

Abteilung für Pflanzengenetik, Grünbach,
der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung mbH, München

Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung

I. Fertilität, Vitalität und Kornertrag¹⁾

W. FRIEDT

Mit 6 Abbildungen und 9 Tabellen

Problemstellung

Schon vor mehr als 30 Jahren wurden autotetraploide Gersten hergestellt und züchterisch bearbeitet. Als Grundlage einer züchterischen Nutzung wurde vor allem das hohe Tausendkorngewicht (TKG), die gute Standfestigkeit — beides verursacht durch den *gigas*-Effekt — und schließlich der erhöhte Proteingehalt, der den Gehalt vergleichbarer diploider um etwa 30 % überschreitet (GAUL et al. 1970) angesehen.

Zur Überwindung der hohen Sterilität autotetraploider Gerste hat GAUL Mitte der 50er Jahre mit den Arbeiten zur „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ begonnen. Unter Diploidisierung versteht man die Anpassung Polyploider an das Verhalten Diploider in (I) cytologischer, (II) genetischer und (III) physiologischer Hinsicht. Wesentliche Kriterien dieser Anpassung sind die strenge Bivalentenpaarung in der Meiose (Bivalentisierung) und disome Spaltungsraten. Der Diploidisierungsprozeß hat in der Evolution nicht nur der Pflanzen (STEBBINS 1959), sondern auch, wie man heute weiß, der Tiere eine große Rolle gespielt (OHNO 1970). GAUL (1958) vermutete, daß die vorzugsweise Bivalentenpaarung bei Polyploiden durch ein balanciertes System folgender Faktoren gewährleistet werden könne: strukturelle Differenzierung der Chromosomen, asynaptische Geneffekte und chromosomale Wechselwirkungen.

¹⁾ Herrn Prof. Dr. H. KUCKUCK zum 75. Geburtstag gewidmet.

Auszug aus einer vom Fachbereich für Landwirtschaft und Gartenbau der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines „Doktors der Landwirtschaft“ genehmigten gleichnamigen Dissertation.

Zunächst hatte man versucht, solch ein stabiles System durch Selektion auf Fertilität oder meiotisches Verhalten in den Rohpolyploiden (Autopolyploiden) herzustellen (ONO 1952, REINBERGS und SHEBESKI 1959, 1961, REINBERGS 1964, SMITH 1959, 1960). Erfolgreicher war die Selektion aber in der Regel, wenn sie an Bastardmaterial durchgeführt wurde (ROMMEL 1955, SMITH 1960, WEN-KWEI und YII-RUI 1956, REINBERGS 1964). Spätere Untersuchungen bestätigten die Fertilitätserhöhung durch Bastardisierung (REINBERGS et al. 1970). Es bestand ein Zusammenhang zwischen regelmäßiger Chromosomen-segregation in der meiotischen ersten Anaphase (AI) und dem Samenansatz.

Ebenso fanden KAO et al. (1970) regelmäßigeres Chromosomenverhalten in Bastarden mit höherer Fertilität als in den Ausgangssorten. Kürzlich berichteten auch SHEVTZOV und DAVIDENKO (1974) bei *Hordeum vulgare* ($2n = 4x = 28$) über ähnliche Erfolge. Mit einer deutlichen Erhöhung des Samenansatzes in Bastarden gegenüber den Ausgangssorten ging eine wesentliche Reduktion der Quadrivalentfrequenz einher. Analog nahm die Häufigkeit normaler AI-Zellen zu und Tetraden der Bastarde zeigten deutlich weniger Mikronuklei.

Nach den Befunden von ROMMEL (1964) reichen Kombination und Selektion aber offenbar nicht zur völligen Stabilisierung aus. Sie fand in der tetraploiden F_3 aus Kreuzungsdiploiden noch erhebliche Aneuploidie und empfahl daher, zusätzlich Mutationen einzusetzen. Dies wurde in der Folgezeit verschiedentlich getan.

KAO et al. (1971) behandelten diploide F_1 -Populationen mit 8-Bromdesoxyuridin (BUdR) und verdoppelten den Chromosomensatz der Bastarde mit Colchicin. Im Vergleich zu Kontrollpflanzen zeigten die BUdR-behandelten höheren Samenansatz, überwiegend regelmäßige Chromosomenverteilung in der meiotischen ersten Anaphase und einen geringeren Prozentsatz rezessiver Pflanzen für ein Markierungsgen in F_2 . Da BUdR als Basenanalogen mit Adenin paaren und damit Thymin ersetzen kann (FRESE 1963), führten KAO et al. (1971) die beobachtete regelmäßige Segregation infolge Vorzugs-paarung auf kryptische Strukturveränderungen durch Genmutationen zurück. BHASKARAN und SWAMINATHAN (1960, 1961) zeigten, daß Behandlung von Tetraegerste mit schnellen Neutronen die Multivalentenrate reduzierte. Dabei blieb der Samenansatz allerdings unverändert niedrig. Aufgrund dieser und zahlreicher anderer Arbeiten kam SYBENGA (1972) zu dem Schluß, daß eine erfolgreiche Diploidisierung bzw. Allopolyploidisierung Autotetraploider am ehesten durch die gleichzeitige Selektion von (I) bestimmten geeigneten Strukturveränderungen (vorzugsweise Inversionen), von (II) Modifikationen im Zygoterenattraktionssystem sowie von (III) neuen Genkombinationen möglich zu sein scheint.

Mit Hilfe eines umfangreichen Programmes zur „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ beabsichtigte GAUL, durch wiederholte Mutationsbehandlung und multiple Bastardisierung möglichst vieler zufällig ausgewählter Pflanzen eine ausreichende genetische Variabilität für die Auslese diploidisierter Tetraegerste zu schaffen. Entsprechend mutierte bzw. rekombinierte Genotypen mit erhöhter Bivalentenpaarung und größerer physiologischer Stabilität sollten durch die frühzeitig einsetzende Selektion hochfertiler Pflanzen und ihre Weiterführung nach dem Pedigree-Verfahren erfaßt werden. Über einen Teil der dabei erzielten Ergebnisse wird nachfolgend berichtet.

Material und Methoden

Das Programm zur „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ (GAUL 1963, BENDER und GAUL 1966) besteht im wesentlichen aus drei aufeinanderfolgenden Schritten:

- rekurrente Mutationsauslösung,
- multiple konvergente Kreuzung,
- rekurrente Selektion (siehe Abb. 1).

Im Rahmen dieser Arbeit werden Durchführung und Auswirkung des Diploidisierungsprogrammes an einer Nachkommenschaft der Kreuzung Nr. 42 im Detail beschrieben. Diese Familie wurde schon relativ früh selektiert (1963, siehe Abb. 2) und geht auf fünf verschiedene Sorten zurück; sie hat sich in den Vorjahren als besonders fertil und vital erwiesen und schien daher für eine vergleichende Untersuchung mit ihren unbehandelten und nicht selektierten Ausgangssorten geeignet. Als Ausgangsmaterial dienten die zweizeiligen Sommergerstensorten 'Haisa II' und 'Weihenstephaner Mehlauresistente C.P.', die zweizeiligen Vogelsanger Sommergerstestämme 'D 8/55' und 'D 9/55' sowie die mehrzeilige Wintergerstensorte 'Breustedts Atlas' (siehe Tab. 1). Nach Colchicinbehandlung dieser diploiden Sorten und Stämme hatte GAUL im Jahre 1954 daraus Autotetraploide ausgelesen.

Tab. 1 Ausgangsmaterial für das Diploidisierungsprogramm. — Original material in the Diploidisation Programme

4x-Material	Herkunft	Abstammung
Sommergerste		
Haisa II	'Heines Haisa II' Colchicin	(Heines Haisa × Weihenstephaner Mehlauresistente C.P.)
D 8/55	Vogelsanger Stamm 'D 8/55' Colchicin	[(Haisa II × (H 316* × H 204**)) × Weihenstephaner Mehlauresistente II]
D 9/55	Vogelsanger Stamm 'D 9/55' Colchicin	wie D 8/55
Weihenstephaner Mehlauresistente	'Weihenstephaner Mehlauresistente' Colchicin	(Crieewener 403 × Pflugs intensiv)
Wintergerste		
Atlas	'Breustedts Atlas' Colchicin	(Breustedts Stamm × Schladener I)

* H 316 = Imperial-Gerste (MPI-Sortiment).

** H 204 = *Hordeum spontaneum nigrum*, zweizeilig (MPI-Sortiment).

Die autotetraploiden Sorten und Stämme wurden nach dem Verfahren der rekurrenten Röntgenbestrahlung behandelt. Dieses besteht in der jährlich von Generation zu Generation wiederkehrenden Samenbehandlung und dem nachfolgenden Anbau der behandelten, unselektierten Ransche. Das Verfahren zielt auf eine Akkumulation möglichst vieler Gen- und Chromosomenmutationen in den behandelten Populationen ab. Daß wiederkehrende Bestrahlung zu Mutationsakkumulation führt, wurde aus der beobachteten Zunahme der Chlorophyllmutationsrate geschlossen (GAUL 1963). Die verwendeten Einzeldosen betragen 15 000 bis 25 000 R. Die Sorte 4x 'Atlas' wurde viermal, 'D 9/55' sechsmal, 'Weihenstephaner' fünf- und siebenmal, 'Haisa II' und 'D 8/55' sechs- und siebenmal bestrahlt. Im Jahre 1961 wurden die vier- bis siebenmal bestrahlten Sorten erstmals in verschiedenen Kombinationen miteinander gekreuzt. Die Kreuzungen sollten nicht nur neue Rekombinationen ermöglichen, sondern auch als „Verstärkereffekt“ (BENDER und GAUL 1966) für die induzierten Mutationen wirksam sein, d.h. der weiteren Akkumulation genetischer und struktureller Veränderungen dienen. Aus diesem Grunde wurden zufällige Pflanzen der M₁-Populationen (in bezug auf die letzte

Behandlung) in verschiedenen Kombinationen miteinander gekreuzt bzw. zufällige Mutterpflanzen einer Population mit einem Pollengemisch möglichst vieler Pflanzen einer anderen Population bestäubt. Das Schema der multiplen Konvergenzkreuzung ist in Abbildung 1 dargestellt. Davon wichen die wirklich durchgeführten Teilprogramme aus technischen Gründen häufig ab. Die Abbildung 2 gibt einen Überblick über den Stammbaum der Kreuzung Nr. 42. In der Regel wurde nur ein Teil der F₁-Pflanzen bzw. Ähren für Kreuzungen verwendet. Die frei abgeblühten Geschwisterpflanzen bzw. Ähren wurden, beginnend in der F₂-Generation, einer strengen Selektion nach dem Pedigree-Verfahren unterzogen. Dabei diente die Fertilität, gemessen als Prozent Samenansatz, als Hauptkriterium der Selektion.

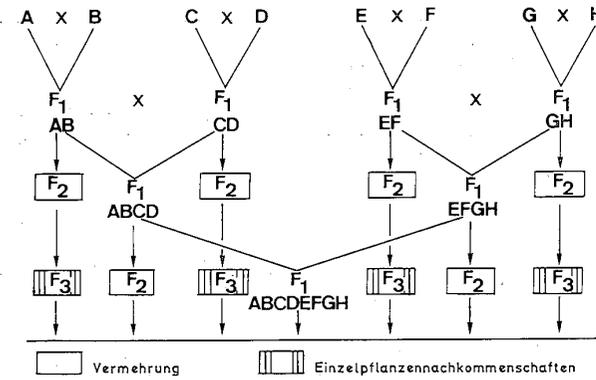


Abb./Fig. 1 Schema des Diploidisierungsprogrammes. A—H: autotetraploide Ausgangssorten nach mutagener Behandlung (X, AMS). — Diagram of the Diploidisation Programme. A to H: autotetraploid original varieties after mutagenic treatment (X, EMS)

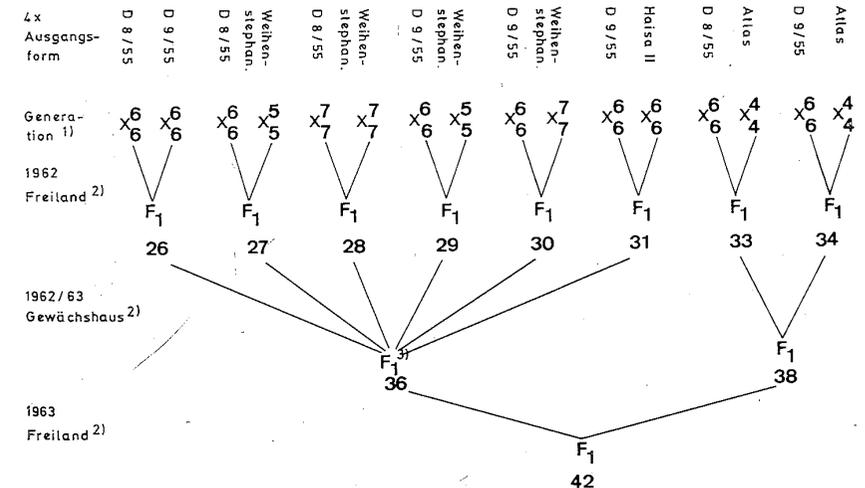


Abb./Fig. 2 Abstammung der Kreuzung Nr. 42: 1) X = Röntgen: Anzahl Bestrahlungen oben, Anzahl Anbaugenerationen unten. 2) M.P.I. für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang. 3) Kreuzungskörner aus Kombinationen aller F₁er 1962 wurden zu einem „F₁-Ramsch“ vereint. — Pedigree of cross no. 42: 1) X = X-rays: above = number of irradiations, below = number of generations. 2) Max Planck Institute for Breeding Research, Cologne. 3) Seeds of all crosses in 1962 bulked

Berücksichtigung fanden außerdem noch Bestockung, Frühreife, Krankheitsresistenz (Mehltau, Rost), Ährenlänge und Kornqualität. Das hier beschriebene Material befand sich 1974 in der F₁₁-Generation und wurde damit neun Generationen lang ausgelesen. Es darf angenommen werden, daß die untersuchten Linien weitgehende Homozygotie erreicht haben.

Die Fertilität, gemessen als Prozent Samenansatz, wurde von allen Ähren aller Pflanzen ermittelt. Dabei wurden alle Blüten je Ähre (ausschließlich der verkümmerten Spitzen- und Basalblüten) und alle Samen ausgezählt und aus den Einzelährenwerten die Einzelpflanzenmittelwerte errechnet. Aus diesen wiederum wurden die Parzellen- bzw. Sorten- und Linienmittelwerte ermittelt. Für statistische Verrechnungen wurden die Prozentwerte winkeltransformiert, um die linksschiefen Verteilungen zu normalisieren (Arcus-sinus Transformation, SACHS 1974).

Der Kornertrag wurde in Leistungsprüfungen randomisierter Anlage (Lateinisches Rechteck) bei 10 m² Parzellengröße ermittelt. Die Ertragsmerkmale Blüten/Ähre, Körner/Ähre, Prozent Samenansatz, Bestandsdichte und TKG wurden an zufällig entnommenen Stichproben aus den Parzellen bzw. aus dem Druschgut bestimmt.

Die statistischen Verrechnungen stützen sich im wesentlichen auf die von SNEDECOR und COCHRAN (1973) und SACHS (1972, 1974) beschriebenen Methoden.

Ergebnisse und Diskussion

Frühere Fertilitätsuntersuchungen

Die Nachkommenschaft der Kreuzung Nr. 42 hat sich in den Vorjahren als besonders fertil erwiesen und ist deshalb für diese Untersuchung ausgewählt worden. Die *Abbildung 3* zeigt, daß der mittlere Samenansatz der Nachkommenschaft über zehn Generationen (F₃ bis F₁₂) deutlich höher war, als der mittlere Ansatz der unbehandelten, unselektierten Ausgangssorten. In dieser *Abbildung* kommen auch die erheblichen Jahresschwankungen der Fertilität deutlich zum Ausdruck. Sie erklären sich aus der starken Abhängigkeit der Fertilität autotetraploider Individuen von klimatischen Faktoren, bedingt durch

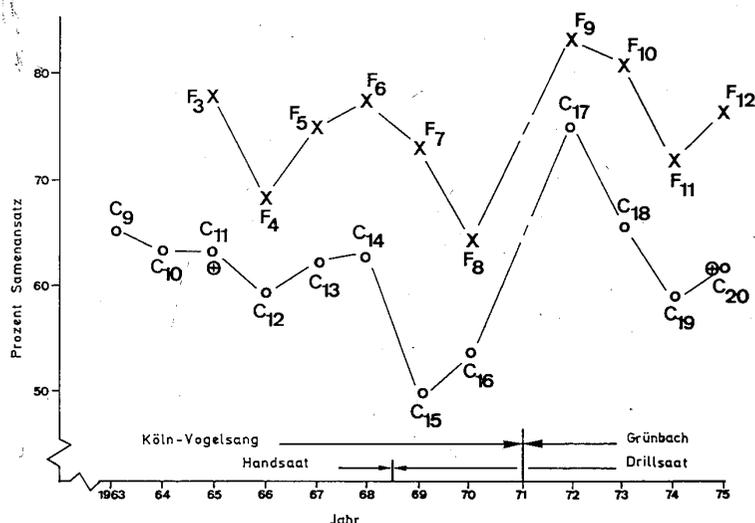


Abb./Fig. 3 Mittelwerte des Samenansatzes der Kreuzung Nr. 42 (x-x) und ihrer autotetraploiden Ausgangsformen (o-o) von 1963 bis 1975. ⊕ = Nachkommenschaften positiv selektierter Pflanzen der Ausgangsformen. — Mean values of seed set of cross no. 42 (x-x) and its autotetraploid original forms (o-o) from 1963 up to 1975. ⊕ = Progeny of positively selected plants of original forms

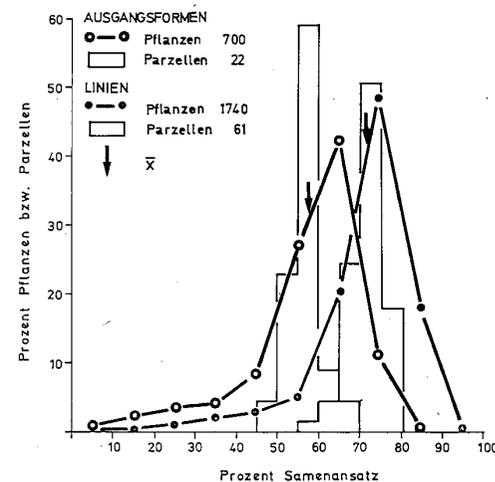
ihre physiologische Instabilität. Der höhere Samenansatz der Kreuzung Nr. 42 war offenbar bereits in ihrer F₃ weitgehend fixiert, wie die *Abbildung 3* verdeutlicht. Dagegen berichteten FRIMMEL und GAUL (1969) von vergleichbarem Material über vier Generationen einen zunehmenden Selektionsgewinn. In der F₄ war der Ansatz selektierter Linien 8 % höher als der der Ausgangssorten, in der F₅-Generation 19 %, in der F₆-Generation 23 % und in der F₇ schließlich 28 %. In der F₁₀ dieses Materials stellten GAUL und FRIEDT (1976) 73,5 % Samenansatz fest im Vergleich zu 65,1 % Ansatz der Ausgangssorten.

Auch die *Abbildung 3* zeigt zunehmenden Selektionsgewinn an, wenn man die F₄ bis F₇ mit der C₁₂ bis C₁₅ vergleicht. Es wird aber deutlich, daß die Differenz zwischen Kreuzung und Ausgangssorten in den Folgejahren wieder kleiner wurde. Der höhere Selektionsgewinn beispielsweise der F₇ wird durch den stärkeren Abfall der C₁₅ in diesem Jahr vorgetäuscht. Es ist unwahrscheinlich, daß in dem vorliegenden Fall ein Heterosiseffekt für den höheren Samenansatz der Kreuzung ausschlaggebend war, da der Ansatz in den Folgegenerationen keine kontinuierlich abfallende Tendenz zeigt.

Samenansatz der zytologisch untersuchten Generation

Im Jahre 1974 wurden an zufällig entnommenen Einzelpflanzen der Nachkommenschaft von Kreuzung 42 in F₁₁ und der Ausgangssorten in C₁₉ zytologische Untersuchungen der Reifeteilungen vorgenommen (FRIEDT, im Druck). Von allen Pflanzen dieses Materials wurde der Samenansatz bestimmt. Die Mittelwerte des Samenansatzes von Linien (71,5 %) und Sorten (57,7 %) wichen statistisch hochsignifikant voneinander ab (*Abb. 4*). Die Ergebnisse der Jahre 1973 und 1975 zeigten Fertilitätswerte etwa gleicher Höhe, vor allem aber mit etwa gleicher, gesicherter Differenz zwischen Linien und Sorten (*Tab. 2*). Obwohl in allen drei Jahren die Sorten gesichert mehr Blüten je Ähre aufwiesen als die Linien, so war doch in allen Fällen die erzielte Kornzahl je Ähre bei den Linien signifikant höher als bei den Sorten (*Tab. 2*).

Abb./Fig. 4 Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes von Einzelpflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen (o-o) und selektierter Linien (•-•) nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Freilandversuch 1975. Differenz zwischen den Mittelwerten signifikant bei p < 0,001. — Frequency distributions for percent seed set of single plants of untreated original autotetraploids (o-o) and selected lines (•-•) after mutagenic treatment and hybridization; field trial 1974. Difference between means significant at p < 0.001



Tab. 2 Fertilitätsergebnisse unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen und selektierter tetraploider Linien in Freilandversuchen, Grünbach 1973 bis 1975. — Fertility of untreated original autotetraploids and selected lines in field trials, Grünbach 1973—1975

Material	1973			1974			1975					
	n	Bl./A. $\bar{x} \pm SE$	Kö./A. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$	n	Bl./A. $\bar{x} \pm SE$	Kö./A. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$	n	Bl./A. $\bar{x} \pm SE$	Kö./A. $\bar{x} \pm SE$	SA % $\bar{x} \pm SE$
	4x Ausgangsformen											
Haisa II	347	21,3 0,3	15,0 0,2	65,5 0,7	195	23,8 0,2	13,6 0,3	56,9 1,1	106	22,9 0,3	14,4 0,4	62,5 1,4
D 8/55	358	22,8 0,1	15,0 0,2	65,4 0,6	181	24,6 0,2	14,0 0,3	56,9 0,9	93	22,4 0,3	14,0 0,4	62,0 1,4
D 9/55	163	22,1 0,2	14,0 0,2	62,7 1,1	149	23,4 0,3	14,2 0,3	60,7 1,2	57	21,5 0,4	13,1 0,5	60,8 2,2
Weihenstephaner	167	22,7 0,2	14,4 0,3	66,1 1,0	175	22,8 0,2	13,1 0,3	56,9 1,0	92	21,7 0,3	13,6 0,3	62,6 1,4
Mittel	1035	22,6 0,1	14,6 0,1	65,1 0,4	700	23,7 0,1	13,7 0,1	57,7 0,5	348	22,2 0,2	13,8 0,2	62,1 0,8
	4x Linien											
5304/73	52	20,6 0,3	16,0 0,4	77,3 1,6	387	22,6 0,1	16,6 0,2	72,9 0,6	466	20,8 0,1	15,7 0,2	75,1 0,6
5305/73	43	20,0 0,4	16,6 0,5	82,5 1,1	289	22,3 0,2	16,5 0,2	73,9 0,7	188	20,7 0,2	15,9 0,2	76,4 0,8
5306/73	44	21,7 0,3	17,8 0,5	81,6 1,7	517	23,2 0,1	16,2 0,2	69,8 0,6	229	21,2 0,2	16,3 0,2	76,8 0,8
5307/73	37	20,6 0,4	16,5 0,5	79,5 1,5	309	22,9 0,2	16,1 0,2	70,6 0,7	195	20,6 0,2	15,8 0,2	76,7 0,9
Mittel	176	20,8 0,2	16,7 0,2	80,1 0,8	1502	22,8 0,1	16,6 0,1	71,5 0,3	1078	20,8 0,1	15,9 0,1	76,0 0,4

Bl./A. = Anzahl Blüten je Ähre, Kö./A. = Anzahl Körner je Ähre, SA % = Prozent Samenansatz, n = Anzahl Einzelpflanzen, $\bar{x} \pm SE$ = Mittelwert \pm Standardfehler; halbfett gedruckte Mittel sind von dem entsprechenden Vergleichsmittel der Sorten bzw. Linien hoch signifikant verschieden ($p < 0,001$).

Bl./A. = no. of florets per spike, Kö./A. = no. of seeds per spike, SA % = percent seed set, n = no. of plants, $\bar{x} \pm SE$ = mean \pm standard error.

Da die Verteilung der untersuchten Pflanzen beider Populationen auf Fertilitätsklassen nicht einer Normalverteilung entspricht, sondern linksschief ist (siehe Abb. 4), wurde eine weitere statistische Analyse der Ergebnisse der F_{11} 1974 durchgeführt, um die Resultate so gut wie möglich zu sichern. Dazu wurden die Samenansatzwerte aller Einzelpflanzen in zehn Fertilitätsklassen eingeteilt und die Häufigkeiten über den einzelnen Klassen errechnet. Die grafische Darstellung der Ergebnisse offenbart deutliche Unterschiede der Klassenhäufigkeiten für Linien und Sorten (Abb. 4). Vergleichsweise sind in die Abbildung auch die Häufigkeitsverteilungen auf der Basis von Parzellenmitteln eingetragen, die naturgemäß weniger streuen und deshalb eine deutlichere Abgrenzung der Verteilungen ergeben. Die Übereinstimmung bzw. Abweichung der Klassenhäufigkeiten von Linien und Sorten kann mit Hilfe des Homogenitätstests nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974) geprüft werden. Dabei errechnet sich ein Chi-Quadrat-Wert, der mit hoher statistischer Wahrscheinlichkeit die Verschiedenartigkeit der beiden Verteilungen anzeigt (Tab. 3).

Tab. 3 Häufigkeitsverteilungen des Samenansatzes aller Pflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen und selektierter Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Feldversuch 1974. — Frequency distributions of seed set of all plants of original autotetraploids and selected lines after mutagenic treatment and hybridization; field trial 1974

Ausgangsform oder Linie 4x	Anzahl Pflanzen	Prozent Samenansatz									
		0 bis 10	10 bis 20	20 bis 30	30 bis 40	40 bis 50	50 bis 60	60 bis 70	70 bis 80	80 bis 90	90 bis 100
Haisa II	195	1	8	8	9	13	59	73	21	3	—
D 8/55	181	1	2	7	8	21	46	84	12	—	—
D 9/55	149	1	5	3	4	5	31	69	30	1	—
Weihenstephaner	175	—	2	9	10	17	52	68	16	1	—
Summe	700	3	17	27	31	56	188	294	79	5	—
		—20—									
5304/73	387	—	—	6	7	13	14	65	174	102	6
5305/73	289	—	1	1	8	6	7	44	146	70	6
5306/73	517	—	3	7	12	11	32	145	228	76	3
5307/73	309	—	2	3	7	10	19	60	164	42	2
Summe	1502	—	6	17	34	40	72	314	712	290	17
		—6—									
Gesamtsumme	2202	26	44	65	96	260	608	791	312	—	—
		—307—									

Homogenitätstest nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974): Vergleich von Sorten- und Liniensumme. $\chi^2 = 658,96^{***}$; $\chi^2_{7;0,001} = 24,32$.

Die erzielten Fertilitätsergebnisse — insbesondere auch der deutliche Unterschied zwischen Ausgangsmaterial und selektierten Linien — zeigen gute Übereinstimmung mit den Resultaten anderer Autoren. In selektierten Kreuzungsnachkommenschaften fanden ONO (1952), REINBERGS (1964), SHEVTZOV

und DAVIDENKO (1974) sowie FEDAK (1975) zum Teil erheblich höheren Samenansatz als in den elterlichen autotetraploiden Gerstensorten bzw. Stämmen.

Selektion und Samenansatz

Bedingt durch die Konzeption des Diploidisierungsprogrammes waren die Linien aus mutagener Behandlung und Kreuzung nach dem Pedigree-Verfahren selektiert worden, nicht aber die Ausgangssorten, die als Ramsche lediglich von Jahr zu Jahr vermehrt worden waren. Es erhob sich deshalb die Frage, wie diese Sorten auf Selektion reagieren würden, d. h. ob der dargestellte Fertilitätsgewinn nicht auch durch Selektion auf hohen Samenansatz in den Ausgangssorten allein möglich gewesen wäre. Deshalb wurden hochfertile und weniger fertile Pflanzen aus den Sorten und Linien ausgewählt und ihre Nachkommenschaften im Winter 1975/76 im Gewächshaus in Grünbach geprüft. Der Samenansatz aller Pflanzen wurde bestimmt. In der *Abbildung 5* sind die Häufigkeitsverteilungen erstellt. Deren Verlauf deutet einen Unterschied der Verteilungen von Sorten und Linien insgesamt an, nicht aber zwischen positiver und negativer Selektion innerhalb von Sorten und Linien. Die Homogenitätstests nach BRANDT-SNEDECOR bestätigen diesen Eindruck. Die Chi-Quadrat-Werte für die Vergleiche positiv und negativ selektierter Sorten und Linien zeigen keine gesicherten Abweichungen zwischen diesen Verteilungen an. Dagegen weist der hochsignifikante Chi-Quadrat-Wert für den Vergleich von Sorten und Linien insgesamt eine deutliche Abweichung nach (*Tab. 4*). Diesen Ergebnissen entsprechen die der Varianzanalyse und der Mittelwertvergleiche, die in *Abbildung 5* angegeben sind und volle Übereinstimmung mit der Analyse der Häufigkeitsverteilungen zeigen. Damit wurde die Erwartung bestätigt, daß Selektion auf hohen Samenansatz allein nicht ausreicht, um die Fertilität autotetraploider unbehandelter Gerstensorten nachhaltig zu verbessern. Die *Abbildung 3* zeigt, daß der mittlere Samenansatz dieser Sorten über einen Zeitraum von zwölf Jahren keine wesentliche Veränderung erfahren hat. Die auftretenden Jahresschwankungen sind allein aus den jährlich variierenden Anbaubedingungen (Boden, Witterung) erklärbar. Diese relative Konstanz des Samenansatzes ist bemerkenswert, insbesondere weil in den Jahren 1964 und 1974 positive Fertilitätsauslesen durchgeführt worden waren, die aber ohne positive Wirkung auf den Ansatz der Nachkommenschaften blieben. Allerdings ist durch reine Auslese in Rohtetraploiden allein auch keine Fertilitätsverbesserung zu erwarten, da die intravarietale Variabilität solcher Autotetraploider wegen ihrer weitgehenden Homozygotie sicherlich sehr begrenzt ist. Auf diese Weise ist auch die erfolglose erneute Auslese in den fertileren Linien zu erklären. Da sie sich bereits in der F₁₂-Generation befanden, dürften auch sie weitgehende Homozygotie für die genetischen Faktoren des Samenansatzes erreicht haben. Diese Feststellung wird bestätigt durch die teilweise schon erwähnten Ergebnisse anderer Autoren, deren Auslese auf Fertilität in autotetraploiden Sorten erfolglos blieb (SMITH 1960, REINBERG und SHEBESKI 1959). Darüber hinaus ergaben die Untersuchungen von HELGASON und ROMMEL (1963) sowie von METTIN und TSCHAWDAROFF (1966), daß auch die direktere Selektion gegen Aneuploide letztlich ohne Wirkung auf den Samenansatz blieb. Die Autoren fanden, daß kleine Körner (Schmactkörner)

Tab. 4 Häufigkeitsverteilungen des Samenansatzes aller Pflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen und selektierter Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Nachkommenschaften positiv (A) und negativ (B) selektierter Pflanzen, Gewächshausversuch 1975/76. — Frequency distributions of seed set of all plants of untreated original autotetraploids and selected lines after mutagenic treatment and hybridization; progeny of positively (A) and negatively (B) selected plants; greenhouse trial 1975/76

Material 4x	Anzahl Pflanzen	0 bis 10	10 bis 20	20 bis 30	30 bis 40	40 bis 50	50 bis 60	60 bis 70	70 bis 80	80 bis 90	90 bis 100
Ausgangsformen											
A	134	2	3	6	5	7	29	40	28	11	3
B	89	2	2	2	3	4	22	26	19	8	1
Summe	223	4	5	8	8	11	51	66	47	19	4
Linien											
A	141	2	1	2	6	10	12	25	46	28	9
B	117	2	1	4	2	7	13	25	35	26	2
Summe	258	4	2	6	8	17	25	50	81	54	11
Gesamtsumme	481	8	7	14	16	28	76	116	128	73	15

Homogenitätstests nach BRANDT-SNEDECOR (SACHS 1974):

Sorten¹⁾ (Klassen 0—50 und 80—100 zusammengefaßt): $\chi^2 = 0,45$ n.s.; $\chi^2_{4;0.05} = 9,49$
 Linien¹⁾ (Klassen 0—40 und 80—100 zusammengefaßt): $\chi^2 = 1,25$ n.s.; $\chi^2_{5;0.05} = 11,07$
 Sorten vs Linien (0—40 und 80—100 zusammengefaßt): $\chi^2 = 39,64$ ***; $\chi^2_{5;0.001} = 22,46$
 n.s. = nicht signifikant, *** = signifikant bei $p < 0,001$, ¹⁾ = A vs B.

Tab. 5 Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes der C₁ 1977 und C₂₂ 1977 der autotetraploiden Ausgangsform 'D 9/55'; Freilandanbau in Grünbach. — Frequency distributions of seed set of the C₁ 1977 and the C₂₂ 1977 of the autotetraploid original form 'D 9/55'; field trial at Grünbach

Genera- tion	Anzahl Pflanzen	Fertilitätsklassen									
		0 bis 10	10 bis 20	20 bis 30	30 bis 40	40 bis 50	50 bis 60	60 bis 70	70 bis 80	80 bis 90	90 bis 100
C ₁	120	4	4	5	8	6	12	28	33	19	1
C ₂₂	75	1	1	2	2	5	6	11	34	12	1
Total	195		6			11	18	39	67	33	

Homogenitätstest (BRANDT-SNEDECOR): $\chi^2 = 9,45$ n.s.; $\chi^2_{5;0.05} = 11,07$ (Klassen 0—40 und 80—100 zusammengefaßt).

häufiger aneuploid waren als große, vollausgebildete Samen. Eine Auslese gegen kleine Körner kommt also einer Selektion gegen Aneuploide gleich. Eine solche Auslese wurde unterschwellig auch bei unseren Ausgangssorten ange-

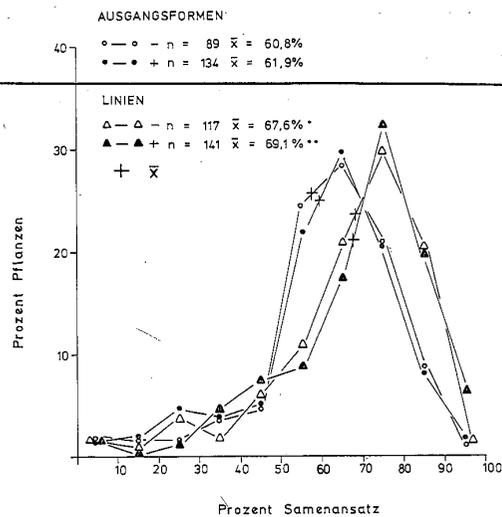


Abb./Fig. 5 Häufigkeitsverteilungen des prozentualen Samenansatzes von Einzelpflanzen unbehandelter autotetraploider Ausgangsformen und selektierter Linien nach mutagener Behandlung und Kreuzung; Nachkommenschaften negativ und positiv selektierter Einzelpflanzen, Gewächshausversuch 1975/76. *, ** bei $p < 0,05$ bzw. $p < 0,01$ signifikant größer als die Mittelwerte der Ausgangsformen. — Frequency distributions for percent seed set of single plants of untreated original autotetraploids and selected lines after mutagenic treatment and hybridization; progeny of negatively and positively selected plants, greenhouse trial 1975/76. *, ** at $p < 0,05$ and $p < 0,01$, respectively, higher than the means of the original forms

wandt, da sie jeweils als Ramsche gedriht, gedroschen und gesiebt wurden. Der Vergleich von langjährig vermehrtem Material der Ausgangssorte 'D9/55' in C_{22} mit neuhergestellten Autotetraploiden in C_1 zeigt, daß das ältere Material im Laufe der Generationen keine Fertilitätsverbesserung erfahren hat (Tab. 5).

Die Wirkungslosigkeit reiner Fertilitätsauslesen in Autoploiden bekräftigt die Effektivität der hier angewandten „Diploidisierungsmethode“ für die Verbesserung des Samenansatzes. Dabei bleibt allerdings offen, ob die Bestrahlung oder die Kreuzung oder beides zusammen dafür ausschlaggebend waren. Später vorgenommene Kreuzungen zeigen, daß es deutliche Fertilitätsunterschiede zwischen Kreuzungen unbehandelter autotetraploider Sorten gibt (Tab. 6). Auch die besten Nachkommenschaften aus diesen Kreuzungen erreichten aber in den Folgegenerationen den Samenansatz der Kreuzung Nr. 42 nicht.

Fertilität und Vitalität

Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, daß die Fertilität autotetraploider Pflanzen ganz entscheidend beeinflusst wird von ihrem Genotyp (Vitalität) sowie von verschiedenen Umweltfaktoren. Die eigenen Ergebnisse (siehe Abb. 3) sowie die von ROMMEL (1961) bei Teträgerste und von MOORE (1963) bei Tetraroggen verdeutlichen, daß die Fertilität an verschiedenen Orten und in verschiedenen Jahren erheblich variieren kann, da günstigere Umweltbedingungen eine höhere Überlebensrate aneuploider Zygoten erlauben. Einen ähnlichen Effekt beobachteten ELLERSTRÖM und SJÖDIN (1963) durch zusätzliche Stickstoffdüngung. In heterozygoten Tetraroggenbastarden stellten MÜNTZING (1954) sowie ELLERSTRÖM und HAGBERG (1967) höheren Samenansatz in Verbindung mit deutlichen Heterosiseffekten fest. Auch in Teträgerste zeigten F_1 -Pflanzen mit ausgeprägtem Heterosiseffekt höheren Samenansatz als solche mit geringem oder keinem Hybrideffekt (ISING 1967).

Tab. 6 Samenansatz verschiedener autotetraploider zweizeiliger Sommergerstenformen und ihrer Kreuzungsnachkommenschaften in der F_2 -Generation; Grünbach 1972. — Seed set of different autotetraploid two-rowed spring barley forms and of their cross-progeny in the F_2 generation; Grünbach 1972

4x Sorte / 4x Kreuzung	Anzahl Pflanzen	Prozent Ansatz $\bar{x} \pm SE$
Shin Ebisu	30	70,9 \pm 2,9
Scholz Mut. 4242	22	71,2 \pm 2,4
Shin Ebisu \times Scholz Mut. 4242 (F_2)	14	74,3 \pm 1,8
Frederickson	30	60,1 \pm 2,9
lo-8 (Haisa II-Mutante)	28	68,0 \pm 2,6
Frederickson \times lo-8 (F_2)	13	78,1 \pm 3,2
Cowra	29	70,7 \pm 2,8
Kihara early golden	29	72,9 \pm 3,4
Cowra \times Kihara early golden (F_2)	5	78,3 \pm 3,3
Kihara Hakata	29	62,8 \pm 3,1
Firlbeck's	30	73,4 \pm 2,1
Kihara Hakata \times Firlbeck's (F_2)	9	62,8 \pm 6,0

$\bar{x} \pm SE$ = Mittelwert \pm Standardfehler. $\bar{x} \pm SE$ = mean \pm Standard error.

Bei ihrer Untersuchung des Zusammenhanges zwischen dem Samenansatz, der Meioseregelmäßigkeit und der Vitalität als Folge von Selektion gingen HOSSAIN und MOORE (1975) davon aus, daß der Samenansatz bei autotetraploidem Roggen sowohl durch cytologische Faktoren als auch „sogenannte physiologische Faktoren“ determiniert wird. Als Zielgröße für die physiologischen Faktoren betrachteten die Autoren die Vitalität der Einzelpflanzen, die sie anhand der Merkmale Pflanzenhöhe, Bestockung, Ährchen je Ähre und Ährenlänge zu erfassen versuchten. Die Ergebnisse zeigen, daß höhere Fertilität nicht unbedingt mit Vitalität verbunden ist. Die Korrelationen zwischen den genannten Merkmalen und dem Samenansatz sind insgesamt schwach, nach positiver Selektion aber doch stärker ausgeprägt als nach negativer und ohne Selektion. Die Autoren schließen daraus, daß die Selektion auf hohen Samenansatz offenbar zugleich eine Selektion physiologischer Faktoren bedingt und damit die so verursachte Variabilität des Samenansatzes reduziert hat. Infolgedessen haben die cytologischen Faktoren (Meioseregelmäßigkeit) einen größeren Einfluß auf den Samenansatz. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß der Samenansatz in der positiv selektierten Population etwas niedriger war als in der unselektierten.

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, die Vitalität mit den Merkmalen „Ähren je Pflanze“ (Bestockung) und „Blüten je Ähre“ zu erfassen. Die Blütenzahl (Spindelstufenzahl) wird nach TAVČAR (1938, zit. in Hb. f. Pflanzzüchtg. Bd. II, S. 301) nur wenig modifiziert (siehe auch FREISLEBEN und METZGER 1942). Die Bestockung ist von zahlreichen Genen komplex beeinflusst (NILAN 1964), so daß Variationsursachen schwieriger definierbar sind. Sicher aber wird das Merkmal erheblich von Außenfaktoren modifiziert.

In der *Tabelle 7* sind die Korrelationsergebnisse der untersuchten Generationen gegenübergestellt. Diese Resultate der Jahre 1974 und 1975/76 bestätigen zwar, daß gesicherte positive Korrelationen sowohl zwischen den Vitalitätsdaten einerseits als auch zwischen ihnen und der Fertilität andererseits existieren. Diese sind aber insgesamt — wegen vielfältiger modifikativer Einflüsse — nur schwach ausgeprägt.

Tab. 7 Korrelationen des Samenansatzes (Fertilität, c) mit morphologischen Merkmalen der Vitalität (Anzahl Ähren je Pflanze, a, Anzahl Blüten je Ähre, b); Feldversuch 1974 und Gewächshausversuch 1975/76. — Correlations of seed set (fertility, c) with morphological characters of vitality (number of spikes per plant, a, number of florets per spike, b); field trial 1974 and greenhouse trial 1975/76

Merkmal	Material	Anzahl Pflanzen	(b) Blüten je Ähre	(c) Samenansatz
(a) Anzahl Ähren je Pflanze	Sorten 1974	700	+0,089*	+0,153***
	Sorten — 1975/76*)	89	+0,126	+0,230**
	Sorten + 1975/76**)	134	+0,066	+0,038
	Linien 1974	1500	+0,170***	+0,110***
	Linien — 1975/76	117	+0,233*	+0,110
	Linien + 1975/76	141	+0,023	+0,069
(b) Anzahl Blüten je Ähre	Sorten 1974	700	—	+0,192***
	Sorten — 1975/76	89	—	+0,211*
	Sorten + 1975/76	134	—	+0,242***
	Linien 1974	1500	—	+0,130***
	Linien — 1975/76	117	—	+0,280**
	Linien + 1975/76	141	—	+0,456***

*) — = Nachkommen von Pflanzen mit niedrigerem Samenansatz (progeny of plants with lower seed set).

**) + = Nachkommen von Pflanzen mit höherem Samenansatz (progeny of plants with higher seed set).

*, **, *** signifikant bei $p < 0,05$, $p < 0,01$ und $p < 0,001$.

Betrachtet man diesbezüglich eine größere Anzahl vergleichbarer autotetraploider und diploider Sorten des Tetra-Weltsortimentes, so wird deutlich, daß die Variation der Fertilität (Prozent Samenansatz) weitgehend unabhängig von der der Vitalität (Ähren je Pflanze) ist (*Abb. 6*).

Die Ergebnisse des Jahres 1975/76 verdeutlichen darüber hinaus, daß der Einfluß von „Ähren je Pflanze“ und „Blüten je Ähre“ durchaus nicht gleichsinnig bzw. gleich stark (*Tab. 7*) ausgeprägt ist. Die Korrelationen zwischen beiden Merkmalen und zwischen „Ähren je Pflanze“ und „Samenansatz“ sind nach negativer Selektion stärker ausgeprägt als nach positiver. Insgesamt engere Korrelationen zeigen die Merkmale „Blüten je Ähre“ und „Samenansatz“, insbesondere nach positiver Selektion bei den Linien. Es wird vielfach festgestellt, daß die Bestockung in erheblichem Maße umweltvariabel ist. Nimmt die Ährenzahl je Pflanze zu, so kann in einem Teil der Ähren — insbesondere in den Nachschossern — Nährstoffmangel auftreten. Diese Ähren weisen erhöhte

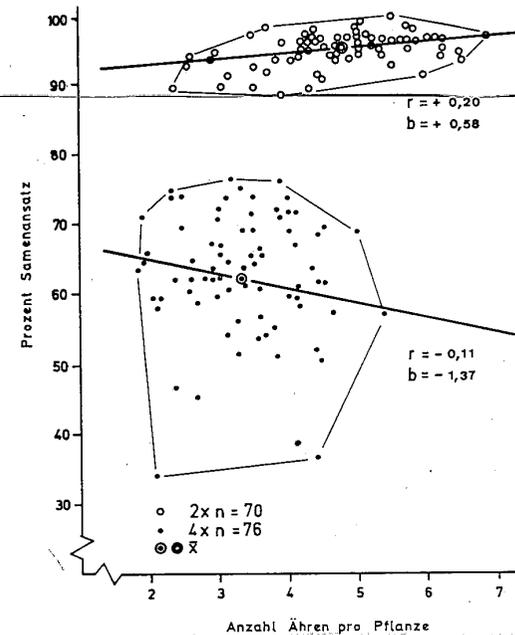


Abb./Fig. 6 Zusammenhang zwischen der Anzahl der Ähren/Pflanze (Vitalität) und dem prozentualen Samenansatz (Fertilität) in Autotetraploiden (●) und ihren diploiden Ausgangsformen (○); Freilandanbau 1974. — Relationship between the number of spikes per plant (vitality, vigour) and the percent seed set (fertility) in autotetraploids (●) and their diploid original forms (○); field trial 1974

partielle Sterilität auf und reduzieren so den Samenansatz der betreffenden Pflanze insgesamt. Der grundsätzlich positive Zusammenhang zwischen Bestockung und Fertilität in einer tetraploiden Population wird so abgeschwächt. Die Annahme solcher Außeneinflüsse erklärt die schwächeren Korrelationen zwischen Ähren je Pflanze und dem Samenansatz nach positiver Selektion.

Betrachtet man die Ergebnisse der Jahre 1974 und 1976 zusammen bezüglich der Beziehungen zwischen Vitalitäts- und Fertilitätsdaten, so ist kein deutlicher Unterschied zwischen Sorten und Linien erkennbar, beide reagieren demnach ähnlich auf Veränderungen der Vitalität. Geht man danach davon aus, daß die höhere Fertilität der Linien weitgehend auf deren regelmäßigerem Meioseverlauf beruht, so ist anzunehmen, daß physiologische Faktoren die weitere Verbesserung, insbesondere so wesentlicher Merkmale wie Bestockung und damit letztlich auch des Kornertrages tetraploider Gersten limitieren.

Ertragsleistung autotetraploider Gerste

Als Konsequenz der zuvor dargestellten Reduktion von Vitalität und Fertilität autotetraploider Gerste — ebenso wie anderer Autopolyploider — ist deren Samenertrag in der Regel mehr oder weniger deutlich gegenüber Diploiden verringert. So berichtete MÜNTZING (1948) von zehn Tetragerststämmen nur 21 bis 40 % des Kornertrages vergleichbarer diploider Sorten. Etwas höhere Relativerträge von etwa 50 % erzielten Stämme aus dem Hohenthurmer Tetragerstmaterial (METTIN und TSCHAWDAROFF 1966). FRIMMEL und GAUL (1969) schließlich selektierten mit Hilfe des hier dargestellten Diploidisierungsprogrammes tetraploide Gerstestämme mit bis zu 65 % Korn-

ertrag im Vergleich zu der damaligen diploiden Standardsorte 'Union'. Die vier Ausgangssorten 'Haisa II', 'D 8/55', 'D 9/55' und 'Weihenstephaner' erzielten im Mittel 44 % des Ertrages von 'Union'. In einem Mikrodrillversuch erreichten Tetrastämme sogar bis zu 71 % des Kornertrages von 'Union'. Der entsprechende Mehrertrag gegenüber den tetraploiden Vergleichssorten betrug 26 % (FRIMMEL und GAUL 1970). Die eigenen Ergebnisse stellen gegenüber den letztgenannten einen weiteren Fortschritt dar. Die *Tabelle 8* zeigt, daß der Kornertrag aller in der Prüfung enthaltenen Stämme höher ist als der Ertrag der besten Kontrollsorte 'Haisa II'; entsprechend sind alle Stämme deutlich ertragreicher als die schlechteren Kontrollsorten. Die höchste Steigerung in diesem Versuch erreicht Stamm Nr. 6609/75 mit 30 % gegenüber dem Standardmittel. In anderen Leistungsprüfungen auch verschiedener Jahre lagen die

Tab. 8 Ertragsmerkmale und Kornertrag tetraploider Stämme und unbehandelter Ausgangsformen; Große Leistungsprüfung, Lateinisches Rechteck (10 m² Parzellengröße), Grünbach 1976. — Characters of yield and kernel yield of tetraploid strains and untreated original autotetraploids; drill trial, latin rectangle (10 m² plot size), Grünbach 1976

Stamm-Nr. Sorte	B/A*)	K/A*)	SA*)	BD*)	TKG*)	KE*)	KE %*)
6601/76	19,1	14,3	60,0	158,0	57,2***	2189,8	59,8
6603	18,8	14,3	60,7*	185,5*	55,9**	2192,5	59,9
6604	19,0	14,4	60,7**	193,8**	55,3*	2269,0*	62,0
6605	18,5	14,7	63,0***	178,8	55,6**	2222,3*	60,7
6606	19,4	14,5	59,8	166,8	56,6***	2167,3	59,2
6607	20,6	16,3***	62,7***	185,5*	53,3	2195,3	60,0
6608	18,7	14,8	63,1***	180,5*	51,0	1959,8	53,4
6609	20,6	16,2**	62,4***	195,5**	54,5	2433,5**	66,5
6610	20,9*	16,8***	63,8***	159,0	53,8	2099,3	57,4
6611	21,5**	16,1**	59,9	170,8	58,3***	2168,8	59,3
6612	21,8***	17,0***	61,8**	155,0	54,3	2238,0*	61,1
6613	19,5	15,0	61,3*	163,3	52,4	2112,0	57,7
6614	21,9***	16,9***	61,6**	148,5	61,2***	2202,5	60,2
6615	21,5**	17,3***	63,7***	151,8	56,8***	2280,8*	62,3
6616	23,1***	17,8***	61,4*	142,8	56,4***	2111,3	57,7
6617	19,2	15,1	62,7***	169,5	53,2	2085,8	57,0
6618	19,5	15,0	61,3*	145,7	55,4*	2183,0	59,6
6619	19,4	15,1	61,8**	184,5*	53,9	2134,3	58,3
Haisa II	20,5	14,5	57,2	153,3	50,8	1930,8	
D 8/55	21,0	14,6	56,5	153,0	52,4	1917,0	
	\bar{x} 19,7	\bar{x} 14,2	\bar{x} 58,1	\bar{x} 154,3	\bar{x} 53,3	\bar{x} 1846,7	50,5
D 9/55	18,9	13,9	59,0	149,0	54,1	1767,5	
Weihenstephaner	18,6	13,8	59,6	162,0	55,8	1771,5	
2x Villa	23,3	22,4	78,8	249,3	40,8	3660,3	100,0

*) B/A = Anzahl Blüten je Ähre (winkeltransformiert); K/A = Anzahl Körner je Ähre; SA = Prozent Samenansatz; BD = Bestandesdichte; TKG = 1000-Korn-Gewicht (g); KE = Kornertrag (g); KE % = Kornertrag relativ zu 2x "Villa".

*, **, *** signifikant größer als der Mittelwert der 4x Kontrollsorten auf dem 5%, 1%- und 0,1%-Niveau.

Spitzenerträge noch leicht darüber, so daß die erzielte Ertragsverbesserung als genetisch stabil angesehen werden kann. Der Relativwert 130 % gegenüber den autotetraploiden Kontrollsorten entspricht einem Relativertrag von 67 % im Vergleich zu der hier mitgeprüften derzeitigen Standardsorte 'Villa'. Berücksichtigt man, daß 'Villa' ein gegenüber 'Union' erhöhtes Ertragspotential hat, so muß die erzielte Erhöhung der Relativerträge gegenüber den Ergebnissen von FRIMMEL und GAUL (1969) an verwandtem Material aus dem gleichen Diploidisierungsprogramm sicherlich noch höher eingeschätzt werden, als aus den dargestellten Zahlen hervorgeht.

Ertragszusammensetzung

Aus der *Tabelle 8* ist ersichtlich, daß die aufgeführten tetraploiden Zuchtstämme für alle fünf untersuchten Ertragsmerkmale in vielen Fällen höhere Werte erzielten als die Ausgangssorten bzw. das Ausgangssortenmittel. Besonders auffallend sind diese Erhöhungen bei den beiden Komponenten Kornzahl je Ähre (K/A) und Bestandesdichte (BD). Beide Merkmale sind auch maßgeblich an der Ertragssteigerung beteiligt, wie die Korrelationsanalyse offenbart (*Tab. 9a*). Dabei erweist sich die Kornzahl je Ähre neben dem Samenansatz als am engsten mit dem Kornertrag korreliert ($r = +0,49^*$ bzw. $r = +0,53^{**}$). Aber auch die anderen Komponenten üben einen deutlichen positiven Einfluß auf den Ertrag aus. Die in der *Tabelle 9a* angegebenen Bestimmtheitsmaße vermitteln auf anschauliche Weise den Anteil der durch die einzelnen Komponenten erzielten Ertragsverbesserung; dabei tritt besonders die Kornzahl je Ähre hervor. Betrachtet man allerdings die Ergebnisse der Multiplen Regressionsanalyse (*Tab. 9b*), so wird klar, daß nur der partielle Regressionskoeffizient für die Regression Kornertrag/Bestandesdichte statistisch gesichert ist; dieses Ergebnis dokumentiert die entscheidende Bedeutung, die der Erhöhung der Bestandesdichte für weitere Ertragsverbesserungen zukommt. Insgesamt können etwa 63 % der Variabilität des Kornertrages aus den fünf Ertragskomponenten dieses Beispiels erklärt werden ($B_M\% = 62,59$; *Tab. 9b*).

Tab. 9a Korrelationskoeffizienten (r) und Bestimmtheitsmaße (B %) verschiedener Ertragskomponenten und des Kornertrages; Leistungsprüfung 1976 mit 18 tetraploiden Stämmen und vier autotetraploiden Ausgangsformen aus *Tabelle 8****). — Correlation coefficients (r) and coefficients of determination (B %) of different yield characters and kernel yield; drill trial 1976 with 18 tetraploid strains and 4 autotetraploid original forms from *Table 8*

	r						
	B/A*)	K/A*)	SA*)	BD*)	TKG*)	KE*)	
B/A	—	+0,87***	+0,05	-0,44*	+0,28	+0,26	
K/A	76,03	—	+0,53**	-0,23	+0,30	+0,49*	
B	0,24	28,08	—	+0,29	+0,11	+0,53**	
%	19,56	5,41	8,63	—	-0,19	+0,39	
TKG	7,99	9,06	1,11	3,46	—	+0,38	
KE	6,92	24,22	28,61	15,40	14,34	—	

*) B/A = no. of florets per spike; K/A = no. of seeds per spike; SA = percent seed set; BD = no. of spikes per unit area; TKG = 1000-grain-weight; KE = grain yield.

**) Ohne 2x Villa.

* signifikant bei $p < 0,05$; ** signifikant bei $p < 0,01$; *** signifikant bei $p < 0,001$.

Dies entspricht einem multiplen Korrelationskoeffizienten von $r_M = 0,79$. Die multiple Regression des Kornertrages auf die fünf untersuchten Merkmale ist hoch signifikant (Tab. 9b).

Tab. 9b Multiple Regressionen des Kornertrages (y) auf verschiedene Ertragsmerkmale (x_1 bis x_5). - Multiple regressions of kernel yield (y) on different characters of yield (x_1 - x_5)

Merkmals	$b_{part}^1)$	$S_b^2)$	t-Wert	
$y = KE$	$a = -5112,77$	24,23	211,05	
$x_1 = B/A$	- 268,43	385,30	-0,70	
$x_2 = K/A$	409,75	497,92	0,82	
$x_3 = SA$	- 96,60	151,34	-0,64	
$x_4 = BD$	5,32	1,84	2,90*	
$x_5 = TKG$	20,30	11,20	1,81	
$B_M\%^3) = 62,59$		$r_M^4) = 0,79$		
Varianzursache	FG	SQ	MQ	F
Regression	5	345644,56	69128,91	5,35**
Fehler	16	206586,06	12911,63	($F_{5/16;0,01} = 4,44$)
Gesamt	21	552230,62		

1) Partieller Regressionskoeffizient; 2) Standardabweichungen von b; 3) mehrfaches Bestimmtheitsmaß; 4) mehrfacher Korrelationskoeffizient.

* signifikant bei $p < 0,05$; ** signifikant bei $p < 0,01$.

Bei Getreidearten, deren hauptsächlich genutzte Organe die Karyopsen sind, wirken sich Störungen in der Samenbildung naturgemäß besonders hinderlich auf die Kornertragsbildung aus. Dies muß nicht unbedingt auch auf den Gesamtrohmasseertrag zutreffen, wie die Ergebnisse von SIMONSEN (1973) u. a. bei autotetraploidem Deutschen Weidelgras (*Lolium perenne*) zeigen. Dort erzielten die diploiden Klone nur 89 % des Grünmasseertrages eutetraploider Klone ($2n = 28$). Allerdings betrug der Anteil 28chromosomiger Klone an der Gesamtpopulation nur 52 % und der Grünmasseertrag aneuploider Klone war deutlich gegenüber dem euploider reduziert (etwa 65 %). Diese Ergebnisse können allerdings nicht für alle Futtergräser generalisiert werden. So zeigen etwa eutetraploide ($2n = 28$) Klone des Wiesenschwingels (*Festuca pratensis*) keinen höheren Ertrag (100 %) als diploide ($2n = 14$) Klone (107 %). Dafür aber ist der Anteil Eutetraploider an der Gesamtpopulation mit 73 % deutlich höher als bei *L. perenne*, und der Trockensubstanzertrag der Aneuploiden ($2n = 26$ bis 31) ist weniger stark reduziert (etwa 70 bis 80 %) als bei Weidelgras (SIMONSEN 1975).

Auch der Bestandesdichte (bezogen auf reproduktive Organe) kommt bei Getreidearten größere Bedeutung zu als bei Futtergräsern. Die primäre Ursache der reduzierten Bestandesdichte Tetraploider ist ihre gegenüber Diploiden

geringere Bestockung (siehe Abb. 6). Deren Hintergrund versucht man vielfach mit „physiologischen Faktoren“ zu erklären, über die allerdings keine greifbaren Erkenntnisse vorliegen. Verschiedene theoretische Erklärungen für die reduzierte Bestockung Polyploider aufgrund ihres physiologischen Verhaltens sind möglich. Die Frage der Bestockung bzw. Verzweigung bei Pflanzen steht in engem Zusammenhang mit der „apikalen Dominanz“, dem Dominieren des Haupttriebes. Dabei kommt dem Hormonhaushalt der Pflanze eine große Bedeutung zu. Offenbar führen höhere Auxin- bzw. Gibberellinhalte in Haupthalmen zu deren Dominanz. Andererseits ist auch denkbar, daß der Auxingehalt der Nebentriebe einfach für ihre Entwicklung suboptimal ist (WAREING und PHILLIPS 1971). Nun ist bekannt, daß Polyploide im Vergleich zu ihren diploiden Ausgangsformen häufig aufgrund ihres größeren Zellvolumens einen erhöhten Wassergehalt (STEBBINS 1950) und damit eine Verdünnung der Zellinhaltsstoffe aufweisen. Die Untersuchungen von AVERY und POTTORF (1945) zeigten, daß tetraploider Kopfkohl nur ein Drittel bis die Hälfte des Auxingehaltes der Diploiden in der Trockensubstanz aufweist. Bei Sommergerste fand HRADILIK (1973), daß ein hoher endogener Gibberellin gehalt der Koleoptile apikale Dominanz auslöst. Eine gewisse Bestätigung dafür ist der Befund von WÜNSCHE (1973), daß das „Antihormon“ CCC bei Sommergerste und Sommerweizen die Bestockung erhöhen kann.

Setzt man voraus, daß der geringere Hormongehalt bei Polyploiden die Regel ist, so darf aus den dargestellten Zusammenhängen geschlossen werden, daß die Seitentriebe — die zunächst angelegt werden — wegen Hormonmangel in ihrer Entwicklung unterdrückt werden. Diese Überlegung wird durch den Habitus tetraploider Gerstenpflanzen (ein bis zwei Haupthalme und zum Teil viele ährenlose Nebenhalm) unterstützt. Sicherlich spielen in diesem Zusammenhang auch Ernährungsfaktoren eine wichtige Rolle. Bei diploider Gerste hat die Stickstoff- und Phosphatdüngung erheblichen Einfluß auf die Bestockung (NITTLER und JENSEN 1974). Dies trifft um so mehr für die wurzelschwachen Tetraploiden zu. Aus den Zusammenhängen ergibt sich, daß die Selektion von physiologisch besser angepaßten Tetraploiden möglicherweise mit der Reduktion des Zellvolumens und damit dem Verlust des *gigas*-Effektes einherginge.

Zusammenfassung

1. Autopolyploide Formen, die sich in der Regel durch einen *gigas*-Effekt auszeichnen, zeigen aufgrund von Uni- und Multivalentbildung in der Meiose gestörte Gametenbildung, reduzierten Samenansatz und geringeren Kornertrag als ihre diploiden Ausgangsformen.

2. In einem Programm zur „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ wurde versucht, mit Hilfe von wiederholter Mutationsauslösung und Bastardierung das cyto-genetische und physiologische Verhalten der Autopolyploiden dem der Diploiden anzugleichen und damit regelmäßige Gametenbildung und volle Fertilität zu erreichen.

3. Eine Nachkommenschaft (Nr. 42) aus der multiplen Kreuzung von fünf verschiedenen Tetraploiden nach bis zu siebenmaliger Bestrahlung-erwies

sich schon in F_8 1965 als besonders fertil. Weitere Auslesen in den Folgejahren brachten keine Verbesserung der Fertilität.

4 a) Linien aus der Nachkommenschaft zeigten in ihrer F_9 , F_{10} - und F_{11} -Generation signifikant höheren absoluten und relativen Kornansatz als die Ausgangssorten.

b) Eine Häufigkeitsanalyse des Samenansatzes der F_{10} 1974 ergab hochsignifikant mehr fertile Pflanzen ($> 80\%$ Ansatz) in den Linien als in den Sorten.

c) Eine positive und negative Fertilitätsauslese in Ausgangssorten und Linien zeigte in den Nachkommenschaften keine Wirkung auf Mittelwerte und Häufigkeitsverteilungen des Ansatzes.

5. Die Fertilität (Samenansatz) zeigte einen nur schwach positiven aber gesicherten Zusammenhang mit Merkmalen der Vitalität (Blüten/Ahre, Ähren/Pflanze).

6 a) In Drill-Leistungsprüfungen übertrafen alle geprüften Stämme den mittleren Kornertrag der Ausgangssorten, erreichten aber nur maximal 67% der diploiden Sorten 'Villa'.

b) Die Erhöhung des Kornertrages läßt sich in erster Linie auf die Verbesserung des Samenansatzes zurückführen.

c) Weitere Ertragssteigerungen erfordern eine wesentlich verbesserte Bestockungsfähigkeit der Tetraploiden.

Summary

Investigations in Autotetraploid Barley with Special Reference to Its Diploidisation

I. Fertility, Vigour and Kernel Yield

1. Autopolyploid plants are generally characterized by the so-called *gigas*-effect. In meiosis of autopolyploids the chromosomes usually form multivalents and univalents. As a consequence, the gamete formation is irregular, their seed set (fertility) and kernel yield are reduced as compared to diploid original forms.

2. In a "diploidisation program of autotetraploid barley" it was tried to change the cytogenetic and physiologic behaviour of the autotetraploids such that they should behave diploid-like in these respects. It was expected to achieve regular sporogenesis and complete seed set by means of recurrent mutation induction and multiple hybridization.

3. A selected progeny (No. 42) out of the hybridization of five autotetraploid varieties, previously irradiated up to seven times with X-rays, proved to be highly fertile already in its F_3 generation in 1965. Additional selections in the following years did not increase the seed set further.

4 a) Selected lines out of this progeny showed significantly increased seed set in their F_9 , F_{10} and F_{11} generations as compared to the original autotetraploid varieties.

b) The frequency distribution for seed set of the F_{10} 1974 reveals highly significant more fertile plants ($> 80\%$ seed set) than in the corresponding original autotetraploids.

c) Selection for low and high fertility in the selected lines and the original autotetraploids did not affect the means and frequency distributions for seed set of the respective progenies.

5. The fertility (seed set) showed a weak but significant relationship with characters of vigour (florets per spike, spikes per plant).

6 a) In drill-trials all of the selected lines tested overyielded the original autotetraploid varieties. However, their maximum yield was only 67% as compared to the diploid variety 'Villa'.

b) The increase of kernel yield is mainly due to the improvement of seed set described above.

c) Further enhancement of kernel yield requires a considerable improvement of the tillering ability of the barley tetraploids.

Herrn Prof. Dr. H. GAUL danke ich für die Übertragung des Forschungsvorhabens „Diploidisierung autotetraploider Gerste“ in der Abteilung für Pflanzengenetik und die mir hier gewährten großzügigen Arbeitsmöglichkeiten als wissenschaftlicher Mitarbeiter.

Herrn Prof. Dr. G. FISCHBECK bin ich besonders dankbar für das Interesse, das er dem bearbeiteten Vorhaben stets entgegengebracht hat, und seine Bereitwilligkeit, die vorliegende Arbeit als Dissertation zu vertreten. Weiterhin danke ich Herrn Prof. FISCHBECK und Herrn Priv.-Doz. Dr. F. J. ZELLER für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für viele hilfreiche Hinweise und Anregungen.

Für ermutigende und kritische Worte während der Durchführung und Niederschrift der Arbeit sage ich Herrn Prof. Dr. H. KUCKUCK herzlichen Dank.

Nicht zuletzt danke ich Frau ANNA HUBER und Herrn JOSEF BRANDLMEIER für ihre engagierte technische Hilfe.

Literaturverzeichnis

- AVERY, G. S., and L. POTTORF, 1945: Polyploidy, auxin and nitrogen in green plant tissue. *Amer. J. Bot.* 32, 697—702.
- BENDER, K., und H. GAUL, 1966: Zur Frage der Diploidisierung autotetraploider Gerste. *Z. Pflanzenzüchtg.* 56, 164—183.
- BHASKARAN, S., and M. S. SWAMINATHAN, 1960: Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley. I. Cytological and cytochemical studies. Part. I. *Genetica* 30, 449—480.
- —, and — —, 1961: Polyploidy and radiosensitivity in wheat and barley. I. Cytological and cytochemical studies. Part II. *Genetica* 31, 1—32.
- ELLERSTRÖM, S., and H. HAGBERG, 1967: Monofactorial heterosis in autotetraploid barley. *Hereditas* 57, 319—326.
- —, and J. S. SJÖDIN, 1963: Fertility problems in tetraploid rye. In: *Recent Plant Breeding Research Svalöf 1946—61*, 150—166. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- FEDAK, G., 1975: Fertility and meiotic behaviour in tetraploid barley. *Canad. J. Genet. Cytol.* 17, 121—123.
- FREESE, E., 1963: Molecular mechanism of mutation. In: J. H. TAYLOR (ed.), *Molecular Genetics*, 207—269. Academic Press, New York and London.
- FREISLEBEN, R., und I. METZGER, 1942: Genetische Studien zur Gerstenzüchtung. I. *Z. Pflanzenzüchtg.* 24, 507—522.
- FRIEDT, W., 1978: Untersuchungen an autotetraploiden Gersten unter besonderer Berücksichtigung der Diploidisierung. II. Meiosemerkmale. *Z. Pflanzenzüchtg.* (im Druck).
- FRIMMEL, G., und H. GAUL, 1969: Diploidisierung autotetraploider Gerste mit Hilfe mutagener Behandlung. *Ber. Arbeitstagg. 1969 Arbeitsgem. Saatzuchtleiter, Gumpenstein*, 243—267.
- —, und — —, 1970: Probleme der Polyploidiezüchtung bei Getreidearten. *Vortr. Pflanzenzüchter* 12, 261—281. DLG-Verlag, Frankfurt a. M.

- GAUL, H., 1958: Present aspects of induced mutations in plant breeding. *Euphytica* 7, 275—289.
- , 1963: Mutationen in der Pflanzenzüchtung. *Z. Pflanzenzüchtg.* 50, 194—307.
- , and W. FRIEDT, 1976: Progress in the diploidisation of autotetraploid barley. *Barley Genetics III. Proc. Third Intern. Barley Genet. Symp., Garching 1975*, 378—387. Thiernig, München.
- , G. FRIMMEL, A. FRITZ, and E. ULONSKA, 1970: Combination of yield and protein content in tetraploid barley. In: *Improving Plant Protein by Using Nuclear Techniques*, 133—147. IAEA, Vienna.
- HELGASON, S. B., and M. ROMMEL, 1963: Seed development in relation to aneuploidy in autotetraploid *Hordeum vulgare* L. *Canad. J. Genet. Cytol.* 5, 189—196.
- HOSSAIN, M. G., and K. MOORE, 1975: Selection in tetraploid rye. I. Effects of selection on the relationships between seed-set, meiotic regularity and plant vigour. *Hereditas* 81, 141—152.
- , and —, 1975: Selection in tetraploid rye. II. Effects of selection on the relationship between chiasma-frequency and pairing configurations. *Hereditas* 81, 153—164.
- HRADILIK, J., 1973: The content of native gibberellic acid in coleoptiles and growth characteristics of some cultivars of spring barley. *Acta Univ. Agric., Brno, Fac. Agron.* 21, 15—18.
- ISING, G., 1967: Fertility and heterosis in tetraploid barley. *Hereditas* 57, 327—332.
- KAO, K. N., E. REINBERGS, and B. L. HARVEY, 1970: Selection for seed setting in hybrid populations of autotetraploid barley, *Hordeum vulgare* L. *emend Lam. Crop Sci.* 10, 491—492.
- , B. L. HARVEY, E. N. LARTER, and E. REINBERGS, 1971: Effects of 5-Bromodeoxyuridine in autotetraploid barley. *Canad. J. Plant Sci.* 51, 21—24.
- METTIN, D., and G. A. TSCHAWDAROFF, 1966: Untersuchungen über die Häufigkeit und Weitergabe aneuploider Typen bei autotetraploider Gerste. *Züchter* 36, 98—103.
- MOORE, K., 1963: The influence of climate on a population of tetraploid spring rye. *Hereditas* 50, 269—305.
- MÜNTZING, A., 1948: Experiences from work with induced polyploidy in cereals. *Svalöf 1886—1946, History and Present Problems*, 324—337.
- , 1954: An analysis of hybrid vigour in tetraploid rye. *Hereditas* 40, 265—277.
- NILAN, R. A., 1964: The cytology and genetics of barley, 1951—1962. *Monogr. Suppl. No. 2, Res. Studies*, Washington State Univ., 278 S.
- NITTLER, L. W., and H. A. JENSEN, 1974: Cultivar differences among barley plants grown with different nutrient treatments. *Agron. J.* 66, 397—399.
- OHNO, S., 1970: *Evolution by Gene Duplication*, 160 S. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- ONO, T., 1952: Studies on artificial polyploid barley (jap.). *Papers Coord. Comm. Res. Genet.* III, 67—70.
- REINBERGS, E., 1964: Autotetraploids in barley. *Barley Genetics I. Proc. First Intern. Barley Genet. Symp., Wageningen 1963*, 151—154.
- , and L. H. SHEBESKI, 1959: Fertility of barley autotetraploids. I. Fertility in successive generations of four autotetraploid barley varieties and the effect of selection for fertility in the O.A.C. 21 autotetraploid. *Canad. J. Plant Sci.* 39, 98—107.
- , and —, 1961: Fertility of barley autotetraploids. II. The relationship of aneuploidy, dwarfing and fertility in four autotetraploid barley varieties. *Canad. J. Plant Sci.* 41, 124—133.
- , K. N. KAO, B. L. HARVEY, and L. H. SHEBESKI, 1970: Meiotic behaviour and preferential pairing in autotetraploid barley. *Crop Sci.* 10, 569—571.
- ROMMEL, M., 1955: Über Herstellung, Auslese und Fertilität tetraploider Gersten, 49 S. *Diss. Justus-Liebig-Hochschule, Gießen*.
- , 1961: Aneuploidy, seed set and sterility in artificially induced autotetraploid *Hordeum vulgare*. *Canad. J. Genet. Cytol.* 3, 272—282.
- , 1964: Aneuploids in some artificially induced polyploids of cultivated plants. *An. Estac. Exp. Aula Dei* 7, 105—112.
- SACHS, L., 1972: *Statistische Methoden*, 105 S. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- , 1974: *Angewandte Statistik*, 545 S. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- SHEVTSOV, I. A., and N. S. DAVIDENKO, 1974: Causes of lower fertility of autotetraploids of barley and the ways of its increasing (russ. with engl. summary). *Genetika (Moskau)* 10, 7—13.
- SIMONSEN, Ø., 1973: Cyto-genetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Lolium perenne* L. *Hereditas* 75, 157—188.
- , 1975: Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of *Festuca pratensis*. *Hereditas* 79, 73—108.
- SMITH, W. E., 1959: Fertility studies of autotetraploid varieties and hybrids of common barley, *Hordeum vulgare* L. *Diss. Abstr.* 20, 38.
- , 1960: Fertility of autotetraploid varieties and hybrids of barley. *Canad. J. Plant Sci.* 40, 434—442.
- SNEDECOR, G. W., and W. G. COCHRAN, 1973: *Statistical Methods*, 593 S. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- STEBBINS, G. L., 1950: *Variation and Evolution in Plants*, 643 S. Columbia Univ. Press, New York.
- , 1959: Genes, chromosomes and evolution. In: W. B. TURILL (ed.), *Vistas in Botany I*, 258 S. Pergamon Press, London.
- SYBENGA, J., 1972: *General Cytogenetics*, 359 S. North-Holland/Amer. Elsevier, Amsterdam—London—New York.
- TAVČAR, A., 1938: Vererbungsart der Spindelstufenzahl bei Bastardierungen einiger *distichum* × *vulgare*-Wintergersten. *Z. ind. Abst.- und Vererbungslehre* 75, 106—123 (zit.: H. KAPPERT und W. RUDOLF [Hrsg.], *Handb. Pflanzenzüchtg.*, Bd. II, S. 301. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg 1959).
- WAREING, P. F., and I. D. J. PHILLIPS, 1971: *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 303 S. Pergamon Press, Oxford.
- WEN-KWEI, P., and Y. YII-RUI, 1956: A preliminary report on investigations of auto-polyploids and amphiploids in some cereal crops. *Acta Bot. Sinica* 5, 297—316 (zit.: R. A. NILAN [ed.], *The Cytology and Genetics of Barley*, S.75. Washington State Univ. 1964).
- WÜNSCHE, U., 1973: Influence of growth retarding substances on cereals. II. Effects of temperature and light intensity on the influence of CCC on tillering of barley and spring wheat. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 138, 129—136.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. FRIEDT, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung mbH, München, Abteilung für Pflanzengenetik, D-8059 Grünbach (B.R. Deutschland).