

*Aus der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt
und dem Institut für Grünlandlehre der Technischen Universität München,
Freising-Weihenstephan*

Untersuchungen zur Züchtung der Wiesenrispe, *Poa pratensis* L., unter besonderer Berücksichtigung der Art der Samenbildung¹⁾

Von

G. POMMER

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 12. Oktober 1971

Inhalt: A. Einleitung. — B. Material und Methoden. I. Pflanzenmaterial; II. Chromosomenuntersuchung; III. Untersuchungen zur Art der Samenbildung; IV. Untersuchungen zur Züchtung. — C. Ergebnisse. I. Chromosomenuntersuchungen; a) Zählungen an Wildtypen und Sorten, b) Zählungen am Weihenstephaner Zuchtmaterial, c) Aneuploidie im Weihenstephaner Material; II. Art der Samenbildung; a) Weihenstephaner Klone, b) Stabilität der Art der Samenbildung, c) Art der Samenbildung an Wildtypen und Sorten, d) Beziehungen zwischen Samenbildungsart und Homogenität; III. Züchtung; a) Kreuzungseignung und Heterosiseffekt, b) Inzuchtdepression, c) Inzucht und Heterosiseffekt. — D. Diskussion. I. Chromosomenzahlen; II. Samenbildungsart; III. Züchtung. — Zusammenfassung. — Summary. — Literaturverzeichnis.

A. Einleitung

In MÜNTZINGS Untersuchungen an der Wiesenrispe (1932) und in den nachfolgenden Arbeiten anderer Autoren (ÄKERBERG 1936, 1939, 1943, ARMSTRONG 1937, BRITTINGHAM 1943, KIELLANDER 1941, MYERS 1943, NISSEN 1950, NYGREN 1951, TINNEY 1940) wurde überwiegende apomiktische Samenbildung festgestellt. Infolgedessen galt die Wiesenrispe als fast ausschließlich apomiktische Grasart. In neueren Veröffentlichungen finden sich jedoch Hinweise auf eine stärkere Sexualität (JUHL-NOODT 1955, FUNK 1966, FUNK und HAN 1967, FUNK, HAN und LIEBELS 1967). Bei der Wiesenrispe sind die verschiedenen Möglichkeiten der Samenbildung mit unregelmäßigen Teilungsverhältnissen (JUHL-NOODT

¹⁾ Gekürzte Fassung einer von der Fakultät für Landwirtschaft und Gartenbau der Technischen Universität München genehmigten Dissertation.

1955, GRAZI, UMAERUS und ÅKERBERG 1962) und einer starken Aneuploidie verbunden, die zu Schwankungen in der Chromosomenzahl der Art von 18 bis 150 Chromosomen führen können (KIELLANDER 1941, ÅKERBERG und BINGEFORS 1953, LÖVE 1952, GRAZI u. a. 1962).

Die Samenbildungsart vor allem ist von ausschlaggebender Bedeutung für den Züchtungsablauf. Rein apomiktisches, fakultativ apomiktisches oder rein sexuelles Ausgangsmaterial muß bei seiner Entwicklung zur fertigen Sorte methodisch unterschiedlich behandelt werden.

Von Wiesenrispen, die aus dem süddeutschen Raum stammen, lagen keine Hinweise über den Reproduktionsmodus vor. Daher wird in der vorliegenden Arbeit an Zuchtmaterial aus süddeutschen Ökotypen die Art der Samenbildung untersucht und durch Chromosomenzählungen ergänzt, um einen Einblick in die absolute Höhe der Chromosomenzahlen und in deren Stabilität im Verlauf der generativen Vermehrung zu erhalten.

An Ergebnissen, die während der züchterischen Bearbeitung des Materials gewonnen wurden, kann der Einfluß der Samenbildungsart demonstriert werden. Daraus können Empfehlungen für die Züchtung von Sorten zur landwirtschaftlichen und zur Rasennutzung abgeleitet werden.

B. Material und Methoden

I. Pflanzenmaterial

Das untersuchte Pflanzenmaterial setzt sich zusammen aus Zuchtstämmen der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt, einigen Sorten und Wildtypen, gesammelt in der Umgebung von Freising, im Bayerischen Wald und im Allgäu.

II. Chromosomenuntersuchung

An den Klonen des Weihenstephaner Zuchtmaterials, den Wildtypen und den Einzelpflanzen aus verschiedenen Sorten wurden die Chromosomenuntersuchungen an Blattmeristemgeweben nach der von E. BENNETT (1964) beschriebenen Methode durchgeführt. Zur Chromosomenverkürzung wurde, abweichend von obengenannter Methode, Oxychinolin verwendet. Chromosomenzählungen von Sämlingen aus Nachkommenschaften der Klone wurden an Wurzelspitzen gekeimter oder angezogener Sämlinge vorgenommen. Vorgegangen wurde dabei in Anlehnung an die von B. S. AHLOOWALIA (1965) entwickelte Arbeitsweise, wobei zum Fixieren jedoch eine Lösung von Äthylalkohol (95 %) : Eisessig : Formaldehyd : dest. Wasser wie 5 : 0,5 : 1 : 3,5 oder von Äthylalkohol : Eisessig wie 3 : 1 verwendet wurde (Volumenanteile).

III. Untersuchungen zur Art der Samenbildung

Um Hinweise über die Samenbildung des Versuchsmaterials zu bekommen, wurden Einzelrispen der zu beurteilenden Pflanzen des Weihenstephaner Zuchtmaterials 1967 dem Polycross-Erntegut entnommen, im Frühjahr 1968 vernalisiert und die Sämlinge im Glashaus angezogen. Sie wurden im Zwei- bis Dreiblattstadium pikiert und im Fünfblattstadium 1968 in Pulling bei Freising ausgepflanzt. 32 willkürlich genommene Sämlinge einer Einzelrispe wurden um vier Klone der Mutterpflanze gepflanzt.

Die Sämlinge wurden mit Hilfe von Bonituren (Skala 1 bis 9) auf Frohwüchsigkeit, Triebstellung, Blatthaltung, Blattfarbe, Blattbreite, Blühbeginn, Blattreichtum, Blütenriebe, Ausläuferbildungsvermögen, Rispengröße, Rispenfarbe, Halmhöhe, Form und Behaarung der Ligula mit den Mutterklonen verglichen. Den Mutterklonen gleichende Sämlinge wurden als „apomiktisch entstanden“, abweichende Sämlinge als „sexuell entstanden“ eingestuft. Bei den

Sorten und Wildtypen konnten die jeweiligen Mutterpflanzen der geernteten Einzelrispen nicht mehr genau festgestellt werden. Daher mußte auf einen Vergleich mit den Mutterklonen verzichtet werden. Hier wurden 36 Sämlinge einer der Anlage in Pulling entnommenen Einzelrispe ausgepflanzt, die in ihrer Gesamtheit auf Homogenität geprüft wurden.

IV. Untersuchungen zur Züchtung

Alle hier aufgeführten Ergebnisse entstammen Arbeiten, die in der Abteilung für Futterpflanzen an der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt durchgeführt wurden. Die Daten wurden in der vorliegenden Arbeit zusammengefaßt und ausgewertet¹⁾.

Die Versuche zur Kreuzungseignung der Wiesenrispe wurden mit aus Einhüllung hervorgegangenen Pflanzen aus dem Zuchtmaterial der Anstalt durchgeführt. Zur Kreuzung wurden die Rispen zweier nach Einhüllung der Mutterpflanzen entstandener Pflanzen miteinander eingehüllt, um die gegenseitige Bestäubung zu ermöglichen und Fremdbestäubung auszuschalten. Außerdem wurden die beiden Kreuzungspartner jeder für sich allein eingehüllt, um Selbstungen herzustellen. Die Einhüllungen wurden in der Absicht durchgeführt, Kreuzungen oder Selbstungen zu erzielen. Wieweit die in den Papierbeuteln erzeugten Samen tatsächlich Kreuzungs- oder Selbstungsprodukte sind, ist zunächst nicht festzustellen, da ein Teil der Samen apomiktisch entstanden sein kann. Verglichen wurden die Grünmasseerträge von einzeln gepflanzten Sämlingsnachkommenschaften aus Kreuzungen und Selbstungen der jeweiligen Eltern. Die durchschnittlichen Grünmassegewichte der Einzelpflanzen von zwei Schnitten wurden von fünf Selbstungspflanzen und 15 Kreuzungspflanzen errechnet.

Seit dem Jahre 1946 wurden zur Ermittlung des Inzuchtverhaltens Selbstungen durch Einhüllen in Papiertüten erzeugt. Die durchschnittlichen Grünmassegewichte von zwei Schnitten wurden an 5 bis 20 aus den Selbstungssamen einer Mutterpflanze erwachsenen Einzelpflanzen festgestellt. An derselben Anlage wurden zur gleichen Zeit die Grünmassegewichte von 20 bis 50 Einzelpflanzen gewogen, die, in zwei Wiederholungen ausgepflanzt, aus Samenkörnern von offen abgeblühten Rispen derselben Mutterpflanzen erwachsen waren. Damit war eine Möglichkeit gegeben, Ertragsunterschiede nach vorhergehender Einhüllung an vielen Halbgeschwisterpaaren über mehrere Jahre hin zu bestimmen.

Dem Einfluß vorangegangener Inzucht auf die Ausprägung des Heterosiseffektes konnte mit Hilfe zweier Wiesenrispen-Polycrosse nachgegangen werden, deren Nachkommenschaftsprüfungen in vier Wiederholungen 1967 in Pulling bei Freising (4 m² Parzellengröße) und in Straßmoos bei Neuburg an der Donau (10 m² Parzellengröße) angelegt wurden. Die zehn Inzuchtklone des Inzucht-Polycrosses hatten jeweils im anderen Polycross, der aus 36 offen abgeblühten Klonen bestand, Halbgeschwister.

C. Ergebnisse

I. Chromosomenuntersuchungen

a) Zählungen an Wildtypen und Sorten

Die Chromosomenzahlen der Wiesenrispe sind infolge der unregelmäßigen Teilungsverhältnisse, der besonderen Samenbildungsmöglichkeiten und der Ploidiestufenschwankungen der Gameten derart instabil, daß es absolut gültige Zahlen für Sorten und Populationen nicht gibt; man könnte an ihrer Stelle vielleicht Häufigkeitsverteilungen verwenden. Die Chromosomenzahlen der Sorten und Wildtypen, die in Tabelle 1 wiedergegeben sind, können nur als Stichproben betrachtet werden, da es sich jeweils nur um Zählungen an einer Pflanze handelt.

¹⁾ Herrn Professor Dr. UWE SIMON sei für die Überlassung des Materials vielmals gedankt.

Table 1
Chromosomenzahlen von einigen Wildtypen und Sorten
Chromosome numbers of some wild types and cultivars

Wildtypen	„2n“	Sorten	„2n“
Veitshof (Freising)	60	Steinacher (hoch)	81
Pulling (Freising)	48	Steinacher (niedrig)	86
Hohenbachern (Freising)	46	Steinacher (Rasen)	100
Giggenhausen (Freising)	69	Oberhaunstädter	52
Büchlberg (Bayerischer Wald)	63	Ottos	67
Simmerberg (Allgäu)	62	Späths	70
Neusiedlersee (Niederösterreich)	63	Delft	80
∅	59	∅	77

In den Wildtypen zeigt sich eine Anhäufung der Chromosomenzahlen im Bereich um „2n=60“. Dieselbe Anhäufung wird sich später noch viel ausgeprägter in den Chromosomenuntersuchungen des Weihenstephaner Zuchtmaterials abzeichnen. Die Sorte ‘Delft’ mit 80 und die drei Steinacher Wiesenrispen mit 81, 86 und 100 Chromosomen weisen im Vergleich zu den anderen Pflanzen einen hohen Chromosomensatz auf. Die Sorten ‘Ottos’ und ‘Späths’ liegen mit 67 und 70 in einem häufig auftretenden Bereich; für die Sorte ‘Oberhaunstädter’ wurde mit 52 eine unterdurchschnittliche Chromosomenzahl ermittelt.

Die Durchschnittswerte beider Gruppen zeigen eine deutliche Steigerung der Chromosomenzahl von den Wildtypen (59) zu den Sorten (77). Es wäre jedoch unangebracht, hieraus Rückschlüsse auf die Koppelung selektionsbeeinflussender Qualitätsmerkmale an hohe Chromosomenzahlen zu ziehen.

b) Zählungen am Weihenstephaner Zuchtmaterial

In Tabelle 2 sind die Chromosomenzahlen der in den nachfolgenden Untersuchungen zur Samenbildungsart und zum Züchtungsverhalten herangezogenen Klone (mit Ausnahme von PX 31-34 und PX 36) aufgeführt. Die Klone sind als Halbgeschwistergruppen mit dem dazugehörigen Inzuchthalbgeschwister geordnet. Sie stellen eine Population von Wiesenrispen dar, die ihren Ursprung in verschiedenen bayerischen Ökotypen hat. Diese Ökotypen wurden miteinander ausgepflanzt, blühten offen ab und die Nachkommen der besten Einzelpflanzen wurden in der nächsten Generation als eine neue Familie ausgepflanzt. So ist über viele Generationen durch positive Selektion das hier untersuchte Material entstanden. Es stellt sich die Frage, welche Variabilität an Chromosomenzahlen nach mehrmaliger gleichgerichteter Selektion in ihm noch vorhanden ist und wie weit positive Selektion einen bestimmten Chromosomensatz begünstigt hat.

In Abbildung 1 sind alle in den Untersuchungen am Weihenstephaner Zuchtmaterial festgestellten Chromosomensätze in einer Häufigkeitsverteilung dargestellt. Die Kurve zeigt einen deutlichen Gipfel im Bereich von „2n = 55—65“. Pflanzen mit weniger Chromosomen sind seltener; unter „2n = 50“ konnte nur eine festgestellt werden. Dagegen dehnt sich die Kurve bis zum Bereich von „2n = 80“ aus; einige Pflanzen erreichen Werte bis „2 = 105“.

Tabelle 2

Chromosomenzahlen von offen abgeblühten und aus Einhüllung hervorgegangenen Klonen des Weihenstephaner Zuchtmaterials, geordnet nach Halbgeschwistergruppen
 Chromosome numbers of clones arising from open pollination and from bagging in the Weihenstephan breeding material, arranged in the order of half-sib groups

offen abgeblüht		eingehüllt	
Bezeichnung	„2n“	Bezeichnung	„2n“
PX 1 (777 I 1/2)	65	IPX 1 (800e 1/3)	56
PX 2 (777 I 3/2)	56		
PX 3 (779 2/1)	58	IPX 2 (802e 1/2)	57
PX 4 (779 4/2)	70		
PX 5 (779 5/3)	60		
PX 6 (779 I 1/4)	52		
PX 7 (779 I 2/5)	60		
PX 8 (780 1/5)	64	IPX 3 (803e 1/5)	62
PX 9 (780 2/3)	67		
PX 10 (780 3/4)	68		
PX 11 (780 4/1)	72		
PX 12 (781 1/4)	58	IPX 4 (804e 1/5)	56
PX 13 (781 1/5)	62		
PX 14 (781 3/3)	68		
PX 15 (781 4/5)	62		
PX 16 (782 1/4)	99	IPX 5 (805e 1/5)	56
PX 17 (782 2/5)	71		
PX 18 (782 5/3)	87		
PX 19 (782 I 3/5)	94		
PX 20 (782 I 4/1)	105		
PX 21 (782 I 5/5)	89		
PX 22 (784 2/5)	60	IPX 6 (807e 1/5)	52
PX 23 (784 4/5)	81		
PX 24 (785 3/3)	68	IPX 7 (808e 1/4)	53
PX 25 (785 4/5)	75		
PX 26 (792 4/5)	62	IPX 8 (814e 1/5)	80
PX 27 (795 I 2/4)	63	IPX 9 (817e I 1/4)	64
PX 28 (795 I 4/5)	60		
PX 29 (795 I 5/2)	68		
PX 30 (795 I 5/5)	69		
PX 35 (799 3/3)	60	IPX 10 (821e 1/4)	64
ϕ	69	ϕ	60

Die häufigste Chromosomenzahl liegt um „2n = 60“. Dies scheint in Anbetracht der vorangegangenen mehrjährigen positiven Selektion die optimale und mehr oder minder stabile Chromosomenzahl der vorliegenden Population zu sein. Kleinere Abweichungen nach oben und unten sind auf die Aneuploidie der Art zurückzuführen; auf diese Eigenschaft wird im folgenden genauer eingegangen werden. Pflanzen mit einer Chromosomenzahl über „2n = 85“ stellen vermutlich „Triploide“ oder „Tetraploide“ dar, entstanden durch Vereinigung haploider mit diploiden bzw. diploider Gameten.

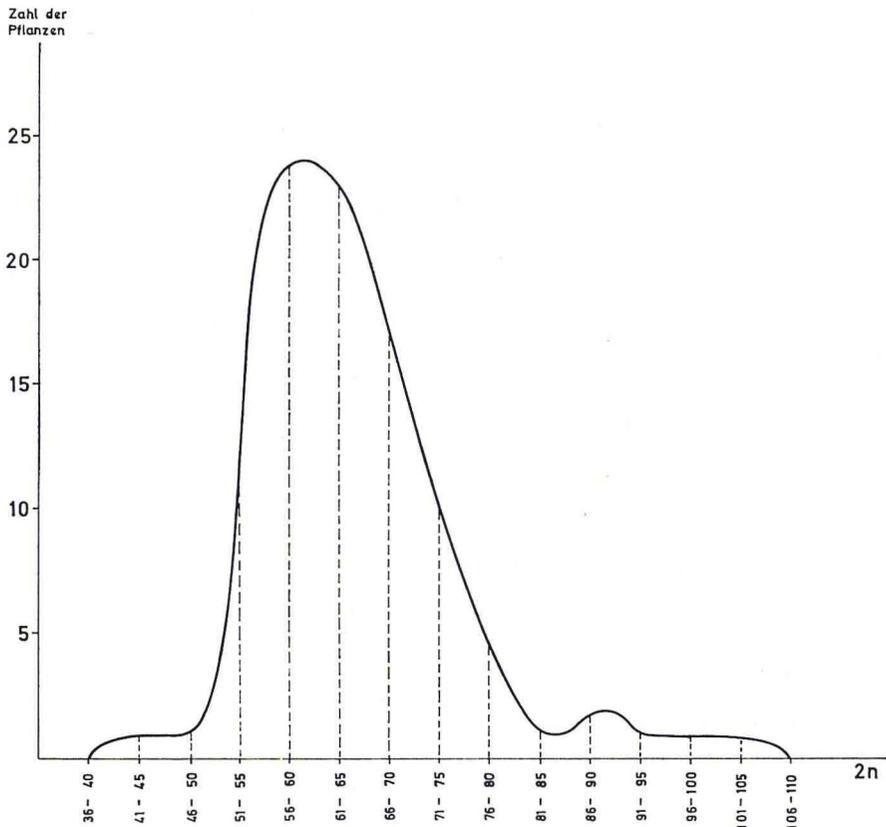


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung von Chromosomenzahlen des Weihenstephaner Zuchtmaterials
Frequency distribution of chromosome numbers in the Weihenstephan breeding material

c) Aneuploidie im Weihenstephaner Material

Im allgemeinen liegen die Chromosomenzahlen innerhalb der einzelnen Halbgeschwistergruppen nahe beieinander. Die Aneuploidie der Wiesenrispe kommt jedoch deutlich zum Vorschein. In den zehn Halbgeschwistergruppen zeigen sich Variationen in der Chromosomenzahl, die meist geringfügig über dem möglichen Zählfehler von ± 3 Chromosomen liegen. Derart kleine Schwankungen sind zurückzuführen auf Gameten mit variablen Chromosomenzahlen, mit deren Vereinigung in der neuen Pflanze sich Abweichungen um einen bestimmten Mittelwert, den Chromosomensatz der gemeinsamen Mutterpflanze, ergeben. Sie sind andererseits auch ein sicheres Zeichen für sexuelle Veranlagung, da eine rein apomiktische Nachkommenschaft einer Pflanze dieselbe Chromosomenzahl aufweisen müßte. Mit Hilfe der Variation in den Halbgeschwistergruppen, also in den Nachkommen einer Pflanze, kann das Ausmaß der Aneuploidie in den Weihenstephaner Klonen demonstriert werden.

Größere Differenzen in der Chromosomenzahl, die auf eine Unregelmäßigkeit der Ploidiestufe hinweisen würden, sind nur in den Gruppen V, VI und VIII ersichtlich (vgl. Tab. 3).

Tabelle 3
Variation der Chromosomenzahlen von Halbgeschwistergruppen
Variation in chromosome numbers in half-sib groups

Halbgeschwistergruppe		gezählte Chromosomen
I	PX 1, 2 + IPX 1	56— 65
II	PX 3, 4, 5, 6, 7 + IPX 2	52— 70
III	PX 8, 9, 10, 11 + IPX 3	62— 72
IV	PX 12, 13, 14, 15 + IPX 4	56— 68
V	PX 16, 17, 18, 19, 20, 21 + IPX 5	56—105
VI	PX 22, 23 + IPX 6	52— 81
VII	PX 24, 25 + IPX 7	53— 75
VIII	PX 26 + IPX 8	62— 80
IX	PX 27, 28, 29, 30 + IPX 9	60— 69
X	PX 35 + IPX 10	60— 64

Die Angaben in Tabelle 3 zeigen die Aneuploidie innerhalb von Wiesenrispennachkommenschaften einer einzigen Generation. Das Vorhandensein vieler aufeinanderfolgender Generationen im Weihenstephaner Material ermöglichte es festzustellen, wie stabil die Weitergabe einer bestimmten Chromosomenzahl im Verlauf mehrerer Vermehrungsgenerationen ist. Zu diesem Zweck wurde von den Halbgeschwistergruppen I bis IV die Chromosomenzahl der gemeinsamen Mutter und die mehrerer Nachkommen gezählt.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 enthalten.

Bezieht man zu den Halbgeschwistergruppen I, III und IV auch die Chromosomenzahl des Vorfahren und der Nachkommen mit ein, so kann nur eine kleine Verstärkung der Variabilität festgestellt werden. Die Chromosomenzahlen dieser Familien sind relativ stabil; sie bewegen sich um einen Mittelwert, der bei „ $2n = 60—65$ “ liegt. Bezeichnenderweise verfügen die Mutterpflanzen ebenfalls über einen Chromosomensatz in dieser Höhe.

In der Halbgeschwistergruppe II hingegen wurden in der Mutterpflanze 43 Chromosomen gezählt, in der F_1 52 bis 70 und in der F_2 52 bis 80 Chromosomen. Auch hier deutet sich im Verlauf der Entwicklung eine Verschiebung zur häufigsten Chromosomenzahl der Population „ $2n = 60$ “ an, wenn auch noch sehr große Schwankungen vorkommen.

Insgesamt lassen die Ergebnisse den aneuploiden Charakter der Wiesenrispe in dem hier auf die Chromosomenzahl geprüften Weihenstephaner Zuchtmaterial deutlich hervortreten. Die Aneuploidie stellt aber gleichzeitig einen Hinweis auf die Sexualität des Materials dar, auf die in den Untersuchungen zur Samenbildungsart eingegangen wird.

II. Art der Samenbildung

a) Weihenstephaner Klone

Als Maßstab für den festzustellenden Anteil an Sexualität wurde die Anzahl der vom Muttertyp abweichenden Sämlingsnachkommen einer einzigen Rispe benutzt. Dem Muttertyp gleichende Nachkommen wurden als apomiktisch

Tabelle 4
 Variabilität der Chromosomenzahlen im Verlauf mehrerer Generationen
 Variability of chromosome numbers in the course of several generations

P		F ₁		F ₂		Variabilität
Bezeichnung	„2n“	Bezeichnung	„2n“	Bezeichnung	„2n“	
663 1/2	60	PX 1	65	PX 1 NK ^{*)}	54, 61, 60, 58, 66	53—66
		PX 2	56			
		IPX 1	56			
663 2/5	43	PX 3	58	IPX 1 NK	61, 53	43—80
		PX 4	70	PX 3 NK	61, 61, 80, 72, 76	
		PX 5	60	PX 4 NK	52, 53, 65	
		PX 6	52	PX 5 NK	67, 58, 59	
		PX 7	60	PX 6 NK	74, 59, 71	
		IPX 2	57	PX 7 NK	56, 58, 62	
				IPX 2 NK	67, 54, 62, 77	
663 3/1	62	PX 8	64	PX 8 NK	63, 56, 55	52—72
		PX 9	67			
		PX 10	68			
		PX 11	72			
		IPX 3	62	IPX 3 NK	54, 58, 52	
663 4/2	62	PX 12	58	PX 12 NK	66, 58, 68	56—76
		PX 13	62	PX 13 NK	71, 71, 76	
		PX 14	68	PX 14 NK	65, 67, 74	
		PX 15	62	PX 15 NK	67, 65, 67	
		IPX 4	56	IPX 4 NK	66, 63, 57	

*) NK = Nachkommen.

entstanden betrachtet, da von der phänotypischen Ähnlichkeit auf die genotypische Identität geschlossen werden kann.

Eine gewisse Beeinflussung der Merkmalsausprägung durch die Umwelt ist im Feldversuch allerdings nicht auszuschalten. Daher wurden nur solche Pflanzen als Abweicher eingestuft, die sich deutlich in mindestens zwei Merkmalen vom mütterlichen Typ unterschieden oder bei denen ein stark genetisch bedingtes Merkmal, z. B. die Blattbreite, in der Ausprägung wesentlich von demselben Merkmal bei der Mutter abwich.

In Tabelle 5 sind die Ergebnisse der Untersuchungen zur Art der Samenbildung an Einzelrispen des Weihenstephaner Pflanzenmaterials enthalten. Innerhalb der Nachkommenschaften der geprüften Klone fanden sich zwischen 3 und 71%, im Durchschnitt 32%, abweichende Pflanzen, d. h., daß vermutlich keiner der 36 Klone rein apomiktische oder rein sexuelle Samen gebildet hat.

Aus den Ergebnissen kann der Schluß gezogen werden, daß das hier untersuchte Material seine Samen überwiegend sowohl sexuell als auch apomiktisch bildet, wobei der Anteil an beiden Arten der Samenbildung stark variiert. Das Ausmaß der Sexualität der einzelnen Versuchsglieder wurde aus dem prozentualen Anteil der abweichenden Einzelrispennachkommen an den gesamten Einzelrispennachkommen errechnet. Diesem Verfahren liegt die Annahme zu

Tabelle 5
 Untersuchungen zur Samenbildung an Einzelrispen-Nachkommen
 des Weihenstephaner Zuchtmaterials

Investigations on seed formation in single panicle progenies
 of the Weihenstephan breeding material

Versuchsglied	Zahl der unter- suchten Einzel- rispen-Nach- kommen	gefundene abweichende Pflanzen	
		Anzahl	Prozent
PX 1	29	8	28
PX 2	32	12	38
PX 3	32	6	19
PX 4	32	12	38
PX 5	32	14	44
PX 6	31	15	48
PX 7	31	22	71
PX 8	32	3	9
PX 9	32	2	6
PX 10	32	13	41
PX 11	32	12	38
PX 12	31	15	48
PX 13	30	6	20
PX 14	32	5	16
PX 15	32	15	47
PX 16	32	13	41
PX 17	32	1	3
PX 18	32	5	16
PX 19	32	9	28
PX 20	32	8	25
PX 21	32	10	31
PX 22	32	15	47
PX 23	32	15	47
PX 24	32	19	60
PX 25	28	10	36
PX 26	29	10	34
PX 27	15	5	33
PX 28	29	11	38
PX 29	32	4	12
PX 30	27	9	33
PX 31	32	13	41
PX 32	32	9	32
PX 33	32	10	31
PX 34	31	8	26
PX 35	32	8	25
PX 36	28	6	21
ϕ	30,8	10	= 32 %

Grunde, daß sich jeder sexuell gebildete Sämling deutlich von seiner Mutterpflanze unterscheidet. Zutreffen dürfte die Annahme nur in jenen Fällen, in

denen die pollenspendende Pflanze in ihren Eigenschaften stark von der bestäubten Pflanze differiert.

Die zur Untersuchung herangezogenen Einzelrispen wurden einem Sortiment entnommen, in dem auf engem Raum verschiedene Klone des Weihenstephaner Zuchtmaterials und mehrere Sorten und Ökotypen beieinander standen. Damit war für diese Rispen genügend Gelegenheit zur Fremdbestäubung mit einem Material gegeben, das in seinen Eigenschaften weit variierte. Trotzdem kann die Wahrscheinlichkeit der gegenseitigen Befruchtung ähnlicher Typen nicht ausgeschlossen werden. Einige der als nicht abweichend eingereichten Pflanzen werden sexuell entstanden sein. Der Anteil an Sexualität wird in Wirklichkeit höher liegen, als die in Tabelle 5 enthaltenen Werte angeben.

b) Stabilität der Art der Samenbildung

Die mehr oder minder starke Ausprägung der sexuellen Samenbildung kann durch den Genotyp der Mutterpflanze und durch die verschiedensten, teilweise rein zufallsbedingten Umwelteinflüsse bestimmt werden. Dabei ist es wissenswert, wieweit sich die Samenbildungsart des Materials über den Genotyp der Mutterpflanzen zur überwiegenden oder ausschließlichen Apomixis oder Sexualität lenken läßt, ob und wie schnell z. B. durch Selektion von überwiegend sexuellen Typen und durch Weiterverwendung der sexuell entstandenen Sämlinge ein rein sexuelles Material gewonnen werden kann.

Zur genaueren Beantwortung dieser Frage wäre die Untersuchung mehrerer Selektionsgenerationen in sechs bis acht Versuchsjahren nötig. Derartige Versuche konnten für die vorliegende Arbeit jedoch nicht durchgeführt werden; aus den bereits gefundenen Ergebnissen läßt sich aber ein brauchbarer Hinweis ableiten. Die Klone des Weihenstephaner Zuchtmaterials sind teilweise miteinander verwandt. Gewisse Pflanzengruppen, ingezüchtet und offen abgeblüht, stammen von denselben Müttern ab und sind folglich Halbgeschwister. Die 36 auf ihre Samenbildungsart geprüften Klone stellen verschiedene Halbgeschwistergruppen dar, in denen ein vorhandener genetischer Einfluß der gemeinsamen Mutter auf die Samenbildungsart in etwa gleichen Anteilen an sexuellen und apomiktischen Nachkommen an den Einzelrispen der Halbgeschwister erkennbar sein müßte. Das ist jedoch meistens nicht der Fall, wie die folgenden Ergebnisse zeigen (Tab. 6).

Die an Einzelrispennachkommen gemessenen Anteile der abweichenden Typen schwanken innerhalb der Gruppen sehr stark. Bei diesen Pflanzen wurde durch das Erbgut der Mutter zwar die Veranlagung zur wahlweisen apomiktischen und sexuellen Samenbildung übermittelt, aber kaum Einfluß auf das Verhältnis der beiden Samenbildungsmöglichkeiten ausgeübt. An Pflanzen gleicher mütterlicher Abstammung konnten in Gruppe II 19 und 71%, in Gruppe V 3 und 41% und in Gruppe III 9 und 41% abweichende Nachkommen festgestellt werden.

c) Art der Samenbildung an Wildtypen und Sorten

Untersuchungen zur Art der Samenbildung wurden auch an Wildtypen aus Bayern durchgeführt.

Die Ergebnisse zeigt Tabelle 7.

Tabelle 6

Samenbildung innerhalb von Halbgeschwistergruppen des Weihenstephaner Zuchtmaterials
Seed formation within half-sib groups of the Weihenstephan breeding material

Halbgeschwistergruppen		Anteil der Abweicher (%) in den Nach- kommen der einzelnen Halbgeschwister
I	PX 1, PX 2	28, 38
II	PX 3, PX 4, PX 5, PX 6, PX 7	19, 38, 44, 48, 71
III	PX 8, PX 9, PX 10, PX 11	9, 6, 41, 38
IV	PX 12, PX 13, PX 14, PX 15	48, 20, 16, 47
V	PX 16, PX 17, PX 18, PX 19, PX 20, PX 21	41, 3, 16, 28, 25, 31
VI	PX 22, PX 23	47, 47
VII	PX 24, PX 25	60, 36
VIII	PX 28, PX 29, PX 30, PX 31	33, 38, 12, 33
IX	PX 35, PX 36	25, 21

Tabelle 7

Anteil der apomiktischen und der sexuellen Samenbildung bei einigen Ökotypen
Proportion of apomictic and sexual seed formation in certain ecotypes

Ökotyp	Zahl der untersuchten Einzelrispen- Nachkommen	gefundene abweichende Pflanzen	
		Anzahl	Prozent
Freising (Veitshof)	36	3	8
Freising (Pulling)	36	8	22
Freising (Giggenhausen)	36	9	25
Bayerischer Wald (Büchlberg)	36	6	17
Bayerischer Wald (Lichtenauer)	34	12	35
Allgäu (Simmerberg)	36	0	0
∅	35,7	6,3	18

Die in der Umgebung von Freising und im Bayerischen Wald gesammelten Typen bilden in der Mehrzahl ihre Samen sexuell und apomiktisch, wobei die Apomixis überwiegt.

Um einen groben Überblick über die Samenbildung einiger bekannter Sorten zu erhalten, wurden, wie bei den Ökotypen, 36 Sämlinge einer Rispe jeder Sorte auf ihre Homogenität geprüft. Diese Einzelrispe wurde ebenfalls dem allgemeinen Sortiment entnommen, so daß bei eventueller sexueller Samenbildung eine Befruchtung mit Pollen von den anderen Sorten, Wildtypen und Zuchtklonen erfolgt sein konnte. Daher müßte sich die Rate der Sexualität etwa mit der Anzahl der deutlichen Abweicher decken. Die Ergebnisse sind in Tabelle 8 enthalten.

Tabelle 8
 Untersuchungen zur Samenbildung an verschiedenen Sorten
 Investigations on seed formation in different cultivars

Sorte	Anzahl der Einzelrispen-Nachkommen	gefundene abweichende Pflanzen	
		Anzahl	Prozent
Späths	34	0	0
Ottos	36	2	6
Oberhaunstädter	36	1	3
Steinacher	36	20	56
Delft	36	5	14
∅	35,6	5,6	16

Streuungsursache	SQ	FG	MQ
Gesamt	1875300	37	—
Wiederholungen	1492586	18	—
Befruchtungsart	189575	1	189575**
Rest	193139	18	10730

d) Beziehungen zwischen Samenbildungsart und Homogenität

In den Abbildungen 2 und 3 sind, in Anlehnung an die in den Niederlanden entwickelte Sortenregistrieremethode (mündl. Mitteilung von DUYVENDAK) die Verteilungskurven und die Summenkurven der Merkmale Blattbreite, Frohwüchsigkeit, Blattreichtum, Blütenriebe und Rispengröße aufgezeichnet. Auf Grund des in den Einzelrispennachkommenschaftsprüfungen festgestellten Anteils an Abweichern wurden als typische Beispiele für die verschiedenen Arten der Samenbildung für die Abbildung 2 von den Weihenstephaner Klonen die Klone PX 7 (überwiegend sexuell), PX 19 (sexuell und apomiktisch) und PX 9 (fast apomiktisch) ausgewählt. In Abbildung 3 sind drei Sorten mit vergleichbaren Samenbildungsmöglichkeiten aufgeführt. Alle Merkmale wurden nach einem Bonitierungsschema von 1 bis 9 bewertet. Dieses Bonitierungsschema stellt gleichzeitig die Einteilung der Abszisse der Abbildungen 2 und 3 dar. Um einen übersichtlichen Vergleich der Variationsbreite der einzelnen Eigenschaften bei den verschiedenen Nachkommenschaften zu ermöglichen, wurde der Kurvenverlauf bei allen Merkmalen mit der niedrigsten Bonitur an der gleichen Stelle begonnen.

Die Merkmale der stark sexuellen Typen (PX 7, Steinacher) zeigen im allgemeinen eine breite Streuung, wie sie beim offenen Abblühen eines Fremdbefruchteters in einem genetisch sehr unterschiedlichen Sortiment zu erwarten ist. Die Kurven, die sich an Hand der Bonitierungsdaten ergaben, ähneln mehr oder minder dem Idealbild einer GAUSSSchen Normalverteilung oder einer Summenkurve. Am stärksten scheiden sich von der Idealform die Merkmalskurven Blattbreite (PX 7, Steinacher) und Blattreichtum (PX 7). Dies sind bezeichnender-

weise Merkmale, in denen die von der Natur weitergegebene Anlage einen Extremfall im Sortiment darstellt.

So hatte PX 7 ein mittelbreites, Steinacher ein schmales Blatt, während die in der Blühzeit sie umgebenden Pflanzen meist breit oder sehr breit im Blatt waren. Damit erklärt sich die zweigipfelige Verteilungskurve. Das kleinere Maximum wurde von apomiktischen Nachkommen und von Pflanzen gebildet, die von beiden Eltern die Anlage zur schmalen Blattausbildung geerbt hatten. Das größere Maximum ging auf die sexuell entstandenen Nachkommen zurück, die infolge des Einflusses des väterlichen Erbgutes über eine größere Blattbreite verfügten.

Der Klon PX 7 hatte relativ wenig Blätter; dagegen wies der größte Anteil seiner Einzelrispennachkommen, wie die Mehrzahl des übrigen Sortiments, einen deutlich höheren Blattanteil auf. Die apomiktischen Sämlinge — nach den Bonitierungsdaten waren alle Pflanzen mit geringer Blattmasse auch in den übrigen Eigenschaften muttergleich — bewirkten die doppelgipfelige Verteilungskurve.

In allen übrigen Merkmalen, in denen die Ausprägung beim Mutterklon etwa eine Mittelstellung in der Sortimentsspanne und in der Spanne der Ausprägung des Merkmals in den Einzelrispennachkommen darstellt, ergeben sich angenähert regelmäßige, weite Verteilungs- und Summenkurven, da hier die wenigen apomiktischen Nachkommen im stärksten Häufigkeitsbereich der sexuellen liegen.

Bei den Pflanzen mit sexueller und apomiktischer Samenbildung (PX 19, Delft) sind die doppelgipfeligen Verteilungskurven oder die gebrochenen Summenkurven noch häufiger. Die Erklärung hierfür findet sich in den beiden Samenbildungsmöglichkeiten; jede Gruppe von Sämlingen, sexuelle bzw. apomiktische, bildet ihre eigene Verteilungskurve aus. Beide Kurven zeigen nur dann den gleichen Verlauf, wenn das apomiktisch vererbte Merkmal in der Mitte des Sortiments und somit im häufigsten Bereich der sexuellen Gruppe liegt. Dies dürfte zutreffen für die Merkmale Blattreichtum und Blütenriebe bei PX 19 und für das Merkmal Blütenriebe der Sorte Delft. Im übrigen sind die Kurven steiler, jedoch zeigen sie, besonders bei PX 19 (30 % Sexualität), noch eine beträchtliche Variabilität an.

Die Verteilungskurven apomiktischer Typen (PX 9, Späths) verlaufen eng und steil mit ausgeprägten Maxima und einer geringen Variabilität. Bei der Sorte Späths kommt es durch umweltbedingte Abweicher zu einer geringfügigen Störung des symmetrischen Verlaufs der Kurven.

Im allgemeinen zeigen sexuelle Wiesenrispen bei offenem Abblühen in einem stark heterogenen Sortiment das Verhalten einer fremdbefruchtenden Art. Halbsexuelle Typen weisen unter diesen Bedingungen noch eine erstaunlich starke Variabilität auf, so daß vielfältige Selektionsmöglichkeiten gegeben sind; andererseits muß bei der Züchtung streng auf die Homogenitätsanforderungen geachtet werden.

III. Züchtung

a) Kreuzungseignung und Heterosiseffekt

Gekreuzt wurden Inzuchtlinien des Weihenstephaner Zuchtmaterials. Als Maßstab für die Kreuzungseignung dienten die Ertragsrelationen der durch-

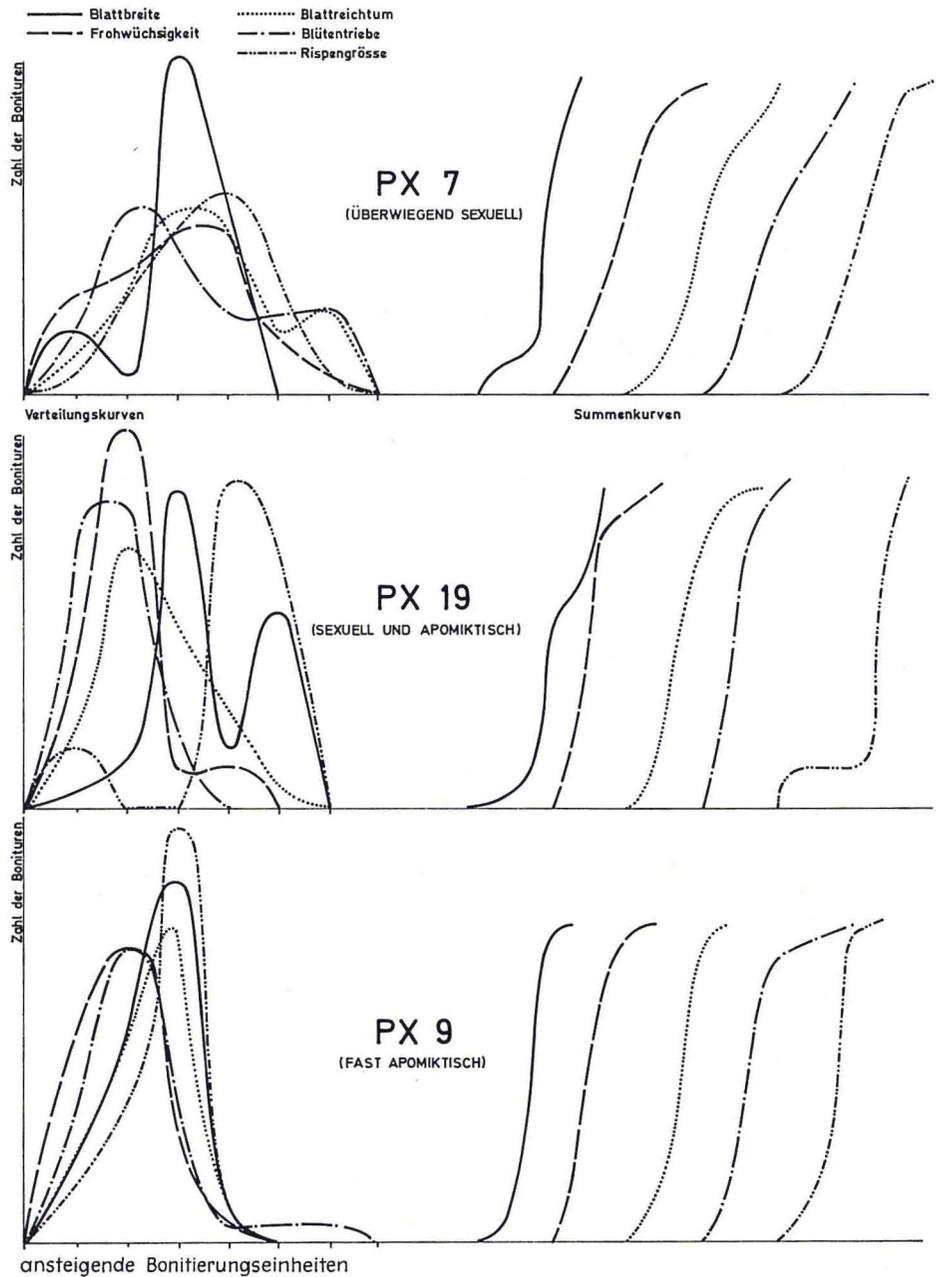


Abb.2. Verteilungs- und Summenkurven verschiedener Merkmale von den Nachkommen einiger Weihenstephaner Klone. Da die Kurven für alle Merkmale mit der niedrigsten Bonitur, jedoch mit unterschiedlichen Werten beginnen, konnten auf der Abszisse keine Zahlen, sondern nur Bonitierungseinheiten angegeben werden

Curves of distribution and totals for different characters in the progenies of some Weihenstephan clones. Since the curves for all characters start with the lowest class but different values, it was not possible to show actual figures on the abscissae but only classification units

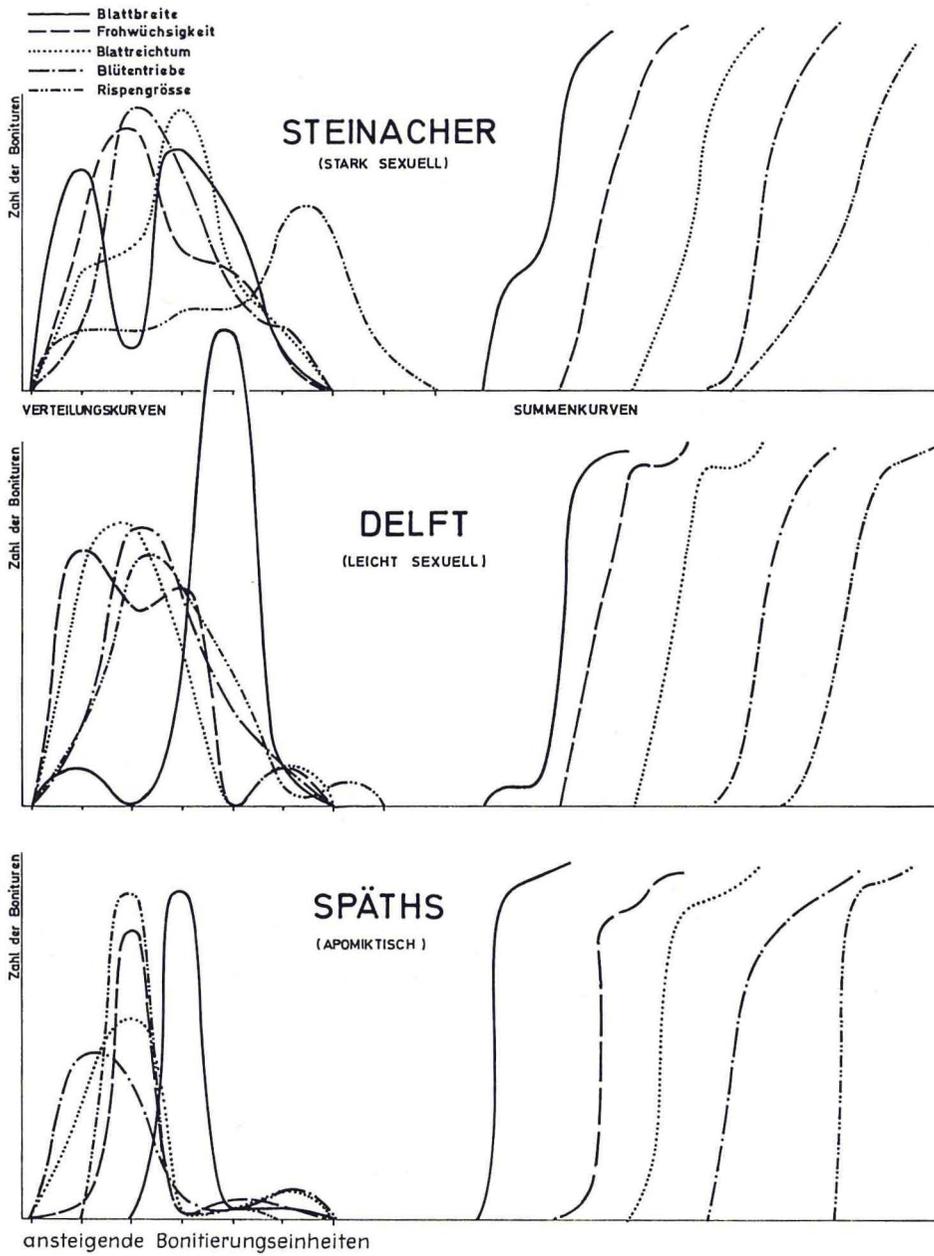
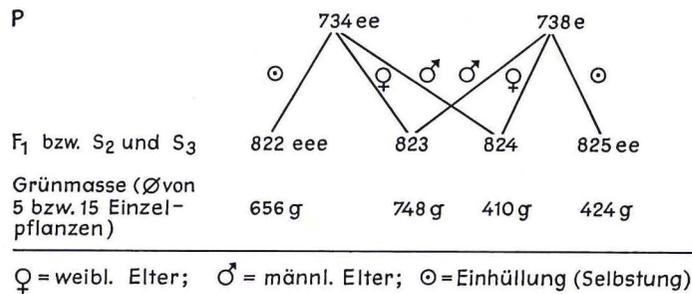


Abb.3. Verteilungs- und Summenkurven verschiedener Merkmale von den Nachkommen einiger Sorten. Da die Kurven für alle Merkmale mit der niedrigsten Bonitur, jedoch mit unterschiedlichen Werten beginnen, konnten auf der Abszisse keine Zahlen, sondern nur Bonifizierungseinheiten angegeben werden

Curves of distribution and totals for different characters in the progenies of some cultivars. Since the curves for all characters start with the lowest class but different values, it was not possible to show actual figures on the abscissae but only classification units

schnittlichen Einzelpflanzengrüngewichte von Kreuzungsnachkommen im Vergleich zu den durchschnittlichen Einzelpflanzengrüngewichten einer weiteren Selbstungsgeneration der Elternpflanzen. Unter Kreuzungseignung wird die auf Sexualität beruhende Kreuzbarkeit des Materials verstanden.

Folgende Übersicht veranschaulicht das Verwandtschaftsverhältnis bei einem Glied der Untersuchungen:



Die Ertragsrelationen der übrigen Versuchsglieder können der Abbildung 4 entnommen werden. Hier sind in einem Koordinatensystem auf der Ordinate die durchschnittlichen Einzelpflanzengewichte, auf der Abszisse nebeneinander in Ringen die Selbstungsnachkommen der Elternpflanzen und in Kreuzen die Kreuzungsnachkommen in der Reihenfolge des Anbaus aufgeführt.

Zur Beurteilung der Kreuzungseignung des Materials wurde von der Annahme ausgegangen, daß der Grünmasseertrag der aus Selbstung und aus Kreuzung hervorgegangenen Nachkommenschaft keine signifikanten Unterschiede aufweist, wenn die Kreuzungspartner apomiktisch sind. Abweichungen der Leistung der Kreuzungen von der Leistung der Selbstungen wären daher auf sexuelle Samenbildung zurückzuführen und damit auf eine gute Kreuzungsfertilität der Elternpflanzen.

Der F-Test zeigte hochsignifikante Unterschiede ($F = 17,66$) in den durchschnittlichen Grünmasseerträgen von Kreuzungsnachkommen und Selbstungsnachkommen.

In den Beispielen der Abbildung 4 sind manchmal die Kreuzungsnachkommen nach ihren Müttern getrennt aufgeführt. So ist im Versuchsglied a die Mutter der Kreuzung 823 die Elternpflanze 734 ee, die der Kreuzung 824 die Elternpflanze 738 e. Weichen die Kreuzungsnachkommen in ihren Leistungen von den weiteren Selbstungen der Mutterpflanze ab, z. B. 823 von 822 eee, so darf man annehmen, daß ein großer Teil der Kreuzungssamen sexuell entstanden ist (ähnlich bei d, h, p). Stehen die Ertragsleistungen von Kreuzungsnachkommen und Selbstungen der Elternpflanzen auf etwa gleichem Niveau, z. B. 824 und 825 ee, dann kann überwiegend apomiktische Samenbildung vorausgesetzt werden.

In anderen Paarkreuzungen ist neben den Selbstungsnachkommen der Eltern nur ein Kreuzungsnachkomme angegeben (b, c, e, f, g, i, j, k, l, m, n); seine Samen sind von einem der beiden Eltern gewonnen worden, weil die andere Pflanze keinen oder einen zu geringen Samenansatz hatte.

An den meisten Inzuchtpaarkreuzungen sind positive Ertragsabweichungen zu ersehen (a, c, d, g, h, j, k, l, p). Beispiele für eine Verschlechterung der Leistung nach Kreuzung der Inzuchtpflanzen, also für eine negative Heterosis, sind mit

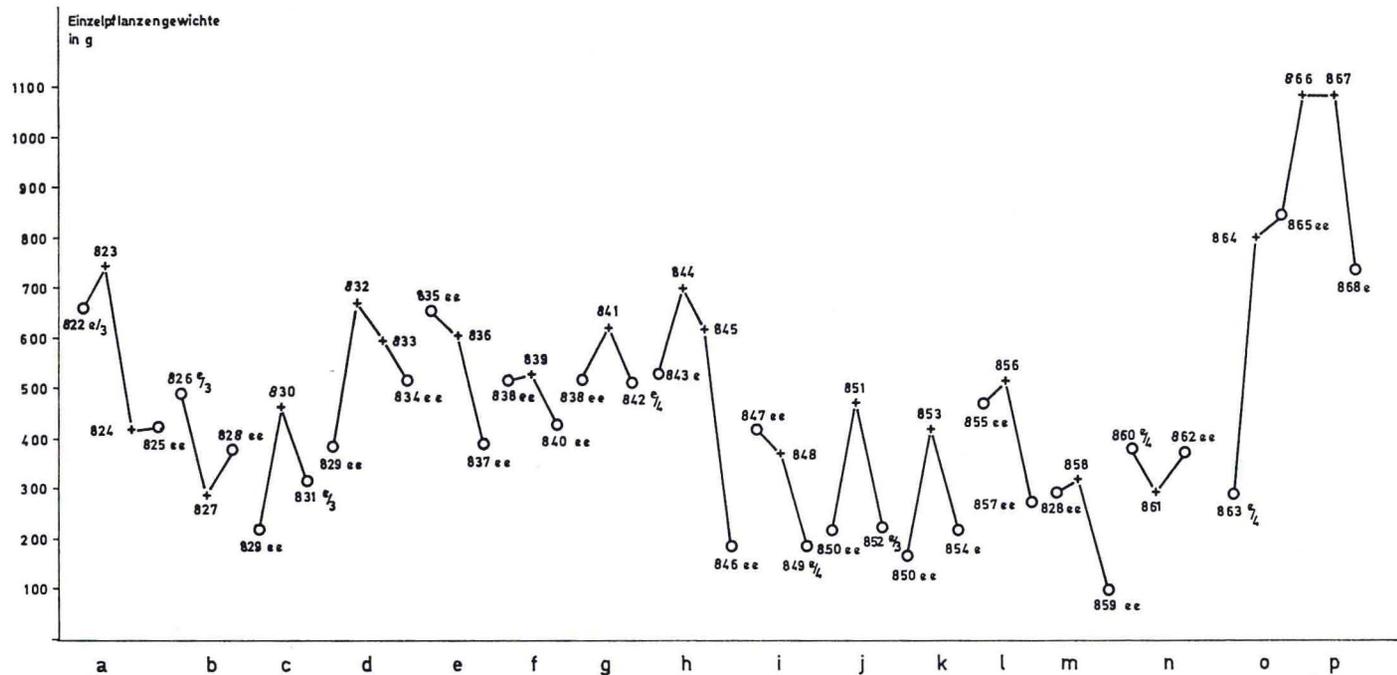


Abb. 4. Kreuzungseignung und Heterosiseffekt; Ertragsrelationen der durchschnittlichen Einzelpflanzengewichte von Kreuzungen (+) und Selbstungen (O) mehrerer Elternpaare
 Crossing ability and heterosis effect; yield relationships for mean plant weight in crosses (+) and selfs (O) of several parental pairs

b und n ebenfalls gegeben. Insgesamt überwiegen jedoch die ertragssteigernden Wirkungen.

b) Inzuchtdepression

Einhüllungen von Wiesenrispenpflanzen wurden an der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt seit dem Jahre 1946 durchgeführt. Sie waren gekoppelt mit Messungen der durchschnittlichen Einzelpflanzengewichte der eingehüllten Nachkommen und ihrer offen abgeblühten Geschwister. Im Jahre 1959 wurden neben Grünmasseerträgen auch noch die Samengewichte, auf die Einzelpflanzen umgerechnet, bestimmt. Damit ist auch ein Anhaltspunkt für den zu erwartenden Minderertrag an Samen gegeben. Im einzelnen sind die Ergebnisse in der Tabelle 9 aufgeführt.

Tabelle 9

Inzuchtdepressionen, gemessen an Grünmasse- und Samenerträgen nach Selbstung (I_1) und offenem Abblühen an Weihenstephaner Zuchtstämmen;
Mittel aus 5 Selbstungs- und 20 offen abgeblühten Pflanzen
Inbreeding depression measured on yields of green matter and of seed after selfing (I_1) and open pollination in Weihenstephan breeding lines; mean from 5 selfed and 20 open-pollinated plants

Jahr	Zahl der Messungen	Messungen mit Mindererträgen nach Einhüllung	durchschnittliche Ertragsminderung in Prozenten
I. Grünmasseerträge			
1948	12	12	41
1950	7	4	31
1952	4	2	0
1955	10	9	29
1959	20	16	24
1948—1959	53	43	26
II. Samenerträge			
1959	20	18	56

Von 53 Halbgeschwistervergleichen der Tabelle 9 zeigen 44 eine Verminderung des durchschnittlichen Einzelpflanzengrüengewichtes der aus Einhüllung hervorgegangenen Pflanzen gegenüber ihren offen abgeblühten Geschwistern. Die durchschnittliche Ertragseinbuße über alle Jahre und Pflanzen beläuft sich auf 26 %. Innerhalb der Jahre sind Mindererträge von 0 bis 41 %, innerhalb der untersuchten Halbgeschwister von + 35 bis — 75 % zu verzeichnen.

In der Tabelle 9 sind die im Jahre 1959 gemessenen Samenertragsminderungen nach einer Selbstungsgeneration festgehalten. Die Samenertragsminderung liegt, mit einem Durchschnittswert von 56 %, etwa doppelt so hoch wie die Reduzierung des Grünmassezuwachses.

Mit den Ergebnissen ist eine deutliche, statistisch gesicherte Inzuchttempfindlichkeit des Weihenstephaner Zuchtmaterials nachgewiesen. Die Varianztabellen für die Ergebnisse der Tabelle 9 weisen hochsignifikante F-Werte auf (aus nicht angegebenen Originalwerten errechnet; siehe Tab. 10).

Tabelle 10

Vergleich der Grünmasse- und Samenerträge von Halbgeschwistern, die aus offenem Abblühen und Einhüllung hervorgegangen sind. — Varianztabellen

Comparison of yields of green matter and seed in half sibs arising from open pollination and from bagging. Variance tables

Versuchsart	Streuungsursache	FG	SQ	MQ
Grünmasseerträge offen abgeblüht: I ₁ (zu Tab. 9)	Gesamt	105	25391876	—
	Wiederholungen	52	19879805	—
	Art des Abblühens	1	2758262	2758262**
	Rest	52	2753809	52958
Samenerträge offen abgeblüht: I ₁ (zu Tab. 10)	Gesamt	39	1873	—
	Wiederholungen	19	484	—
	Art des Abblühens	1	740	740**
	Rest	19	613	32,3

c) Inzucht und Heterosiseffekt

Die hohe Ertragseinbuße nach der ersten Selbstungsgeneration war, in Anbetracht der Ploidiestufe der Wiesenrispe, ein überraschendes Ergebnis und ließ Inzuchtheterosismwirkungen vermuten. Eine genauere Untersuchung konnte mit Hilfe von Polycrossnachkommenschaftsprüfungen des an der Bayerischen Landessaatzuchtanstalt bearbeiteten Zuchtmaterials vorgenommen werden. Einer dieser Polycrosse bestand aus zehn I₁-Klonen (Inzuchtpolycross), während die 32 Klone des anderen Polycrosses die offen abgeblühten Halbgeschwister dieser I₁-Klone darstellten (vgl. Chromosomenzählungen Tab. 2). In die Nachkommenschaftsprüfungen beider Polycrosse war als Verrechnungsorte (Standard) Dr. v. Schmieders Steinacher (Apoll 31) mit einbezogen worden. Die Prüfungen wurden in Pulling bei Freising und in Straßmoos bei Neuburg an der Donau angelegt. Ihre Ergebnisse sind in Prozenten des Standards in Tabelle 11 zusammengefaßt.

Die erste Versuchsnummer der Tabelle ist die Verrechnungsorte Steinacher, für die jeweils der Gesamtertrag von allen Wiederholungen und Schnitten in Kilogramm angegeben ist.

Um eventuelle Standortunterschiede auszuschließen, wurden alle Ertragswerte jeweils auf die der Verrechnungsorte bezogen. Hier zeigt sich, daß die Nachkommen der Inzuchtpflanzen denen der offen abgeblühten Halbgeschwisterklone immer überlegen waren. Die Varianzanalyse ergab eine hochsignifikante Wirkung der Art des Abblühens ($F = 31,5$) auf die Erträge, während die Versuchsorte keinen signifikanten Einfluß ($F = 3,8$) ausübten.

Aus diesen Polycrossnachkommenschaftsprüfungen läßt sich eine Ertragssteigerung nach vorhergehender Inzucht eindeutig erkennen. Im Durchschnitt aller Vergleichspaare konnte eine Ertragszunahme von 14 bis 15 % errechnet werden (max. 37 %, min. 1 %).

Tabelle 11

Ertragsrelationen von offen abgeblühten und durch Einhüllung entstandenen Halbgeschwisterklonen der Polycross-Nachkommenschaftsprüfung in Pulling und in Straßmoos, 1968.

Erträge der Steinacher Wiesenrispe = 100

Yield relationships of half-sib clones arising from open pollination and from bagging in a polycross progeny test at Pulling and at Strassmoos, 1968. Yields of Steinach *P. pratensis* = 100

Nr.	Halbgeschwister				Mehrertrag der I-Klone		
	offen abgeblüht		Nr.	eingehüllt		Pulling	Straßmoos
	Pulling	Straßmoos		Pulling	Straßmoos		
Steinacher kg	60,3	46,3		88,5	38,7	—	—
Steinacher =	100	100		100	100		
PX 1—2*)	112	129	IPX 1	122	fehlt	10	fehlt
PX 3—7	106	111	IPX 2	110	113	4	
PX 8—11	103	107	IPX 3	121	114	18	7
PX 12—15	105	112	IPX 4	115	113	10	1
PX 16—21	105	111	IPX 5	118	135	13	24
PX 22—23*)	101	106	IPX 6	114	fehlt	13	fehlt
PX 24—25	108	116	IPX 7	123	120	15	4
PX 26	101	104	IPX 8	118	126	17	22
PX 27—30	106	128	IPX 9	115	150	9	22
PX 35—36	107	100	IPX 10	129	137	22	37
∅ (8)	105	112,4		119	126	14	15

*) Nicht mitgemittelt.

Varianztabelle zu Tabelle 11

Variance table for table 11

Varianzursache	FG	SQ	MQ
Gesamt	31	4037	
Orte	1	357	357
Wiederholungen	7	696	
Fehler (a)	7	649	93
Abblühen	1	1610	1610**
Orte × Abblühen	1	4	4
Fehler (b)	14	721	51,5

D. Diskussion

I. Chromosomenzahlen

Im Weihenstephaner Zuchtmaterial konnte eine vergleichsweise hohe Sexualität nachgewiesen werden, die aber keineswegs an die von MÜNTZING (1940) genannten Chromosomenzahlen von „ $2n < 50$ “ gebunden ist. Obwohl in den Chromosomenzählungen von Nachkommenschaften und Halbgeschwistergruppen eine erstaunliche Aneuploidie und Variabilität in der Anzahl der Chromosomen gefunden wurde, konnte nur ein Individuum mit einer Chromosomenzahl

von „ $2n < 50$ “ gezählt werden. Sexualität ist in diesem Material sicher nicht mit derart niederen Chromosomenzahlen korreliert.

Stärker voneinander abweichende Chromosomenzahlen von Halbgeschwistern, also der Nachkommenschaft einer Mutterpflanze, sind ein sicheres Zeichen für die sexuelle Entstehung der Individuen. In MÜNTZINGS Material weisen die sexuell entstandenen Pflanzen meist eine etwas niedrigere Chromosomenzahl als die Mutterpflanze auf. Diese Tendenz zur Verringerung der Chromosomenzahl bestätigt sich im Weihenstephaner Material nicht (vgl. Tab. 4). Die Chromosomenzahlen differieren hier nach unten und nach oben, wobei die Amplitude nach oben größer ist, auch wenn man Abweicher mit höheren Ploidiestufen vernachlässigt.

Aus den Zahlenrelationen von Chromosomenuntersuchungen an mehreren Generationen kann keine Erhöhung der Chromosomenzahl durch positive Selektion, sondern eher ein Verharren bei einer bestimmten, anscheinend optimalen Anzahl von Chromosomen ersehen werden. KNOLL (1943) und MÜNTZING (1940) haben ähnliche Beobachtungen gemacht. Nach ihren Angaben weisen Wiesenrispen geschlossener geographischer Verbreitungsgebiete ein verstärktes Vorkommen von Chromosomenzahlen in einem bestimmten Bereich auf.

II. Samenbildungsart

Durch die Beobachtung von Einzelrispennachkommen wurden im Weihenstephaner Zuchtmaterial 32 % sexuell entstandene Sämlinge mit Sicherheit identifiziert. Dies scheint, verglichen mit den an denselben Pflanzen oder deren Vorfahren getroffenen Feststellungen im Verlauf der zuchtmethodischen Bearbeitung — hohe Kreuzungseignung, starke Inzuchtdepression, deutlicher Inzuchtheterosiseffekt —, ein überraschend geringer Anteil zu sein. Auch das Ausmaß der Aneuploidie, das in den Chromosomenuntersuchungen zum Vorschein kam, hätte eine stärkere Sexualität erwarten lassen.

Die Ursache hierfür kann in den strengen Maßstäben liegen, die bei der Einstufung als Abweicher angelegt wurden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß mehrere sexuell entstandene Pflanzen sich nicht deutlich genug von der dazugehörigen Mutterpflanze unterschieden, um sie als Abweicher einzustufen. Daher wird der tatsächliche Anteil der Sexualität wesentlich höher liegen.

Im vorliegenden Material wurden vor allem halbsexuelle Wiesenrispen gefunden, die sowohl apomiktisch als auch sexuell Samen bilden können. Dabei zeigte sich, daß das Verhältnis der beiden Samenbildungsarten stark variieren kann und daß Halbgeschwister sehr unterschiedliche Anteile an Sexualität aufweisen. Aus diesem Grunde wird eine absolut zuverlässige Kontrolle der Samenbildung in der Züchtung nicht möglich sein, da die Vererbung sehr kompliziert und die Ausbildung dieser Eigenschaft stark umweltabhängig ist. Das soll jedoch nicht bedeuten, daß eine Verstärkung der Sexualität oder der Apomixis durch Züchtungsmaßnahmen überhaupt unmöglich wäre.

FUNK et al. (1967) haben durch die Selektion abweichender Pflanzen den Anteil der sexuell gebildeten Sämlinge von einer Generation auf die andere von 29 auf 44 % erhöht. Demnach könnte durch Selektion über mehrere Generationen der Befruchtungsmodus stark einseitig verschoben werden. Man darf annehmen, daß dies in der bisherigen Züchtungsarbeit in Richtung Apomixis

geschah. Besonders zutreffen müßte die Annahme für die skandinavischen Sorten, da nach Angaben von MÜNTZING (1940) die apomiktischen Pflanzen sich durch Vitalität und gute Samenproduktion günstig von den sexuellen unterscheiden. Auch in Deutschland wird der Züchter bei der Selektion die apomiktischen Typen bevorzugt haben, jedoch mehr aus dem Bestreben, eine homogene Sorte zu erreichen.

Bei den Weihenstephaner Zuchtstämmen jedoch kam es durch die Selektion nur auf Leistung, auf Typen mit erwünschten morphologischen und physiologischen Eigenschaften, ohne Berücksichtigung der Gleichförmigkeit, nicht zu einer Auswahl stärker apomiktischer Pflanzen. Der Anteil sexueller Typen lag in diesen Zuchtstämmen, die mehrere Selektionsgenerationen durchlaufen hatten, mindestens ebenso hoch wie bei den süddeutschen Ökotypen. Die Beobachtung MÜNTZINGS an skandinavischen Wiesenrispen, daß apomiktische Typen im allgemeinen leistungsfähiger seien, kann für die in dieser Arbeit untersuchten Pflanzen nicht bestätigt werden.

III. Züchtung

In den Untersuchungen zu den Züchtungseigenschaften zeigten die Weihenstephaner Wiesenrispenstämme meistens das Verhalten einer fremdbefruchtenden Art mit sexueller Samenbildung. So konnte bei den Kreuzungsexperimenten in 14 von 20 Fällen eine hohe Kreuzungseignung festgestellt werden. Dabei kamen 12 der 14 Ertragsdifferenzen durch einen deutlichen Mehrertrag der Kreuzungsnachkommen zustande. Damit ist ein Hinweis auf starke positive Heterosiswirkungen gegeben, die gute Möglichkeiten für die Kombinations- und Polycrosszüchtung mit diesem Merkmal andeuten. Im einzelnen kann jedoch nicht getrennt werden, wieweit dieser Ertragszuwachs auf positive Kombinationswirkungen oder auf die weitere Vitalitätsminderung durch die erneute Inzucht der Elternpflanzen zurückgeht.

Im Durchschnitt von fünf Jahren und untersucht an 53 Halbgeschwisterpaaren konnten am Weihenstephaner Zuchtmaterial nach einer Selbstungsgeneration Inzuchtdepressionen von 26 % ermittelt werden. Dieses Ergebnis liegt aus mehreren Gründen unerwartet hoch. Da für die meisten Pflanzen des Weihenstephaner Zuchtmaterials apomiktische und sexuelle Samenbildung nachgewiesen wurde, muß auch ein starker Anteil der in früheren Generationen geprüften, aus Einhüllung hervorgegangenen Halbgeschwister apomiktisch entstanden sein; er darf daher nach Einhüllung keine Ertragseinbußen zeigen. So muß die Depression der sexuell durch Selbstung entstandenen Inzuchtpflanzen, je nach dem Anteil der Apomikten, noch über dem ermittelten Durchschnitt von 26 % liegen.

Außerdem ist die Wiesenrispe eine hoch polyploide Art; mit der Grundchromosomenzahl $n = 7$ und den meist im untersuchten Material gefundenen 60 Chromosomen kann sie als octo- bis nonoploid angesprochen werden. Auf einer derartigen Ploidiestufe dürfte der zu erreichende Homozygotisierungseffekt durch eine Selbstungsgeneration und die damit verbundene Verringerung der Heterosis minimal sein. Die starke Inzuchtdepression kann hiermit eigentlich nicht erklärt werden, es müssen noch andere, unbekanntere Faktoren beteiligt gewesen sein.

Die Tatsache der stark ausgeprägten Inzuchtdepression und der Verstärkung der schon vorher nachgewiesenen Heterosiseffekte nach vorhergehender Inzucht liefert Hinweise zur Handhabung der Züchtung mit diesem Material. Moderne Zuchtmethoden — Polycrosstest mit nachfolgender Auswahl guter und zusammenpassender Klone zu synthetischen Sorten, eventuell auch Hybridzüchtung — bieten sich an. Der teilweise apomiktische Charakter kann in der Züchtung für die landwirtschaftliche Nutzung vernachlässigt werden. Die Wiesenrispe kann hier wie eine rein sexuelle Art behandelt werden. Für Sorten, die zur landwirtschaftlichen Nutzung bestimmt sind, stellt die Sexualität eine durchaus wünschenswerte Eigenschaft dar. Sie erleichtert die auf Ertragssteigerung zielende Züchtungsarbeit und garantiert für die fertige Sorte eine breitere Genbasis mit der wahrscheinlichen Folge besserer Anpassungsfähigkeit an verschiedene Umweltverhältnisse und höherer Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten. Sexuelle Wiesenrispen können ertragreicher und ertragsicherer sein.

Die Hybridzüchtung, die vermutlich noch zu weiteren Leistungsverbesserungen führen könnte, stößt hier auf Schwierigkeiten. Hybridsaatgut muß aus einer gelenkten Kreuzungsbefruchtung hervorgehen. Das setzt die vollständige Sexualität der Kreuzungspartner voraus, die an Wiesenrispen schwer zu erkennen und über Generationen hin kaum zu erhalten ist. Daneben muß grundsätzlich die Frage gestellt werden, wieweit der erhöhte Aufwand der Hybridzüchtung, der zu einer Steigerung der Saatgutkosten führen muß, für eine Grasart gerechtfertigt ist, die nie in Reinkultur steht, sondern immer nur als Mischungspartner herangezogen wird.

Das Schwergewicht bei der Züchtung von Rasentypen liegt nicht im Streben nach möglichst massenwüchsigen Pflanzen, sondern in der Suche nach einem Typ mit erwünschten morphologischen und physiologischen Eigenschaften, die bei allen Pflanzen gleichartig vorhanden sind. Der Rasen soll eine gleichmäßig schöne und brauchbare Grünfläche darstellen, die mit nicht zu hohem Aufwand erzielt und erhalten werden kann. Diese Forderung läßt sich am besten mit apomiktischen Wiesenrispen erfüllen, die die gewünschten Eigenschaften in sich vereinen und deren unveränderte Weitergabe garantieren. Bei der Arbeit mit genetisch derart engem Material wird der Einbau von Krankheitsresistenzen eine besondere Bedeutung gewinnen.

Zusammenfassung

- I. Die vorliegenden Untersuchungen zur Züchtung der Wiesenrispe wurden überwiegend an Pflanzen vorgenommen, die aus dem süddeutschen Raum stammen.
- II. An einigen Pflanzen von den Wildtypen und Sorten sowie an den Klonen und Nachkommenschaften der Weihenstephaner Wiesenrispen wurden Chromosomenzählungen durchgeführt. Die gefundenen Chromosomenzahlen liegen in einem Bereich von „ $2n=43$ “ bis „ $2n=105$ “. Vom Weihenstephaner Material wurden die Streuung und die Frequenz aller gezählten Chromosomensätze in einer Häufigkeitsverteilung veranschaulicht. Die Verteilungskurve zeigt einen deutlichen Gipfel im Bereich von „ $2n=60$ “

Chromosomen. Dies scheint der optimale und „stabile“ Chromosomensatz der Population zu sein.

Die Streuung der Chromosomenzahlen ist bedingt durch die starke Aneuploidie, deren Ausmaß an den Nachkommenschaften einzelner Mutterpflanzen demonstriert wird.

- III. a) In den durch Gegenüberstellung mit ihren Einzelrispennachkommenschaften auf die Samenbildungsart geprüften Pflanzen konnte meist apomiktische und sexuelle Samenbildung mit variablen Anteilen beider Arten gefunden werden. An den Ökotypen wurden 18 % Sexualität, an den Zuchtstämmen 32 % und an den Sorten 16 % festgestellt.
- b) An Hand von Vergleichen der Samenbildungsart innerhalb von Halbgeschwistergruppen zeigte sich, daß die Nachkommen einer Mutterpflanze sehr verschieden hohe Anteile an sexueller Samenbildung aufweisen. Von den Mutterpflanzen wurde demnach nur die Anlage zur fakultativ apomiktischen und sexuellen Samenbildung vererbt, aber kaum Einfluß auf das Verhältnis beider Samenbildungsarten ausgeübt.
- c) Der Einfluß der Samenbildungsart auf die Homogenität der Nachkommenschaft wurde mit Verteilungs- und Summenkurven an einigen typischen Beispielen dargestellt.
- IV. a) In früheren züchtungsmethodischen Untersuchungen konnte eine Kreuzungseignung von 70 % an den Weihenstephaner Wiesenrispen nachgewiesen werden, die meist mit positiven Heterosiswirkungen verbunden war.
- b) Nach Einhüllung traten deutliche Inzuchtdepressionen auf, die in der I_1 eine Grünmasseertragseinbuße von 26 % und eine Samenretragsminderung von 56 % zur Folge hatten.
- c) In Polycrossnachkommenschaftsprüfungen von offen abgeblühten und geselbsteten Halbgeschwistern konnten Inzuchtheterosiswirkungen von durchschnittlich 15 % (1 bis 37 %) festgestellt werden.
- V. In dem untersuchten Material liegt ein wesentlich höherer Anteil an Fremdbefruchtung vor als bisher in anderen Arbeiten an der Wiesenrispe, die als apomiktische Art gilt, gefunden wurde. Aus dieser Erkenntnis wurden Vorschläge zur Züchtung von Sorten für die Futter- und die Rasennutzung abgeleitet.

Summary

Investigations on breeding *Poa pratensis* L., with particular regard to the type of seed formation

- I The present investigations on breeding *Poa pratensis* were undertaken mainly on plants originating in southern Germany.
- II Chromosome counts were made on some plants of the wild types and cultivars as well as on clones and progenies of the Weihenstephan forms of *P. pratensis*. The chromosome numbers found lie in a range from $2n = 43$ to

$2n=105$. In the Weihenstephan material the distribution and the frequency of all chromosome complements counted were illustrated by a frequency distribution. The distribution curve shows a clear peak in the range of $2n=60$. This appears to be the optimum and "stable" chromosome number of the population.

The range of distribution of the chromosome numbers is caused by the pronounced aneuploidy, the degree of which has been demonstrated on the progenies of individual mother plants.

- III a) In the plants tested for the type of seed formation by comparison with their single-panicle progenies, apomictic and sexual seed formation usually occurred, with variable proportions of the two forms. The ecotypes were shown to have 18 % sexuality, the breeding lines 32 % and the cultivars 16 %.
- b) From comparisons of the type of seed formation within half-sib groups it was shown that the progenies of a mother plant display very different proportions of sexual seed formation. Thus only the potentiality for facultative apomictic and sexual seed formation is inherited from the mother plants but it exerts hardly any influence on the ratio of the two types of seed formation.
- c) The influence of the type of seed formation on the homogeneity of the progeny was shown by curves of distribution and totals in certain typical examples.
- IV a) Earlier investigations on breeding methods showed a 70 % crossing ability in the Weihenstephan forms of *P. pratensis*, this being usually combined with positive heterosis effects.
- b) Bagging led to clear inbreeding depression, which resulted in a loss of 26 % in yield of green matter and 56 % in seed yield in the I_1 .
- c) In polycross progeny tests of half sibs after open pollination and after selfing, inbred heterosis effects were observed with a mean of 15 % and a range of 1 to 37 %.
- V A considerably higher proportion of cross fertilization was found in the material investigated than in previous work so far carried out with *P. pratensis*, which ranks as an apomictic species. This situation led to certain suggestions for breeding cultivars for purposes of fodder production and for lawns.

Literaturverzeichnis

- AHLOOWALIA, B. S., 1965: A root tip squash technique for screening chromosome number in *Lolium*. *Euphytica* 14, 170—172.
- ÅKERBERG, E., 1936: Studien über die Samenbildung bei *Poa pratensis*. *Bot. Not.*, 213—218.
- —, 1939: Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis*. *Hereditas* 25, 359—370.
- —, 1943: Further studies on the embryo and endosperm development in *Poa pratensis*. *Hereditas* 29, 199—201.
- —, and S. BINGEFORS, 1953: Progeny studies on the hybrid *Poa pratensis/Poa alpina*. *Hereditas* 39, 125—136.

- ARMSTRONG, J., 1937: A cytological study on the genus *Poa*. *Canad. J. Res.* 15, Sect. C, 281—297.
- BENNETT, E., 1964: A rapid modification of LAUTOUR's technique for grass leaf chromosomes. *Euphytica* 13, 44—47.
- BRITTINGHAM, W., 1943: Type of seed formation as indicated by nature and extent of variation in *Poa pratensis* and its practical implications. *J. Agric. Res.* 67, 225—264.
- FUNK, C. R., 1966: Expression of apomixis in Kentucky Bluegrass, *Poa pratensis*. *Turf Grass Res.*, 5—7.
- , and S. J. HAN, 1967: Recurrent intraspecific hybridisation: a proposed method of breeding Kentucky Bluegrass, *Poa pratensis*. *Turf Grass Res.*, 3—12.
- , — and W. J. LIEBELS, 1967: Effect of pollen parent on progeny performance and expression of apomixis in Kentucky Bluegrass, *Poa pratensis*. *Turf Grass Res.*, 20—31.
- GRAZI, F., M. UMAERUS and E. ÅKERBERG, 1962: Observations on the mode of reproduction and the embryology of *Poa pratensis*. *Hereditas* 47, Nr. 3/4, 489—541.
- JUHL-NOODT, H., 1955: Apomixis und umweltbedingte Variation bei *Poa pratensis*. *Züchter* 25, 80—86.
- KIELLANDER, C., 1941: Studies on apospory in *Poa pratensis*. *Svensk. Bot. Tidskr.* 35, 321—332.
- KNOLL, J., 1943: *Poa*-Arten. In: *Handb. Pflanzenzüchtg.*, Bd. IV. Verlag Paul Parey, Berlin.
- LÖVE, A., 1952: Preparatory studies for breeding Icelandic *Poa irrigata*. *Hereditas* 38, 11—32.
- MÜNTZING, A., 1932: Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. *Hereditas* 17, 131—154.
- , 1940: Apomixis and sexuality of *Poa*. *Hereditas* 26, 115—190.
- MYERS, W. M., 1943: Second generation progeny tests of the method of reproduction in *Poa pratensis*. *J. Amer. Soc. Agron.* 35, 413—419.
- NISSEN, O., 1950: Chromosome numbers, morphology and fertility in *Poa pratensis* L. from southeastern Norway. *Agron. J.* 42, 136—144.
- NYGREN, A., 1951: Embryology of *Poa*. *Carnegie Inst. Washington Year Book* 50, 113—115.
- SMITH, D. G., and E. L. NIELSEN, 1945: Morphological variation in *Poa pratensis* L. as related to subsequent breeding behavior. *J. Amer. Soc. Agron.* 37, 1033—1040.
- , and —, 1946: Comparative breeding behavior of progenies from enclosed and open pollinated panicles of *Poa pratensis*. *J. Agric. Soc. Agron.* 38, 804—809.
- TINNEY, F. W., 1940: Cytology of parthenogenesis in *Poa pratensis*. *J. Agric. Res.* 60, 352—360.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. POMMER, D-805 Freising, Biernerstraße 3.