als weitgehend autotriploid anzusehen. Die Ausbildung großer abgerundeter Blätter spricht ebenfalls für diesen Typus der Polyploidenstruktur. In die gleiche Richtung weist die noch gewichtigere Tatsache, daß nämlich, wie schon betont worden ist, die Selbstungsnachkommenschaft Individuen enthält, die vom triploiden Zustand zum diploiden herunterregulieren. Diese Eigentümlichkeit entspricht dem Verhalten von Nachkommenschaften von experimentell hergestellten Autopolyploiden.

Die vorgelegten Ergebnisse sowie die hergestellte Selbstungsnachkommenschaft selbst eröffnen jetzt Möglichkeiten und Ausblicke für die Bearbeitung weiterer Fragen, die mit der Züchtung von Aspen und Graupappeln im Zusammenhang stehen und auf die hier noch in Kürze einzugehen ist.

Hauptsächlich durch die grundlegenden Arbeiten von JOHNSON (1940, 1942, 1945, 1951, 1953 u. a.) ist wiederholt auf den Wert der Polyploiden für die Aspenzüchtung hingewiesen worden. Die Ergebnisse seiner Versuchsflächen mit kontrolliert hergestellten triploiden Nachkommenschaften demonstrieren die Überlegenheit gegenüber artreinem diploidem Material. Besonders auffällig äußert sich diese Überlegenheit bisher während der Jugendentwicklung, wenn es sich dabei um triploide Bastardnachkommenschaften handelt, die durch die Kreuzung von diploiden weiblichen *P. tremuloides* mit tetraploiden männlichen *P. tremula* erzeugt worden sind (JOHNSON 1953 b).

Unter der Voraussetzung der Konstanz ihrer Chromosomenzahl in den folgenden Jahren lassen sich die bei den eigenen Experimenten angefallenen Triploiden aus der Graupappelgruppe in ähnlicher Weise der Züchtung nutzbar machen. Wie die in Schweden gefundenen spontanen Triploiden können sie als Ausgangsmaterial für weitere Kreuzungsschritte dienen. Die Bastardkombination zwischen ihnen und ihren diploiden Geschwistern läßt z. B. die Möglichkeit erwarten, daß eine tetraploide Komponente ausgelesen werden kann. — Bei Verwendung des Pollens des zwittrigen Ausgangsobjektes zur Herstellung von Kreuzungen mit andersartigen weiblichen Aspen und Graupappeln sind bei den Ergebnissen ferner auf direktem Wege triploide Bastarde zu erhoffen. Für ihre evtl. Beurteilung ist es dabei von Vorteil, daß unser Ausgangsobjekt einer Gegend mittlerer Tageslänge (Dillingen a. d. Donau) entstammt, während die bisher beschriebenen spontanen schwedischen Triploiden zum Teil in Gegenden erheblich längerer Tage gefunden worden sind (nach JOHNSON 1940: 1 in Südschweden, 3 in Mittelschweden und 5 in Nordschweden).

Neben den entstandenen Triploiden soll aber auch der Masse der diploiden Inzuchtnachkommenschaft weitere Beachtung geschenkt werden. Wie schon gesagt, entstammt sie einer Graupappel, so daß den Aufspaltungserscheinungen innerhalb der Inzuchtpopulation, falls sie faßbar sind, eine genetische Bedeutung beizumessen ist. Der Versuch zu ihrer Analyse könnte zur Lösung der Frage nach der Artzugehörigkeit bzw. nach dem Bastardstatus der Graupappeln mit beitragen. Infolge der Jugend des Materials läßt sich damit jedoch in diesem Vegetationsjahr noch nicht beginnen, obwohl bei grobem Über-

blick eine augenfällige Variabilität von einem schlanken spitzen bis zu einem rundlichen stumpfen Blatt zu konstatieren ist. Nur soviel kann womöglich behauptet werden, daß die stumpfen rundlichen Blätter einiger Individuen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Anlagen zurückzuführen sind, die aus dem Aspen-Genom abstammen. Die Feststellung der Geschlechterverteilung bei der Inzuchtnachkommenschaft muß jedoch bis zum Zeitpunkt der ersten Blüte der Individuen zurückgestellt werden.

Zusammenfassung

Zur Aufklärung der in der Blütenregion des zwittrigen Graupappelklones von Dillingen (Donau) in Erscheinung tretenden Entwicklungsanomalien wurde 1953 eine größere Anzahl Nachkommen aufgezogen, die durch Selbstung seiner Kätzchen erzeugt worden waren. Etwa $\frac{1}{4}$ der geernteten Samen ergab lebensfähige Pflanzen. Die Hauptmasse dieser Individuen erwies sich als diploid ($2n = 38$). Jedoch etwa 1% der überlebenden Pflanzen konnte an den Wurzelspitzen und am Sproß als Triploide ($2n = 57$) identifiziert und ausgelesen werden. Damit bestätigte sich die auf Grund früherer zytologischer Untersuchungen an den Antheren der Zwitterblüten gewonnene Vorstellung, daß dort ein Teil der Pollenmutterzellen ohne Ablauf einer reduzierenden Kernteilung im diploiden Zustand verharret und diploiden Pollen ergibt, der funktionsfähig sein muß.

Als unerwartete Erscheinung wurden daneben ferner einige Individuen festgestellt, die zugleich diploides und triploides Gewebe besaßen. Es muß angenommen werden, daß es sich bei ihnen um solche Pflanzen handelt, die im Verlaufe ihrer Entwicklung von der triploiden auf die diploide Chromosomenzahl herunterregulieren. Die Erscheinung selbst wird mit der autopolyploiden Entstehungsweise dieser Individuen in Zusammenhang gebracht.

Die aus der Nachkommenschaft ausgelesenen Triploiden zeichnen sich morphologisch durch ein verhältnismäßig großes und abgerundetes Blatt aus. Die Masse der Diploiden variiert von einem schlanken spitzen bis zu einem rundlichen stumpfen Blatt-Typ. Die Analyse der vorliegenden Aufspaltungserscheinung soll in einem späteren Lebensjahr versucht und im Zusammenhang mit der Frage nach der Herkunft der Graupappel betrachtet werden.

Die Entstehungsweise der Triploiden innerhalb der besprochenen Selbstungsnachkommenschaft als Folge der Wirksamkeit diploider Pollen wird zugleich auch für eine denkbare Bildungsmöglichkeit für die bisher in der Natur gefundenen spontanen Triploiden aus der Sektion *Leuce* gehalten.

Summary

Title of the paper: *On the occurrence of triploids after self-pollination of abnormal hermaphrodite flowers of a grey poplar.* — In 1953 an important number of plants arising from self-pollinated catkins of the hermaphrodite clone of grey poplar were raised to obtain information about the abnormalities in development appearing in the flowering parts of this clone. About one quarter of the seed harvested yielded healthy plants. Most of these plants proved to be diploids ($2n = 38$) but in one per cent of the plants examination of root tips and shoots showed them to be triploids ($2n = 57$). The results from previous cytological investigations on the anthers of the hermaphrodite flowers were confirmed — i. e. that in the anthers

some of the pollen mother cells remain in the diploid phase due to a failure of the reduction division and in this way diploid pollen grains arise which are capable of functioning.

In addition, and unexpectedly, some individuals were found with both diploid and triploid tissue. It must be assumed that this will be the result of a downward adjustment of the triploid condition during the course of development of these plants. This phenomenon will be studied in connection with the autopolyploid nature of these individuals.

The triploids are distinguished morphologically by a relatively large and rounded leaf. The leaves of the diploids vary from a type which is slender and pointed to a rounded and obtuse type. The analysis of the present segregation will be used later in connection with the problem of the origin of grey poplar. — The origin of triploids described above as a result of the presence of diploid pollen appears to provide an explanation of the origin of the spontaneous Triploids of Section *Leuce* which are found in nature.

Literatur

- GREHN, J.: Über Spaltungserscheinungen und photoperiodische Einflüsse bei Kreuzungen innerhalb der Sektion *Populus Leuce* DUBY. Z. Forstgenetik 1, 61—69 (1952). — GREHN, J.: Unveröffentlichte Anzuchttechnik. — 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, 306 bis 312 (1942). — JOHNSON, H.: Chromosome numbers of the progeny from the cross triploid × tetraploid *Populus tremula* (Abstr.). Hereditas 31, 500—501 (1945). — JOHNSON, H.: Lövsråd. Asp och poppel: Kromosomförädling. In: Svensk Växtförädling. II. Trädgårdsväxterna, Skogsväxterna. Stockholm: Natur och Kultur. 1951. Pp. 786—790. — JOHNSON, H.: Development of triploid and diploid *Populus tremula* during the juvenile period. Z. Forstgenetik 2, 73—77 (1953). — JOHNSON, H.: Hybridaspens ungdomsutveckling och ett försök till framtidens prognos. Svenska Skogsvårdsför. Tidskr. 51, 73—96 (1953). — MÜNTZING, A.: The chromosomes of a giant *Populus tremula*. Hereditas 21, 383—393 (1936). — NILSSON-EHLE, H.: Über eine in der Natur gefundene Gigasform von *Populus tremula*. Hereditas 21, 379—382 (1936). — RUNQUIST, E. W.: Ett fall av androgyna hängen hos *Populus tremula* L. Bot. Notiser 1951, 188—191. — SEITZ, F. W.: Zwei neue Funde von Zwitterigkeit bei der Aspe. Z. Forstgenetik 1, 70—73 (1952). — SEITZ, F. W.: Über anomale Zwitterblüten eines Klones der Gattung *Populus*, Sektion *Leuce*. Z. Forstgenetik 2, 77—90 (1953).

Flower Observations and Controlled Pollinations in *Fagus*

By P. CHR. NIELSEN and M. SCHAFFALITZKY DE MUCKADELI

Contribution from the Hørsholm Arboretum, Denmark

(Received for publication July 28, 1953)

Introduction

The Danish Government has provided a grant for the breeding of the Danish beech during the 10 years 1948–57. The work is linked with the Royal Veterinary- and Agricultural College's Arboretum at Hørsholm, where it is carried out under the guidance of dr. C. SYRACH LARSEN.

Flower observations on *Fagus sylvatica* L. and controlled self- and crosspollinations within the genus *Fagus* have been undertaken as part of the programme during the years 1948–52. Investigations into the flower development of *Fagus sylvatica* were already commenced in 1944 with the aid of a grant from the Carlsberg Foundation.

The majority of the pollinations have been carried out using *Fagus sylvatica* as female. Besides *Fagus sylvatica*, *Fagus orientalis* LIPSKY, and *Fagus grandifolia* EHRH. have both been used as pollinators.

Fagus sylvatica, the European beech, has entire margins to the leaves and from five to nine pairs of lateral veins. The cupule is carried on a short stalk and the involucre bears short prickles.

Fagus orientalis, the Oriental beech, is native to the near East and southeastern Europe. It has large leaves with seven to ten pairs of veins. The principle characters distinguishing from the European beech are the lower prickles of the involucre which have been modified into spatulate bracts and the stalk of the cupule which is 2—2½ cm long.

Fagus grandifolia is indigenous to Eastern North America. It has large serrate leaves with 9—14 pairs of veins. The involucre is borne on a very short stalk and bears prickles somewhat similar to those of the European beech.

Flowering specimens of *Fagus grandifolia* could scarcely be found in Denmark, but we have received the greatest kindness and assistance from the staff of the Arnold Arboretum, Mass., U. S. A., who have sent pollen of *Fagus*

grandifolia and other *Fagus* species to us on several occasions. The Genetics Section of the Alice Holt Research Station of the Forestry Commission in England has provided us with pollen from the English strain of *Fagus sylvatica*. Dr. C. HEIMBURGER, Ontario, Canada, has sent pollen to us and has also undertaken a few crossing experiments.

In the pollination work we have received much assistance from the administrators of Jægersborg State Forest District and of the Park of Sorgenfri Castle. We are very much indebted for all the friendliness with which we were met in our work and want to thank all for the assistance we have received. We also wish to thank a number of younger colleagues for their indispensable assistance during the flowering seasons.

Leafing-Out and Flowering Observations

In Denmark beech normally flushes between the 1 st May and 20 th May.

As the buds enlarge and the leaves emerge, the flowers appear from the same buds, both from the short shoots and the long shoots. In the centre of the buds and where they are most protected are found 1—4 female inflorescences which usually contain two, occasionally more flowers, surrounded by an involucre. The occurrence of more than two flowers is characteristic for certain individuals, but the majority of the inflorescences of such trees have only two female flowers. The style is short, and the stigma has three branches which recurve spirally during the flowering. The male inflorescences occur lower down the shoot. They appear in the axils and are long stalked pendulous heads which consist of several flowers, each containing 8—16 stamens. In each flower bud there may be found 1—10 heads of male flowers. Most flower buds have both male and female inflorescences, some, particularly the