

C62
no. 43

Wie entstehen die tropischen Hurrikans?

Von Dr. Herbert Riehl, Department of Atmospheric Science, Colorado State University, Fort Collins, Colorado

ATMOSPHERIC SCIENCE
LABORATORY COLLECTION

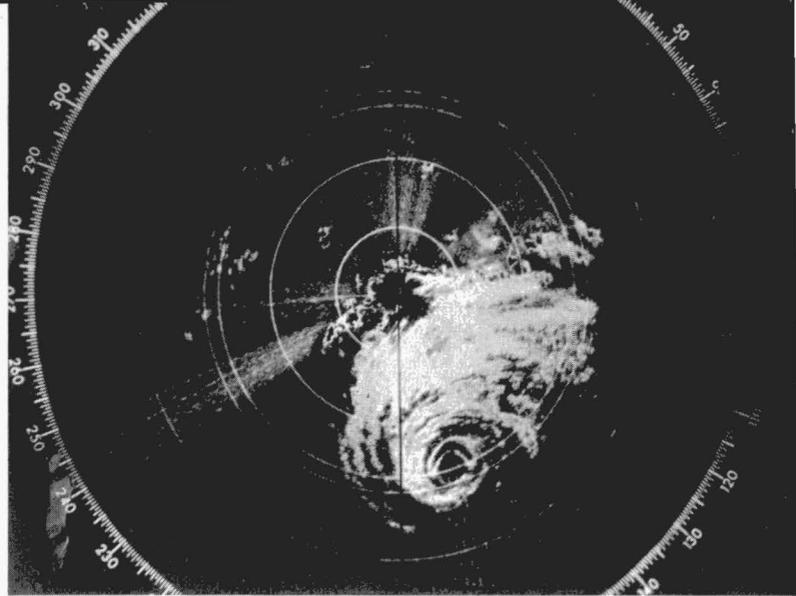


Bild 1: Radarbild vom Hurrikan „Donna“, 9. September 1960.

Für den Wissenschaftler ist die Hurrikanforschung sehr attraktiv. Denn erstens ist der tropische Wirbelsturm in gewissem Maße ein isolierter Wirbel. Man muß nicht so vielen verwobenen Ereignissen folgen wie in der Analyse der Zyklone mittlerer Breiten; dies erhöht die Chancen, bei den Untersuchungen neue, bedeutsame Entdeckungen zu machen. Zweitens weiß man mehr über die Energieumsätze im Hurrikan als in den Störungen höherer Breiten – oder glaubt mehr darüber zu wissen. Dies ist ein sehr günstiger Zustand bei einem atmosphärischen Problem, wo es doch im allgemeinen weit mehr unbekannte Veränderliche gibt als man bei bestem Willen brauchen kann.

Forschungsziele

Die meisten Forschungsversuche haben das Ziel, zur Lösung eines der drei folgenden Probleme beizutragen:

1. Struktur, Dynamik und Energieumsätze des Orkans. Man will erklären, auf welche Weise der Wirbelsturm sich in mehr oder weniger stetigem Zustand erhalten kann, oft für eine ganze Woche oder länger. Eine Lösung würde zum Verständnis des konzentrierten Zentrums führen, auch zur Berechnung, warum ein gegebener Sturm einen gewissen Intensitätsgrad erreicht und nicht mehr.

2. Ursprung der Hurrikans. Wir wissen, daß die Wirbelstürme sich aus schwachen Störungen im tropischen Windfeld entwickeln. Aber von solchen gibt es viele. Bestenfalls entwickelt sich ein Zehntel zum Orkan. Was sind die genauen Umstände, die den Unterschied ausmachen?

3. Bahn der Hurrikans. Es ist seit langem bekannt, daß sich tropische Wirbelstürme meist nach Westen bewegen und daß sie sich östlich drehen, wenn sie in die mittleren Breiten eintreten. Aber die Durchschnittsbahn bedeutet wenig für Schifffahrt und Küste; denn starke Abweichungen vom Durchschnitt sind die Regel, nicht die Ausnahme. Die Gründe für diese Abweichungen und die Vorhersage der Bahn sind das Ziel des größten Prozentsatzes von Forschungsarbeiten bis zur Gegenwart, bisher leider ohne voll befriedigenden Erfolg.

In diesem Aufsatz wollen wir uns hauptsächlich mit einem Problem beschäftigen, das der Lösung der Fragen 1. und 2. weitgehend zugrunde liegt, nämlich mit dem Problem des tiefen Druckes im Hurrikan. Wie wird dieser Druck geschaffen und erhalten?



Bild 2: Meteorologische Stationen im westatlantischen Hurrikanengebiet, wo die obere Atmosphäre bis zu etwa 16 km zweimal pro Tag sondiert wird. Von den meisten Stationen aus wird Druck, Temperatur, Feuchtigkeit und Wind gemessen.

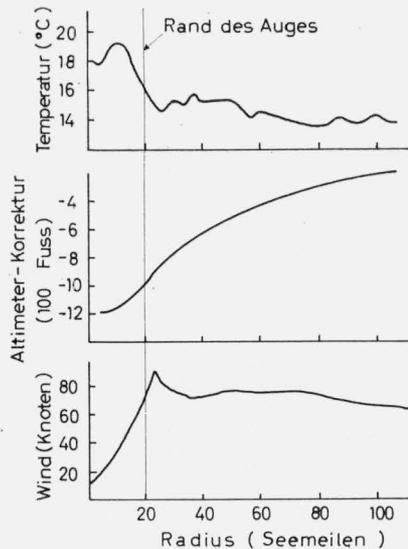


Bild 3: Beispiel der Hurrikanmessung durch Flugzeug, Hurrikan „Cleo“, 18. August 1958.

Dieser Wirbelsturm bewegte sich nach NNE in der Mitte des Atlantiks. Unser Bild zeigt die Resultate von Messungen, die auf einem Kurs direkt von außen nach innen in etwa 2 km Höhe auf der Vorderseite des Hurrikans erhalten wurden (nach LaSeur [5]). – Oben: Temperatur; Anstieg ist gering bis in die Nähe des Augenrandes, wo jedoch die Temperatur schon in der stärksten Konvektionszone außerhalb des Auges sich schnell erwärmt. Mitte: Altimeterkorrektur, durch direkte Radarpeilung auf der 820-mb-Fläche gemessen. Man kann diese Kurve also proportional zur Bodendruckverteilung ansehen. Der stärkste Gradient ist gerade außerhalb des Auges; aber der Druckfall endet nicht am Augenrande. Unten: Windgeschwindigkeit; der maximale Wind liegt außerhalb des Auges; aber der Abfall nach innen ist linear, und wir finden keine Diskontinuität am Augenrande. Außerhalb des Auges fällt die Windgeschwindigkeit nur sehr langsam ab, was häufiger vorkommt als früher erwartet wurde.

Wissenschaftlicher Fortschritt hängt oft mit Fortschritt in Instrumentation und Beobachtungsmöglichkeiten zusammen. Ehe wir unser Problem näher ansehen, wollen wir daher einen kurzen Blick auf Beobachtungsmethoden und -netze werfen.

Beobachtungen

Das Leben des tropischen Orkans spielt sich hauptsächlich über dem Meer ab, wo es wenig Bodenbeobachtungen gibt, oft gar keine. Im westlichen Teil des Atlantiks wie auch über dem westlichen Pazifik haben sich jedoch die Beobachtungen im letzten Jahrzehnt erheblich vermehrt, besonders die Höhenbeobachtungen von Wind, Temperatur und Druck bis zu etwa 15 km Höhe mittels Ballonaufstiegen (Bild 2). Diese Messungen geben Aufschluß über die Struktur und Entwicklung der Hurrikans in größeren Gebieten von 200 km Durchmesser und mehr. Sie lassen auch den Zusammenhang zwischen den tropischen Stürmen und der Zirkulation gemäßigter Breiten verfolgen und in der Vorhersage benutzen.

Ohne ins Detail zu gehen, sollen nun drei neue Beobachtungsmittel erwähnt werden, die auch imstande sind, das Innere der Orkane zu erforschen:

1. Seit 1956 hat der amerikanische Wetterdienst Forschungsflüge ins Zentrum der Hurrikans unternommen (Bild 3), zwischen 1 und 13 km Höhe. Diese Flüge ergänzen die Ballonaufstiege, zumal das Netz der Ballonstationen zu weitmaschig ist.

2. Radarbeobachtungen haben sich auch für Hurrikanbeobachtungen als von unerwartetem Wert erwiesen (Bild 1). Durch Reflexion der elektromagnetischen Signale an Wassertropfen in Wolken, besonders an großen Tropfen

in regnenden Wolken, haben sie gezeigt, daß der Niederschlag meistens von dünnen Spiralen kommt, die sich mit einem Winkel meist zwischen 20 und 30 Grad aufs Zentrum zu drehen. Etwas Derartiges hatte man nie vermutet. Radar ist eines der wichtigsten Mittel für die Flugzeugnavigation innerhalb eines Sturmes geworden; weil man mit seiner Hilfe die Lage des Zentrums bestimmen kann.

3. Die Wolkenbilder, die durch TIROS-Wettersatelliten gewonnen wurden, sind oft sehr nützlich für Schifffahrt und Küstenwarnung, obgleich natürlich so ein Wolkengebilde nicht notwendigerweise, selbst nicht in den meisten Fällen, auf einen Orkan schließen lassen darf. Der Wert der Satelliten für die Forschung bedarf noch des Beweises. Nach des Verfassers Erachten sind es hauptsächlich die Strahlungsbeobachtungen, besonders im infraroten Teil des Spektrums, von denen man auf einen wertvollen Beitrag hoffen mag. Je höher eine ziemlich geschlossene Wolkendecke in der Troposphäre liegt, desto geringer ist die Ausstrahlung wegen der Temperaturabnahme mit der Höhe. Es mag sich um einen Faktor von zwei oder drei handeln. Dies sind relativ hohe Beträge. Wenn sie wirklich gefunden werden, ist es durchaus möglich, daß sich ein Hurrikan leichter entwickelt, wenn eine geschlossene Wolkendecke in großen Höhen einmal existiert. Abschwächung der Ausstrahlung bedeutet eine relative Wärmequelle für die untere Troposphäre, was besonders im Anfangsstadium ausschlaggebend sein kann.

4. Nach Aufzählung dieser wichtigen Fortschritte muß noch ein Gebiet erwähnt werden, auf dem Beobachtungen noch fast gänzlich fehlen. Der Hurrikan ist eng mit dem Ozean verbunden; seine innere Struktur sowie die Energieumsätze hängen sehr von der ozeanischen Wärmequelle, besonders der Verdunstung, ab. Bisher haben wir viele Rechenergebnisse über diese Wärmequelle, aber keine einzige Beobachtung. Man hofft, durch neue Methoden der Flugzeuginstrumentation über diese Schwierigkeit hinwegzukommen.

Das Problem des niedrigen Luftdruckes

Die Minimalstärke eines Orkans ist 120 km/h, ein willkürlicher Wert, der aber durch Zufall die richtigen Hurrikans von anderen tropischen Zyklonen ganz schön trennt. An der oberen Grenze sind 370 km/h an Hand von

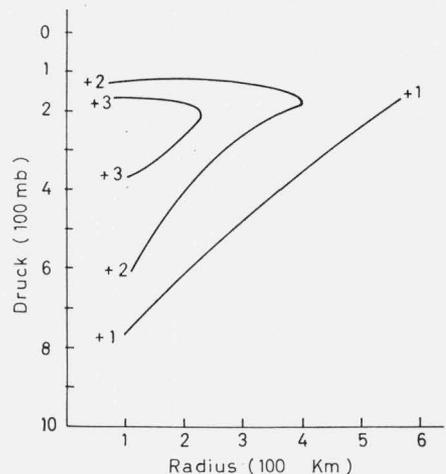


Bild 4: Temperaturabweichung (°C) von der mittleren tropischen Atmosphäre für einen Durchschnittshurrikan (1).

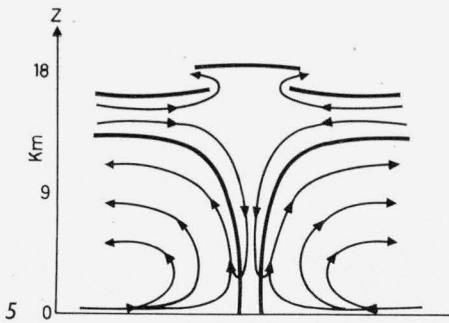


Bild 5: Schematische Zirkulation in einem Hurrikan (nach Riehl). Dicke Linien zeigen Augenrand und Tropopause (Grenze zwischen Troposphäre und Stratosphäre) an.

Bild 6: Gang der Temperatur und Wärmezunahme der bodennahen Luftschicht im Hurrikan, wenn die ozeanische Wärmequelle bei 990 mb aktiv wird.

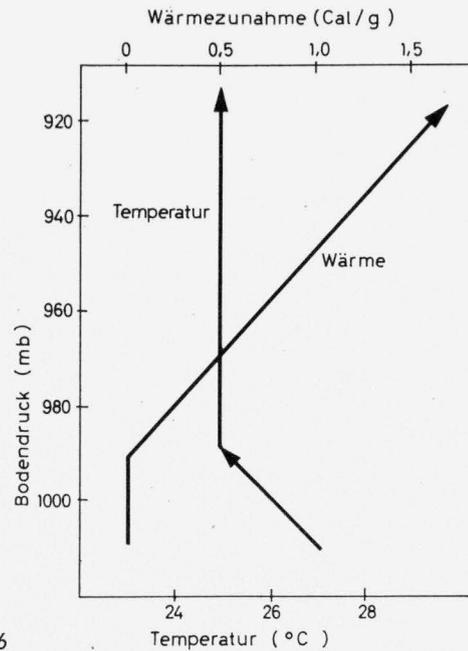
Bis zu diesem Druck bleibt die Entropie der Luft konstant und die Temperatur fällt um 2°C , womit die Differenz zwischen Luft- und Wassertemperatur 3°C geworden ist, wenn sie ursprünglich 1°C war. Vom Radius mit Druck von 990 mb bleibt die Temperatur konstant, und die Entropie nimmt zu (nach Riehl [8]).

Küstenverwüstungen geschätzt worden. Das Hauptproblem ist, herauszufinden, warum sich viele Stürme nur zu minimaler Stärke entwickeln können, oft für eine Reihe von Tagen, während in anderen viel höhere Geschwindigkeiten erreicht werden. Diese Frage ist mit der des Bodendruckes eng verbunden. In der ersten Annäherung wird die Bewegungsenergie des Hurrikans durch das Passieren der Luft von hohem zu niedrigem Druck auf einer Horizontalfläche erzeugt. Bei Druck von 990 mb (742 mm Hg) erwartet man nur einen schwachen Sturm; bei 900 mb (675 mm Hg), was auch gelegentlich vorkommt, wird die Windgeschwindigkeit auf mindestens 270 km/h anwachsen. Somit wollen wir nun fragen, wie der niedrige Druck entsteht und erhalten wird. Die zweite Frage ist leichter beantwortet als die erste.

Man hat seit langer Zeit vermutet, und Beobachtungen der zwei letzten Jahrzehnte haben es bestätigt, daß die Luftdichte im Sturminnen geringer ist als außen, das heißt, daß sich die Temperatur auf einer Isobarenfläche von außen nach innen erwärmt (Bild 4). Wenn man einen ungestörten oberen „Deckel“ annehmen darf¹⁾, dann muß bei hydrostatischem Gleichgewicht der Bodendruck im Inneren niedriger sein als am Rande. Als Ursache für die leichte Luft (hohe Temperatur) im Inneren hat man seit vielen Jahren die Kondensationswärme angesehen. Dies wird auch durch die Forschungsflüge bestätigt, die – etwas überraschend – gezeigt haben, daß die warme Luft im oberen Teil der Troposphäre konzentriert ist (2). Die Strömungsverhältnisse der Luftmassen in einem Hurrikan zeigt Bild 5.

Welcher Mechanismus produziert nun die leichte Luft und damit den niedrigen Bodendruck nahe dem Hurrikanzentrum? Nehmen wir einen Luftkörper in Bodennähe mit Temperatur und Feuchtigkeit typisch für die Orkangebiete im Sommer. Dies ist die wärmste und feuchteste Luft, daher auch mit größtem Wärmegehalt, die über den Ozeanen existiert. Alle Schiffsbeobachtungen, wie auch die von Inseln und vom Flug-

¹⁾ Alle glaubhaften Messungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß der normale stratosphärische Ostwind des Sommers über dem Hurrikan erhalten bleibt und daß die obere Wolkengrenze bei 13 bis 16 km Höhe liegt.



zeug, zeigen, daß der Hurrikan durch solche Luft genährt wird. Lassen wir diese Luft aufsteigen und die ganze Troposphäre erfüllen. Wir erhalten dann die wärmste Troposphäre, die durch Zufluß und Kondensation tropischer Luftmassen während des Aufsteigens produziert werden kann. Mit dieser extremen Annahme können wir den Bodendruck berechnen, der bei einer solchen Erwärmung beobachtet werden muß. Der Deckel in diesem Falle liegt bei etwa 13 km Höhe. Wir finden, daß der Bodendruck etwa 1000 mb (750 mm Hg) beträgt, etwa 10 bis 15 mb weniger als die weitere Umgebung, aus der die Luft kommt. Diese Bodendruckreduktion ist recht klein.

Wir finden viele schwache tropische Zyklone, aber keinen Hurrikan, mit so hohem Druck. Also ist dieser Druck eine Art von Schwellenwert. Um unter ihn herunterzukommen zu einem Druckgefälle von 20 bis 30 mb zwischen Innerem und Umgebung, ist eine weitere Wärmequelle nötig. Diese Wärmequelle kann nur durch Erwärmung der meeresnahen Luftschicht und durch Verdunstung vom Ozean geschaffen werden. Selbst wenn sich die Luft nur von einem Bodendruck von 1010 mb zu 1000 mb bewegt, muß ein Wärmefluß vom Ozean, der stärker als normal ist, in Gang kommen. Denn mit Druckreduktion dehnt sich die Luft aus, und die Temperatur fällt um 1°C während Druckerniedrigung von 10 mb in Bodennähe ohne Wärmezunahme. Damit verdoppelt sich die Temperaturdifferenz zwischen Ozean und Luft, die – in 6 m Höhe gemessen – normalerweise 1°C oder weniger beträgt. Als Folge davon muß der Wärmetransport vom Ozean zu der Luft zunehmen.

Nach den Beobachtungen jedoch findet man keine Zunahme der Wärme in der bodennahen Luftschicht, bis die Temperaturdifferenz zwischen Wasser und Luft auf 2 bis 3°C angewachsen ist, also nur bei Bodendruck von etwa 1000 mb oder weniger. Hiermit kommen wir auf denselben Grenzwert zurück, den wir schon oben gefunden haben. Wenn diese Grenze überschritten wird, beobachten wir in der Tat ziemlich konstante Temperatur (Bild 6), was bei abnehmendem Druck Entropiezunahme bedeutet. Auch nimmt der Wasserdampfgehalt

der Luft während des Wärmeaustausches zu. Aus diesen und weiteren Untersuchungen folgt die wichtige Feststellung: Die Druckverteilung im inneren Regengebiet des Orkans und damit auch die Erzeugung der Bewegungsenergie hängt von der Stärke der inneren ozeanischen Wärmequelle ab.

Anlaß zur Erwärmung

Um einen aktiven Wärmeaustausch zwischen Wasser und Luft in Gang zu bringen, brauchen wir also einmal genug Druckerniedrigung, um die Temperaturdifferenz von 2 bis 3 °C zwischen Wasser und Luft entstehen zu lassen. Zweitens hängt der Austausch sehr von der Windgeschwindigkeit ab, die die Wasserwellen verursacht und durch Veränderung der Wasseroberfläche auch zum Austausch beitragen kann. Bei Sturm- und Orkangeschwindigkeiten, mit viel Schaum in der Luft, könnte die Austauschrate sehr schnell anwachsen. Jedoch liegen keine Austauschmessungen bei hoher Luftgeschwindigkeit vor, und alles, was bei leichtem Wind und niedrigem Seegang gefunden worden ist, mag bei hohem Wellengang nicht zutreffen.

Wir haben also festgestellt, daß die untere Wärmequelle das Druckgefälle und die Bewegungsenergie erzeugt. Allerdings ist diese Quelle von gerade diesen beiden Faktoren abhängig.

Daher müssen wir weiter fragen: Wie kommt der ganze Prozeß in Gang, wenn sich ein tropisches Tiefdruckgebiet zum Hurrikan vertieft? Man hat an die folgenden Möglichkeiten gedacht:

1. äußere Randbedingungen in Bodennähe und auch in der oberen Troposphäre,
2. besondere Temperaturverhältnisse an der Oberfläche des Ozeans,
3. Wirkung von kleineren Störungen, sogenannten Turbulenzelementen,
4. besondere Strukturen der Regenspiralen.

Besonders Punkt 2 ist im letzten Jahrzehnt zu einem beliebten Forschungsgegenstand geworden. Wir sprechen hier nicht von den großen klimatischen Temperaturgradienten der Ozeane, auch nicht von Anomalien, die sich über große Gebiete über mehrere Jahre erstrecken. Es handelt sich hier um kleinere Gebiete von vielleicht nur 10^5 km², in denen die Oberflächentemperatur 1 bis 2 °C höher oder niedriger liegen mag als in dem umgebenden Wasser. Daß solche Anomalien, plus und minus, vorkommen, ist reichlich bewiesen worden. Wir haben auch gesehen, daß die normale Differenz zwischen Luft- und Wassertemperatur nur etwa 1 °C ist, so daß mit einer positiven Anomalie von nur 1 °C in einem kleinen Gebiete diese Differenz verdoppelt würde.

Jedoch findet der Verfasser die Versuche zum Beweis einer ausschlaggebenden Rolle dieser Anomalien nicht befriedigend. Oft entwickeln sich Hurrikans oder verstärken sich existierende Wirbelstürme, wenn keine positive Anomalie im Gebiet der Verstärkung zu finden ist, soweit die Schiffsdaten einen Schluß zulassen. Andererseits ist die Temperaturstruktur im Ozean unter der Oberfläche noch nicht studiert oder systematisch gemessen worden. Es wäre daher zu wünschen, daß in den wichtigsten Hurrikangebieten entsprechende Messungen vorgenommen werden.

Trotz der eben besprochenen Möglichkeit hält der Verfasser den Punkt 1 für am wahrscheinlichsten: die Einflüsse der umgebenden Zirkulationen. Es ist seit

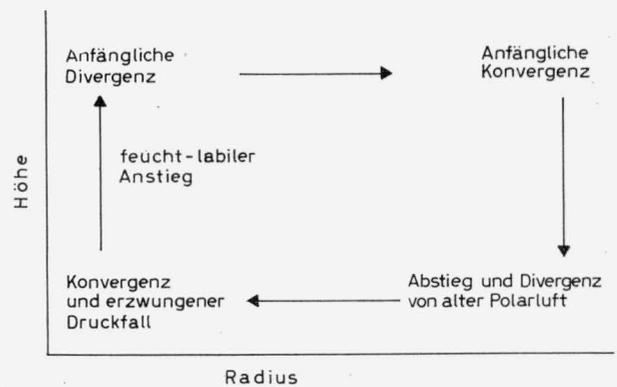


Bild 7: Modell der Hurrikanentwicklung, im vertikalen Schnitt gesehen (8). Die potentiell wichtige Rolle von Kaltluft am Rande des Systems ist deutlich zu sehen.

20 Jahren bekannt, daß die Einwirkung besonders von Zirkulationen mittlerer Breiten auf die Tropen eine große Rolle in der Orkanentwicklung spielt. Ehe ein tropisches Tiefdruckgebiet Zeichen von Entwicklung zeigt, muß bei einem Radius von 300 bis 500 km ein Zufluß von Luftmassen in diesen Bereich von mindestens 2 bis 4 km/h am Boden gemessen werden. Da dieser Luftmassenzustrom vor der Zunahme der Windintensität erfolgt, handelt es sich deutlich um einen äußeren Einfluß. Nach Bildung des Orkans steigt der Massenzufluß weiter an; niedrigster Bodendruck und Massenzufluß sind proportional (7). Dieses weitere Anwachsen wird als ein Effekt vom Sturminnern heraus angesehen.

Die einzige andere Energiequelle, die bekannt ist, wird durch Advektion²⁾ von Kaltluft mit Absinken in Gang gesetzt. Dies muß nicht in Bodennähe geschehen, vielmehr kann dieser Prozeß an der Peripherie des tropischen Systems zwischen etwa 5 und 13 km Höhe ablaufen. Aktuelle Verschärfung des Temperaturgradienten am Zyklonenrand durch solche Advektion ist in mehreren Fällen, in denen die Daten ausreichen, bewiesen worden. Wenn die Kaltluft relativ zu den Luftmassen im Innern absinkt (Bild 7), dann findet eine Umlagerung von potentieller Energie der Masselage in Bewegungsenergie statt genau wie in den mittleren Breiten.

Wir können die Hypothese aufstellen, daß Kondensationswärme erst nach diesem Anfangsstadium die führende Rolle als Energiequelle übernimmt. Diese Hypothese ist keineswegs bewiesen; sie wird hier hauptsächlich als Beispiel für die Entwicklung der Forschungen über den Hurrikanmechanismus angeführt. Daß eine radikale Abweichung vom traditionellen Denken über den Aufbau der tropischen Zyklone nötig ist, erscheint dem Verfasser als erwiesen. Denn der traditionelle Weg hat bisher nur auf ein totes Gleis geführt, und es gibt gegenwärtig keine deutlichen Anzeichen, daß dieses Gleis doch eine wertvolle Fortsetzung hat.

Ausblick

Wie dieser Artikel gezeigt hat, gibt es in der Meteorologie viele Möglichkeiten, ein gewisses atmosphärisches Resultat qualitativ zu erklären. Die relative Wichtigkeit der verschiedenen Mechanismen kann nur durch Rechnungen mit ausreichenden Beobachtungen festgestellt werden. Die Ausdehnung des tropischen Beobachtungsnetzes

²⁾ Unter Advektion im meteorologischen Sinn versteht man die horizontale Verfrachtung von Luftmasseigenschaften.

wie auch die Forschungsflüge haben wesentlich dazu beigetragen, um gewisse Tatsachen über Hurrikans festzulegen und der Spekulation zu entziehen. Dadurch sind wir der Lösung des Problems der Druckerniedrigung wesentlich näher gekommen. Andererseits erscheint es voreilig, die Forschung auf Rechnung mit gewissen Modellen über den Hurrikan mit Hilfe elektronischer Rechenmaschinen, wie es jetzt Mode ist, zu beschränken. Die physikalische Einsicht muß noch weitgehend vermehrt werden, ehe solche Versuche zur genauen Durchrechnung viel Aussicht auf Erfolg haben können.

Nach der hier präsentierten Anschauung ist es wesentlicher, die Umgebung eines tropischen Tiefdruckgebietes oder eines Hurrikans zu untersuchen und mit Beobachtungen zu belegen, als die Lösung des Problems in der Nähe des Zentrums selbst zu suchen. Weiterhin muß die Temperaturverteilung im Ozean systematisch gemessen werden. Oberflächentemperaturen, von Handelsschiffen mehr oder weniger genau gemessen, sind nicht mehr befriedigend. Wir hoffen, auch durch Satellitenmessungen herauszufinden, ob die Existenz einer hohen Wolkendecke

und damit Reduktion der Ausstrahlung von der Troposphäre zum Entwicklungsstadium eines Orkans beiträgt. Diese Messungen scheinen die beste Möglichkeit zu bieten, eine Lösung des Problems zu erreichen. Jedoch ist das Auge des Hurrikans eine so ungewöhnliche Erscheinung, daß die Forschung, die sich in den letzten fünf Jahren oft auf das Auge und seine unmittelbare Umgebung konzentriert hat, sicher nicht aufhören wird.

DK 551.515

Literaturverzeichnis:

- (1) C. L. Jordan und E. S. Jordan, *J. Meteorology*, Amer. Meteorol. Soc., Boston, Mass., 11 [1954] S. 440-448. — (2) J. S. Malkus, Proc. Tech. Conference on Hurricanes, Miami Nov. 1958. Amer. Meteorological Soc., Sec. D3, 1958. — (3) H. Riehl und J. S. Malkus, *Tellus* (Stockholm) 13 [1961] S. 181-214. — (4) H. Riehl, Proc. Tech. Conference on Hurricanes, Miami, June 1961. National Hurricane Research Project, United States Weather Bureau, Report No. 50. U.S. Department of Commerce, Washington, D. C. 1962. — (5) N. E. LaSeur, Proc. Tech. Conference on Hurricanes, Miami, June 1961. National Hurricane Research Project, United States Weather Bureau, Report No. 50. U. S. Department of Commerce, Washington, D. C. 1962. — (6) E. Palmén und H. Riehl, *J. Meteorology*, Amer. Meteorol. Soc., Boston, Mass., 14 [1957] S. 150-159. — (7) D. W. Krueger, Amer. Meteorol. Soc., Boston, Mass., 40 [1959] S. 182-190. — (8) H. Riehl, *Tropical Meteorology*. McGraw Hill Book Co., Inc., New York 1954.

Biochemie der Befruchtungs-„Inkompatibilität“

Die Ursache der Unfruchtbarkeit von Blütenpflanzen bei Selbstbestäubung, II

Von Dr. M. Kroh und Prof. Dr. H. F. Linskens, Botanisches Laboratorium der Universität Nijmegen/Holland

Schon zu Beginn dieses Jahrhunderts wurde für die Inkompatibilitätsreaktion (vgl. Teil I in Heft 9) eine stoffliche Grundlage angenommen. Wir vermuten heute, daß die Inkompatibilität auf einer Immunreaktion beruht. — Durch Veränderung der Umweltverhältnisse oder der genetischen Bedingungen ist es in vielen Fällen möglich, die Selbstunverträglichkeits-Barriere zu umgehen.

Inkompatibilitätsreaktion: eine Immunitätsreaktion

Schon Jost (1907) äußerte den Gedanken, den Mechanismus der Inkompatibilität in Analogie zu dem Immunitätsmechanismus zu bringen. Diese Annahme wurde von East zu einer Theorie ausgebaut, die als „East'sche Immunitätstheorie“ in die Literatur eingegangen ist. Nach ihr wirkt ein Pollenschlauch, der z. B. das Inkompatibilitätsallel S_1 trägt, in einem Griffelgewebe mit den Faktoren S_1S_1 oder S_1S_x als Antigen. Das S_1S_1 - oder S_1S_x -Griffelgewebe bildet Antikörper gegen die S_1 -Pollenschläuche aus. Die Reaktion zwischen Antigen und Antikörper hat eine Hemmung des Pollenschlauchwachstums zur Folge.

Die Spezifität einer Immunitätsreaktion beruht auf der Eiweißnatur der an der Bildung der Antigen-Antikörper-Komplexe beteiligten Verbindungen. Auch an der Inkompatibilitätsreaktion sind Eiweißkörper beteiligt. Eine eingehende Analyse des Proteinhaushaltes der Leitgewebe von unbestäubten, fremd- und selbstbestäubten Griffeln bei *Petunia* ergab, daß nach elektrophoretischer Auftrennung der Proteinextrakte bei bestäubten Griffeln kathodisch wandernde Fraktionen auf-

traten. In den Proteinextrakten von Selbstungsgriffeln waren zwei Fraktionen (X-Y), in den Extrakten von Fremdungsgriffeln eine Fraktion (Z) nachweisbar. Eine weitere Analyse der aufgefundenen X-Y-Z-Fraktionen zeigte, daß es sich bei ihnen um Glucoproteide handelt. Markierungsversuche mit radioaktivem Leucin und Glucose (in einer Serie wurde der Pollen, in der anderen die Griffel markiert) ergaben, daß am Zustandekommen der Eiweiß-Kohlenhydrat-Komplexe beide Geschlechtspartner beteiligt sind, also sowohl die Pollenschläuche, als auch die Leitgewebszellen des Griffels.

Als stärkstes Argument für die Annahme, daß die Inkompatibilitätsreaktion nach Art einer Immunitätsreaktion abläuft, gelten die Ergebnisse von serologischen Untersuchungen. Injiziert man Kaninchen Pollen- bzw. Leitgewebsextrakte von *Petunia* (=Antigenlösungen) mit den Selbststerilitätsallelen S_1S_1 , S_2S_2 , S_3S_3 und S_1S_2 und testet die gewonnenen Antisera in allen möglichen Kombinationen gegen die verschiedenen Antigenlösungen, dann erhält man eine deutliche Präzipitationsreaktion bei homologen Kombinationen (z. B. zwischen S_1 -Pollen-Antiserum und Antigenlösung von S_1S_1 -

Leitgewebe). Die Reaktion bei heterologen Kombinationen (z. B. zwischen S_1 -Pollen-Antiserum und Antigenlösung von S_2S_2 -Leitgewebe) ist dagegen weitaus schwächer oder gar nicht entwickelt.

Die Resultate zeigen, daß in Pollen- und Leitgewebs-extrakten antigenische Substanzen vorhanden sein müssen, die mit der Inkompatibilitätsreaktion im Zusammenhang stehen.

Arbeits-Hypothese

Unter Anwendung neuer Vorstellungen über das Zustandekommen einer Immun-Reaktion kann man sich daher folgende Vorstellung über den biochemischen Mechanismus der Inkompatibilitätsreaktion machen (vgl. auch *Bild 7*, Heft 9): Ein intensiver Stoffaustausch zwischen männlichen Organen (Antheren) und weiblichen Organen der Pflanze (Griffel und Fruchtknoten) während der Pollenentwicklung führt dazu, daß bereits vor der Loslösung des Pollens von der Mutterpflanze unter dem Einfluß der Antigene des Pollens im Griffelgewebe eine gewisse Auslese und Anreicherung von spezifischen, auf das Selbststerilitäts-Gen des Pollens eingestellten Antikörpern erfolgen kann. Nach Selbstbestäubung steht daher den Antigenen des Pollens bereits eine bestimmte Menge an adäquaten Antikörpern gegenüber. Durch die Gegenwart der in den Pollenschläuchen vorhandenen Antigene wird diese stark vermehrt, und es tritt eine Reaktion zwischen Antigenen und Antikörpern ein. Die Reaktion, die man auch als Abwehrreaktion bezeichnen kann, kommt in den beschriebenen Störungen der stoffwechselphysiologischen Beziehungen zwischen den beiden Geschlechtspartnern während der Passage der Selbstschläuche durch das Griffelleitgewebe zum Ausdruck; der Kohlenhydratstoffwechsel hat dabei für den Ablauf der Reaktion die Bedeutung eines Energielieferanten. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß als Schlußglied in der biochemischen Ursachenkette, die zum Wachstumsstillstand der Selbstschläuche führt, unspezifische Hemmstoffe entstehen. Neue amerikanische Ergebnisse lassen vermuten, daß diese nicht von Proteinnatur sind.

Überwindung der Inkompatibilitätsbarriere

Dem Genetiker und Züchter, der an einer Aufhebung der Inkompatibilitätsbarriere interessiert ist, können wir heute eine Reihe von Methoden nennen, mit deren Hilfe es möglich ist, Nachkommen von selbstinkompatiblen Pflanzen zu bekommen.

Veränderung der Umweltbedingungen: Bereits erwähnt wurde die Möglichkeit, durch Anschnitt der Narbe oder des Griffels (beim Cruciferen-Typus) bzw. durch Verkürzung des Griffels (beim Solanaceen-Typus) und nachfolgende Selbstbestäubung Samen von selbstinkompatiblen Pflanzen zu erhalten.

Eine andere Möglichkeit besteht darin, unreife Griffel aus Blütenknospen mit reifem Pollen selbstzubestäuben. Die Erscheinung der „Knospenfertilität“ bei selbstinkompatiblen Pflanzen beruht auf der Unfähigkeit der unreifen Narben bzw. des unreifen Griffels, die Hemmreaktion durchzuführen. Knospenfertilität tritt bei den selbstinkompatiblen Pflanzen beider Reaktionstypen auf. Bei den selbstinkompatiblen Solanaceenarten kann eine für das Pollenschlauchwachstum wirksame Milieuänderung auch dadurch erzielt werden, daß man die Griffel dieser Pflanzen unmittelbar vor der Selbstbestäubung

mit Röntgenstrahlen behandelt. In Abhängigkeit von der Strahlungs-dosis kann bei *Petunia* ein mehr oder weniger tiefes Eindringen der Pollenschläuche in das Leitgewebe des Griffels und in den Fruchtknoten sowie Samenansatz beobachtet werden. Wurde der Fruchtknoten bei der Bestrahlung abgeschirmt, dann sind alle Pflanzen, die aus diesen Samen hervorgehen, normal. Die Wirkung der ionisierenden Strahlen auf den Griffel beruht auf einer biochemischen Änderung des zellulären Immunitätsmechanismus und ist nicht auf einen mutagenen Effekt zurückzuführen.

Veränderung der genetischen Bedingungen: Die genetische Analyse von selbstinkompatiblen und selbstkompatiblen Pflanzenarten hat zum Auffinden von Erbfaktoren (Modifikationsfaktoren) geführt, die die Wirkung der Inkompatibilitätsgene aufheben können. Durch Übertragen (Einkreuzen) dieser Faktoren in selbstinkompatible Pflanzen kann eine 100%ige Selbstfertilität erzielt werden.

Ein anderer aussichtsreicher Weg zur Überwindung der Inkompatibilitätsbarriere wurde durch die Entdeckung bei Nachtschattengewächsen (Solanaceen) gewiesen, daß diploide selbststerile Pflanzen durch Verdoppelung des Chromosomensatzes selbstfertil werden. Diese sogenannte Polyploidisierung läßt sich mit großer Sicherheit und routinemäßig durch Behandlung von Samen oder Sproßvegetationspunkten mit dem Alkaloid Colchicin der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*) durchführen. Genetische Analysen ergaben, daß nach Selbstbestäubung von Pflanzen mit verdoppeltem Chromosomensatz (Tetraploiden) nur ein Teil des (diploiden!) Pollens in der Lage war, die Eizellen zu befruchten. Zum Beispiel wuchsen nach Selbstbestäubung einer $S_1S_1S_2S_2$ -Pflanze (durch Colchicinierung aus einer S_1S_2 -Pflanze entstanden) nur die Pollenschläuche zu den Eizellen durch, die die Allele S_1S_2 enthielten. Das Wachstum von S_1S_1 - und S_2S_2 -Schläuchen wurde im Leitgewebe des Griffels gehemmt.

Das ungehinderte Wachstum der S_1S_2 -Schläuche in $S_1S_1S_2S_2$ -Griffeln wird darauf zurückgeführt, daß sich die in dem Pollenschlauch vorhandenen S_1 - und S_2 -Faktoren gegenseitig in ihrer Wirkung stören („competition“), und dadurch der Pollenschlauch die Fähigkeit verliert, die Inkompatibilitäts-Reaktion auszulösen.

Auch durch Röntgenbestrahlung des Pollens läßt sich die Selbstinkompatibilität beseitigen. Bestäubt man eine selbststerile Pflanze mit röntgenbestrahltem eigenem Pollen, so wird in Abhängigkeit von der verwendeten Dosis ein normaler Fruchtansatz erhalten. Die Fertilität kommt durch Mutation des im Pollen vorhandenen Selbstinkompatibilitätsgens zustande.

Die praktische Anwendung von Versuchsergebnissen, die zunächst rein theoretische Bedeutung zu haben schienen, ist ein deutliches Beispiel dafür, wie eng verknüpft theoretische und angewandte Forschungsarbeit sein können. DK 577.91:581.16

Literatur zu I und II: J. L. Breubaker und S. K. Majumder: *Am. J. Bot.* 48 [1961] S. 425. — B. Christ: *Z. f. Bot.* 47 [1959] S. 88. — E. M. East: *Bibl. Genetica* 5 [1929] S. 331. — W. Heinen und H. F. Linskens: *Naturwissenschaften* 47 [1960] S. 18; *Nature* 191 [1961] S. 1416. — L. Jost: *Bot. Ztg.* 65 [1907] S. 77. — M. Kroh: *Z. Vererbungsl.* 87 [1956] S. 365. — D. Lewis: *Proc. Roy. Soc. (London) B* 140 [1952] S. 127. — H. F. Linskens: *Z. f. Bot.* 43 [1955] S. 1; *Die Abwehr-Reaktionen der Pflanzen*, Nijmegen-Utrecht 1957; *Z. f. Bot.* 48 [1960] S. 126; *Rec. Adv. in Bot.* 2 [1961] S. 1500-1503; *Ber. dtsh. bot. Ges.* 74 [1961] S. 329-332. — K. Schlösser: *Z. f. Bot.* 49 [1961] S. 266. — J. Straub: *Z. f. Bot.* 46 [1958] S. 98.