

Tannenhöft (55/51), however, has the greatest percentage of forked trees. In general, progenies of female *P. alba* and *P. × canescens* have high percentages of crooked and forked stems, heavy branching and high stem taper.

Up to date no damage by *Valsa nivea* was recorded from any progeny at any location. Also other fungal diseases did not cause any mortality. Further efforts in

breeding aspen hybrids may be justified since by selection of good clones and progenies, and by growing mixtures of clones and progenies epidemics are possibly prevented.

#### Literatur

Die bibliographischen Angaben zu den zitierten Literaturbeiträgen folgen am Schluß des Teiles 2 dieser Publikation.

## Die Variation unbalanzierter Chromosomenzahlen im Knospenmeristem fünf aufeinander folgender Astjahrgänge bei aneuploiden C<sub>1</sub>-Lärchen

Von Z. M. ILLIES\*)

### Einleitung

In einer vorausgegangenen Arbeit wurde über die hochgradige Unbalanziertheit der Chromosomenzahl in Nadelknospen 8jähriger auto- und allotrioploider C<sub>1</sub>-Bäume von *Larix leptolepis* und *L. decidua* berichtet (ILLIES 1966). Bei diesen Individuen wurden im Meristem der Nadelknospen diploide (24) bis tetraploide (48) Chromosomenzahlen festgestellt. Die beschriebenen Bäume waren als Keimlinge nach Wurzelspitzenuntersuchungen aus Nachkommenschaften von Kreuzungen colchicinierter mit diploiden Lärchen ausgelesen worden (ILLIES 1952, 1957). Dabei zeigte sich, daß die Mehrzahl der Nachkommen dieser Kreuzungen diploid waren. Unter den polyploiden wunden sowohl triploide wie aneuploide Keimlinge gefunden. Die zytologischen Befunde an der Keimwurzel wunden in den ersten beiden Jahren am Meristem der Nadelknospen überprüft und einige der vorher als triploid beschriebenen in die Gruppe der aneuploiden umgestuft. Erst an den 6jährigen Bäumen wurde die starke Unbalanziertheit der Chromosomenzahlen im somatischen Gewebe der ursprünglich triploiden Pflanzen beobachtet. Diese Feststellung legte die Vermutung nahe, daß die anfängliche Triploidie rein quantitativer Art gewesen sein könnte und schon die Chromosomenzahl des Keimlings unbalanziert war. Von dieser relativ geringen Anzahl Zellen des Keimlings waren aber die chromosomal Verhältnisse des ganzen Baumes abhängig.

Das Idiogramm der Lärche ist wie das anderer Koniferen nur durch geringe chromosomomorphologische Unterschiede gekennzeichnet (SIMAK 1962, 1964). Eine Karyotypenanalyse an somatischen Zellen hätte wenig Aufschluß darüber gegeben, ob bestimmte Chromosomen und welche häufiger, als es der Erwartung entsprach, in den aneuploiden Zellen vorhanden waren, oder umgekehrt, welche Chromosomen fehlten. Ein statistisch auswertbares Modell wäre aber nur bei sicherer Identifizierung der vorhandenen Chromosomen möglich. Statt dessen konnte man die Zahl der Chromosomen in einer repräsentativen Anzahl Zellen im Meristem von Triebknospen fünf aufeinander folgender Jahrgänge feststellen, um die Höhe des Aneuploidiegrades und seine Verteilung im Baum im Laufe des Wachstums kennen zu lernen. Diese Ergebnisse würden sich varianzanalytisch überprüfen lassen, um zu ermitteln, ob sich die Chromosomenzahl der künstlichen Polyploiden im Laufe der Jahre mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit verändert und auf einer bestimmten Valenzstufe einspielt.

### Material und Methoden

Material: Aus verschiedenen Kreuzungen der jetzt 8jährigen C<sub>1</sub>-Generation wurden vier Bäume ausgewählt. Eine der Pflanzen entstammte der intraspezifischen Kreuzung 2x *L. decidua* X C<sub>1</sub> *L. decidua* (C, 5613). Zwei weitere waren ebenfalls Nachkommen intraspezifischer Kreuzungen zwischen C<sub>1</sub> *L. leptolepis* und 2x *L. leptolepis* (C, 5612089, C, 56/2653), während die vierte Pflanze aus einer interspezifischen Kreuzung C<sub>1</sub> *L. decidua* X 2x *L. leptolepis* (C, 5613826) hervorgegangen war. Bei drei Bäumen war die Chromosomenzahl in der Keimwurzel  $2n = 3x = 36$  gewesen, während bei der einen C<sub>1</sub> *L. leptolepis* mixoploides Gewebe mit Zellen verschiedener aneuploider Chromosomenzahlen festgestellt wunden war. Bei den drei anderen Bäumen wurde eine derartige Aneuploidie erst bei Untersuchungen an den 6jährigen Bäumen festgestellt. Im folgenden kann diese zeitliche Unterscheidung vernachlässigt werden, so daß die Bäume hier nur als aneuploide *L. decidua*, *L. leptolepis* und *L. eurolepis* oder unter ihrer Versuchsnummer bezeichnet werden sollen.

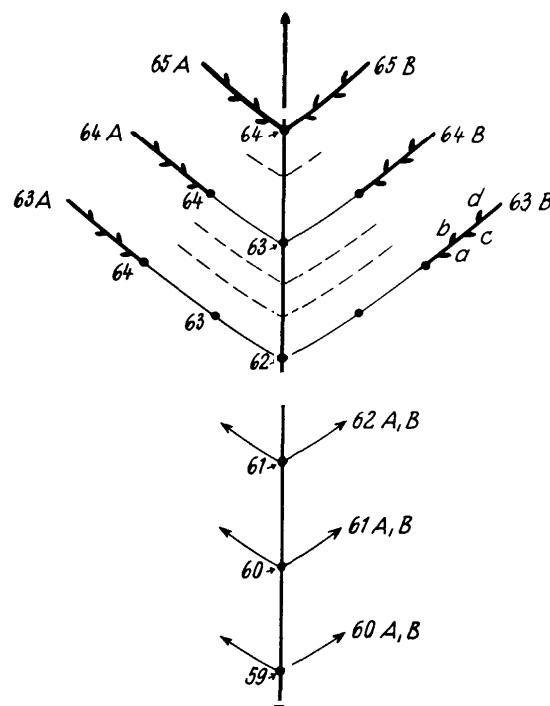


Abb. 1. — Schema der Probenahme. Entnommen wurden von je zwei Ästen eines Jahrgangs (65 A, 65 B, usw.) je vier Knospen des Langtriebes 1965 (dick ausgezogen).

\*) Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.

Herrn Professor W. LANGNER zum 60. Geburtstag gewidmet.



Abb. 2. — Diploide Metaphase (24 Chromosomen).

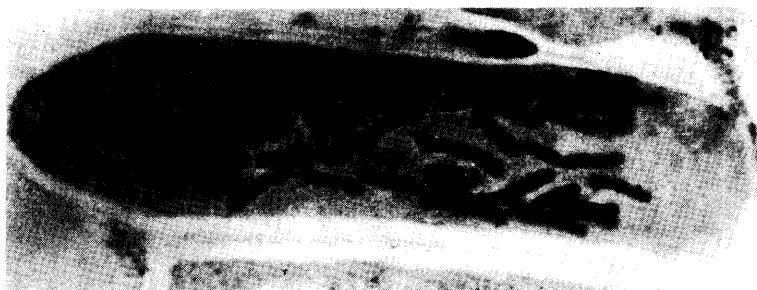


Abb. 3. — Aneuploide Metaphase (42 Chromosomen).

**Probenahme:** An diesem Material wurde im Herbst 1965 die Chromosomenzahl im Meristem der Vegetationskegel eben abgeschlossener Knospen bestimmt. Die Langtriebe, an denen die Knospen entnommen wurden, stammten von Ästen, die mit Sicherheit auf die Terminalknospe des vorherigen Jahrestriebes zurückzuführen waren. An den Langtrieben von je zwei Ästen der letzten 4–6 Jahre (Abb. 1: 65 A, 65 B, 64 A usw.) wurden jeweils vier Knospen fixiert, und in jeder dieser Knospen die Chromosomenzahl von vier Metaphaseplatten ausgezählt. Die beiden *L. leptolepis* waren sehr ungewöhnlich, so daß nur wenige gutzählbare Metaphaseplatten pro Knospe vorhanden waren. Daher konnten bei einer von ihnen ( $C_1$  56/2653) nur die Knospen von vier Jahrgängen ausgewertet werden. Für die Herstellung der Quetschpräparate wurde das Karminessigverfahren der Verarbeitung von Knospenmaterial im Herbst angepaßt (ILLIES 1966). Abb. 2 und 3 zeigen eine anscheinend diploide Metaphase mit 24 und eine aneuploide mit 42 Chromosomen. Die Chromosomen waren gut ausgebreitet und verkürzt, so daß sich ihre Zahl mit dem Zeichenapparat leicht bestimmten ließ.

Als Maß für die Entfernung der Langtriebe voneinander wurde die Anzahl der Jahrgänge von der letzten gemeinsamen Terminalknospe festgesetzt. Man erhielt so über den Baum verteilt Zellgruppen gleicher oder verschiedener Entfernung (Abb. 1). Die vier an jedem Langtrieb entnommenen Knospen sind untereinander nur null Schritte entfernt, da sie auf dem gleichen Langtrieb stehen. Zwei Schritte Abstand voneinander haben die Knospen der beiden Langtriebe 65. Vom Vegetationskegel des Triebes 64 A zu dem des Triebes 64 B liegen 2 Langtriebe, die beide aus dem Vegetationskegel 63 stammen. So nimmt die Entfernung zwischen 2 Langtrieben mit jedem Jahrgang um 2 Schritte zu. Gleichweit entfernt voneinander sind aber auch sowohl die Knospen der beiden Langtriebe 63 untereinander, wie die jedes dieser Triebe mit den Trieben 65, nämlich 6 Schritte. Diese Langtriebe sind nur über die Gipfelknospe 1962 (Abb. 1: → 62) miteinander korreliert.

### Ergebnisse

Für die Entstehung der Verteilung der Chromosomenzahlen im somatischen Gewebe bestehen mehrere Möglichkeiten. Rein mechanisch wäre eine verschieden hohe Teilungsfrequenz der Zellen mit Kernen unterschiedlicher Chromosomenzahlen möglich. Ein langsamerer Ablauf der Mitose oder eine geringere Teilungsrate aus anderen Gründen in den hochgradig polyploiden oder aneuploiden Zellen gegenüber den weniger aneuploiden oder gar euploiden Zellen ließe in den mixoploiden Geweben eine Anreicherung der letzteren Chromosomenzahlen erwarten. Im vorliegenden Material müßte dann bei einem Vergleich der Zählungen verschiedener Jahre am gleichen Baum eine Annäherung der durchschnittlichen Chromosomenzahl an eine eu-

ploide nachweisbar sein. Wird dagegen die Chromosomenzahl an einem Trieb allein durch Zufallsprozesse bestimmt, so müßten diese bei der Probenahme von Knospen aus einem gemeinsamen Vegetationskegel erkennbar sein. Die Unterschiede zwischen den Knospen verschiedener Langtriebe müßten dann zunehmen, je weiter der letzte gemeinsame Vegetationskegel zurückliegt. Tab. 1 und 2 zeigen, daß bei den Bäumen, an denen 1964 und 1965 Zählungen vorgenommen wurden, bei *L. decidua* ( $C_1$  56/3) und *L. eurolepis* ( $C_1$  56/3826) tatsächlich eine Annäherung an die euploide Chromosomenzahl stattzufinden scheint, und zwar in beiden Fällen an die diploide Chromosomenzahl. Bei der *L. leptolepis* ( $C_1$  56/2653) hingegen scheint diese Tendenz nicht vorhanden zu sein, bzw. ist sie so wenig ausgeprägt, daß sie an dem Zahlenmaterial nicht erkennbar ist. Für die zweite *L. leptolepis* lagen keine Unterlagen von 1964 vor. Bei beiden *L. leptolepis* wurden 1965 25–53 und 28–48 Chromosomen gezählt. Hier sieht es so aus, als ob sie sich um die triploide Zahl einspielen könnten.

Die Frage, ob neben den reinen Zufallseffekten und einer Zunahme euploider Zellen bzw. dem Zusammenspiel dieser beiden Wirkungen noch weitere Einflüsse vorhanden sind, sollte durch Streuungszerlegung geklärt werden. Für jeden der vier Bäume wurde zu diesem Zweck das Zahlenmaterial klassifiziert nach

Jahrgängen,  
Trieben in Jahrgängen,  
Knospen in Trieben,  
Metaphaseplatten in Knospen.

Die Ergebnisse der Streuungszerlegung sind in Tab. 3 angegeben.

Wie daraus hervorgeht, sind die Unterschiede zwischen den Streuungen der Chromosomenzahlen innerhalb der Knospen groß. Die beiden sich wahrscheinlich auf die diploide Zahl 24 einspielenden Bäume  $C_1$  56/3 und  $C_1$  56/3826 haben dabei die geringste Streuung. Ein Vergleich der beiden Tabellen 1 und 2 zeigt, daß diese beiden Bäume gleichzeitig auch im Mittel die geringste Chromosomenzahl haben. Demgegenüber haben die beiden *L. leptolepis*, bei denen der Schwerpunkt um die triploide Chromosomenzahl liegt, auch eine vergleichsweise breitere Streuung. Es ist jedoch nicht so, daß es sich bei den Verteilungen der *L. decidua* und *L. eurolepis* um einseitige Verteilungen handelt. Vielmehr zeigen sich hier noch deutlich sekundäre Gipfel um 28 bzw. 30 Chromosomen je Platte.

Wie Tab. 3 zeigt, sind an den verschiedenen Klassifizierungsstufen nur zweimal statistische Signifikanz erhalten worden. Bei  $C_1$  56/3826 gibt es signifikante Unterschiede zwischen Knospen am gleichen Trieb, bei  $C_1$  56/2653 solche zwischen Trieben in Jahrgängen. Aus der Wirksamkeit des Zufallsmechanismus hätte man jedoch in allen Fällen Signifikanz der Unterschiede zwischen Trieben und zwischen Jahrgängen erwarten sollen. Diese Erwartungen

Tabelle 1. — Verteilung der Chromosomenzahl im Meristem der Nadelknospen 1965.

Baum Nr.	Chromosomenzahlen														
	24/25	26/27	28/29	30/31	32/33	34/45	36/37	38/39	40/41	42/43	44/45	46/47	48/49	50/51	52/53
C <sub>1</sub> 56/3 <i>L. decidua</i>	41	27	35	31	17	6	3								
C <sub>1</sub> 56/3826 <i>L. eurolepis</i>	57	22	33	51	16	8	5								
C <sub>1</sub> 56/2653 <i>L. leptolepis</i>	—	—	3	4	8	10	12	24	19	18	14	16			
C <sub>1</sub> 56/2089 <i>L. leptolepis</i>	—	4	4	12	19	11	25	33	23	11	4	7	4	—	3

Tabelle 2. — Verteilung der Chromosomenzahl im Meristem der Nadelknospen 1964.

Baum Nr.	Chromosomenzahlen																	
	18/19	20/21	22/23	24/25	26/27	28/29	30/31	32/33	34/35	36/37	38/39	40/41	42/43	44/45	46/47	48/49	50/51	52/53
C <sub>1</sub> 56/3 <i>L. decidua</i>				1	3	3	10	9	13	31	9	8	13	4	14	10	1	2
C <sub>1</sub> 56/3826 <i>L. eurolepis</i>	2	9	22	61	17	20	15	6	3	15	1							
C <sub>1</sub> 56/2653 <i>L. leptolepis</i>							1	5	3	25	15	3	11	5	8	14	3	—

Tabelle 3. — Streuungszerlegung der Verteilung der Chromosomenzahlen 1965.

Klassifizierungsstufe	Baum Nr.							
	C <sub>1</sub> 56/3		C <sub>1</sub> 56/3826		C <sub>1</sub> 56/2653		C <sub>1</sub> 56/2089	
	FG	MQ	FG	MQ	FG	MQ	FG	MQ
zwischen Jahrgängen	4	30,35	5	17,15	3	204,14	4	76,15
zwischen Trieben im Jahrgang	5	8,55	6	10,79	4	112,83**	5	58,68
zwischen Knospen im Trieb	30	8,30	36	14,41*	24	21,98	30	33,60
zwischen Knospen	120	11,87	144	9,67	96	13,83	120	24,03

können nicht bestätigt werden, zumindest sind die Unterschiede an diesen Stufen recht undeutlich. Man ist deshalb zu der Annahme gezwungen, daß es neben dem zu Unterschieden an diesen Stufen führenden Mechanismus einen zweiten gibt, der die Zufallsunterschiede weitgehend balanziert und somit über den ganzen Baum ein im großen und ganzen einheitliches Chromosomenmosaik aufrecht erhält. Der eingangs erwähnte Trend zur Einspielung auf eine aneuploide Chromosomenzahl, wenn es ihn geben sollte, scheint demzufolge über den ganzen Baum einheitlich zu verlaufen. Wie man sich diesen Mechanismus, der die Zufälligkeiten der Probenahme weitgehend ausgleicht, nach den vorliegenden Ergebnissen vorzustellen hat, muß vorerst offen bleiben. Es gibt zwar Hinweise in der Literatur, die das Vorhandensein solcher Mechanismen an anderen Objekten bestätigt haben, doch scheint es nicht ohne weiteres möglich zu sein, daraus direkte Parallelen zu den hier vorgefundenen Verhältnissen zu ziehen.

Herrn Professor K. STERN danke ich vielmals für wertvolle Anregungen und Diskussionen. Bedankt sei auch Fräulein R. VILLWOCK für die sorgfältige Herstellung und mühsame Auszählung der Präparate.

### Zusammenfassung

An vier aneuploiden Nachkommen colchicinierter Lärchen wurde festgestellt, daß sich die Chromosomenzahlen mit zunehmendem Alter auf eine euploide Zahl einzuspielen scheinen. Die Verteilung der Chromosomenzahlen über den Baum macht neben dem Vorkommen eines Zufallsmechanismus ein dem entgegenwirkendes balanzierendes Prinzip wahrscheinlich, so daß im großen und ganzen die Ent-

wicklung in allen Teilen des Baumes dem gleichen Trend folgt.

### Summary

Title of the paper: *Variation of unbalanced chromosome numbers in the needle bud meristem on branches of five following years in aneuploid larches.*

Cytological investigations were made in four 8-year-old aneuploid larches, experimentally induced from crosses of colchicine-treated *Larix decidua* and *leptolepis*. Chromosome numbers were counted in the somatic meristem of needle buds, fixed in a system to cover a sequence of five years growth. A tendency was revealed which balances the chromosome numbers towards euploidy. It is presumed by the distribution of chromosome numbers in the tree that a mechanism of probability is checked by a principle of balance. Arising herefrom may result a trend towards a certain range of chromosome numbers in each of the individuals.

### Literatur

- ILLIES, Z. M.: Colchicinversuche an *Larix decidua* MILL. und *Picea abies* (L.) Karst. Z. Forstgenetik 1, 36—39 (1951/52). — ILLIES, Z. M.: Zytologische Beobachtungen an einer 7jährigen C<sub>0</sub>-Generation von Lärche. (Kurzber.) Silvae Genetica 6, 151—152 (1957). — ILLIES, Z. M.: The development of aneuploidy in somatic cells of experimentally produced triploid larches. Heredity 21, im Druck (1966). — SIMAK, M.: Karyotype analysis of *Larix decidua* MILL. from different provenances. Medd. Sta. Skogsforskn. Inst. 51, 3—22 (1962). — SIMAK, M.: Karyotype analysis of Siberian larch (*Larix sibirica* LEDEB. and *Larix sukaczewii* DYL.). Studia Forestalia Suecica, Stockholm Nr. 17, 1—15 (1964).