

Tabelle 4. — Zahlenmäßige Verteilung der sr- und sp-Klone auf die Einzelmerkmale der Gruppe Blüteninduktion (Näheres siehe Text)*).

Gruppe Benadelung Einzelmerkmale	Gruppe Blüteninduktion Einzelmerkmale
Squarrosaform (sr)	Bis 5 der jeweils 15 Stecklinge mit ♂ Blütenansatz
Squarrosa-Plumosa- form (sp)	6—10 der jeweils 15 Stecklinge mit ♂ Blütenansatz 11—15 der jeweils 15 Stecklinge mit ♂ Blütenansatz
17	12
22	2
	3
	4
	2
	16

* Es wurden nur 17 sr- und 22 sp-Klone behandelt. Nur bei 3 dieser 39 Klone zeigt jeweils 1 Steckling der 5 un behandelten Kontrollpflanzen Blütenansatz.

character, length of shoot, diameter of plant, needle colour), and to some physiological traits (rooting ability, frost damage), respectively. — Statistical analysis proves that

number of clones differ significantly between the 4 subdivided characteristics within the group needle type (*squarrosa* = sr, *squarrosa-plumosa* = sp, *plumosa* = p, *squamosa* = sm) as well as between ranks of characteristics within all the other groups. With only few exceptions sr, sp, p, and sm clones show significant differences in length of shoot, diameter of plant, and rooting ability. Furthermore, rooting takes place earlier in sr clones than in sm clones. Gibberellin treatment induces rich male flowering in sp clones while in sr clones flowering was the exception. Female flowers are to be found only very sporadically.

2. It is not assumed that the variability in question is caused by Mendelian segregation as chromosomal aberrations occur in several cases.

Literatur

- KRÜSSMANN, G.: Die Nadelgehölze. Parey, Berlin-Hamburg, 1955. — LANGNER, W.: Die Entstehung sogenannter Jugendformen bei *Chamaecyparis*. *Silvae Genetica* 13, 58—63 (1964). — LIENERT, G. A.: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Anton Hain, Meisenheim am Glan, 1962. — PHARIS, R. P., RUDDAT, M. D. E., PHILLIPS, C. C., and HEFTMANN, E.: Precocious flowering of Arizona cypres with gibberellin. *Canad. J. Bot.* 43, 923—927 (1965). — SNEDECOR, G. W.: Statistical Methods. Iowa State University Press, Ames, Iowa, 1962.

Interspezifische Kreuzungssterilität innerhalb der Pappelsektion Aigeiros

Von G. H. MELCHIOR und F. W. SEITZ¹⁾

Einleitung

Seit etwa 45 Jahren bilden Arten der Gattung *Populus* wegen der vielfältigen Kreuzungsmöglichkeiten und der leichten technischen Handhabung auch in Mitteleuropa bevorzugte Objekte bei Züchtungsversuchen mit baumförmigen Arten (v. WETTSTEIN 1930, 1933, 1937). Untersucht man jedoch diese früher und noch die vor 15 Jahren durchgeführten Kombinationen auf ihren Informationsgehalt über allgemeine und spezifische Kombinationseignung, Informationen, die die Voraussetzungen für ein fundiertes Züchtungsvorhaben durch Hybridisierung bilden, so muß festgestellt werden, daß solche Informationen meist nicht abgeleitet werden können (vgl. z. B. HATTEMER und SEITZ 1967). Ursache dafür mag meist die für systematische interspezifische Kreuzungsvorhaben ungenügende Anzahl von Partnern gewesen sein. Oft war es aber auch ein zu geringer Samenansatz bei manchen derartigen Artkreuzungen, für den W. v. WETTSTEIN bereits 1933 Beispiele beschreibt.

Bei der Kombination monözischer sowie hermaphroditer Arten kann eine solche geringe Samenproduktion durch die Ausbildung von Inkompatibilitätsbarrieren verursacht werden. Sie können bewirken, daß sonst normal funktionierende männliche und weibliche Gameten nicht in der Lage sind, bei bestimmten Kreuzungen Zygoten zu bilden. Die Keimung des Pollens auf der Narbe oder das Wachstum des Pollenschlauches in der Narbe und im Griffel- bzw. Fruchtknotengewebe kann gehemmt sein, oder die Fusion der generativen Kerne wird blockiert (CRANE und LAWRENCE 1929). Über die Problematik derartiger Inkompa-

tibilitätssysteme bei Forstpflanzen berichtete kürzlich HAGMAN (1967; dort finden sich hierzu weitere Literaturangaben). Immerhin konnte STERN (1963), trotz ausgeprägter Selbststerilität, bei *Betula verrucosa* durch Bestäubung bei niedriger Temperatur so viel Saatgut erhalten, daß eine Inzucht-~Heterosis-Züchtungserfolgsversprechend erscheint.

Unsere Objekte gehören aber der im allgemeinen diözischen Familie der Salicaceae an, bei welcher der Fremdbefruchtermechanismus durch die Ausbildung eingeschlechtiger Blüten auf getrennten Individuen seine wirkungsvollste Ausprägung erreicht hat. Das Vorkommen hermaphroditer Abweicher dürfte, gemessen an der Vielzahl von eingeschlechtlichen Individuen in dieser Familie, kein Gewicht für evolutionäre Vorgänge besitzen. Mit ihnen ließ sich aber nachweisen, daß diese obligate Fremdbefruchterfamilie keine ins Gewicht fallende Selbststerilitätsbarriere entwickelt hat (vgl. RUNQUIST 1951, SEITZ 1952). In der Mischung der natürlichen Pollenwolke bleiben außerdem sicherlich solche seltenen zwittrigen Pollenlieferanten weitgehend wirkungslos. Es bestanden deshalb auch kaum Voraussetzungen für die Ausbildung von Unverträglichkeits schranken. MELCHIOR (1967) bestätigte neuerdings diese Vorstellung an einem hermaphroditen Schwarzpappelbastard Klon (P. X *euramericana*), den er mit Erfolg selbsten konnte und dessen beide Geschlechter er und E. SAUER (unveröff.) zu fertilen Kreuzungen verwendet hat.

Diese allgemeine Situation schließt jedoch nicht aus, daß in speziellen Fällen Sterilitäts- bzw. Letalitätsmechanismen ausgebildet worden sein können, die die Entstehung bestimmter Kombinationen verhindern. Die Ursachen für die mehr oder weniger mißglückten Versuche, Kreuzungskombinationen zwischen *Populus nigra* ♀ und P. *deltoides* ♂ herzustellen, scheinen ähnlich gelagert zu sein. So teilte

¹⁾ Aus dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.

Herrn Prof. Dr. W. von WETTSTEIN zum 70. Geburtstag gewidmet.

Tabelle 1. — Samenansatz bei Artkreuzungen zwischen *P. nigra* (N) und *P. deltoides* (D). Als gelungen werden hier auch solche Einzelkombinationen bezeichnet, bei denen nur wenige Samen gewonnen worden sind (vgl. dazu Tab. 2).

Kreuzungsrichtung	Gelingene Kombinationen	Fehlgeschlagene Kombinationen	Summe der versuchten Kombinationen
N × N	17	2	19
N × D	15	17	32
D × D	5	3	8
D × N	2	0	2

Tabelle 2. — Verteilung der gelungenen Kreuzungskombinationen unter Zugrundelegung der aus ihnen hervorgegangenen Sämlingsmengen.

Kreuzungsrichtung	Anzahl aufgelaufener Sämlinge			
	<30	31–100	101–500	>500
N × N	3	3	4	7
N × D	10	4	1	0
D × D	2	1	2	0
D × N	0	2	0	0
EUR*) × N	0	0	0	3
EUR × D	1	0	0	0
N × EUR	1	0	3	2

*) EUR = euroamerikanische Wirtschaftspappelhybriden.

z. B. KOPECKY (1964) mit, daß er wohl bei 15 Kombinationen *P. deltoides* ♀ × *P. nigra* ♂ 2466 Sämlinge erhalten hatte, daß jedoch in der reziproken Kreuzungsrichtung nur 5 Kombinationen überhaupt gelangen, aus denen insgesamt nur 131 Sämlinge resultierten. STEENAKERS (1966) Versuche blieben vollständig ohne Erfolg. Auch die im hiesigen Institut bei umfangreichen Kreuzungsarbeiten mit diesen Objekten seit vielen Jahren gesammelten Erfahrungen deuten auf die gleichen Schwierigkeiten hin. Sie sollen im folgenden besprochen werden.

Beobachtungen bei älteren Kreuzungsvorhaben bis 1961

Auch der Kreuzungsplanung innerhalb der Sektion *Aigeiros* haftete in dieser Zeit, wie fast allen Experimenten auch anderer Institutionen, die eingangs festgestellte Unzulänglichkeit an. Selbst wenn man die frühen Kreuzungen des hiesigen Institutes zwischen *P. nigra* (N) und *P. deltoides* (D) und in reziproker Richtung ohne Rücksichtnahme auf die benutzte Varietät zusammenfaßt, so zeigt sich, daß nur selten kleine vollständige Dialele realisiert werden konnten. Außer dem Fehlen von Kreuzungspartnern war es vor allem der Samenansatz bei Kombinationen bestimmter Kreuzungsrichtungen, der nicht dem erforderlichen Bedarf entsprach (Tab. 1). Während bei Kreuzungen reiner *P. nigra* nur etwa 10% der Kombinationen ohne Erfolg blieben, belief sich diese Zahl zum Beispiel bei Kreuzungen der Richtung *P. nigra* × *P. deltoides* auf mehr als 50%. Ein χ^2 -Wert von 5,43* beweist eine gesicherte Abhängigkeit des Gelingens der Kombinationen von der Kreuzungsrichtung. — Die Zahl der älteren Kreuzungsversuche mit *P. deltoides* als Mutter war zu gering und blieb deshalb bei dieser Berechnung unberücksichtigt.

Betrachtet man außerdem noch die aus solchem Versuchssaatgut aufgelaufene Zahl von Sämlingen, so verschiebt sich das bisher erhaltene Bild noch mehr zu Ungunsten der Kombination *P. nigra* × *P. deltoides*. Nur einer von insgesamt 15 Bestäubungsversuchen lieferte für die geplanten Nachkommenschaftsprüfungen genügend Pflanzen (> 100 Sämlinge), während die entsprechenden

Zahlen bei reinen *P. nigra*-Kombinationen bei 11 von 17 lagen (Tab. 2).

Untersuchung zur Abgrenzung der Sterilitätserscheinung

Seit 1963 ist man deshalb beim hiesigen Institut bemüht, die die Züchtungsvorhaben hemmende Barriere zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden für die Prüfung der Abläufe auf der Narbe und im Fruchtknoten systematisch größere Bestäubungsreihen *P. nigra* × *P. deltoides* und reziprok durchgeführt. Wir bedienten uns der Kreuzungstechnik, wie sie v. WETTSTEIN 1933 mitgeteilt hat. Dabei können die Blütenreiser in Wasserkultur im Gewächshaus gehalten werden. Eine Wasserüberlaufeinrichtung erleichterte uns außerdem die manuelle Arbeit.

Sobald sich die Kätzchensspindeln im basalen Abschnitt gestreckt hatten, wurden die weiblichen Partner beider Arten entweder mit dem Pollen der gleichen oder der anderen Art bestäubt, und zwar in einer Gruppe nur einmal und in der anderen bis 3mal an den auf diesen Zeitpunkt folgenden Tagen. Im letzten Falle wurden den Kätzchen zunächst 24 Stunden nach der letzten Bestäubung Fruchtknoten entnommen und in Alkohol-Eisessig wie üblich fixiert; später folgten weitere Entnahmen. Im ersten Falle, und der war für unsere Untersuchungen wichtiger, geschahen die Fixierungen 24, 48, und 72 Stunden nach der

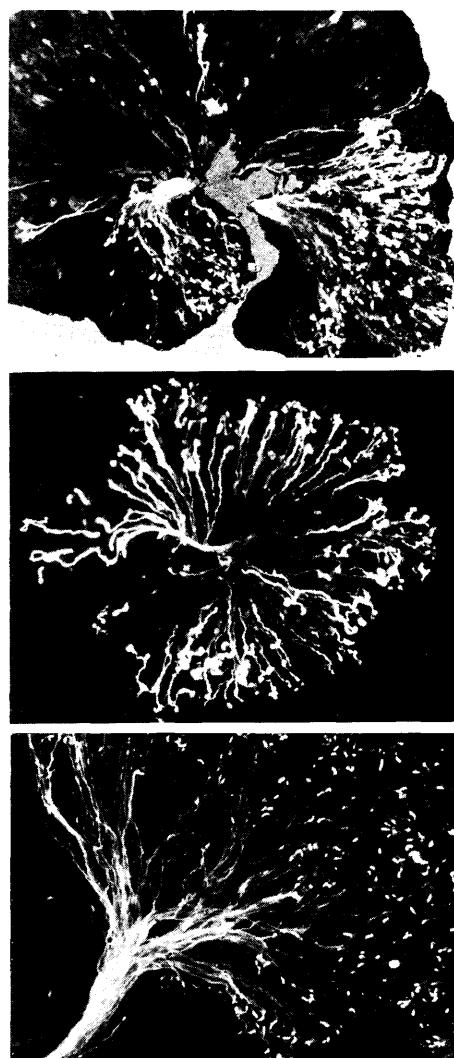


Abb. 1. — Fluoreszierende Pollenschläuche, die das Narbgewebe durchwachsen haben. — Oben: N × N; Mitte: N × D; unten: D × D.

Tabelle 3. — Gegenüberstellung aller versuchten *Aigeiros*-Kreuzungskombinationen (a) und der Kombinationen mit verschiedenen Elternindividuen (b) aus der Zeit von Frühjahr 1964 bis Frühjahr 1967. — I = Anzahl der versuchten Kombinationen. — II = Anzahl Kombinationen mit Samenerfolg. — III = Anzahl Kombinationen mit Sämlingserfolg.

Kreuzungsrichtung	(a) alle Kombinationen						(b) verschiedene Kombinationen					
	I	II		III		I	II		III		abs.	rel. %
		abs.	rel. %	abs.	rel. %		abs.	rel. %	abs.	rel. %		
(1) N × N	85	54	63,6	36	42,4	66	47	71,2	33	50,0		
(2) N × D	100	0	0	0	0	44	0	0	0	0		
(3) D × D	38	22	57,9	10	26,3	25	16	64,0	8	32,0		
(4) D × N	61	37	60,7	22	36,1	53	34	64,2	21	39,6		
Summe	284	113	39,8	68	23,9	188	97	51,6	62	33,0		

hier nur einmal durchgeführten Bestäubung. Da sich aus technischen Gründen die Untersuchungen über längere Zeiträume erstreckten, wurde das fixierte Material in 70% Alkohol konserviert.

Die Stadien der Anfangsentwicklung der Embryonen wurden zum Teil im Essigkarmin-Quetschpräparat verfolgt, was sich bei diesen Objekten relativ leicht durchführen läßt (vgl. SEITZ 1953); in einigen Fällen haben wir auch Samenanlagen in Paraffin eingebettet, geschnitten und mit Karmin gefärbt. Eine solch aufwendige Technik erwies sich jedoch für unsere Serienuntersuchungen als nicht geeignet und nicht erforderlich.

Ein anderer wesentlicher Teil unserer Untersuchungen erstreckte sich auf die Prüfung des Verhaltens des Pollens auf den Narben nach der Bestäubung. Zu diesem Zweck bedienten wir uns einer Methodik, wie sie durch ARNOLD (1956), LINSKENS (1957) und HAGMAN (1963) bekannt gemacht worden ist, die es gestattet, Pollenschläuche im Narben- und Griffelgewebe selektiv sichtbar zu machen. Zunächst wurden die Narbenlappen durch Chloralhydrat-Behandlung transparent gemacht, was bei unserem Objekt nach etwa 96 Stunden gelang. Anschließend setzten wir die Narbenlappen einem Extrakt aus Wasserblau B (Bayer) aus (hergestellt nach LINSKENS 1957), welches die gewünschte Fluoreszenz der Pollenschläuche bewirkte. Der für unsere Kreuzungsexperimente benutzte Pollen galt dann als fertig, wenn die Pollenschläuche bei uns bekannten fruchtbaren Kontrollkombinationen zum gleichen Zeitpunkt in das Narbengewebe eingewachsen waren oder es bereits durchwachsen hatten (Abb. 1).

Die zur Klärung des vorliegenden Problems geeigneten Untersuchungsergebnisse seien im folgenden wiedergegeben.

Entwicklung bestäubter Pappelkätzchen:

Die Kätzchenspindeln strecken sich bei den Wasserkulturen im Gewächshaus unabhängig von der Kreuzungsrichtung innerhalb von 1—3 Wochen nach der Bestäubung auf etwa die doppelte bis dreifache Länge. Während dieser Zeit vergrößern sich die Fruchtknoten in der Regel auf das Dreifache. Anschließend tritt im allgemeinen eine Differenzierung der weiteren Kätzchenentwicklung ein, die als Folge der gegebenen Zweigdicke erklärt werden kann. Die Kätzchen, die an dünneren Zweigen inseriert sind (< 1 cm), welken meist mehr oder weniger schnell, obwohl auch von ihnen fast ausnahmslos durch Ausreiben auf einem Drahtsieb noch keimfähiger Samen gewonnen werden kann. Bei entsprechenden Fällen der Kombination *P. nigra* (N) × *P. deltoides* (D) ist dies niemals gelungen.

Bei den normalerweise fruchtbaren Kombinationen N × N, D × D und D × N erfolgte die Ernte der Wolle bzw. Samen im Gewächshaus etwa 3—5 Wochen nach der Bestäubung der ♀ Kätzchen. Der Reifeprozeß kann manchmal

länger dauern, da er in der kalten Jahreszeit abläuft und die uns zur Verfügung stehenden Gewächshäuser witterungsbedingt nicht bei konstanter Temperatur gehalten werden können.

Die entsprechenden stärkeren ♀ Blütenreiser, die die Kombination N × D trugen, lassen einen anderen postfloralen Entwicklungsablauf bei den reifenden Kätzchen erkennen, wenn wir hier von dem schon erwähnten vorzeitigen Welken schwacher Reiser absehen wollen: Von solchen *nigra*-Reisern fallen im Verlauf von 2—8 Wochen nach der Bestäubung mit *deltoides*-Pollen die gesamten Kätzchenspindeln ab. Oft verblieben auch einzelne Spindeln am Reis, dann wurden aber die Früchte nach und nach abgestoßen. Vereinzelt erreichten wenige Früchte an verbleibenden Spindeln auch eine gewisse Größe. Die Nachprüfung ergab aber, daß sie zur Reifezeit nur den Pappus und kleine Schüppchen, wohl die Reste der rückgebildeten und abgestorbenen Samenanlagen, enthielten.

Kombinationsfähigkeit der beiden Schwarzpappelarten:

In den Jahren 1964 bis 1967 sind zahlreiche Individualkreuzungen innerhalb der beiden Arten wie auch Artkreuzungen in beiden Richtungen versucht worden (Tab. 3). Manche Kombinationen haben wir auch in aufeinanderfolgenden Jahren mit den gleichen Eltern wiederholt. Berücksichtigt wurden in Tab. 3 jedoch nur solche Kreuzungseltern (♀ und ♂), die jeweils mindestens in einer Testkombination keimfähige Samen ergeben haben. Als Tester dienten hierbei außer Schwarzpappeln auch eine ♀ *P. trichocarpa* und eine ♂ *Androscoggin*-Pappel.

Sehen wir von den restlos mißlungenen Kombinationen der Zeile (2) der Tab. 3 ab, so läßt sich feststellen, daß die Zahlen für die erfolgreichen Kombinationen mit Samenausbeute zwischen 57,9% und 63,6% aller versuchten Kreuzungen liegen. Die entsprechenden Zahlen für die Kombinationen, die auch Sämlinge lieferten haben, liegen bei 26,3% bis 42,4% aller Experimente (Spalte a der Tab. 3). In der Spalte b der Tabelle sind nur die sich unterscheidenden

Tabelle 4. — Abhängigkeit des Samenertrages und der Produktion verschuldbarer Sämlinge vom Polleneltern. — Hier: χ^2 -Werte für die Differenzen der Verhältnisse versuchter und gelungener *Aigeiros*-pappel-Kreuzungen unter Berücksichtigung aller Kombinationen und solcher mit verschiedenen Elternindividuen.

	Verglichene Kombinationen	Samenertrag	verschuldbare Sämlinge
(a) alle Kombinationen versch. Kombinat.	N × N / D × D	<1	2,25
	N × N / D × D	<1	1,70
(b) alle Kombinationen versch. Kombinat.	D × D / D × N	<1	<1
	D × D / D × N	<1	<1
(c) alle Kombinationen versch. Kombinat.	N × N / N × D	86,67***	49,93***
	N × N / N × D	51,87***	29,07***
(d) alle Kombinationen versch. Kombinat.	N × D / D × N	74,80***	38,79***
	N × D / D × N	40,69***	19,96***

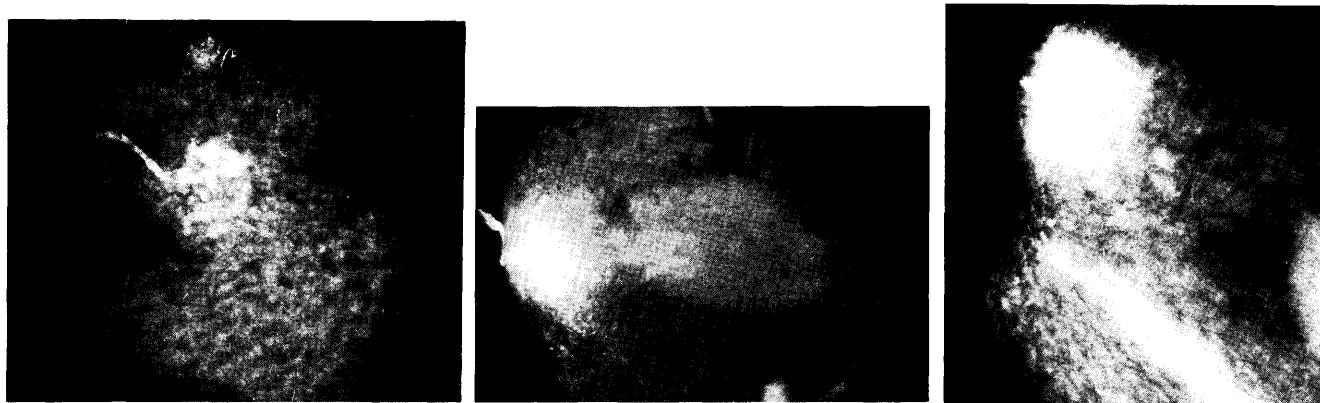


Abb. 2. — Fluoreszierende Pollenschläuche beim Eintritt in die Mikropyle der Samenanlage. Links: N × N; Mitte und rechts N × D.

Elternkombinationen verglichen; die Wiederholungen von Kombinationen gleicher Eltern sind also weggelassen worden. Diese Ziffern beleuchten deshalb auch die zu untersuchenden Schwierigkeiten besser.

Im Vierfelder- χ^2 -Test zeigt sich, daß bei intraspezifischen Kreuzungen Unabhängigkeit besteht: Die Differenz zwischen den Verhältnissen aus der Anzahl Kombinationen, aus denen Samen und Sämlinge erhalten worden sind, zur Zahl der versuchten Kreuzungen beider Arten liegt im Bereich des Fehlers (vgl. χ^2 -Werte der Tab. 4). Der Erfolg der Kreuzung mit *P. deltoides* als Mutter ist ebenfalls unabhängig davon, ob Pollen der gleichen Art oder Pollen von *P. nigra* benutzt worden ist. Dagegen besteht, wie aus Tabelle 4 (c) und (d) hervorgeht, für das Gelingen der Kreuzungen mit *P. nigra* als Mutter hochsignifikante Abhängigkeit vom Pollenelter. Sie verursacht zugleich auch die gesicherten Differenzen beim Vergleich der Erfolge der reziproken Kombinationsrichtungen von N und D.

Pollenkeimung und Embryonalentwicklung:

Nach derartigen eindeutigen Kreuzungsbefunden lag es nahe, die im Anschluß an die künstliche Bestäubung im Gewächshaus ablaufenden Entwicklungsvorgänge beim ♀ Elter eingehender zu untersuchen. Durch die Anwendung der oben genannten Fluoreszenzmethode von LINSKENS war es leicht möglich, bei allen Bestäubungskombinationen, auch bei N × D, die Pollenkeimung auf der Narbe und das Pollenschlauchwachstum in den Narbenlappen sichtbar zu ma-

chen (Abb. 1). Ebenso ließ sich mit der gleichen Methode der Pollenschlauch in vielen Fällen bis zum Eintritt in die Mikropyle verfolgen (Abb. 2).

Die Untersuchungen ergaben, daß schon 24 Stunden nach der Bestäubung bei allen hergestellten Kombinationen die Pollen gekeimt waren und viele Pollenschläuche bereits die Narbenlappen durchwachsen hatten. Im Zeitraum zwischen 24 und 96 Stunden nach der Bestäubung waren die Pollenschläuche offenbar schon durch die Mikropyle eingewachsen. Bei den Kombinationen D × D, D × N und N × N mußte dann auch die Befruchtung mit Zygotsbildung stattgefunden haben; denn zwischen 17 und 30 Tagen nach der Bestäubung konnten dort überall die verschiedensten Embryo-Entwicklungsstadien angetroffen werden (Abb. 3).

Ganz anders war der Befund bei der Kombination N × D. Hier konnten keine Embryonalstadien gefunden, sondern lediglich leer erscheinende Embryosäcke beobachtet werden. Bei genauerer Prüfung wurden jedoch kugel- und eiförmige Absterbestadien festgestellt, die als Reste der Zygote oder auch eines ersten Embryonalstadiums zu deuten wären, das nur wenige Mitosen durchgemacht hatte. Solche Bilder fanden sich noch bis 8 Wochen nach der Bestäubung, zum Zeitpunkt nämlich, an dem bei N × D entweder Einzelfrüchte von der Kätzchenachse oder ganze Kätzchenspindeln vom Reis abgestoßen wurden. Für künftige Untersuchungen besteht deshalb die Notwendigkeit, diesen Entwicklungsabschnitt besonders kritisch zu beobachten.



Abb. 3. — Embryo-Entwicklungsstadien. — Links: Zygote N × D, 10 Tage nach der Bestäubung. — Mitte und rechts: Embryo-Entwicklungsstadien N × N, Eissigkarmin, 8 und 14 Tage nach der Bestäubung.

Diskussion

Die Befunde unserer Untersuchungen an *Aigeiros*-Pappeln liefern zur Klärung des Kombinationsverhaltens von Arten dieser Sektion zwei wesentliche Gesichtspunkte, die es erlauben, weitere Arbeiten zur Lösung der umrissenen Fragen anzuschließen: (1) Durch die Experimente ist zunächst eindeutig geklärt worden, daß bei Kombinationen der europäischen und der amerikanischen Schwarzpappeln nur in der einen Kreuzungsrichtung *P. nigra* ♀ × *P. deltoides* ♂ kein oder nur sehr geringer Samenansatz zu erhalten ist. (2) Die mikroskopischen Untersuchungen haben anschließend demonstriert, daß bei der Bestäubung keine Unverträglichkeit zwischen dem Pollenschlauch und der Narbe oder dem Fruchtknotengewebe existiert. Vielmehr müssen die Ursachen für das Fehlen des Samenansatzes erst im Entwicklungsabschnitt nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack, wahrscheinlich sogar erst nach der Zygotsbildung gesucht werden. Für die Mißerfolge ist offenbar ein Mechanismus verantwortlich zu machen, der erst dann einsetzt. Die Chromosomenzahlen, die innerhalb der Gattung *Populus* einheitlich $2n = 38$ sind, scheiden hier als Erklärungsmöglichkeit aus (vgl. SEITZ und SAUER 1962). Ebenso wenig können die Vorstellungen über eine disharmonisierende Wechselwirkung zwischen Genen oder Gengruppen und mütterlichem Cytoplasma wie etwa bei Kreuzungen von Arten mit weitgehend homologen Genomen zur Erklärung herangezogen werden (STEBBINS 1958); denn dann sollte die Embryonenletalität in beiden Kreuzungsrichtungen auftreten. Außerdem kann auch Homologie in den Genomen der beiden Schwarzpappelarten wegen ihrer weitgehend getrennten Entwicklung auf zwei verschiedenen Kontinenten nicht angenommen werden.

Die bei den *Aigeiros*-Pappeln wirksame Barriere blockiert nach den gesammelten Erfahrungen lediglich die eine Kreuzungsrichtung N × D. Sie läßt sich mit dieser Einschränkung bei den von DOBZHANSKY (1951, p. 181) zusammengestellten reproduktiven Isolationsmechanismen (unter II, F) bei den Fällen von „*Hybrid Inviability*“ einordnen. DOBZHANSKY definiert dort: „The hybrid zygotes are inviable, or adaptively inferior to those of the parental species“. Mit dieser Zuordnung ist freilich die Wirkungsweise des vorliegenden Mechanismus selbst, der zu dieser nur einseitig realisierbaren Hybridschwäche führt, noch keineswegs zu identifizieren. Hier könnten zytologisch-histologische Untersuchungen weiterführen. Zum Beispiel gelang es BROCK (1954, 1955), bei den günstigen Objekten Lilie und Hyazinthe ähnlich gelagerte Fälle mit dem Chromosomenbruch in Mitosen des Hybridendosperms zu begründen.

In diesem Zusammenhang ist es weiter interessant, daß SEITZ (1953) bei seinem Objekt aus der *Leuce*-Pappelsektion in befruchteten Embryosäcken ein triploides nukleares Endosperm nachgewiesen hat, das im Verlauf der Embryonenentwicklung aufgezehrt wird. Bei den *Aigeiros*-Pappeln dürften die Verhältnisse ähnlich sein. Das Endospermwachstum erfolgt erst dann, wenn zu den zwei mütterlichen Chromosomensätzen ein väterlicher Chromosomensatz aus dem Pollenschlauch zum triploiden Endospermkern hinzugetreten ist, der dann in unserem jetzt bearbeiteten Falle die Konstitution NND besitzen muß. Entwicklungsvorgänge zu diesem Zeitpunkt sind aber von uns bei den bisherigen Untersuchungen aus technischen Gründen nicht einbezogen worden. Da jedoch, wie wir jetzt wissen, für unsere Objekte gerade hier eine weitere Klärung über die Ursachen der festgestellten Embryonenletalität bei der Kombination

N × D zu erwarten ist, sollte sich künftig eine Prüfung entsprechender Stadien anschließen.

Endlich muß rückschauend auf die Kreuzungsexperimente des Instituts mit *Aigeiros*-Pappeln betont werden, daß selbstverständlich, gemessen an den großen natürlichen Arealen der beiden Species *P. nigra* und *P. deltoides*, nur relativ wenige Elternindividuen Verwendung gefunden haben. Unsere Befunde, besonders die beschriebene Sterilitätserscheinung bei N × D, für die gesamte Artenmanigfaltigkeit und deren Verhalten bei Artkreuzungen zu generalisieren, wäre sicher verfrüht; dazu fehlen noch die Ergebnisse vor allem bei Verwendung einer größeren Anzahl von D-Polleneltern verschiedener Herkünfte. Außerdem sollte auch die Prüfung des Einflusses von Milieu faktoren auf die geschilderten Entwicklungsabläufe in künftige Experimente einbezogen werden (vgl. STERN 1963).

Zusammenfassung

Es wird über mehrjährige Kreuzungsexperimente des Instituts mit *Populus nigra* und *P. deltoides* berichtet. Im Verlaufe dieser Versuche blieben die Kombinationen von *P. nigra* × *P. deltoides* stets fast gänzlich ohne Samenansatz und Sämlingsausbeute. Im Gegensatz zu anderen Kombinationen fielen hier etwa drei Wochen nach der Bestäubung entweder die gesamten Kätzchensspindeln vom Reis ab, oder die Einzelfrüchte wurden von der Spindelachse abgestoßen. Die untersuchten Fruchtknoten enthielten lediglich Wolle und tote Rudimente der Samenanlagen.

Die Prüfung der postfloralen Abläufe im Anschluß an die Bestäubung hat ergeben, daß der Pollen von *P. deltoides* auf der Narbe von *P. nigra* keimt und die Pollenschläuche wie bei anderen Kombinationen in die Mikropyle eindringen. Rudimente, die oftmals in sonst leeren Embryosäcken gefunden wurden, lassen sich als abgestorbene Reste von Zygoten bzw. embryonalen Anfangsstadien erklären. Der bei der Kombination N × D wirksame Sterilitätsmechanismus scheint demnach erst nach der Fusion der generativen Kerne einzusetzen.

Für eine Verallgemeinerung dieses Ergebnisses sind Untersuchungen mit Polleneltern weiterer Herkünfte von *P. deltoides* notwendig.

Summary

Title of the paper: *Interspecific cross sterility within the poplar section Aigeiros*.

Cross experiments of the institute with *Populus nigra* and *P. deltoides*, for some years, demonstrate that the combinations *P. nigra* × *P. deltoides* constantly brought neither seed nor seedlings. Contrary to other combinations the whole catkins fell off the twigs approximately three weeks after pollination. Sometimes also single fruits fell off the axis. Within these fruits were nothing but wool and rudiments of dead ovules.

Tests during the postfloral time after pollination have shown that the pollen of *P. deltoides* is germinated on the stigma of *P. nigra* and the pollen tubes are grown to the micropyle in the same manner as it is known for other combinations. Rudiments within the empty embryo sacs are dead rests from zygotes and stages of the beginning embryo development. Therefore, the sterility mechanism begins after the fusion of the two generative nuclei.

Before these results can be generalized more pollen parents of the *P. deltoides* are to be examined.

Literaturverzeichnis

ARNOLD, A.: Ein neues Reagenz auf Kallose. *Naturwiss.* 43, 233—234 (1956). — BROCK, R. D.: Fertility in *Lilium* hybrids. *Heredity* 8, 409—420 (1954). — BROCK, R. D.: Chromosome balance and endosperm failure in *Hyacinths*. *Heredity* 9, 199—222 (1955). — CRANE, M. B., and LAWRENCE, W. J. C.: Genetical and cytological aspects of incompatibility and sterility in cultivated fruits. *Jour. Pomol. and Horticult. Sci.* 7, 276—301 (1929). — DOBZHANSKY, TH.: Genetics and the origin of species. Third ed., revised. New York, 1951, third Printing 1957. — HAGMAN, MAX.: The use of disc electrophoresis and serological reactions in the study of pollen and style relationships. In: *Pollen Physiology and Fertilization*. Ed. by H. F. LINSKENS. Amsterdam, 1965, pp. 242—250. — HAGMAN, MAX.: Genetic mechanisms affecting inbreeding and outbreeding in forest trees; their significance for microevolution of forest tree species. XIV. IUFRO-Kongreß, München 1967, Referate, III, Sect. 22 — AG 22/24, pp. 346—365 (1967). — HAGMAN, MAX.: Serological studies of pollen and the incompatibility in forest trees. XIV. IUFRO-Kongreß, München 1967, Referate, III, Sect. 22 — AG 22/24, pp. 60—71 (1967). — HATTEMER, H. H., and SEITZ, F. W.: Einige Ergebnisse von Testanbauten mit Aspenhybriden. *Silvae Genetica* 16, 6—13 (1967). — KOPECKY, F.: Interspezifische Pappelhybriden und ihre forstwirtschaftliche Bedeutung. *Erdészeti kutatások* 1964, 171—193. (Ungar. m. Zsfg.) —

LINSKENS, H. F.: Eine spezifische Anfärbung von Pollenschläuchen im Griffel. *Mikrokosmos*, Stuttgart, 46, 164—165 (1956/57). — LINSKENS, H. F., and ESSER, K.: Über eine spezifische Anfärbung der Pollenschläuche im Griffel und die Zahl der Kallosepfropfen nach Selbstung und Fremdung. *Naturwiss* 44, 16 (1957). — MELCHIOR, G. H.: Zwei Funde von Zwittrigkeit an Pappeln der Sektion *Aigeiros*. *Silvae Genetica* 16, 77—80 (1967). — RUNQUIST, E. W.: Ett fall av androgyna hängen hos *Populus tremula* L. *Bot. Notiser* 1951, 188—191. — SEITZ, F. W.: Zwei neue Funde von Zwittrigkeit 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). — SEITZ, F. W., and SAUER, E.: *Salicaceae* — Weiden und Pappeln. In: *Handbuch Pflanzenzüchtung*, Bd. 4, pp. 786—805 (1962). — STEBBINS, G. L., Jr.: The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. *Advances Genetics* 9, 147—215 (1958). — STEENAKERS, V.: L'amélioration du peuplier par voie génétique et les vergers à graines. *Rapport Réunion Section 22, IUFRO*, Budapest, 1966, 17 pp. — STERN, K.: Versuche über die Selbststerilität bei der Sandbirke. *Silvae Genetica* 12, 80—82 (1963) — WETTSTEIN, W. von: Die Züchtung von Pappeln. *Züchter* 2, 219—220 (1930). — WETTSTEIN, W. von: Die Kreuzungsmethode und die Beschreibung von *F₁*-Bastarden bei *Populus*. *Z. Pflanzenzüchtung*, A, 18, 597—626 (1933). — WETTSTEIN, W. von: Forstliche Pflanzenzüchtung — besonders mit *Populus*. *Bot. Notiser* 1937, 272—284.

Populus × generosa Henry — Phänomen oder Phantom?

Populus angulata Aiton — eine Gruppe heterogener Klone?

Von R. MÜLLER, Bad Heilbrunn, Oberbayern¹⁾

Neue Funde haben Anlaß gegeben, der Kreuzung *P. × generosa* eine praktische Bedeutung beizumessen, die ihr jahrzehntelang abgesprochen wurde. Da ich selbst an den Funden beteiligt war, muß ich mich mit den Folgerungen auseinandersetzen.

Für vielfache Unterstützung bei dieser Arbeit habe ich insbesondere Herrn M. L. SCHEFFLER, Irresheim bei Euskirchen, zu danken. Von ihm und Herrn GUSTAV RÜSKAMP, Welte bei Dülmen, stammen die Vergleichspflanzen, von Herrn RÜSKAMP die ursprüngliche Anregung zu der Untersuchung. Die Abbildungen 4 und 5 besitze ich von Herrn Oberförster SCHREIBER; er nahm sie gelegentlich seiner Teilnahme an dem Lehrgang auf. Indirekt schulde ich Herrn Prof. Dr. H. HESMER Dank für die Möglichkeit, das Verhalten von *trichocarpa*-Klonen nördlicher Herkunft zu beobachten. Herrn C. S. BROWN und Herrn E. J. SCHREINER danke ich für die Durchsicht der Summary, letzterem insbesondere für wesentliche Mitteilungen zum Thema. Mein Dank gilt nicht zuletzt dem stets hilfsbereiten Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck.

1. Die Geschichte der *Populus × generosa* nach dem Schrifttum bis 1962²⁾

(Ende 1962 wurde das Brühler Pappelinstitut aufgelöst.)

Die Analyse beweist, wie die Geschichte der Pappel im Zivilisationsbereich überhaupt, daß in den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca* der Gattung *Populus* nur die Individuen gelten und daß nur die Individuenkontrolle — nach ihrer Vermehrung: die Klonkontrolle — Aussagen ermöglicht. Jede Pauschalaussage über Gruppen ist gegenstandslos im Wortsinn.

In einer Buchbesprechung über CANSDALE (vgl. 1.2 und 1.7), die auch HOUTZAGERS (10) berührt, und die ich durch den Verfasser leider erst jetzt kennen lernte, hat dies schon 1939 E. J. SCHREINER (19 C) gesagt: Sowohl CANSDALE wie HOUTZAGERS „haben übersehen, was wahrscheinlich die Hauptursache für die Verwirrung in der Nomenklatur ist“ — nämlich die Zusammenfassung von ähnlichen Klonen unter einem Namen; als Beispiel dient dabei u. a. die *Populus × generosa*. Das war 1939 — aber noch 1956 hat sich die

internationale Pappelwissenschaft (3) keineswegs klar an diesen Grundsatz gehalten. Zu der schwelenden Unsicherheit in manchen Fragen, die dort spürbar ist und noch heute fortwirkt, trägt die Gleichsetzung von *Klon/Cultivar (cv)/Sorte* (im Deutschen)/variety (im Englischen) bei, die international festgelegt ist (12 A). Man muß, wie SCHREINER 1939, unbeirrbar darauf hinweisen, daß der Ausdruck „Sorte“, der bei Pappel allgemein gebraucht wird, ebenso wie die Bezeichnung „Cultivar“, in dieser Baumart „Klon“ bedeutet. „Sorte“ ist (nach BROCKHAUS 1957) ein „durch Pflanzenzüchtung entstandener Formenkreis innerhalb einer Kulturpflanzenart“, der Auslesen zuläßt, und dessen Entwicklung z. B. von der Landsorte zur Zuchtsorte führt. Eben aber Auslese ist bei der Pappelsorte nicht möglich; E. SAUER hat den stabilen Kloncharakter auch unserer alten Pappelsorten, die nicht urkundlich als Klone nachgewiesen werden können, klar herausgestellt (18, II, p. 13).

1.1 — A. HENRY erhielt die Kreuzung im Botanischen Garten Kew aus Samen einer *P. angulata*, die er im Jahre 1912 mit Pollen einer *P. trichocarpa* von der pazifischen Küste der Vereinigten Staaten bestäubt hatte: Erste uns bekannte künstliche Kreuzung zwischen den Sektionen *Aigeiros* und *Tacamahaca*. Auch HENRY selbst bezeichnet dies als Beginn der Versuche zur künstlichen Erzeugung schnellwachsender Hybriden (HENRY 1914 u. 1916; 6 u. 7).³⁾ Das Ergebnis waren vier Sämlinge „von staunenswerter Wuchsgröße“ („four seedlings of amazing vigour“) (a. a. O.). Sie waren zwar im Oktober 1912 erst 10 cm hoch (HOUTZAGERS 1937; 10 p. 138—140), zu Ende 1913 aber 89, 92, 94 und 107 cm. Dann wurden zwei Pflanzen verpflanzt und dadurch im Wuchs gestört. Von den beiden anderen erwuchs die eine bis Ende September 1914 eine Höhe von 308 cm; die andere wuchs nur bis Ende Juli und erreichte 229 cm.

HENRY berichtet (6 u. 7): „Sie tragen schöne große Blätter, die die Mitte zwischen den Eltern halten.“ „Alle vier Pflanzen haben einheitliche Erscheinungsform und tragen große schöne Blätter mit auffallend roten Adern.“ „*P. generosa* läßt sich durch Steckhölzer leicht vermehren und wird in kurzer Zeit in einer Handelsbaumschule zum Verkauf stehen, in der die wertvolle *P. robusta* auch zu haben ist.“

¹⁾ Herrn Prof. Dr. W. von WETTSTEIN zum 70. Geburtstag gewidmet.
²⁾ Anstelle von Verweisen auf das Originalschrifttum habe ich in vielen Fällen nur Lit. 18, MÜLLER-SAUER, angeführt, wo die Bezüge im einzelnen stehen.

³⁾ Die Schrifttumsangaben HENRY 6 und 7 verdanke ich der Freundlichkeit von H. H. HATTEMER.