

notamment comme bois de construction, pour les poteaux et pour la fabrication d'allumettes. Dans la région de Karadj, près de Téhéran, nous avons étudié la croissance des arbres et les propriétés anatomiques et technologiques du bois de *Populus nigra* var. *pyramidalis* Roz. qui est le peuplier le plus utilisable dans l'industrie du bois en Iran.

Literatur

(1) ÄFSCHAAR, DSCHALAL: Die wichtigen Schädlinge der Pappel, Weide und Ulme. Vol. I. (Aafate mohemme Täbrizi-Biid-wä Naar-wän.) Tehran, Landwirtschaftsministerium, 1954. — (2) ALEX RULE, M. C.: The Caspian Forest of Persia. The Empire Forestry Review, 29, 28-35 (1950). — (3) KRIESCHE, A. F. J., und FELDBACH, STMK.: Der Pappelanbau in Iran. Allg. Forst- und Holzwirtschaftliche Zeitung (Wien), 60, 108-109 (1957). — (4) BAHRAMI, T.: Landwirtschaftsgeographie. (Geografiae Keschawärzi.) Tehran-Universität (Iran), 1955. — (5) BLAIR, T. A.: Wether Elements. New York, 1937. — (6) BLAIR, T. A.: Climatology, general and regional. New York, 1942. — (7) BOBEK, HANS: Die natürlichen Wälder und Gehölzfluren Irans. Universität Bonn, 1951. — (8) DAWATSCHI, A.: Die wichtigen Schädlinge der Kulturpflanzen und ihre Bekämpfungsmethoden. (Aafate mohemme näbaatate zeraai wä tärze mobarezehe ba anha.) Bonghahe Schimiaai, Tehran (Iran), 1949. — (9) DE MARTONNE, E.: Traité de Géographie physique. Vol. I. Paris, 1925. — (10) GABRIEL, A.: Rückzugsgebiete im Südiran. Mitt. Geogr. Ges., 1942, 351 ff., Wien. — (11) GAUBA, E.: Florulae Keredjensis fundamanta. Fedde's Reppert. 39, 1935. — (12) GAUBA, E., SABETI, H., MIRDAMADI, E., und BEHBUDI: Einheimische Namen der kaspischen Waldbäume. (Namhaje bumie deräkhtaane dschängälhaje Khäzär.) Tehran, 1938. — (13) GAUBA, E.: Botanische Reisen in der persischen Dattelregion. Ann. Naturhistor. Museum Wien 57, 1950-1958 (1951). — (14) GILLIAT SMITH, B., und TURRIL, W. B.: A contribution to our knowledge of the Flora of Azerbaidjan. N. Persia. Bull. of Misc. Inform. 1930. — (15) GLAUE, OTTO: Die Forst- und Holzwirtschaft Persiens. Z. Weltholzwirtschaft 1950, H. 2, 29-31. — (16) GUANDJI, M. H.: Klimaeinteilung in Iran. (Täghsimaate eglimie Iran.) Tehran, 1956. — (17) HEDJAZI, R., TABATABAI, M., NILOOFARI, P., Mrs. SOLEYMANI, P., und GUAZI-MOGADDAM, G.: Study on poplartree in Iran (*Populus nigra* var. *Pyramidalis* Roz.). University of Tehran, Agricultural College Bull. No. 12, Karadj (Iran), 1957. — (18) HEDJAZI, R., und TABATABAI, M.: Forest Dendrology. (Deräkht-schenaasie dschängäli.) University of Tehran, Agri. College, Karadj (Iran), Vol. I, 1957. — (19) HEDJAZI, R., und TABATABAI, M.: Sylviculture and Seeding and planting. (Dschängäl-schenaasä wä Dschängäl-kaari.) University of Tehran, Agri. College, Karadj (Iran),

Vol. II, 1957. — (20) HEDJAZI, R., und TABATABAI, M.: Guide and Programm of Forestry and Woodtechnology Laboratory. University of Tehran, Agri. College, Bull. No. 8, Karadj (Iran), 1957. — (21) HEDJAZI, R., TABATABAI, M., GUAZI-MOGADDAM, G., und Mrs. SOLEYMANI, P.: Wood Technology and Wood Industries. (Tschub-schenaasä wä Sanaajee Tschub.) University of Tehran, Agri. College Karadj (Iran), Vol. IV, 1957. — (22) HEDJAZI, R.: Die Grundlagen der Holzanatomie. (Osuhle Täschrihe Tschub.) Tehran Universität, Karadj (Iran), 1953. — (23) HEDJAZI, R.: Contribution à la description anatomique du Bois des principales espèces forestières iraniennes. Gembloux Belgique, 1953. These. — (24) HADARY, GIDEON, und SAI, K.: Handbook of Agricultural Statistics of Iran. Tehran (Iran), 1949. — (25) KÖPPEN, W., und GEIRER: Handbuch der Klimatologie. Berlin, 1936. — (26) KÜHNE, H.: Rapport au Gouvernement de l'Iran sur l'utilisation du bois. FAO, No. 511, Rome, 1956. — (27) La Commission forestière du Proch-orient: Rapport de la Commission forestière du Proch-orient. Première session, Tehran. Rome, 1955. — (28) MAYER-WEGELIN, H.: Waldwuchs und Landwirtschaft in Nah- und Mittelost. Übersee-Rundschau 1950, 258-260. — (29) MIRDAMADI, E.: Der Anbau der Pappelarten. (Kaschte deräkhtaane Tabrizi wa Sefidaar.) Tehran, 1955. — (30) PARDÉ, L.: Les feuillus. Paris, 1952. — (31) RAZM-AARA, H.: Militärische Geographie. (Geografiae Nezami.) Tehran, 1950. — (32) SABETI, H.: Die Waldbäume Irans. (Deräkhtaane dschängäli Iran.) Tehran Universität, Karadj (Iran), 1947. — (33) SABETI, H.: Les peupliers en Iran. Tehran, Bonghahe Dschängälha 1955. — (34) SABETI, H.: Die Pappelbäume. (Deräkhtaane Sänubar.) 1958. Übersetzt von SABETI, Z. Näschrjehe Bonghahe Dschängälha No. 12, Jahrgang 8, 1336, S. 3-84. — (35) SAI, K.: Ein Bericht über 9 wissenschaftliche Flüge über die Wälder Irans. Tehran, 1941. — (36) SAI, K.: Ein Überblick über die iranischen Wälder. (Schämme-i dār baarehe dschängälhaje Iran.) Tehran 1941. — (37) SAI, K.: Waldkunde. (Dschängäl schenaasä.) Tehran Universität, Karadj (Iran), Vol. I, 1948. — (38) SCHMIDT, E. F.: Flight over ancient Cities of Iran. Inst. Univ. of Chicago, 1940. — (39) STARK, FREYA: The Valleys of the Assassins and other Persian travels. 1934. — (40) TABATABAI, M., und Mrs. SOLEYMANI, P.: Practice of Wood-structure-anatomy. (Ämäljaate Täschrihe Tschub.) University of Tehran, Agri. College, Karadj (Iran), Vol. V, 1957. — (41) TABATABAI, M.: Holzwasserleitung. (Luhle-haie Tschubi.) Z. AB. No. 5/6, S. 64-66, Tehran (Iran), 1957. — (42) THORNTWHAITE, C. T.: An approach towards Rational Classification of Climates. Geogr. Rev., Vol. 38, 1948. — (43) THORNTWHAITE, C. T.: The Climate of the Earth. Geogr. Rev., Vol. 23, 1933. — (44) TREWARTHA, G. T.: An Introduction to Weather and Climate. New York, 1934. — (45) Wirtschaftskommission der USA in Iran: Der Jahresbericht der Wirtschaftskommission der USA in Iran. (Gozaresche saalianeche Hejäte Egtesaadie Amrika dār Iran.) Tehran, 1955.

(Aus der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Schmalenbeck)

Über einige besondere Blütenformen der Birke

Von M. v. DELLINGSHAUSEN und K. STERN

(Eingegangen am 5. I. 1958)

Bei der züchterischen Arbeit ist man immer wieder gezwungen, sich mit der Blütenbiologie seiner Pflanzenart auseinanderzusetzen. Man kommt infolgedessen zu Beobachtungen, die Blütenbesonderheiten betreffen, die man sonst leicht zu übersehen pflegt. Das gilt besonders auch für unsere Waldbäume, deren Blüten normalerweise hoch über dem Erdboden angelegt werden und schon allein deshalb dem Beobachter nur schwer zugänglich sind. Im folgenden soll über einige Beobachtungen an Birkenblüten berichtet werden, die im Verlaufe von vier Jahren — vorwiegend an Pflöpfen oder an zu Kreuzungszwecken ins Gewächshaus verbrachten Blühreisern — gemacht wurden. Sie sind teils nur von theoretischem Interesse, teils besitzen sie aber auch für die praktische Züchtungsarbeit an der Birke eine gewisse Bedeutung. Die Gattung *Betula* weist in fast allen ihren Arten eine reiche Formenmannig-

faltigkeit sowohl der physiologischen als auch der morphologischen Merkmale auf. Dazu mag die Tatsache beitragen, daß es sich bei den Birken um relativ junge Arten handelt, aber zu einem guten Teil dürfen wir die Formenfülle der Birken auch auf ihr großes Verbreitungsgebiet zurückführen, das sich über die Waldgebiete der gesamten nördlichen Halbkugel erstreckt (mit Ausnahme der tropischen Regionen) und zum anderen auch auf den Vermehrungs- bzw. Erhaltungsmodus der Pionierholzart Birke, der eine ideale Voraussetzung für Differenzierung von Lokalrassen usw. bietet (STERN 1956). Es mag deshalb nicht verwundern, wenn schon an dem nur wenige hundert Klone umfassenden Birkensortiment des Bundesinstituts für Forstpflanzenzüchtung abnorme Blühformen in so reicher Zahl gefunden werden konnten.

Die Gattung *Betula* ist normalerweise monöisch. Die

männlichen Blütenstände stehen bei den meisten Arten terminal an Langtrieben (Ausnahmen z. B. *B. humilis*, *pumila*, *medwedjewii*), die weiblichen Kätzchen an Kurztrieben unterhalb der Triebspitze. Von dieser Regel sind viele Abweichungen in der Anordnung der Kätzchen sowie auch in der Geschlechtsbestimmung der Blüten beschrieben worden. Als Ursachen werden Milieufaktoren (Ernährung, Belichtung, Temperatur usw.), innere Entwicklungsbedingungen oder genetische Bedingtheit angenommen, wobei in den Arbeiten älterer Autoren die letztgenannte Möglichkeit meist zurücktritt. Um zu einem besseren Verständnis der Geschlechtsbestimmung der Blüten und damit auch der Normabweichungen zu kommen, ist es von Vorteil, zuvor den „Normalfall“ zu definieren und in das System der Sexualität höherer Pflanzen und des Organismenreiches überhaupt einzuordnen. Wir legen dabei die Ausführungen HARTMANN (1956) zugrunde.

Da bei *Betula* stets männliche und weibliche Blüten am selben Individuum angelegt werden (Monöcie), handelt es sich um gemischtgeschlechtliche Formen, und „es hängt nur von äußeren oder inneren Entwicklungsbedingungen ab, welche Zellen männlich und welche Zellen weiblich werden.“ (HARTMANN a. a. O., p. 16.) Dieser Fall wird als modifikatorische Geschlechtsbestimmung bezeichnet und der genotypischen Geschlechtsbestimmung gegenübergestellt, bei der an getrenntgeschlechtlichen Individuen (es kann sich dabei sowohl um Haplonten als um Diplonten handeln) durch besondere, epistatische Gene nur die Potenzen des einen Geschlechts zur Entfaltung gebracht werden. Infolgedessen können wir die Birken in die Kategorie der diplomonöcischen Pflanzen einordnen, deren Geschlechtsbestimmung also als „diplomodifikatorisch“ bezeichnet werden kann.

Nach dem „Gesetz der allgemeinen bisexuellen Potenz“ (HARTMANN a. a. O., p. 41) besitzt jedes Geschlechtsindividuum und jede Geschlechtszelle zugleich die Möglichkeit zur Entfaltung der Eigenschaften des entgegengesetzten Geschlechts. Diese Determinierung kann relativ verschieden sein, sowohl erblich als modifikatorisch — und wird im Falle der Birke durch nichterbliche innere und äußere Entwicklungsbedingungen gesteuert. Die Geschlechtsrealisatoren (F- und M-Gene), die nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten bei getrenntgeschlechtlichen Individuen entweder in der Haplophase oder in der Diplophase durch Produktion geschlechtsdifferenzierender Stoffe nur das eine Geschlecht zur Ausbildung bringen, sollten auch bei gemischtgeschlechtlichen Individuen vorhanden sein, sind aber in diesem Falle von gleicher Stärke. Daher ist die genetische Tendenz der Arten, die über einen derartigen Mechanismus der Geschlechtsvererbung verfügen, gemischtgeschlechtlich. Genetische Untersuchungen über die Wirksamkeit der Realisatoren bei Gemischtgeschlechtlichkeit liegen noch nicht vor.

Neben diesen Realisatoren wird auch hier, wie bei allen Typen der Geschlechtsbestimmung, von HARTMANN (a. a. O., p. 232) ein sog. AG-System angenommen (A für männliche, G für weibliche Potenz). Bei diesem System handelt es sich vermutlich um einen alternativ reagierenden Komplex von Genen, der die Ausprägung der Eigenschaften des einen Geschlechts begünstigt und die des anderen Geschlechts gleichzeitig hemmt. Dieser Prozeß wird gesteuert durch die F- und M-Realisatoren. Da bei gemischtgeschlechtlichen Individuen keine genetischen Verschiedenheiten der Zellen in Bezug auf ihre sexuelle Potenz bestehen, hängt es nur von den Außenbedingungen oder inneren Entwicklungszuständen ab, die für die einzelne Zelle

ebenfalls als Außenbedingungen aufzufassen sind, ob einzelne Zellen zu beliebigem Zeitpunkt oder an beliebiger Stelle des Organismus zu weiblichen oder männlichen Geschlechtszellen oder -organen determiniert werden. Zeitpunkt und Ort der Anlage von Geschlechtsorganen können genetisch bedingt sein, d. h. der Komplex der inneren Faktoren der Geschlechtsausbildung ist genetisch kontrolliert.

Der Einfluß der Außen- und Innenfaktoren auf das Wirksamwerden der Geschlechtsrealisatoren und damit auf die Geschlechtsbestimmung der gemischtgeschlechtlichen Individuen ist nachgewiesen, aber „die Natur der entscheidenden inneren Ursachen für das Wirksamwerden der F- und M-Faktoren, die wohl auch hier besondere Wirkstoffe sein können, ist völlig unbekannt“ (HARTMANN a. a. O., p. 233).

Das Zahlenverhältnis der weiblichen und männlichen Blütenstände bei monöcischen Pflanzen zeigt nun eine starke Abhängigkeit von den Außenbedingungen, wie Untersuchungen u. a. an Mais, Kürbis, Gurke und Birke ergaben. Nach älteren Versuchen (HEYER 1884) werden in vielen Fällen um so mehr weibliche Blüten gebildet, je besser die Kulturbedingungen sind. LAIBACH und KRIBBEN (1944—49) haben gezeigt, daß man auch durch Wuchsstoffapplikation das Blütenverhältnis verändern kann, sie erhielten bei Gurken weibliche Blüten an Triebteilen, die normalerweise nur männliche Blüten ausbilden. FROLOWA (1956) fand in wasserarmen Waldsteppen bei mehreren Birkenarten erhebliches Überwiegen männlicher Blütenstände. RIEDE (1925) untersuchte die Abhängigkeit der Zahlenverhältnisse der Blütenstände von Alter, Ernährung und Belichtung und schied fünf verschiedene Typen aus: Individuen mit nur männlichen Blütenständen, mit nur weiblichen Blütenständen und einige Übergangstypen. Nach seinen Beobachtungen tritt die Birke ontogenetisch zuerst in ein männliches Stadium ein (diese Feststellung kann nicht generell bestätigt werden, wenn sie auch in der Mehrzahl der Fälle gültig zu sein scheint, aber es gibt daneben auch Birken, die schon in frühester Jugend rein weiblich blühen oder bereits Blütenstände beider Geschlechter ausbilden). Weiter stellte er fest, daß Sonnenbäume mehr weibliche Blütenstände, Schattenbäume mehr männliche Blütenstände ausbilden. Bäume mit geringer Bewurzelung bildeten mehr weibliche, solche mit starker Bewurzelung mehr männliche Blüten aus. Der Autor schließt daraus, daß eine Zunahme der assimilatorischen Tätigkeit die Bildung weiblicher, eine erhöhte Nährsalzaufnahme die Bildung männlicher Blütenstände begünstigt. Entsprechend stellte sich nach Wurzelbeschädigung eine größere Zahl weiblicher Blütenstände ein und umgekehrt nach Sproßverletzung mehr männliche. Die stärkere Entwicklung der Blüten eines Geschlechts kann die Entwicklung des anderen Geschlechts unterdrücken. RIEDE beobachtete an *B. verrucosa*, entgegen der für diese Art gültigen Regel, das Auftreten weiblicher Kätzchen an Langtrieben und umgekehrt auch männlicher Kätzchen an Kurztrieben.

Außer diesen verschiedenen Möglichkeiten der Verteilung rein männlicher oder weiblicher Blütenstände auf Lang- und Kurztriebe wurden häufig gemischtgeschlechtliche Kätzchen beobachtet.

Auch hierzu gibt es in der Literatur eine ganze Anzahl von Beispielen. SCHULZ (1892) fand zweigeschlechtliche Blüten sowohl an der Basis weiblicher wie männlicher Kätzchen. Vom Dichasium war dann meist nur die Mittelblüte entwickelt. PENZIG (1921) führt eine Reihe weiterer Abnormalitäten aus der Literatur an. Danach finden sich ge-

legentlich weibliche Blüten an der Basis männlicher Kätzchen oder männliche Blüten an der Spitze weiblicher Kätzchen: F. NORD (1916) fand Blütenstände mit basalem weiblichen und apikalem männlichen Anteil an *B. verrucosa*. BAIL (1869 u. 1870) bei *B. humilis* und STEVENS (1894) bei *B. populifolia* berichten über ganz ähnliche Fälle. FROLOWA (1956) beschreibt androgyne Blütenstände an Kurztrieben von *B. Reznicekkoana* (LITW.) aus der Sektion *albae*. SAARNIJOKI (1941) stellt fest, daß die von ihm gefundenen androgynen Blüten bei *B. pubescens* im Schutze der Knospenschuppen wie weibliche Blütenkätzchen überwinterten, sie standen durchweg an Kurztrieben. Dagegen findet RIEDE (1925) gemischtgeschlechtliche Blüten bei *B. verrucosa* mit meist männlichem Anteil an der Basis weiblicher Blütenstände.

Der Anteil der männlichen bzw. weiblichen Zone an gemischtgeschlechtlichen Blütenständen kann verschieden groß sein. Bei SAARNIJOKIS (1941) *B. pubescens* fanden sich in einer kurzen Übergangszone von etwa 10 Blüten Zwitterblüten verschieden ausgebildeter Übergangstypen, die die Veränderung der weiblichen in die männliche Blüte verfolgen lassen. Zuerst erfolgte die Veränderung der seitlichen und erst dann auch die der Mittelblüte des Dichasiums. Die wenigen Zwitterblüten bleiben klein und erreichen nie das Stadium der Reife.

Im Gegensatz zu den innerhalb der Knospenschuppen überwinternden androgynen Kätzchen der *B. pubescens* von SAARNIJOKI (1941) fand LÖKEN (1954) ebenfalls bei *B. pubescens* androgyne Blütenstände, deren männlicher Anteil schon im Herbst sichtbar wurde. Er blieb jedoch kürzer als normale männliche Kätzchen. Der weibliche Anteil wurde erst im Frühjahr sichtbar. Bei diesem Baum war die Hälfte aller untersuchten Blüten androgyn. Außerdem fanden sich viele normale weibliche Blüten. Das Verhältnis des männlichen zum weiblichen Anteil variierte auch hier, meist überwog jedoch der männliche Anteil.

Die vorstehenden aus der Literatur entnommenen Darstellungen von Normabweichern der Birkenblüte werden ohne weiteres verständlich, wenn man die eingangs erwähnte diplomodifikatorische Geschlechtsbestimmung der Birke in Rechnung stellt, die bisexuelle Potenz jeder Zelle, ihr etwa vorhandenes Gleichgewicht von F- und M-Faktoren sowie die gleichzeitige Wirksamkeit eines AG-Komplexes. Im folgenden soll versucht werden, die Literaturangaben durch einige eigene Beobachtungen abzurufen.

1. Zweigeschlechtliche Blütenstände bei *B. verrucosa* und *B. pubescens*.

Zu Kreuzungsversuchen mit *B. verrucosa* wurden in drei aufeinanderfolgenden Jahren stets die gleichen vier Klone als Testmütter im Februar ins Gewächshaus verbracht und nach Eintritt der Blühreife (etwa zu Anfang März) bestäubt. Diese vier Birkenklone waren als extreme Frühblüher aus mehreren hunderttausend gleichaltrigen Sämlingen in einer Baumschule ausgewählt worden. Sie zeigen völlig normalen Wuchs, der auch in den Nachkommenschaften beibehalten wird. Nach vorläufigen Beobachtungen scheint die Eigenschaft „Frühblüte“ in allen vier Fällen monogen bedingt zu sein, wie es JOHNSON (1949) für die von ihm gefundenen frühblühenden Exemplare von *B. verrucosa* und *B. pubescens* angibt. In allen drei Jahren konnte die Blütenausbildung studiert werden.

Kamen die Klonpflanzen (der inzwischen 7jährige Säm-

ling und die jeweils zugehörigen Pfropflinge) frühzeitig ins Gewächshaus, wurde also die Vegetationszeit für sie künstlich um einige Monate verlängert, so wurden an zwei Klonen in reicher Zahl androgyne Blütenstände gebildet, während an den anderen beiden nur gelegentlich zweigeschlechtliche Blütenkätzchen zu beobachten waren. Machten die Klonpflanzen dagegen die normale Vegetationsperiode im Freiland durch, so wurden an den beiden erstgenannten Klonen relativ sehr viel weniger androgyne Kätzchen ausgebildet. Die beiden anderen Klone zeigten im Freiland nur normale Blütenstände.

Man kann dieses verschiedene Verhalten der Klone wohl durch unterschiedliche Empfindlichkeit des geschlechtsausbildenden physiologischen Mechanismus gegenüber äußeren Einflüssen erklären. Während der eine Klon unter den veränderten Bedingungen der Gewächshauskultur durch Ausbildung sehr vieler androgynen Blütenstände reagiert, zeigt der zweite eine sehr viel geringere Reaktion in gleicher Richtung, und die beiden anderen sind fast unempfindlich gegenüber den veränderten Kulturbedingungen. Es ist also nicht nur ein Zusammenwirken verschiedener Außenbedingungen und des geschlechtsausbildenden Mechanismus anzunehmen, sondern auch das Vorhandensein von Wechselwirkungen zwischen genetisch bedingter Disposition und modifikatorischen, äußeren Einflüssen.

Hierfür wären zwei Erklärungen denkbar: Einmal darf im Anschluß an HARTMANN angenommen werden, daß vielleicht tatsächlich ein AG-System vorhanden ist und die unterschiedliche Reaktion der Klone bestimmt, zum ande-

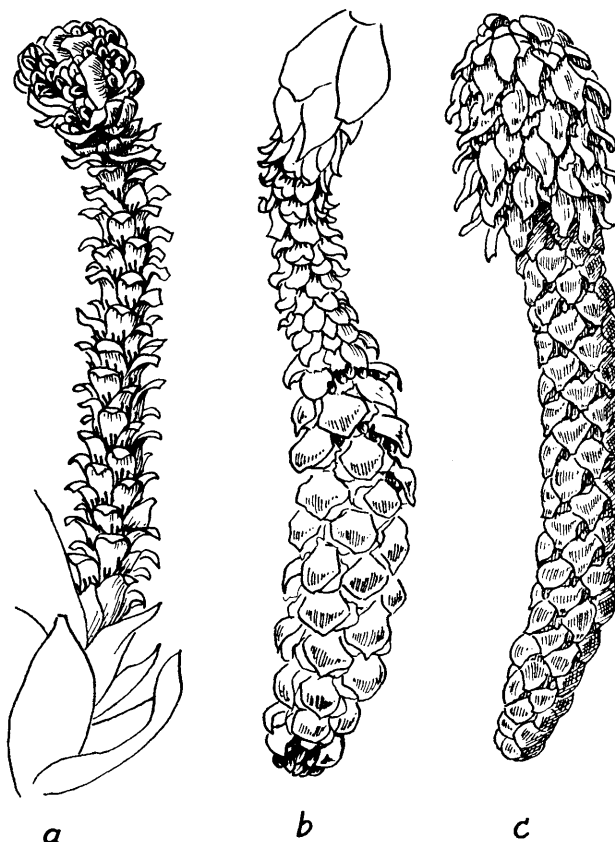


Abb. 1. — *B. verrucosa*, androgyne Blütenstände: — (a) fast voll erblüht mit kleinem männlichen und großem weiblichen Anteil, — (b) ebenso mit größerem männlichen Anteil, — (c) bei Gewächshauskultur im Juli aufblühender weiblicher Anteil der für die nächste Vegetationsperiode angelegten Blüten. Der größere männliche Anteil reift nicht aus.



Abb. 2. — Androgyne Kätzchen, Reihe mit wachsendem Anteil männlicher Blüten.

ren könnte aber auch aus anderen physiologischen Ursachen heraus der innere, modifizierende Mechanismus der Geschlechtsbestimmung betroffen sein, wobei es jedoch wahrscheinlich nicht leicht möglich sein dürfte, beide klar voneinander zu trennen. Wir wollen deshalb lediglich feststellen, daß nicht allein das Verhältnis männlicher und weiblicher Blütenstände zueinander durch die Kulturbedingungen verändert werden kann, sondern in geeigneten Fällen auch die Ausbildung zweigeschlechtlicher Blütenstände. So hat USTINOWA (1956) beim Mais festgestellt, daß kurze Tageslängen Zwitterblüten innerhalb der männlichen Rispen zur Ausbildung brachten. Obwohl die Blütenbildung beim Mais mit derjenigen bei Birke nicht unmittelbar vergleichbar ist, darf man doch in Analogie zu unseren Versuchen ähnliche physiologische Ursachen vermuten, zumal der Erfolg der Gewächshauskultur (Ausbildung der Blütenknospen im April statt normalerweise im Juni) ebenfalls durch eine verkürzte Tageslänge zur Zeit der Blütenanlage bedingt sein kann.

Bei den androgynen Blütenkätzchen wurden alle Übergänge von Kätzchen mit fast nur männlichen bis zu solchen mit fast nur weiblichen Blüten beobachtet (Abb. 1 und 2). Der Übergang innerhalb eines Kätzchens vom rein

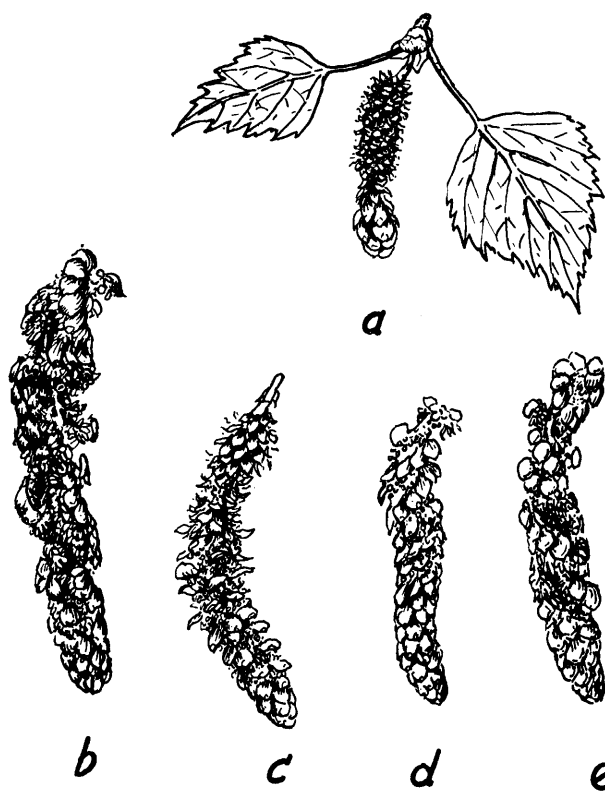


Abb. 3. — *B. verrucosa*: — (a und b) „plötzlicher“ Übergang vom weiblichen zum männlichen Anteil, — (c, d und e) langsamer Übergang.



Abb. 4. — (a und b) *B. pubescens*: gynandrische Blütenstände, — (c) zwittriger Anteil an der Basis eines männlichen Kätzchens.

weiblichen zum rein männlichen Anteil ist auf zwei Arten möglich:

- Die Zwischenzone ist relativ breit, der Übergang erfolgt allmählich über eine sterile Zwischenzone zu männlichen Blüten mit zunächst kleinen Antheren, die in den folgenden Blüten immer größer werden, bis sie schließlich normale Größe annehmen.
- Der Übergang erfolgt plötzlich über ein kurzes, steriles Zwischenstück, die Antheren des männlichen Teiles weisen dann gleich normale Größen auf.

Diese beiden Typen traten klonweise auf, und jeder der beiden Klone besitzt somit ein spezifisches physiologisches Reaktionsvermögen (Abb. 3).

Gynandrische Kätzchen wurden nur relativ selten gefunden. Eine *B. pubescens* z. B. besaß ein derartiges Kätzchen am Ende eines Langtriebs (androgyne Kätzchen traten an diesem Baum an Kurztrieben und sehr selten an Langtrieben auf). Dieser gynandrische Blütenstand zeigte an der Basis nur einen kurzen männlichen Anteil, es folgte eine schmale sterile Zone mit plötzlichem Übergang zum weiblichen Teil. Die männlichen Blüten gelangten etwas später zur Blühreife.

Bei diesem Baum und einer ebenfalls etwa 60jährigen *B. verrucosa* in direkter Nachbarschaft wurde die Verteilung der androgynen Blütenstände am Baum untersucht. Es zeigte sich, daß sie fast stets gehäuft an einzelnen Zweigen auftraten, und man darf deshalb annehmen, daß am Altbaum an einzelnen Zweigen oder Ästen größere

Unterschiede hinsichtlich der inneren modifizierenden Einflüsse vorliegen.

Experimentelle Induktion gynandrischer Blüten gelang nur ausnahmsweise, und es war bisher nicht möglich, Klone zu finden, deren Pfropflinge einigermaßen einheitlich reagierten. So waren die in Abb. 4b gezeigten gynandrischen Blüten nur an einem einzigen von mehreren, gleichmäßig behandelten Pfropflingen dieses Klons zu finden, während die Pfropflinge der Klone, bei denen die Induktion von reichlich androgynen Blütenständen möglich war, klonweise recht einheitliche Verhältnisse zeigten (vgl. den nachfolgenden Abschnitt). Die gynandrischen Blüten sind in diesem Fall offenbar aus ursprünglich rein weiblich „geplanten“ Blütenknospen hervorgegangen, im Gegensatz dazu stand die vereinzelt der Abb. 4a terminal an einem Langtrieb. Auch die gynandrischen Blütenstände können alle Übergänge von fast rein weiblichen über typisch gynandrische Formen bis zum fast rein männlichen Kätzchen zeigen, wobei die letzteren in unserem Fall (Abb. 4b) jedoch niemals das charakteristische Aussehen der an Langtrieben stehenden normalen männlichen Kätzchen annehmen.

Zwitterblüten wurden nur in einem Falle gefunden. Der zwittrige Anteil befand sich an der Basis eines sonst normal ausgebildeten weiblichen Kätzchens. Seine Antheren waren sehr klein, entließen aber normal ausgebildete Pollen (Abb. 4 c).

2. Verhalten bei künstlich verlängerter Vegetationsperiode.

Bei Gewächshauskultur werden die Blütenknospen der Birke abnormen Bedingungen ausgesetzt. Normalerweise treibt die Birke in der Umgebung Schmalenbecks im April aus und blüht — je nach Jahreswitterung — in der Zeit von Mitte April bis Mitte Mai. Im Monat Juni werden dann bereits die Blütenknospen für das nächste Jahr angelegt. Treibt man sie jedoch im Gewächshaus schon im Februar an, so werden Blütenknospen für die nächste Vegetationsperiode schon im April gebildet. Diese Blütenknospen verharren dann nicht immer bis zum nächsten Jahre im Ruhezustand, wie denn auch die Pflanzen selbst durch die sommerliche Wärme und den langen Tag meist zur Bildung eines zweiten Jahrtriebes angeregt werden.

Es war nun interessant, daß insbesondere die androgynen Blütenknospen dazu neigen, noch im gleichen Jahre zur Blühreife zu kommen. Ab etwa Mitte Juli wuchsen die ersten Blütenknospen dieses Typs aus, unregelmäßig und uneinheitlich auch am gleichen Baum. Dabei entwickelte sich in allen Fällen zuerst der weibliche Anteil, während der männliche noch weiter im Ruhezustand verharrte und oftmals überhaupt nicht in das Stadium der Blühreife eintrat. Am weiblichen Anteil entwickelten sich normale weibliche Blüten, die sich auch ganz normal zu Fruchtständen umbildeten (Abb. 2). Trat die Fruchtreife ein, so starb der unaufgeblühte männliche Teil ab.

Als Erklärung für dieses Verhalten ist wohl ein unterschiedlicher physiologischer Mechanismus für die Ingangsetzung der Entwicklung weiblicher und männlicher Blüten anzusehen, der selbst im gleichen Blütenstand für männlichen und weiblichen Anteil gegenseitige Beeinflussung ausschließt. Die gleiche Annahme würde auch eine hinreichende Erklärung für Protandrie und Gynandrie liefern, die bei der Birke mehrfach beschrieben wurden.

Wenn infolge der Gewächshauskultur die Pflanzen einen zweiten Jahrtrieb bildeten, blieben die am Ende der Langtriebe stehenden männlichen Blütenstände davon meist un-

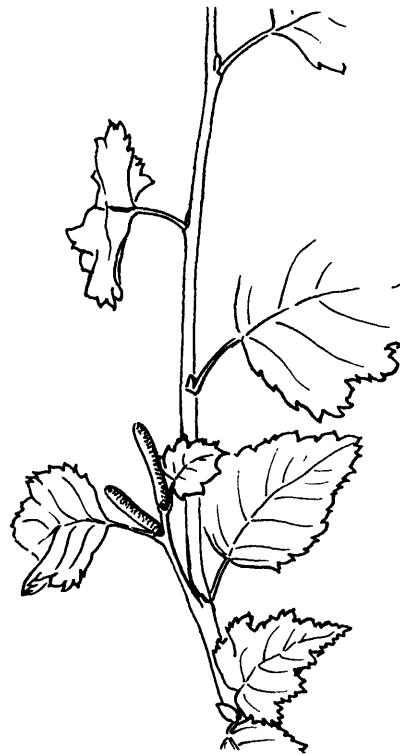


Abb. 5. — *B. pubescens* mit zweitem Jahrestrieb und männlichen Blütenständen im Ruhezustand.

berührt (Abb. 5). Sie verharren im Ruhezustand und erreichen die Fruchtreife oft erst im nächsten Jahr. Auch hier ist also der physiologische Mechanismus zur Ingangsetzung des vegetativen Wachstums offenbar ein ganz anderer als der zur Blühreife notwendige.

Die männlichen Blütenstände wie auch der männliche Anteil androgyner Kätzchen kamen übrigens im Gewächshaus niemals noch im gleichen Jahre zu normaler Blühreife, während dies bei rein weiblichen Blütenständen doch eintreten konnte, wenn auch später als beim weiblichen Anteil androgyner Kätzchen. Insbesondere kam es nie zu normaler Entwicklung der Deckschuppen männlicher Blütenstände. Die Antheren dagegen reiften oft vollständig aus und bildeten normalen keimfähigen Pollen, der indessen nicht normal entlassen werden konnte, weil die Blütenstände geschlossen blieben oder durch das Wachstum der Antheren gesprengt werden mußten. Danach trockneten die Blütenstände ein und fielen ab. Offenbar ist hier also keine normale Blühreife eingetreten, sie beschränkte sich vielmehr allein auf den Sexualapparat der Blütenstände, während die Ingangsetzung des Wachstums und der Entwicklung auch der Deckschuppen anscheinend unabhängig davon ist.

An den zweiten Jahrtrieben der Gewächshausbirken können sich ebenfalls Blütenknospen beiderlei Geschlechts bilden. In manchen Fällen besitzen also derartige Pflanzen dann Blütenanlagen zweier aufeinanderfolgender Vegetationsperioden. Normalerweise überwintern jedoch nur die Blüten des zweiten Wachstumsschubes ohne Schäden.

3. Männliche Sterilität

Außer den beschriebenen zweigeschlechtlichen Blütenständen konnten unter den im Schmalenbecker Sortiment vorhandenen Klonen je einer von *B. verrucosa* und *B. pu-*

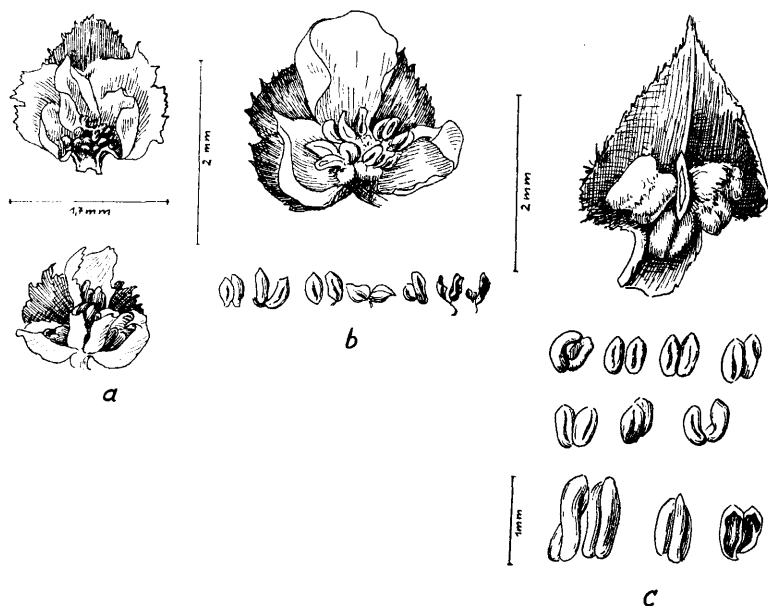


Abb. 6. — Sterile männliche Blüten: — (a) *B. verrucosa*, rudimentäre Antheren, — (b) *B. pubescens*, normale Antheren ohne Pollen, — (c) normale männliche Blüte.

bescens gefunden werden, die männlich steril waren. Beide Klone stammen aus mit aller Wahrscheinlichkeit autochthonen Populationen Holsteins, ihre Elternbäume sind in beiden Fällen von guter Form und gutem Wachstum.

Im Falle der *B. verrucosa* (Abb. 6a) ist der männliche Blütenstand nur rudimentär entwickelt, auch die einzelnen Blütchen sind nur sehr klein und besitzen lediglich rudimentär ausgebildete Antheren ohne Inhalt. Die Gesamtlänge der männlichen Kätzchen schwankt zwischen 0,5 und 1,0 cm. Bei der Reife strecken sie sich etwas, vertrocknen dann aber bald, ohne vorher zur vollen Entfaltung zu kommen. Sie entlassen — wie jedes normale männliche Kätzchen — bei Einsetzen des Streckungswachstums Wachsschuppen in großer Zahl.

Bei der hier beschriebenen männlichen Sterilität handelt es sich möglicherweise um das Endglied einer kontinuierlichen Variation, denn es wurde eine ganze Reihe anderer Bäume gefunden, deren männliche Blütenstände alle Übergänge von der vollentwickelten „normalen“ Blüte bis zu eben dieser nur noch rudimentären darstellen.

Der zweite Fall (*B. pubescens*, Abb. 6b) ist dagegen anderer Art: Hier ist der männliche Blütenstand voll ausgebildet, entwickelt sich normal, dann aber trocknen die Antheren ein, die zwar von normaler Größe sind, jedoch keinen Pollen enthalten. Einige der Antheren sind in den meisten Blüten schon vor der vollständigen Entfaltung der Blüten vertrocknet.

An beiden Bäumen wurden niemals fertile männliche Kätzchen gefunden. Die Untersuchungen wurden in zwei aufeinanderfolgenden Jahren wiederholt, um etwaige Jahreseinflüsse als Ursache ausschließen zu können. In beiden Fällen sind die weiblichen Blütenstände voll und normal ausgebildet und vollfertil.

Bei einer vorläufigen genetischen Deutung beider Fälle — Sicherheit werden selbstverständlich erst die F_2 und die Rückkreuzungen mit den inzwischen hergestellten Nachkommenschaften erbringen — darf man sich auf ähnliche Fälle beim Mais stützen, die eingehend untersucht worden sind. Der Mais ist ebenfalls eine monöcische Pflanze, unterscheidet sich von der Birke in seiner Blüten-

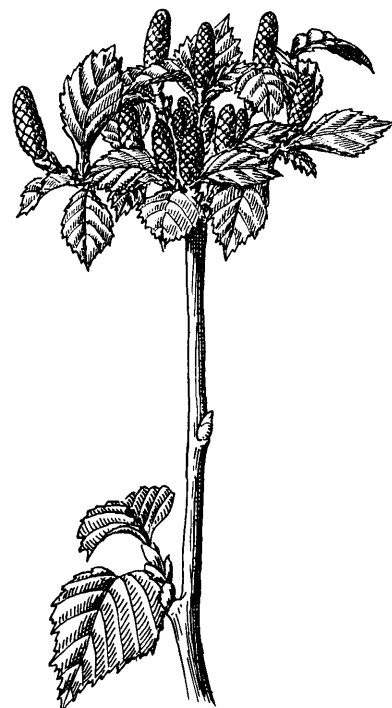


Abb. 7. — *B. pubescens*, Rosette weiblicher Blütenstände an einem Langtrieb.

biologie jedoch darin, daß in jeder Blüte neben den normalen Organen des einen Geschlechts stets auch die Organe des anderen rudimentär ausgebildet werden. EMERSON (1932) und JONES (1934) haben nun Mutationen gefunden, die sowohl eine rein männliche als auch eine rein weibliche Potenz induzieren konnten. Nach HARTMANN (a. a. O., S. 399) handelt es sich dabei nicht um M- und F-Gene, sondern um Modifikationsgene. Trotzdem stellen sie offenbar die Verbindung zur diplogentypischen Geschlechtsbestimmung her.

Bei der *B. pubescens* mit vollausgebildeter Blüte erscheint ein ähnlicher Zusammenhang wie bei diesen Fällen ausgeschlossen, während bei der männlich sterilen *B. verrucosa* mit ihren rudimentären Blütenkätzchen die Annahme nahe liegt, daß auch hier die männliche Potenz in ähnlicher Weise unterdrückt ist. Es ließ sich in der Literatur kein Fall finden, der auch nur in etwa der männlich sterilen *B. pubescens* an die Seite zu stellen wäre. Ob es sich hier um plasmatisch bedingte männliche Sterilität handelt, müßte sich schon in der jetzt heranwachsenden F_1 ausweisen.

4. Zwei andere Abnormitäten

Als letzte Beobachtungen seien noch zwei abnorme Blütenbildungen mitgeteilt, die mit großer Wahrscheinlichkeit auf somatische Mutationen zurückzuführen sind. Im ersten Falle (*B. pubescens*, Abb. 7) wurde an einem Pfropfling ein Seitenzweig gefunden, an dessen Spitze anstelle der männlichen Kätzchen in Anordnung einer Rosette etwa 20 weibliche Blütenstände gebildet worden waren. Der Trieb war schon einige cm darunter stark gestaucht und der Blattbestand dementsprechend vermindert. Die Blüten kamen zwar zur Blühreife, jedoch starb während des Sommers der Trieb mit allen daran befindlichen Kätzchen ab, obwohl diese vereinzelt worden waren, um ihre volle Ausbildung zu gewährleisten. Im zweiten Falle handelt es sich um die Umbildung des Spitzentriebes eines Pfropflings von *B. verrucosa*. Auch hier war der Trieb stark gestaucht



Abb. 8. — *B. verrucosa*, gestauchter Trieb mit gehäuft vegetativen Knospen und männlichen Blüten.

(Abb. 8), jedoch saß an seinem Ende ein männlicher Blütenstand, der aus den gehäuft Knospen unmittelbar hervorwuchs. In der Übergangsregion waren vegetative Knospen und männliche Blüten abwechselnd vorhanden. In Aussaaten werden gelegentlich ganze Pflanzen gleichen oder ähnlichen Aussehens gefunden, so daß die Annahme, es handele sich um eine Sproßmutation, hier besonders nahe liegt.

Wir nehmen diese beiden Beobachtungen zum Anlaß, darauf hinzuweisen, daß es noch eine ganze Anzahl bisher nicht bekannter Blütenabnormitäten bei den Birken geben dürfte.

Zusammenfassung

Durch eine Reihe eigener Beobachtungen über abnorme Blütenbildungen bei der Birke werden die in der Literatur bereits behandelten Fälle erweitert und ergänzt. Eine Diskussion der Beobachtungen im Zusammenhang mit den bekannten Theorien der Pflanzensexualität sowie Beobachtungen an anderen monöcischen Pflanzen ist zur Erklärung der einzelnen Fälle angeschlossen. Im einzelnen wurden behandelt: androgyne und gynandrische Blütenbildungen sowie die Abhängigkeit des Androgynen-An-

teils vom Milieu, Zwitterblüten, das Verhalten der Blüten bei verlängerter Vegetationsperiode, zwei Fälle männlicher Sterilität und zwei abnorme Blütenbildungen, die wahrscheinlich auf Sproßmutationen zurückzuführen sind.

Summary

Title of the paper: *On some special flower forms in birch.* —

By means of a series of observations on abnormal flower development in birch the forms or examples already described in the literature are extended and supplemented. The observations are discussed in the light of the known theories of sexuality in plants and of observations on other monoecious plants. The following are discussed: Androgynous and gynandrous flower development, the dependence of the androgyny on site conditions, hermaphrodite flowers; the behaviour of the flowers in a prolonged vegetative period; two cases of male sterility; and two abnormal flower developments which are attributed to a shoot mutation.

Résumé

Titre de l'article: *Formes particulières de fleurs chez le bouleau.* —

Une série d'observations sur le développement anormal des fleurs chez le bouleau a permis d'étendre et compléter les formes et exemples déjà décrits dans la littérature. Ces observations sont discutées à la lumière des théories sur la sexualité chez les plantes et des observations sur d'autres plantes monoïques: développement floral androgyne et gynandre, influences des conditions du milieu sur l'androgynie, fleurs hermaphrodites; comportement des fleurs pendant une période végétative prolongée; deux cas de stérilité mâle; deux cas de développement floral anormal attribués à une mutation de rameau.

Literatur

- BAIL, TH.: Über androgyne Blütenstände bei solchen Monoecisten und Dioecisten, bei denen Trennung der Blütenstände Regel ist. *Schriften d. königl. phys. ök. Ges. zu Königsberg* X, 195—196 (1869) u. XI, 117 (1870). (cit. nach PENZIG.) — EMERSON, R. A.: The present status of Maize genetics. *Proc. VI Int. Congr. Gen.* 141—152 (1932). (cit. nach HARTMANN.) — FROLOWA, G. D.: Fragen der Biologie des Blühens einiger Birkenarten. *Botan. Journ.* 41, 885—889 (1956). [Russisch.] — HARTMANN, M.: Die Sexualität. Das Wesen und die Grundgesetzmäßigkeiten des Geschlechts und der Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. 2. Auflage, Stuttgart 1956. — HEYER, FR.: Das Zahlenverhältnis der Geschlechter. *Dtsch. Landw. Presse* 13, 163 (1886). (cit. nach HARTMANN.) — JOHNSON, H.: Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. *Hereditas* 35, 112—114 (1949). — JONES, D. F.: Unisexual Maize plants and their bearing on sex differentiation in other plants and animals. *Journ. Genet.* 19, 552—567 (1934). (cit. nach HARTMANN.) — LAIBACH, F., u. KRIBBEN, E. J.: Der Einfluß von Wuchsstoffen auf die Bildung männlicher und weiblicher Blüten bei einer monöcischen Pflanze (*Cucumis sativus* L.). *Ber. d. D. bot. Ges.* 62, 53—55 (1944—49). — LÖKEN, A.: Unnormale raktformer hos vanlig björk (*Betula pubescens* EHRH.). (Abnorme Kätzchenformen bei der Birke.) *Tidskr. f. Skogbruk* 62, 12—13 (1954). — NORD, F.: Androgyne *Betula verrucosa* EHRH. *Svensk Bot. Tidskr.* 10, 272 (1916). (cit. nach PENZIG.) — PENZIG, O.: Pflanzen-Teratologie. III. Bd. Berlin 1922. — RIEDE, W.: Beiträge zum Geschlechts- und Anpassungsproblem. *Flora* 18/19, Göbelfestschr., 421—452 (1925). — SAARNIJOKI, S.: Androgyne Blütenkätzchen bei der Moorbirke, *Betula odorata* BECHST. *Annales Bot. Soc. Zool. — Bot. Fenn. Va-*

namo 16, Anhang 1—6, 1941. — SCHULZ, A.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. 10, 303—313 (1892). — STERN, K.: Rassenbildung und Bestandesanerkennung. Z. Forstgenetik 5, 126 (1956). — STEVENS, F. L.: Teratology. Bull.

Torrey Bot. Cl. XXI, 490 (1894). (cit. nach PENZIG.) — USTINOWA, E. I.: Einige Besonderheiten der Bildung generativer Organe in den Blütenständen des Mais. Botan. Journ. 41, 864—867 (1956). [Russisch.]

Selective Fertilization in *Pinus monticola* Dougl.

I. Preliminary Results

By A. E. SQUILLACE and R. T. BINGHAM¹⁾

(Received for publication February 15, 1958)

In a previous report (BINGHAM and SQUILLACE, 1955) the authors showed that self-fertility (ability to produce germinable self-fertilized seed) in western white pine (*Pinus monticola* DOUGL.), as tested under controlled pollination, varied greatly among individual trees and occasionally was rather high. Self-pollinated seedling yields averaged about 50 percent of cross-pollinated yields, but in 4 of 28 trees tested they almost equalled or exceeded cross-pollinated yields. It was also shown that selfed seedlings exhibited an appreciable degree of inbreeding depression. The results agreed with findings of workers with many other forest tree species.

Knowledge of potential self-fertility and resultant inbreeding depression has caused concern among forest tree improvement workers, especially since the end-product of many tree improvement ventures is the establishment of seed orchards with members of superior clones (JENSEN, 1945; LANGNER, 1953; LANGNER and STERN, 1955). It has been reasoned that in such orchards more selfing could occur than in natural stands. Not only could each member be selfed by itself, but also by all other members of the same clone. However, there is also the possibility that although many trees are self-fertile as tested under controlled self-pollination, self pollen might be discriminated against when in competition with other pollens as under natural pollination conditions. Such discrimination, if found to occur, may largely eliminate selfing among members of the same clone in seed orchards.

These recent findings on self-fertility and their implications prompted a study of selective fertilization in western white pine. Preliminary phases of this study have been completed and are reported upon in this paper.

JONES (1928) used the term "selective fertilization" to cover broadly all types of discrimination in reproduction. In this sense, it includes any selective action occurring in any stage of the reproductive cycle. The discrimination may occur among different gametes of the same individual, among gametes of different individuals of a given species, or among gametes of individuals of different species. Thus, incompatibility (inability to effect fertilization) often occurring between individuals of different species may be considered as selective fertilization in its broadest sense. Within species, differences in time of flowering, rate of pollen tube growth, and various other factors could result in selective fertilization. In a more strict sense, however, the term implies an inequality of fertilizing power of gametes of differing genetic constitution.

¹⁾ A. E. SQUILLACE, Forester, Inland Empire Research Center, Intermountain Forest and Range Experiment Station, U. S. Forest Service, 157 South Howard Street, Spokane 4, Washington. — R. T. BINGHAM, Forester, Spokane Unit, Blister Rust Control, U. S. Forest Service, Region I, 157 South Howard Street, Spokane 4, Washington.

The present study is concerned with the relative ability of a self-fertile tree to produce germinable selfed seed when its pollen must compete with that of another tree. Differences in the proportion of germinable "selfed" vs. "crossed" seeds produced under these conditions may be due to differences in the relative ability of the two pollens to germinate, to extend their tubes, to fertilize the egg, or to any combination of these factors. The study, designed mainly to evaluate the over-all efficacy of the two competing pollens, permits only speculation in regard to which of the factors were operative.

Review of Literature

Limited review of the literature on selective fertilization in agricultural plants showed that considerable research had been done in this and related fields. The phenomenon has been shown to occur in various forms in many species. Discrimination of female flowers of a given plant or line for or against its own pollen when in competition with pollen from another plant or line has received special attention. For example, JONES (1928) showed that maize plants (highly self-fertile within lines) of a given line usually discriminated against pollen of other lines. On the other hand, EAST (1919) found that *Nicotiana* plants of a given strain (highly self-sterile) completely favored pollen from other strains. In many plants differences in rate of pollen tube growth were found to account for discrimination, and often other factors such as abortion of the gametes or zygotes were involved.

Comparatively little work has been done on selective fertilization in forest trees. Competition occurring among immature embryos within the same ovules in various conifers was discussed by BUCHHOLZ (1926), and STOCKWELL (1939) pointed out the various means by which natural selection might occur prior to embryo maturation in pines. PIATNITSKY (1948) found that in oaks (*Quercus* spp.) pollen from other trees germinated "better" on stigmas of a given tree than did self pollen and concluded that cross-pollination is favored to some extent over self-pollination.

PHILP and SHERRY (1946) showed that although green wattler (*Acacia decurrens* WILLD.) is self-fertile, it was naturally cross-pollinated to the minimum extent of between 85 and 95 percent under open-pollination in plantations.²⁾ Their technique for determining the degree of natural crossing is interesting. Certain parent trees were shown to produce self-pollinated progenies that segregated for several recessive leaf characters. Open-pollinated progenies also segregated for the same characters but in dif-

²⁾ In regard to the extent of self-fertility, 27 percent of ovules set seeds under controlled self-pollination compared to 72 percent under open-pollination, and germination was 9 percent less among selfed seeds.