

Sur une mutation de la Giroflée des murailles (*Cheiranthus Cheiri* L.) par avortement des étamines. Comp. rend. de l'acad. d. sciences 193, 124—127 (1931). — 5. BLARINGHEM, M. L.: L'habitus, ou individualité biologique des hybrides de crucifères (*Cheiranthus*, *Erysimum*, *Matthiola*, *Lunaria*). Comp. rend. de l'acad. d. sciences 196, 1850—1853 (1933). — 6. BLARINGHEM, M. L.: Sur la duplication des fleurs de la Giroflée des murailles (*Cheiranthus Cheiri* L.). Comp. rend. de l'acad. d. sciences 201, 5—8 (1935). — 7. BRIEGER, F.: Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* L. × *N. Ruscicola* BRITT. Z. f. ind. Abst. u. Vererbgs. 47, 1—53 (1928). — 8. CLAUSEN, R. E.: Polyploidie in *Nicotiana*. The American Naturalist Vol. LXXV (75), 291—306 (1941). — 9. CLAUSEN, J., D. D. KECK, and W. M. HIESEY: Experimental studies on the nature of species II. Plant evolution through amphiploidy and autopoloidy, with examples from the Madiinae. Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 564, 1—174 (1945). — 10. CRANE, M. B., and C. D. DARLINGTON: The origin of new forms in *Rubus* I. Genetica 9, 241—277 (1927). — 11. DARLINGTON, C. D., and K. MATHER: The Elements of Genetics. George Allen & Unwin LTD. London 1950. — 12. DOBZHANSKY, TH.: Genetics and the origin of species. Third Edition, Revised. Columbia University Press New York 1953. — 13. EGHIS, S. A.: Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. I. Hybridization between the species *N. rustica* L. and *N. Tabacum* L. Bull. of appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Leningrad 17, 151—189 (1927). — 14. ERNST, A.: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Fischer Jena, 1918. — 15. GAIRDNER, A. E.: The inheritance of factors in *Cheiranthus cheiri*. Journ. of Genetics 32, 479—486 (1936). — 16. GREENLEAF, W. H.: Sterile and fertile amphidiploids: Their possible relation to the origin of *Nicotiana tabacum*. Genetics 26, 301—324 (1941). — 17. GREENLEAF, W. H.: Genic sterility in tabacum-like amphidiploids of *Nicotiana*. J. Genet. 43, 69—96 (1942). — 18. GREIS, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Züchter 12, 62—73 (1940). — 19. HÅKANSSON, A.: Die Chromosomen in der Kreuzung *Salix viminalis* × *caprea* von HERIBERT NILSSON. Hereditas 13, 1—52 (1929). — 20. HAYEK, A. v.: Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. z. Bot. Centralbl. 27, 127—335 (1911). — 21. HERTZSCH, W.: Beobachtungen an polyploider *Vicia villosa*. Z. f. Pfl. Zchtg. 30, 210—217 (1951). — 22. JARETZKY, R.: Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Systematik bei den Cruciferen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 76, 485—527 (1932). — 23. KOSTOFF, D.: Cytogenetic studies on

*Nicotiana silvestris* × *N. tomentosiformis* hybrids and amphidiploids and their bearing on the problem of the origin of *N. tabacum*. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS 18, 459—462 (1938). — 24. LUTKOV, A. N.: On the artificial induction of polyploid gametes by treatment with low temperature and chloroform (engl. Zusammenfassung). Bull. of appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding 7, 149—150 (1937). — 25. MANTON, J.: Introduction to the general cytology of the Cruciferae. Ann. Bot. Vol. XLVI 509—556 (1932). — 26. MELCHERS, G.: Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Z. Naturforschung I, 160—165 (1946). — 27. MÜNTZING, A.: Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Hereditas XIII, 185—341 (1929/1930). — 28. NĚMEC, B.: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und anderer cytologischer Fragen. Borntraeger Berlin, 1910. — 29. OEHLER, E.: Art- und Gattungsbastarde. Hdb. f. Pfl.-Zchtg. Bd. 1, Parey Berlin, 503—540 (1941). — 30. QUADT, F.: Beobachtungen an den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde. Züchter 25, 241—245 (1955). — 31. RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Hdb. d. Vererbungsw. Bd. II, Borntraeger Berlin, 1929. — 32. ROSEN, G. v.: Problems and Methods in the Production of Tetraploids within the genus *Beta*. Socker Handlingar Ärgång 5, 197—217 (1949). — 33. ROSENBERG, O.: Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas 8, 305—338 (1926/1927). — 34. RYBIN, V. A.: Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. × *N. rustica* L. Bull. of appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Leningrad 17, 235—240 (1927). — 35. STEBBINS jr., G. L.: Types of Polyploids: Their Classification and Significance. Advances in Genetics, Vol. I, Academic Press Inc., Publishers New York, N. Y. 403—429 (1950). — 36. STEBBINS jr., G. L.: Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press New York, 1951. — 37. STRAUB, J.: Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkungen. Z. Bot. 34, 385—481 (1939). — 38. TERNOVSKY, M. F.: Erscheinungen der Polyploidie bei Artbastarden von *Nicotiana*. Z. Züchtung, A: Pflanzenzüchtung 20, 268—289 (1935). — 39. THOMPSON, W. P.: Cytology and genetics of crosses between fourteen- and seven chromosome species of wheat. Genetics 16, 309 bis 324 (1931). — 40. WETTSTEIN, F. v.: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Ind. Abst. u. Vererbgs. 33, 1—236 (1924). — 41. WETTSTEIN, F. v.: Bastardpolyploidie als Artbildungsvorgang bei Pflanzen. Die Naturwissenschaften, 20. Jahrg. 981—984 (1932). — 42. WETTSTEIN, R. v.: Die Gattungen *Erysimum* und *Cheiranthus*. Österr. Bot. Zeitschr. XXXIX. Jahrg., 243—247; 281—284; 327—330 (1889).

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung (Erwin-Baur-Institut)  
Abt. f. Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg-Volksdorf

## Untersuchungen über die Ursachen der Leistung von Kulturpflanzen

### I. Das Verhalten der Komponenten des Stärkeertrages von Kartoffeln\*

Von H. BÖRGER, W. HUHNE, D. KÖHLER, F. SCHWANITZ, und R. VON SENGBUSCH

Mit 10 Textabbildungen

Bereits vor mehr als 20 Jahren ist von v. SENGBUSCH darauf hingewiesen worden, daß viele der Eigenschaften, die den Ertrag und andere wichtige Merkmale der Kulturpflanze bestimmen, komplexer Natur sind. Sie setzen sich, wie damals eingehend aufgezeigt wurde, aus einer mehr oder minder großen Zahl von Teileigenschaften morphologischer, physiologischer oder chemischer Natur zusammen. Aus dem Zusammenwirken der Teileigenschaften ergibt sich die komplexe Eigenschaft in ihrer spezifischen Eigenart und Leistungshöhe. Die Zerlegung der komplexen Eigenschaften in Teileigenschaften kann nicht nur ihr

\* Diese Arbeiten werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Zustandekommen verständlich machen, sie ist darüber hinaus ein wichtiger Weg zur züchterischen Bearbeitung und zu erfolgreichen Verbesserungen (Synthese) wichtiger Leistungsmerkmale der Kulturpflanzen (R. VON SENGBUSCH 1935).

Die folgende Arbeit leitet eine Reihe von Veröffentlichungen ein, in denen versucht werden soll, die Stoffproduktion der Pflanze, bzw. den vom Menschen genutzten Teil der gesamten Stoffproduktion, den wir als Ertrag zu bezeichnen pflegen, in Teileigenschaften zu zerlegen, die uns das Zustandekommen des komplexen Merkmals „Stoffproduktion“ sowie die geringere und höhere Leistungsfähigkeit der einzelnen Sorten einer Kulturart und ihrer Wildformen ver-

ständig machen. Die Kenntnis der Teileigenschaften gibt uns die Möglichkeit, bestimmte Kombinationen, von denen wir glauben, daß sie die Grundlage eines hohen Ertrages sein könnten, planmäßig herzustellen.

Versuche, den „Ertrag“ in Einzeleigenschaften zu zerlegen, um die unterschiedliche Leistungsfähigkeit verschiedener Kulturformen zu analysieren, sind von der landwirtschaftlichen Forschung schon seit vielen Jahrzehnten gemacht worden. Sie haben uns manche wichtigen Aufschlüsse gebracht. Diese führen in der Regel den „Ertrag“ auf bestimmte morphologische Eigenschaften (beim Getreide z. B. auf Ährenzahl, Kornzahl je Ähre und 1000-Korn-Gewicht) zurück, geben uns aber nicht oder doch nur teilweise und unbefriedigend Aufschluß über die eigentlichen Ursachen eines hohen oder niedrigen Ertrages, weil sie die der Entstehung morphologischer Faktoren zugrunde liegenden physiologischen Vorgänge nicht ausreichend berücksichtigen.

Wir glauben, daß es möglich sein wird, zu einem tieferen Verständnis der Ursachen der unterschiedlichen Leistungsfähigkeit verschiedener nahe verwandter Pflanzenformen durch die Anwendung physiologischer und entwicklungsphysiologischer Methoden neben den rein morphologischen Verfahren zu kommen. Wir wurden zu dieser Meinung durch verschiedene Beobachtungen geführt, welche uns zu zeigen scheinen, daß jedenfalls in manchen Fällen morphologische Faktoren, die man an und für sich für sehr wesentliche Teileigenschaften des Ertrages zu betrachten geneigt ist, selbst als stark abgeleitet angesehen werden müssen.

Den Anstoß zur Durchführung dieser Untersuchungen gab die Frage, ob zwischen der Größe und Form der assimilierenden Sproßorgane und dem Stärkegehalt der an den unterirdischen Sprossen angelegten Knollen eine Korrelation besteht, mit anderen Worten: ob die Höhe des Stärkegehaltes von der Assimilationspotenz des oberirdischen Sprosses oder von den Eigenschaften der assimilationspeichernden Zellen abhängt.

Diese Frage konnte nur durch Pfropfversuche bis zu einem gewissen Grade geklärt werden. Es mußten auf Unterlagen von stärkereichen Sorten Sprosse von stärkearmen Sorten und umgekehrt gepfropft werden. Die Antwort konnte im Idealfall zu Gunsten des Genotyps des assimilationsliefernden Sprosses oder zu Gunsten des Genotyps des Stolonen-bildenden Sprosses ausfallen. Gleichzeitig konnten diese Versuche die Frage klären, wie weit die weiteren Faktoren des Stärkeertrages der Kartoffeln, nämlich Knollenzahl und Knollengröße, von der Unterlage oder vom Assimilationssystem bestimmt werden.

Die Bestimmung des Stärkegehaltes erfolgte mit Hilfe einer von HEIMERDINGER und v. SENGBUSCH konstruierten Stärkewaage (W. HEIMERDINGER und R. VON SENGBUSCH 1950), mit deren Hilfe man den Rohertrag und den Stärkegehalt innerhalb gewisser Grenzen des Rohgewichtes (300—1500 g und 2000 bis 10 000 g) ermitteln kann.

Bei den ersten im Jahre 1954 unternommenen Pfropfversuchen diente als „stärkearme“ Form die Sorte „Flava“, als „stärkereicher“ Partner war die Sorte „Bürger Stamm 463“ verwendet worden. Beide Sorten unterscheiden sich überdies in der Lebensdauer. Die „stärkereiche“ Sorte „Bürger Stamm 463“ ist langlebig, die „stärkearme“ ist kurz-

lebig. Das bedeutete, daß der einen Sorte eine sehr viel längere Zeit für die Assimilation zur Verfügung stand als der anderen.

Die Ergebnisse der Pfropfversuche von 1954 zeigt Tab. 1. Wir sehen, daß die reziproken Pfropfungen „arm“ auf „reich“ und „reich“ auf „arm“ wesentlich niedrigere Stärkegehalte in den Knollen aufweisen als die Pfropfungen „reich“ auf „reich“. Andererseits liegen bei beiden reziproken Kombinationen die Stärkegehalte höher als bei den Pfropfungen „arm“ auf „arm“. Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als ob sowohl der oberirdische als auch der unterirdische Teil der Kartoffelpflanze an dem Zustandekommen eines bestimmten Stärkegehaltes in den Knollen beteiligt wäre und daß die reziproken Pfropfungen ein intermediäres Verhalten, sozusagen einen Kompromiß zwischen der Befähigung der beiden Partner zur Stärkebildung ergäben. Die nähere Betrachtung der bei den reziproken Pfropfungen erhaltenen Stärkewerte zeigt jedoch, daß von einer derartigen gleichsinnigen Einwirkung der Pfropfpartner auf den Stärkegehalt der Knollen nicht die Rede sein kann. Die Pfropfung mit dem stärkearmen Klon als Reis ergibt nämlich einen merklich höheren Stärkegehalt als die reziproke Pfropfung, obgleich in dieser der oberirdische Partner, die stärkereiche Sorte, sehr viel langlebiger war und der Pfropfkombination also auch sehr viel mehr Zeit zur Erzeugung von Kohlehydraten zur Verfügung stand. Wenn ungeachtet dieser Möglichkeit zu einer erhöhten Assimilationsleistung der Stärkegehalt in den Knollen der Pfropfung arm + kurzlebig höher ist als in den Knollen der reich + langlebig

Kombination reich + langlebig / arm + kurzlebig, so ist aus diesem Ergebnis nur zu schließen, daß eine längere Dauer der für die Assimilation zur Verfügung stehenden Zeit wohl einen steigernden Einfluß auf den Stärkegehalt der Knollen ausübt, daß aber die genetisch bedingte Fähigkeit der Knollen

Tabelle 1. Vier Pfropfkombinationen von Kartoffeln 463 = stärkereich, spätreif und Flava = stärkearm, mittelfrüh (Gewächshauskultur 1954). ( ) Knollenerzeugender Teil.

Pfropfkombination	n	∅ Knollenzahl je Pflanze	∅ Einzelknollengewicht/g	∅ Knollenertrag g je Pflanze	Stärke %	Stärkeertrag g je Pflanze
463 } (463)	5	13,0	94,2	1225	17,3	212
Flava } (463)	7	13,6	105,1	1430	14,6	209
Flava } (Flava)	6	11,3	97,1	1098	12,5	137
463 } (Flava)	9	19,8	60,0	1187	13,6	161

selbst, viel oder wenig Stärke aufzubauen und einzulagern, die entscheidende Bedeutung für den Stärkegehalt in den Knollen hat.

Dies geht noch deutlicher aus den Versuchen des folgenden Jahres hervor. Im Jahre 1955 waren für die Pfropfungen im Gegensatz zum Vorjahr zwei Kartoffelklone mit annähernd gleichlanger Vegetationsdauer ausgewählt worden. Es handelt sich hierbei um einen stärkereichen Zuchtklon (Bürger

Tabelle 2. Vier Pfropfkombinationen von Kartoffeln 444 = stärkereich, kleinknollig, spätreif und Magna = stärkearm, großknollig, spätreif. (Gh. = Gewächshauskultur, Fr = Freilandkultur 1955). () Knollenerzeugender Teil.

Pfropf- kombination	n		Ø		Ø		Ø		Stärke		Stärkeertrag	
	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr
444 (444)	3	6	20,0	22,6	27,8	44,3	556	1001	16,5	17,8	91,7	178,2
Magna (444)	3	2	16,0	12,0	25,6	39,3	409	472	15,9	17,3	65,0	81,7
Magna (Magna)	4	3	13,4	12,8	114,0	81,6	1528	1045	9,3	10,6	142,1	110,8
444 (Magna)	4	5	15,0	20,0	48,4	72,5	726	1453	8,7	9,6	63,2	139,5

Stamm 444), der gleichzeitig eine hohe Knollenzahl je Pflanze und ein relativ geringes Einzelknollengewicht besitzt, während der andere Pfropfpartner, die Sorte „Magna“ sich durch einen niedrigen Stärkegehalt, eine geringe Knollenzahl je Pflanze und ein hohes Gewicht der Einzelknollen auszeichnet. Es wurden endlich auch reziproke Pfropfungen beider Sorten mit Tomaten vorgenommen, von denen hier besonders die Pfropfungen mit Tomaten als Reis und Kartoffeln als Unterlage interessieren. Die Versuche wurden teils im Gewächshaus, teils im Freiland durchgeführt. Die Tabellen 2 und 3 geben die Ergebnisse dieser Kombinationen wieder.

Tabelle 3. Vier Pfropfkombinationen von Tomaten und Kartoffeln. (Bezeichnungen wie in Tab. 2).

Pfropf- kombination	n		Einzel-Knollen- gewicht/g		Stärke	
	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr
(444) Tom.	4	4	39,0	46,7	12,7	15,2
Tom. (444)	5	4	13,9	14,1	15,2	19,1
(Ma.) Tom.	4	10	39,0	88,7	7,8	9,4
Tom. (Ma.)	4	6	67,0	50,5	8,7	10,5

Es fällt auf, daß in diesem Jahr, in dem der störende Einfluß einer unterschiedlichen Reifezeit bei den beiden Pfropfpartnern ausgeschaltet ist, ganz eindeutig zutage tritt, daß der Genotypus der Knolle selbst vorwiegend oder gar allein darüber entscheidet, wie hoch der Stärkegehalt ist. Dies geht auch aus den Pfropfungen mit Tomate hervor (Tabelle 3): hier werden mit Tomaten als Pfropfreis an den Stolonen der stärkearmen Sorte Knollen mit geringem Stärkegehalt, an denen des stärkereiches Klons solche mit hohem Stärkegehalt erzeugt, und zwar entsprechen die Stärkewerte denen, die bei den entsprechenden Pfropfungen von Kartoffeln auf Kartoffeln erhalten wurden. Gerade dieser letzte Befund: daß der Stärkegehalt in den Knollen auch dann praktisch unverändert bleibt, wenn eine ganz andere Art als assimilierender und den unterirdischen Partner allein mit Assimilaten beliefernder oberirdischer Teil gewählt wurde, scheint uns ein sehr wesentliche Anhaltspunkt dafür zu sein, daß den Knollen die entscheidende Rolle bei der Ausbildung eines hohen oder niedrigen Stärkegehaltes zukommt.

Die in der Tabelle 2 wiedergegebenen Ergebnisse werden endlich unterstrichen durch das Verhalten einiger Dreifachpfropfungen, bei welchen Tomatensprosse als Reis dienen, die mit der Kartoffelsorte, die als im Boden befindliche Unterlage verwendet worden war, durch eine etwa 10 cm lange, zunächst mit Blättern versehene Zwischenpfropfung verbunden wurde, die jeweils der anderen der beiden in diesem Versuch verwendeten Kartoffelsorten zugehörte. Es war also in einem Falle der Tomatensproß mit der „stärkearmen“ Unterlage durch ein Zwischenstück verbunden worden, das zur „stärkereichen“ Sorte gehörte. Im anderen Falle diente ein Stück der stärkearmen Sorte als Verbindung zwischen Tomate und „stärkereicher“ Unterlage. Es waren ferner Pfropfungen durchgeführt worden, bei denen die stärke-reiche und die stärkearme Unterlage jeweils mit einem gleichartigen Zwischenstück mit dem Tomatenreis verbunden worden waren.

Vergleicht man die in Tabelle 2 wiedergegebenen Zahlen für den Stärkegehalt der Knollen bei den verschiedenen Kombinationen, so zeigt sich, daß auch in diesem Falle der Stärkegehalt in den Knollen fast ausschließlich durch diese selbst bestimmt wird.

Nicht viel anders als mit dem Stärkegehalt in den Knollen steht es offenbar mit der Knollengröße, die durch das Gewicht der Einzelknollen wiedergegeben ist (vgl. Tab. 2). Die verschiedenen reziproken Pfropfungen zwischen den beiden Kartoffelklonen, von denen der eine (Sorte „Magna“) großknollig ist, während der andere (Klon „444“) wesentlich kleinere Knollen hat, zeigen eindeutig, daß die Knollengröße offenbar ebenfalls entscheidend von der genetischen Konstitution der Knolle selbst bestimmt wird und — jedenfalls unter einigermaßen normalen Lebensbedingungen — von anderen Teilen der Pflanze und deren Verhalten verhältnismäßig unabhängig ist. (Abb. 1—4) Allerdings deuten die erhaltenen Zahlen auf eine merkwürdige Beeinflussung der Knollengröße durch den Pfropfpartner hin, und zwar scheint es, als wenn die homoplastischen Pfropfungen, bei denen Reis und Unterlage dem gleichen Klon angehören, stets höhere Werte ergeben als die heteroplastischen Pfropfungen, bei denen verschiedenartige Klone als Reis und Unterlage miteinander vereinigt sind. Dies ist merkwürdigerweise nicht nur dort der Fall, wo die großknollige Sorte „Magna“ als Unterlage mit dem kleinknolligen Klon „444“ als Reis vereinigt worden ist, sondern auch in der reziproken Kombination in der man eher eine Förderung der kleinknolligen Unterlage durch die als Reis dienende großknollige Sorte

Tabelle 4. Sechs Pfropfkombinationen von Tomaten und Kartoffeln. Dreifachpfropfungen (Bezeichnungen wie in Tab. 2 u. 3).

Pfropf-kombination	n		Einzel-Knollen-gewicht/g		Stärke %	
	Gh	Fr	Gh	Fr	Gh	Fr
Tom. (444) 444	5	5	26,7	12,0	18,1	16,2
Tom. Ma. (444)	4	1	39,2	9,3	16,3	—
Tom. Ma. (Ma.)	4	3	57,5	37,6	10,7	10,1
Tom. 444 (Ma.)	3	4	94,0	69,8	11,2	9,7
Tom. (444) Tom.	1	1	—	—	—	—
Tom. (Ma.) Tom.	1	—	—	—	10,1	—

erwartet hätte. Dieses eigenartige Verhalten, das noch in weiteren Versuchsserien nachgeprüft werden soll, scheint uns dafür zu sprechen, daß die Pfropfung zwischen verschiedenen Klonen zu gewissen Disharmonien zwischen dem unterirdischen und dem oberirdischen Teil der Kombination führen kann, die sich in einer Herabsetzung der Knollengröße äußert. Berücksichtigen wir jetzt noch die Kombination mit Tomate als oberirdischem Pfropfungspartner (siehe Tabelle 3 und 4), so können wir bei Verwendung des kleinknolligen Klons „444“ eine sehr starke Reduktion der Knollengröße feststellen, während der großknolligen Sorte „Magna“ die Verbindung mit der Tomate offenbar nichts ausgemacht hat (Abb. 5—8). Dies würde, wenn es sich in weiteren Versuchsserien bestätigen läßt, darauf hindeuten, daß man bei der Auswertung solcher Pfropfungsversuche die Beeinflussung der Resultate durch eine verschieden starke Verträglichkeit der Pfropfungspartner berücksichtigen muß. Eine geringfügige Beeinflussung mag u. a. auch beim Stärkegehalt durch eine größere oder geringere Verträglichkeit der miteinander kombinierten Klone vorliegen. Wir können jedenfalls bei den Pfropfungen der Kartoffelsorten miteinander bei den homoplastischen

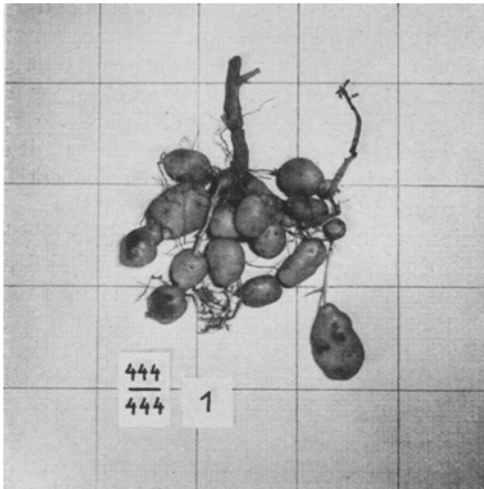


Abb. 1. Pfropfung: Stamm 444 stärkereich, kleinknollig auf Stamm 444 stärkereich, kleinknollig.

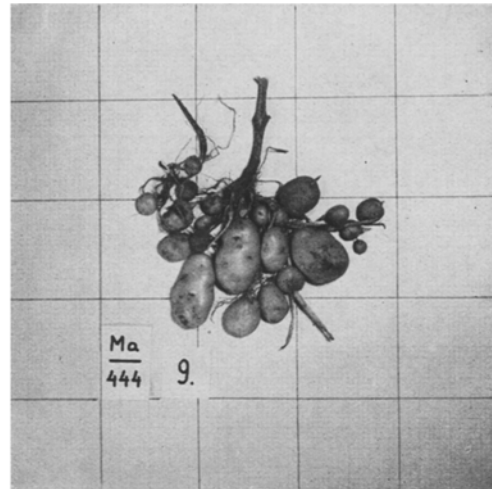


Abb. 2. Pfropfung: Magna stärkearm, großknollig auf Stamm 444 stärkereich, kleinknollig.

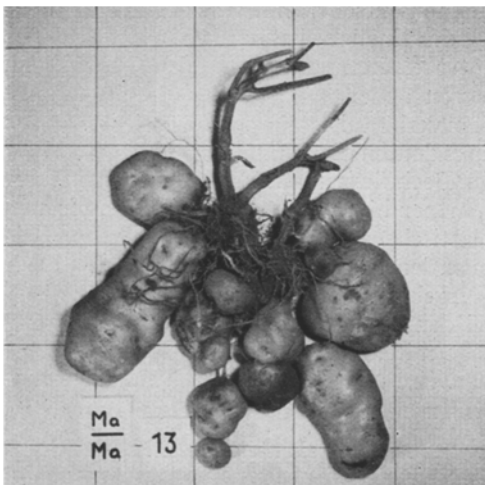


Abb. 3. Pfropfung: Magna stärkearm, großknollig auf Magna stärkearm, großknollig.

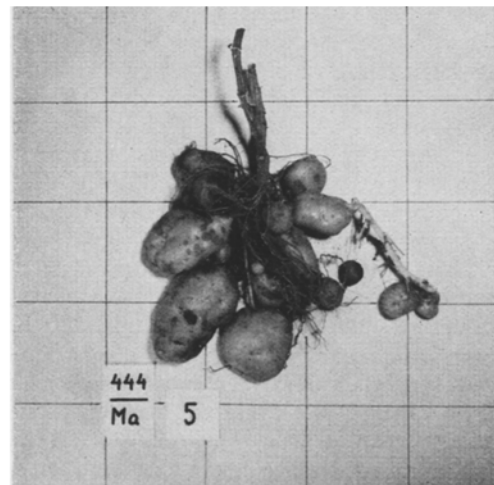


Abb. 4. Pfropfung: Stamm 444 stärkereich, kleinknollig auf Magna stärkearm, großknollig.

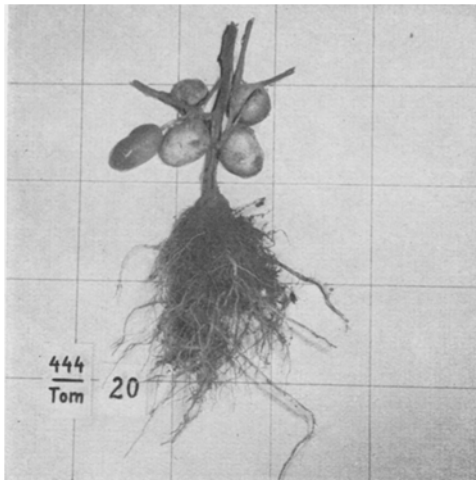


Abb. 5. Pfropfung: Stamm 444 stärkereich, kleinknollig auf Tomate.

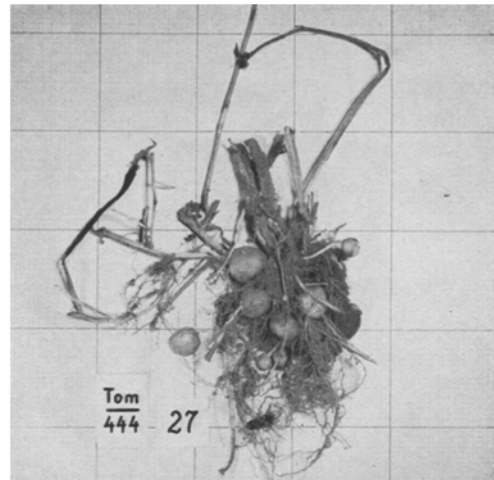


Abb. 6. Pfropfung: Tomate auf Stamm 444 stärkereich, kleinknollig.

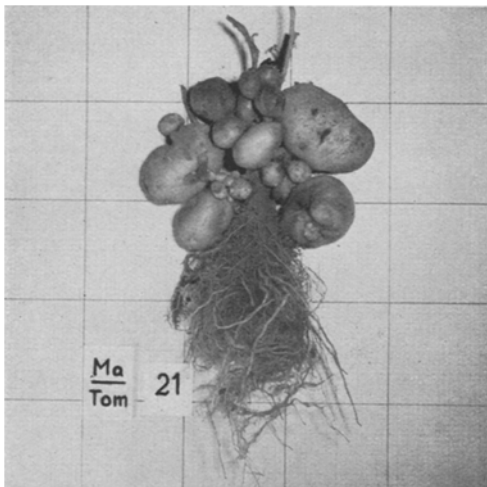


Abb. 7. Pfropfung: Magna stärkearm, großknollig auf Tomate.

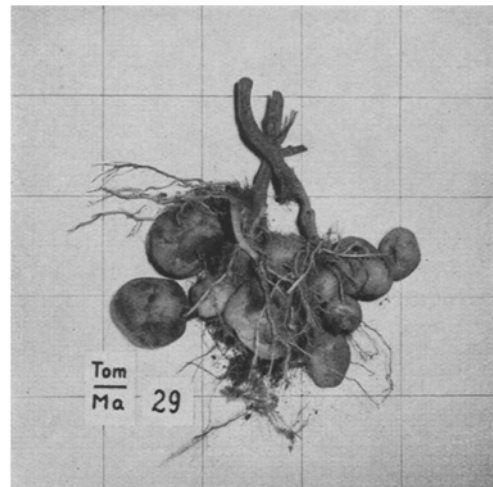


Abb. 8. Pfropfung: Tomate auf Magna stärkearm, großknollig.

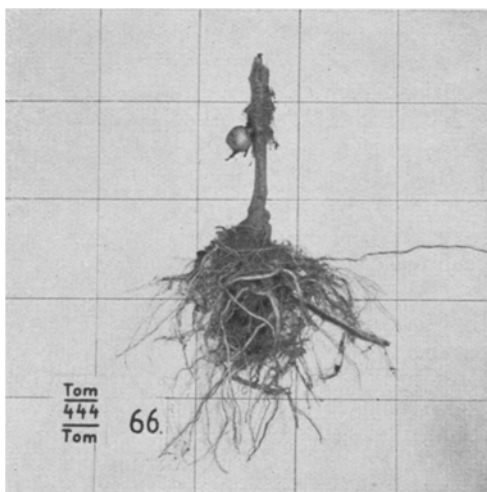


Abb. 9. Dreifachpfropfung: Tomate auf Stamm 444 stärkereich, kleinknollig auf Tomate.

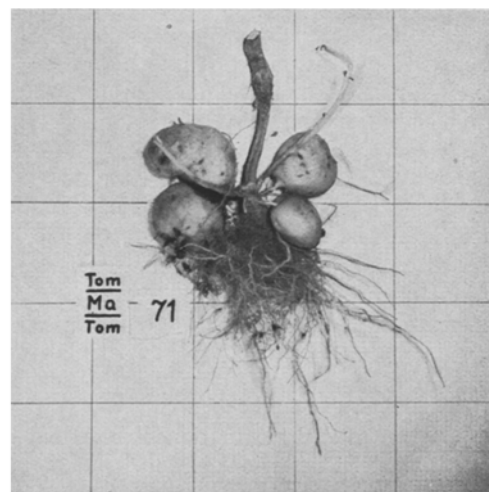


Abb. 10. Dreifachpfropfung: Tomate auf Magna stärkearm, großknollig auf Tomate.

Kombinationen stets etwas höhere Stärkegehalte feststellen als bei den entsprechenden heteroplastischen Pfropfungen. Wenn bei der Knollengröße auch eine gewisse Beeinflussung der Werte durch die mehr oder minder große Verträglichkeit von Reis und Unterlage eintreten mag, eine Beeinflussung, die hier sicherlich größer ist als beim Stärkegehalt, so ergeben

die gefundenen Werte doch, daß auch die Knollengröße entscheidend von der genetisch bedingten Eigenart der Knolle selbst abhängt. Hierfür sprechen auch die Resultate der Dreifachpfropfungen, die ungeachtet der durch das geringere Zahlenmaterial bedingten großen Schwankungen der Einzelwerte deutlich zeigen, daß im ganzen doch auch hier die Knollen-

größe in den Pfropfkombinationen jeweils weitgehend dem als Unterlage verwendeten Klon entspricht (Abb. 9, 10). Wie der Stärkegehalt der Knolle erweist sich also auch die Knollengröße als ein Faktor, der physiologisch vorwiegend autonom und von den anderen Organen sowie von dem physiologischen Verhalten der Gesamtpflanze in hohem Grade unabhängig ist.

Über die dritte von uns untersuchte Teilkomponente des Ertrages, die Knollenzahl je Pflanze, lassen sich angesichts der geringen Zahl der Pfropfindividuen und der großen Schwankungen, die hinsichtlich dieses Merkmals beobachtet werden, heute noch keine sicheren Aussagen machen. Mit Hilfe weiterer erheblich umfangreicherer Versuchsserien soll versucht werden, auch diese Frage zu klären. Bereits heute können wir sagen, daß die Ergebnisse der bisher durchgeführten Untersuchungen in mehrfacher Hinsicht zu recht interessanten Erkenntnissen geführt haben. Sie zeigen einmal für zwei wichtige Teileigenschaften des Ertrages, für den Stärkegehalt in den Knollen wie auch für die Knollengröße, daß diese Merkmale bei den untersuchten Klonen als weitgehend physiologisch autonom, daß sie also von der genetischen Konstitution der oberirdischen Teile der Pflanze und der dadurch bedingten morphologischen und physiologischen Eigenart dieser Organe nicht oder doch nur in geringem Umfange abhängig sind.

Diese Unabhängigkeit des Stärkegehaltes und der Knollengröße gilt selbstverständlich nur unter annähernd normalen Verhältnissen. Wir sahen bei der Erörterung der Pfropfungsergebnisse des Jahres 1954, daß sich der Stärkegehalt in den Knollen der stärkearmen Sorte etwas erhöhte, wenn die langlebigen Sprosse der stärkereichen Sorte als oberirdischer Partner der Pfropfung verwendet wurden, wie ja auch umgekehrt durch die Kurzlebigkeit der oberirdischen Sprosse in der reziproken Pfropfung sich der Stärkegehalt der an sich stärkereichen Unterlage ein wenig verringerte. Die Versuche zeigen aber auch in diesem Falle deutlich den vorherrschenden Einfluß der genetischen Konstitution der Knolle auf deren Stärkegehalt: eine durch entsprechende Pfropfung stark verlängerte Vegetationszeit führt nur zu einer verhältnismäßig geringen Steigerung des Stärkegehaltes in den Knollen der stärkearmen Unterlage, und umgekehrt drückt eine Verkürzung der Vegetationsdauer in der reziproken Pfropfung den Stärkereichtum in den an sich genetisch stärkereichen Knollen der Unterlage nur in einem unerwartet geringfügigen Ausmaße herab. Der Einfluß der assimilierenden Teile der Pflanze auf den Stärkegehalt in den Knollen ist überraschend gering.

Eine ähnliche physiologische Selbständigkeit, wie wir sie dem Stärkegehalt in den Knollen zubilligen müssen, können wir, wie erwähnt, auch bei der Knollengröße feststellen. In beiden Fällen entscheidet in der Hauptsache die selbstverständlich genetisch bedingte physiologische Konstitution der Knolle selbst darüber, wie groß diese wird und wieviel Reservestoffe in ihren Zellen abgelagert werden. Für eine derartige starke Autonomie einzelner Pflanzenteile gegenüber der Gesamtpflanze haben wir bisher nur verhältnismäßig wenig Beispiele. So haben die Pfropfungsversuche von MOTHES gezeigt, daß beim Tabak das Nikotin ausschließlich bzw. fast ausschließlich in

den Wurzeln gebildet wird, diese sind hier also ein für die Alkaloidbildung autonomes Organ (MOTHES und KRETSCHMER). Umgekehrt ist es bei mehreren Lupinenarten. Hier liegt die Funktion der Alkaloidsynthese ausschließlich beim oberirdischen Teil der Pflanze (PETERS, SCHWANITZ und VON SENGBUSCH). Für *Taraxacum kok-saghyz* hat SHDANOWA (1954) nachgewiesen, daß die Wurzel die Fähigkeit besitzt, aus den ihr vom oberirdischen Teil der Pflanze gelieferten unspezifischen Produkten der Photosynthese spezifische Stoffe wie Kautschuk und Harze herzustellen. Da beim Tabak die Menge des gebildeten Nikotins bei den einzelnen Arten und Sorten überaus verschieden ist, und da andererseits die Synthese dieses Alkaloides fast ausschließlich in der Wurzel erfolgt, haben wir hier eine gewisse Parallele zu dem von uns untersuchten Fall des höheren oder geringeren Stärkegehaltes in den Zellen der Kartoffelknolle vor uns. Den Kartoffeln werden niedermolekulare Kohlehydrate als Produkte der Assimilation der oberirdischen Teile der Pflanze zugeführt, die dann in den einzelnen Zellen der Knolle selbst in ein spezifisch höhermolekulares Produkt, die Kartoffelstärke, umgewandelt werden. Wie beim Tabak die Menge der gebildeten spezifischen Substanz, des Nikotins, eine Folge der genetischen Konstitution der Zellen der Tabakwurzel ist, so entscheiden bei der Kartoffel die Zellen der Knolle infolge ihrer ganz besonderen genetisch bedingten Veranlagung darüber, welche Mengen an Stärke in ihnen synthetisiert und abgelagert werden.

Hinsichtlich der Größe der Organe mag es häufig ganz ähnlich liegen wie bei den untersuchten Kartoffelknollen. Sie sind weitgehend autonom und können von der sonstigen Konstitution der Pflanze unabhängig sein, so daß etwa das 1000-Korngewicht eine solche genetisch im wesentlichen unabhängige Größe wäre. Wir haben hierfür u. E. jedoch noch keinen schlüssigen experimentellen Beweis vorliegen, außer der bei mixoploiden Chimären wiederholt gemachten Beobachtung, daß in mixoploiden Früchten die Samengröße der Valenzstufe der betreffenden Samen entspricht. Versuche, in denen festgestellt werden soll, ob auch bei anderen Objekten die Größe bestimmter Organe in ähnlicher Weise ausschließlich oder doch vorwiegend von ihrer genetischen Konstitution abhängt, sind zur Zeit bei verschiedenen Objekten angesetzt, über ihre Ergebnisse wird später gesondert berichtet werden.

Die Analyse der drei Knolleneigenschaften, die zusammen die komplexe Eigenschaft Stärkeertrag ergeben, hat das interessante und überraschende Ergebnis gezeitigt, daß bei den untersuchten Klonen offenbar zwei dieser Teileigenschaften von der Konstitution der oberirdischen Teile der Pflanze weitgehend unabhängig sind. Dieser Befund wirft weitere Fragen auf, deren Beantwortung für die Klarlegung der Ursachen eines hohen oder niedrigen „Ertrages“ von Bedeutung sein kann.

Zunächst wird es nötig sein, an möglichst vielen Kartoffelklonen und -arten zu prüfen, ob das bisher festgestellte Verhalten Allgemeingültigkeit besitzt, oder ob es bei der Kartoffel auch Sorten gibt, bei denen Stärkegehalt und Knollengröße in stärkerer Abhängigkeit vom oberirdischen Teil der Pflanze stehen.

Ganz gleich, wie diese Versuche auch ausfallen mögen, die Tatsache, daß jedenfalls in bestimmten

Fällen die Blattmasse wichtige Teileigenschaften des Ertrages nur in sehr geringem Umfange oder aber gar nicht zu beeinflussen vermag, läßt die Frage aufkommen, ob wir bei der Betrachtung der Grundeigenschaften des Ertrages der für die Assimilation zur Verfügung stehenden Blattfläche bisher eine zu große Bedeutung zugemessen und dabei andere ebenso wichtige oder gar wichtigere Faktoren vernachlässigt haben. Wir haben bisher angenommen, daß das Vorhandensein einer großen Blattfläche zur Folge haben müsse, daß die Assimilationsleistung besonders hoch sei, daß dadurch der Pflanze und besonders ihren Speicherorganen viel Assimilate zur Verfügung ständen und daß damit eine tüppige Entwicklung dieser Organe und eine starke Ablagerung von Reservestoffen in ihnen ermöglicht, ja induziert würde.

Die oben beschriebenen Befunde lassen eine ganz andere Deutung zu. Wir wissen aus den Untersuchungen von WILLSTÄDTER und STOLL (1918) daß in den Blättern normal grüner Pflanzen sehr viel mehr Chlorophyll vorhanden ist, als für die normale Assimilationsleistung benötigt wird. Die vergleichende Untersuchung chlorophyllarmer und chlorophyllreicher Blätter ergab, daß im direkten Sonnenlicht ein Zehntel der in einem normal grünen Laubblatt vorhandenen Chlorophyllmenge bereits völlig ausreichend ist, um eine normale Assimilationsleistung zu ermöglichen. Wie das Chlorophyll, so mag auch die Blattfläche in manchen, vielleicht in zahlreichen Fällen größer sein, als dies für das Zustandekommen einer normalen Assimilationsleistung notwendig ist. Die vorhandene Blattfläche und ihre Assimilationsfähigkeit werden danach also von der Pflanze gar nicht voll ausgenutzt.

Daß dies sich jedenfalls in bestimmten Fällen so verhält, dafür liegen bereits einige Anhaltspunkte vor. Hier seien zunächst Beobachtungen angeführt, die an Erdbeerklonen gemacht werden konnten: die sehr wüchsigen Erdbeerkclone „Klon 16“ und „Senga Sengana“ haben praktisch etwa die gleiche Blattmasse, dennoch beträgt der Beerenertrag des Klons „Senga 16“ nur ein Zehntel des Ertrages von „Senga Sengana“. Noch krasser tritt das Fehlen einer eindeutigen Beziehung zwischen Blattmasse und Beerenertrag zutage, wenn die Klone „16“ und „Senga 54“ miteinander verglichen werden. Der Klon „Senga 54“ besitzt nur etwa die Hälfte der Blattfläche, die für „Klon 16“ charakteristisch ist, trotzdem übertrifft er den letzteren um das Neunfache im Beerenertrag.

Daß eine starke Entwicklung des Laubes nicht unbedingt eine hohe Assimilationsleistung zur Folge haben muß, zeigt auch der Vergleich verschiedener Zuckerrübensorten: die blattreichen E-Sorten haben eine geringere Netto-Assimilationsrate als die blattarmen Z-Typen (WATSON 1952).

Aus diesen wenigen Beispielen, die sich noch wesentlich vermehren ließen, geht u. E. hervor, daß die Ausbildung einer großen assimilierenden Fläche an und für sich für die Stoffproduktion der Pflanze weitgehend belanglos sein kann. Wirksam für diese wird sie erst dann, wenn die Pflanze die Fähigkeit besitzt, das Vorhandensein genügender Mengen an Assimilaten mit starkem Wachstum der ganzen Pflanze oder einzelner Teile derselben zu beantworten und damit den Blättern ständig Assimilate in größerer Menge zu entziehen. Diese Vorstellung würde also voraussetzen, daß die für bestimmte Organe mancher Pflan-

zen charakteristische Fähigkeit, größere Mengen von Assimilaten zu ihrer eigenen über die Norm hinausgehenden Vergrößerung zu benützen, gewissermaßen einen „Sog“ in der Pflanze zu erzeugen, so daß in den Blättern gebildete Assimilate rasch den verbrauchenden Organen zugeführt und dadurch in den Blättern die Bedingungen für eine ständige intensive Assimilationsleistung geschaffen werden. Nach dieser Vorstellung könnte also eine hohe Assimilationsleistung je Flächeneinheit auf der Befähigung der ganzen Pflanze oder einzelner Teile der Pflanze zu besonders intensivem Wachstum beruhen. Die Ausbildung großer Speicherorgane, vergrößerter oder gefüllter Blüten, größerer Früchte und Samen, pathologisch verdickter und fleischig gewordener Sprosse und Blütenstände wäre nach dieser Arbeitshypothese der Anstoß, ja die Grundvoraussetzung für die höhere Stoffproduktion welche unsere Kulturpflanzen gegenüber den Wildformen, von denen sie sich ableiten, auszeichnet. Das Hinzutreten eines vergrößerten Assimilationsapparates wäre dann nur ein sekundärer günstiger Faktor, der vielleicht noch eine weitere Leistungssteigerung möglich machte. Für die Berechtigung einer solchen Annahme sprechen Beobachtungen, die an verschiedenen Formen von *Beta*-Rüben gemacht wurden (nach einer vor dem Kriege erschienenen russischen Arbeit, deren Titel uns leider nicht mehr zugänglich ist). Gute Mangoldsorten besitzen bekanntlich eine sehr große Blattfläche und damit einen bedeutenden Assimilationsapparat, ihre Stoffproduktion ist jedoch bescheiden, sie ist jedenfalls wesentlich geringer als die einer normalen Zucker- oder Futterrübensorte, obgleich die Blattfläche besonders bei den letzteren sehr viel kleiner ist.

Pfropft man jedoch die Blattkrone eines Mangolds auf den Wurzelkörper einer Futter- oder Zuckerrübensorte, so kann man in diesem den Massenertrag oder sogar Massenertrag und Zuckergehalt bedeutend steigern. Das bedeutet also: wir haben auch hier verhältnismäßig autonome Teileigenschaften vor uns. Von diesen ist die eine die erbliche Variationsbreite zur Ausbildung einer großen oder kleinen assimilierenden Oberfläche, die andere die Fähigkeit, reichliche Zufuhr von Assimilaten mit einer starken Vermehrung des Wachstums des Rübenkörpers wie mit einer Steigerung der Zuckerablagerungen in diesem zu beantworten. Die große Blattmasse ist wirkungslos, solange sie nicht mit einem Wurzelorgan verbunden ist, das in der Lage ist, den Blättern die gebildeten Assimilate rasch abzunehmen, das also die Fähigkeit besitzt, erreichbare Assimilate an sich zu reißen und zum Aufbau vermehrter Zell- und Gewebsmassen sowie zu einer verstärkten Einlagerung von Reservekohlehydraten zu verwenden.

Verhalten sich die Dinge so, wie wir es in unserer Arbeitshypothese entwickelt haben, so kommt den Faktoren, die wir bisher ausschließlich als Resultate primärer Stoffwechselforgänge gesehen haben, für die Stoffproduktion der Kulturpflanze eine sehr viel größere Bedeutung zu, als wir anzunehmen pflegten. Eine Steigerung des Wachstums, die Bildung größerer oder zahlreicherer Organe oder endlich, um bei unserem Beispiel zu bleiben, eine gesteigerte Ablagerung von Reservestoffen in den Zellen würde damit zu einem sehr wichtigen Motor des Stoffwechsels und der Stoffproduktion, ganz ähnlich wie in der mensch-

lichen Wirtschaft der Bedarf bzw. der Konsum entscheidend die Größe der Erzeugung bestimmt. Die entwicklungsphysiologische Analyse der Teileigenschaften des Ertrages kann damit nicht nur ein wertvoller Weg sein zur Erlangung wichtiger theoretischer Erkenntnisse über die Ursachen der unterschiedlichen Stoffproduktion verschiedener Arten, Varietäten und Sorten, sie kann darüber hinaus u. U. der Züchtung neue Möglichkeiten an die Hand geben, um bei der Züchtung auf höheren Ertrag die geeigneten, Erfolg versprechenden Kreuzungseltern ausfindig zu machen.

Die Pflanzenzüchtung ist nach einem treffenden Worte VAVILOVS nichts anderes als ein vom Willen des Menschen gelenkter Evolutionsvorgang. Die Pflanzenzüchtung hat aber andererseits häufig eine Fülle sehr verschiedenartiger und vor allem sehr unterschiedlich leistungsfähiger erblicher Varianten innerhalb der gleichen Art hervorgebracht — man denke nur an die verschiedenen Kohlformen. Diese große Formenmannigfaltigkeit und die überaus großen Unterschiede in der Leistungsfähigkeit innerhalb einer Gruppe sehr nahe miteinander verwandter Pflanzen machen es möglich, mit Hilfe der Analyse der Teileigenschaften und der Klarlegung des Zusammenspiels dieser Teileigenschaften die Gesamtleistung, die sich aus dem Zusammenwirken der Teilfunktionen ergibt, verständlich zu machen und, wie bereits angedeutet, die planmäßige Synthese bestimmter Kombinationen, von denen wir glauben, daß sie eine hohe Leistung verbürgen würden, vorzunehmen.

Die genetische Analyse der Kulturpflanzen hat uns manche Vorgänge der Evolution in der freien Natur vom Standpunkt der Genetik her verständlich gemacht. Wir sind überzeugt, daß die physiologische und entwicklungsphysiologische Analyse der wichtigsten und dem Menschen wertvollsten Eigenschaften der Kulturpflanzen diese Erkenntnisse noch wesentlich vertiefen werden und daß der von uns eingeschlagene Weg der Analyse der Leistungen der Kulturpflanzen nicht nur der Pflanzenzüchtung neue Wege weisen, sondern auch der Kulturpflanzenforschung und der Evolutionsforschung neue Erkenntnisse bringen wird.

### Zusammenfassung

Mit Hilfe reziproker Pfropfungen zwischen verschiedenen Kartoffelsorten und -klonen wurde versucht, die Abhängigkeit der wichtigsten Teileigenschaften der komplexen Eigenschaft „Ertrag“:

den Stärkegehalt je Knolle

die Knollengröße und

die Knollenzahl

in ihrer Abhängigkeit vom oberirdischen Teil der Pflanze klarzulegen.

Es fand sich, daß bei den untersuchten Klonen der Stärkegehalt der Knollen und die Knollengröße vorwiegend von der genetischen Konstitution der Knollen abhängig sind und von der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der oberirdischen Organe der Pflanze nur sehr geringfügig oder gar nicht beeinflußt werden.

Hinsichtlich der Knollenzahl je Pflanze lassen sich auf Grund der geringen Zahl der durchgeführten Pfropfungen und infolge der großen Variabilität dieses Merkmals noch keine sicheren Aussagen machen.

Auf Grund der erhaltenen Ergebnisse wird die Bedeutung der Teileigenschaften und ihres Zusammenwirkens zum Zustandekommen der komplexen Eigenschaft „Ertrag“ erörtert. Hierbei wird die Arbeitshypothese aufgestellt, daß die Größe der assimilatorischen Leistung weitgehend vom Sog und der Niederlegung der Assimilate durch die Pflanze bestimmt wird.

### Literatur

1. BÖRGER, H., KÖHLER, D. und VON SENGBUSCH, R.: Über die Züchtung von Kartoffeln mit hohem Stärkeertrag. *Der Züchter*, Bd. 24, H. 9, 1954. — HEIMERDINGER, W. und VON SENGBUSCH, R.: Stärkebestimmung in Kartoffeln. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*, Bd. 29, H. 2, 1950. — 3. MOTHS, K. und KRETSCHMER D.: Pflanzenphysiologische Untersuchungen über die Alkaloide, 4. Beitrag, *Die Naturwissenschaften* 31, 17, 1943. — 4. PETERS, L., SCHWANITZ, F. und VON SENGBUSCH, R.: Über die Entstehung, den Entstehungsort und die Leitung der Alkaloide bei einigen Lupinenarten. *Beiheft I zur Kulturpflanze*, 1956. — 5. SHANOWA, L. P.: Zur Frage der Synthesetätigkeit des Wurzelsystems. *Ber. Akad. Wiss. UdSSR. (N. S.)* 94, 337—340, 1954. (*Ref. Chem. Zentralbl.* 127, Nr. 3, 878, 1956). — 6. VON SENGBUSCH, R.: Ein Problem der Züchtungsforschung. *Analyse und Synthese komplexer Eigenschaften. Forschung und Fortschritte* 11, 427—429 (1935). — 7. WATSON, D. J.: The physiological basis of variation in yield, *Advances in Agronomy*, IV, 101—145, 1952.

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung (Erwin-Baur-Institut), Abteilung für Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg-Volksdorf

## Stärkewaage für züchterische Zwecke\*

(Gewichtsklassen 2000 g — 10000 g)

Von W. HEIMERDINGER und R. VON SENGBUSCH

Mit 5 Textabbildungen

Von der deutschen Kartoffelernte wird der größere Teil als Futter- und Industriekartoffeln genutzt. Bei ihnen ist der Stärkeertrag, das Produkt aus Roh-ertrag und Stärkegehalt, der Maßstab für den Wert der Sorte.

Um dem Züchter Serienuntersuchungen des Stärkeertrages zu ermöglichen, wurde von v. SENGBUSCH eine Stärkewaage konstruiert, die in den Gewichtsklassen von 500—600 g und 1000—1200 g die Möglichkeit

der unmittelbaren Ablesung des Stärkegehaltes gibt (v. SENGBUSCH 1942).

HEIMERDINGER und v. SENGBUSCH haben die Waage in späteren Jahren weiter verbessert, so daß man innerhalb eines Spielraums von 300 bis 1500 g sowohl das Rohgewicht als auch den Stärkegehalt feststellen kann (HEIMERDINGER und v. SENGBUSCH 1950).

Beide Stärkewaagen wurden bereits von Kartoffelzüchtern des In- und Auslandes für die Sämlings- und Klonauslese auf hohem Stärkeertrag benutzt.

\* DBP ang.