

Aus dem Staatsinstitut für Angewandte Botanik, Hamburg

## Das Ertragsproblem in entwicklungsphysiologischer Sicht \*

Von F. SCHWANITZ

Mit 4 Abbildungen

Der Ertrag ist das zentrale Problem der Landwirtschaft. Er steht im Mittelpunkt aller Bemühungen von Acker- und Pflanzenbau. Die Erhöhung der Erträge ist der wichtigste Faktor bei der Entstehung und Verbesserung der Kulturpflanzen. Die Steigerung des Ertrages der Kulturpflanzen durch die Verbesserung der Umweltfaktoren und durch eine günstige Veränderung der erblichen Konstitution der Pflanze aber ist eine wesentliche Voraussetzung auch für die Evolution der menschlichen Kultur. Erst höhere Erträge je Flächeneinheit erlauben beständige größere Siedlungen. Diese aber sind die Voraussetzung für eine zunehmende Arbeitsteilung, die es erst ermöglicht, daß Talente und Spezialbegabungen sich auswirken können, daß ihre Schöpfungen von anderen übernommen, weitergegeben und weiterentwickelt werden, wodurch wiederum erst eine Evolution der Kultur und der Zivilisation möglich gemacht wird. Allen Fortschritten, welche die Teilgebiete der landwirtschaftlichen Forschung erzielt haben, zum Trotz, hungert heute der größte Teil der Bewohner der Erde, und das ständige Anwachsen der Bevölkerungszahlen bedroht auch die Teile der Menschheit, die sich dank ihrer hochentwickelten Landwirtschaft oder Industrie seit 100—150 Jahren dieser Menschheitsgeißel haben entziehen können, wieder mit dem Hunger. Die Steigerung der Erträge unserer Kulturpflanzen muß daher auch heute oder vielmehr gerade heute die wichtigste Aufgabe aller landwirtschaftlichen Forschung sein.

Grundlage aller wirklich erfolgreichen angewandten Forschung sind immer Erkenntnisse und Fortschritte der theoretischen Forschung, Ergebnisse der Grundlagenforschung. Demgemäß kann die Analyse dessen, was wir als Ertrag zu bezeichnen pflegen, zu Erkenntnissen führen, die wiederum eine Verbesserung eben dieses Ertrages möglich machen. Bevor wir uns mit den Problemen, die uns der Ertrag aufgibt, im einzelnen beschäftigen, müssen wir freilich noch kurz klarstellen, was wir eigentlich unter Ertrag zu verstehen haben. Wir bezeichnen als Ertrag den vom Menschen genutzten Teil der gesamten Stoffproduktion der Kulturpflanzen, das heißt im Einzelfalle also sehr unterschiedlich große Anteile der gesamten Stoffproduktion, die von der gesamten Stoffproduktion, wie dies etwa bei der Zuckerrübe der Fall ist, bis zu einem mehr oder weniger großen Teil davon — man denke hier z. B. an Kartoffeln, Obstarten, Faser- und Arzneipflanzen — gehen können.

Entsprechend der großen Bedeutung des Ertragsproblems hat die landwirtschaftliche Forschung sich bereits früh bemüht, die Ursachen des Ertrages auf Grund der vergleichenden Analyse von Linien und

Sorten der gleichen Art mit unterschiedlicher Leistungsfähigkeit klarzulegen. Hierbei spielte die Zerlegung des Ertrages in seine Einzelkomponenten, bei Getreide etwa die Bestockung, die Ährenzahl, die Kornzahl je Ähre, das 1000-KG u. a. eine Rolle.

Auf diese Weise ließ sich bei verschiedenen Sorten eine unterschiedliche Struktur des Ertrages nachweisen. So kann eine gleiche Ertragshöhe bei zwei verschiedenen Sorten das eine Mal auf einem besonders hohen 1000-KG, das andere Mal auf starker Bestockung und (oder) großer Kornzahl je Ähre beruhen. Ähnlich kann ein gleicher Fruchtertrag, etwa bei Tomaten oder Paprika, in dem einen Falle durch eine hohe Zahl kleiner Früchte, im anderen Falle durch eine geringe Zahl großer Früchte bedingt sein. Vom Standpunkt einer „naiven“ Genetik aus müßte die Schlußfolgerung für die Züchtung sehr einfach sein: es wäre, nehmen wir das letzte Beispiel, nur notwendig, die Form mit wenig großen Früchten mit einer der Sorten mit vielen kleinen Früchten zu kreuzen, um dann in der Nachkommenschaft Rekombinationstypen mit vielen und großen Früchten auslesen. Man hat vielfach auf diese Weise gearbeitet und ist in günstigen Fällen wohl auch zu gewissen Erfolgen gekommen. Der erwartete und nach den Vorstellungen einer naiven Genetik auch zu erwartende große Erfolg ist aber letzten Endes ausgeblieben: die Kombination etwa der großen Fruchtzahl von *Lycopersicon pimpinellifolium* mit der Fruchtgröße einer Kulturtomate, sagen wir einer großfrüchtigen Fleischtomate, ist ein unerfüllter Traum geblieben. Genau so ist es, um ein anderes Beispiel anzuführen, nicht möglich gewesen, die große Samenzahl je Kapsel beim Faserlein mit dem hohen Tausendkorngewicht und der großen Zahl der Früchte je Pflanze beim Öllein in einem neuen Zuchtstamm zu vereinigen. Noch weniger war es möglich, hohen Ölertrag mit hoher Faserleistung und vor allem mit hoher Faserqualität zu kombinieren.

Als sich derartige Mißerfolge herausstellten, suchte man nach neuen Vorstellungen, die das Zustandekommen des Ertrages und vor allem die zum Teil ja außerordentlich großen Unterschiede in den Erträgen nahe verwandter Formen verständlich machen konnten. Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie legte es nahe, daß man nunmehr den Ertrag von der physiologischen Seite her zu analysieren versuchte. Der diesen Versuchen zugrundeliegende Gedankengang war sehr einfach und erschien auch ganz einleuchtend. Grundlage jeglicher Produktion an organischer Substanz ist die Photosynthese. Die Photosynthese erfolgt bei den autotrophen höheren Pflanzen in den chlorophyllhaltigen grünen Blättern. Unterschiede in der Stoffproduktion nahe verwandter Formen (Arten, Varietäten, Linien, Zuchtstämme) können somit auf Unterschiede in der Photosyntheseleistung zurückzuführen sein. Diese wiederum können auf verschiedene Ursachen zurück-

\* Erweiterte Wiedergabe eines Vortrags, gehalten am 14. 12. 59 im Colloquium des Instituts für Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin

gehen, die letzten Endes in der morphologisch-physiologischen Konstitution der Pflanzen selbst liegen müssen. Versuche, durch Analyse der mutmaßlichen Teilfaktoren des Ertrages zu einem Verständnis für das Zustandekommen dieser wichtigsten Eigenschaft unserer Kulturpflanzen zu kommen, sind wiederholt unternommen worden. Die wesentlichsten Ergebnisse dieser Versuche sind in der letzten Zeit von WATSON (1952), HÄNSEL (1957) und SCHWARZE (1958) zusammengestellt und kritisch gewertet worden.

Wir müssen hier zunächst einmal den Faktor Ertrag außer acht lassen und lediglich die Stoffproduktion der Pflanze betrachten, von welcher der Ertrag ja nur ein, wie wir gesehen haben, im Einzelfalle sehr verschieden großer Teil ist. Wir wollen daher im folgenden erst einmal untersuchen, von welchen Faktoren innerhalb der Pflanze selbst eine niedrigere oder höhere Stoffproduktion abhängt. Dabei müssen wir vorläufig auch von den Einflüssen der Umweltfaktoren, wie Versorgung mit Wasser, Nährstoffen, Wärme und Licht, absehen und uns lediglich mit den in der genetischen Konstitution der Pflanze selbst begründeten Ursachen einer höheren oder geringeren Leistung oder besser Leistungsfähigkeit befassen. Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkt die zusammenfassenden Darstellungen von WATSON, HÄNSEL und SCHWARZE, dann können wir feststellen, daß alle drei Autoren zu weitgehend übereinstimmenden Ergebnissen gekommen sind. Sie sehen drei Hauptfaktoren für die Stoffproduktion der Pflanzen:

1. die Zeitdauer, die der Pflanze für die Photosynthese zur Verfügung steht,
2. die für die Photosynthese zur Verfügung stehende Blattfläche je Pflanze oder je Flächeneinheit,
3. die Nettoassimilationsrate (NAR), die uns ein Maß für die Neubildung an Trockensubstanz je Flächeneinheit und je Zeiteinheit gibt. Sie wird nach einer Formel von GREGORY (1926) berechnet:

$$NAR = \frac{(W_2 - W_1) \cdot \log_e L_2 - \log_e L_1}{(t_2 - t_1) \cdot (L_2 - L_1)}$$

Hierbei sind  $L_1$  und  $L_2$  die Blattfläche,  $W_1$  und  $W_2$  das Gewicht der Pflanze am Anfang ( $t_1$ ) und Ende ( $t_2$ ) der Vegetationsperiode.

Überlegen wir nun, welche Bedeutung diesen verschiedenen Faktoren für die Stoffproduktion der Pflanzen im einzelnen zukommen mag und welche Erkenntnisse wir daraus für das Verständnis unterschiedlicher Leistung bei verschiedenen Rassen und Sorten unserer Kulturpflanzen ziehen können.

Wir fassen zunächst einmal die kürzere oder längere Dauer der Vegetationsperiode ins Auge. Es ist allgemein bekannt, daß die Länge der Zeit, welche der Pflanze für die Photosynthese zur Verfügung steht, einen beträchtlichen Einfluß auf die Höhe der Stoffproduktion haben kann. Wintergetreidesorten haben einen höheren Ertrag als Sommergetreide, Rettiche benötigen sehr viel längere Zeit von der Aussaat bis zur Ernte als Radieschen u.s.f. Diese Regel ist jedoch so oft durchbrochen, daß wir ihr nicht unbedingt Allgemeingültigkeit zubilligen können. Es gibt, was hier entscheidend ist, genügend Kulturformen, die sich bei gleicher Länge der Vegetationsperiode in der Stoffproduktion wesentlich

unterscheiden. Vor allem aber ist diese Korrelation zwischen Dauer der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Zeit und der Größe der Stoffproduktion von der Pflanzenzüchtung wiederholt mit Erfolg durchbrochen worden. Es sei hier nur an die Kartoffelzüchtung erinnert, bei der nach KLAPP (1953) die Fortschritte in der Züchtung vor allem darin zu sehen sind, „daß

a) hohe Knollen- und Stärkeerträge heute bei erheblich früher reifenden Sorten als noch um 1910 erreicht werden . . .

b) mittelfrühe Sorten mit den früher nur bei mittelspäten Sorten erreichbaren Erträgen geschaffen wurden.“

Schließlich ist eine stark in die Länge gezogene Dauer des Abschnittes vom Auflaufen bis zum Abschluß der vegetativen Entwicklung bzw. bis zur Frucht- oder Samenreife charakteristisch für viele Wildarten, während die aus ihnen hervorgegangenen Kulturformen bei kürzerer Entwicklungs- und Lebensdauer eine wesentlich höhere Stoffproduktion und höhere Erträge aufweisen. So wesentlich eine längere Dauer der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Zeit im Einzelfalle für die praktische Steigerung der Erträge sein kann, so scheinen mir doch die angeführten Beispiele, vor allem die Tatsache, daß bei gleicher, für die Photosynthese zur Verfügung stehender Zeit die Stoffproduktion bei nahe verwandten Formen sehr verschieden groß sein kann, darauf hinzuweisen, daß es sich hier um einen mehr zusätzlichen Ertragsfaktor handelt, der für unser Problem von sekundärer Bedeutung ist, zumal ja bei unseren Kulturpflanzen eine Verkürzung der Vegetationsperiode und nicht deren Verlängerung erwünscht ist.

Wir kommen damit zu dem zweiten der angeführten Ertragsfaktoren, der Größe der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Blattfläche. Hier drängt sich uns die Schlußfolgerung auf, daß jede Vergrößerung des der Pflanze für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Blattapparates sozusagen zwangsläufig zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung führen muß. Tatsächlich wird auf Grund der vorliegenden Untersuchungsergebnisse von den oben erwähnten Autoren, aber auch von GREGORY (1950) der Größe der Blattfläche eine besonders große Bedeutung für die Stoffproduktion beigemessen. Was freilich zugunsten dieser Vorstellung angeführt wird — zu den Einzelheiten vergleiche man die bereits erwähnten zusammenfassenden Darstellungen —, ist m. E. wenig überzeugend. Es wird hier vor allem immer wieder versucht, zwischen einer großen Blattfläche und einem hohen Ertrag einen Kausalzusammenhang herzustellen, derart, daß die Größe der Blattfläche einen entscheidenden Einfluß auf die Höhe der Stoffproduktion besäße. Die angeführten Beispiele sprechen in der Tat dafür, daß zwischen einer durch günstige Außenbedingungen (Düngung, Wasserzufuhr usw.) hervorgerufenen oder einer genetisch bedingten bestimmten Größe der Blattfläche und einer bestimmten Höhe der Stoffproduktion bzw. des Ertrages eine positive Beziehung besteht. Damit, daß eine größere Blattfläche häufig mit einer höheren, eine kleinere in der Regel mit einer geringeren Stoffproduktion verbunden ist, ist jedoch nicht gesagt, daß diese größere oder

geringere Blattfläche nun auch die Ursache der höheren oder geringeren Stoffproduktion wäre. Es wird nicht bedacht, daß zumindest bei der genetisch bedingten Höhe der Stoffproduktion die Größe der Blattfläche und die Größe der Stoffproduktion nur zwei Seiten der gleichen Erscheinung sein können. Es ist daher kaum möglich, irgendwelche sicheren Aussagen über die kausalen Beziehungen zwischen der Blattfläche je Pflanze und der Stoffproduktion oder dem Ertrag der gleichen Pflanze zu machen, wenn man nur — wie es bisher geschehen ist — lediglich Blattfläche und Stoffproduktion zueinander in Beziehung setzt.

Es mag Fälle geben, in denen der Ertrag tatsächlich weitgehend von der Größe der Blattfläche abhängt. Bei *Beta*-Rüben zum Beispiel führen Entblätterungsversuche während der Wachstumszeit bekanntlich zu einer merklichen Verminderung der Rübenenerträge, und Pfropfungen der Blattkronen bestimmter Formen auf die Rüben anderer Sorten haben gezeigt, daß hier eine größere Blattmasse zu einer Steigerung der Rübengröße und (oder) des Zuckergehalts führen kann. Hier ist also offenbar das Verhältnis zwischen der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Blattfläche und dem Rübenkörper so, daß der Photosyntheseapparat für die von ihm verlangte Leistung vollständig in Anspruch genommen ist und, um mich hier eines Bildes aus der Technik zu bedienen, ständig auf höchsten Touren läuft. Eine Verkleinerung des Photosyntheseapparates führt hier daher zwangsläufig zu einer Verminderung der Leistung, eine Vergrößerung kann dagegen eine Vermehrung der Stoffproduktion zur Folge haben. In solchen Fällen ist die von WATSON und SCHWARZE gezogene Schlußfolgerung, daß eine Vermehrung der Blattfläche der vorteilhafteste und am leichtesten zum Erfolg führende Weg zur Steigerung der pflanzlichen Produktion wäre, zweifellos richtig.

Wir müssen hier jedoch die Frage aufwerfen, ob wir diesen Fall verallgemeinern dürfen. Uns scheint dies keineswegs der Fall zu sein, wir halten es vielmehr für möglich, daß es sich hier bei dem soeben angeführten Beispiel eher um eine Ausnahme als um die Regel handelt. Wir haben eine Reihe von Hinweisen dafür, daß in anderen Fällen die Pflanze den ihr für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Blattapparat keineswegs völlig ausnützt, daß sie vielmehr zur Erzielung ihrer normalen Leistung mit einem mehr oder weniger großen Teil der vorhandenen Blattfläche auskommen könnte.

Einen ersten Hinweis auf die Richtigkeit dieser Vorstellung geben uns Untersuchungen und Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen Chlorophyllgehalt und Stoffproduktion. So berichten WILLSTÄTTER und STOLL (1918), daß bei Ulmenrassen mit normal- und solchen mit hellgrünen Blättern die Assimilationsleistung gleich groß sei, obwohl der Chlorophyllgehalt bei der Rasse mit den hellgrünen Blättern nur ein Zehntel des Chlorophyllgehalts der normal grünen Rasse beträgt. Ähnliche Ergebnisse erzielte LJUBIMENKO (1935) beim Vergleich von Licht- und Schattpflanzen, und nach MAXIMOW (1951) nahm im Laufe des Ergrünes etiolierter Bohnenblätter die Chlorophyllmenge um das Zweiundzwanzigfache

zu, die Intensität der Photosynthese dagegen stieg nur um etwas mehr als das Doppelte.

Für unsere Annahme, daß die Pflanze für die Durchführung ihrer normalen Photosyntheseleistung und Stoffproduktion in der Regel nicht ihrer ganzen Chlorophyll- bzw. Chloroplastenmenge bedarf, spricht auch die immer wieder zu beobachtende Tatsache, daß weißbunte Pflanzen, bei denen die für die Photosynthese zur Verfügung stehende Blattfläche sehr viel geringer sein kann als die ihrer normal grünen Geschwisterpflanzen, sich im Wachstum, in der Pflanzengröße und Fruchtbarkeit von diesen ersichtlich nicht unterscheiden. Es sei an dieser Stelle auf die starke Wüchsigkeit des panaschierten *Chlorophytum comosum* und die große Wachstumsfreudigkeit weißbunter Kulturformen von *Caladium bicolor* hingewiesen, bei denen die chlorophyllhaltigen Teile zuweilen nur einen recht geringen Teil des ganzen Blattes einnehmen. Wo aber panaschierte Pflanzen in der Stoffproduktion unterlegen sind, bleibt immer noch die Frage offen, ob die verminderte Leistungsfähigkeit hier darauf beruht, daß — wie dies bei den Rüben sein mag — die Leistungsfähigkeit des Blattapparates bereits maximal angespannt ist und jede Verminderung der zur Photosynthese befähigten Blattfläche, wie sie bei der Panaschierung eintritt, auch zu einem Ertragsabfall führen muß, oder ob die verminderte Leistungsfähigkeit auf einem pleiotropen Effekt der genetischen Konstitution beruht, welcher die Panaschierung hervorgerufen hat.

Eine besonders gute Möglichkeit, nachzuprüfen, ob es tatsächlich Pflanzen gibt, welche nur einen Teil ihrer Chlorophyllmenge, vielleicht auch ihrer Blattfläche benötigen, um ihre normale Stoffproduktion durchzuführen, gibt uns unter Umständen eine in Gatersleben aufgefundene chlorophyllfreie Mutante von *Lycopersicon esculentum*. Hier ist es möglich, die chlorophyllfreien Sprosse der Mutante auf normalgrüne Tomatenpflanzen zu pflanzen. Die Sprosse der Mutante wachsen dann heterotroph auf Kosten der assimilierenden Unterlage sehr beträchtlich, kommen zum Blühen und bringen sogar Früchte hervor (Abb. 1). Durch Variieren der Größe von Pfropfreis und Unterlage müßte sich hier nachweisen lassen, ob und in welchem Ausmaß die gegebene Potenz zur Photosynthese in der normal grünen Tomatenpflanze überhaupt ausgenutzt wird.

Es gibt aber noch eine ganze Reihe weiterer Hinweise dafür, daß bei zahlreichen Pflanzen die Größe der Blattfläche keineswegs entscheidend oder begrenzend für die Höhe der Stoffproduktion oder des Ertrages ist. Hier ist zunächst einmal auf eine Feststellung von R. v. SENGBUSCH (1956) über die Beziehung zwischen Blattmasse und Beerenertrag bei verschiedenen Erdbeerklonen hinzuweisen. Er schreibt:

„Zwei Erdbeersorten A und B haben eine gleichgroße Blattmasse, d. h. Assimilationsapparat. Der Beerenertrag der Sorte A ist aber bei gleicher Größe der Blattmasse zehnmal größer als der der Sorte B. Die Erdbeersorte C entwickelt dagegen eine weit geringere Blattmasse, erreicht aber die Sorte A im Beerenertrag.“

Ähnliche Beispiele ließen sich ohne weiteres auch von anderen Kulturpflanzen erbringen, z. B. vom Kohlrabi, bei dem wir Sorten mit geringer Blattmasse haben, deren Produktion an Knollen und an Gesamt-

massé je Zeiteinheit gleich groß oder größer ist als die anderer Sorten mit weitaus größerer Blattfläche. Besonders schöne Beispiele bieten uns hier Wild-, Primitiv- und Kulturformen von Tomaten. Betrachten wir verschiedene Formen der Kirschtomate, *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiferum*, so können wir feststellen, daß hier bei Herkünften, die in der Blattgröße und Blattzahl keine merklichen Unter-



Abb. 1. Chlorophyllfreie, blühende und fruchtende Sprosse der Mutante *gibba* von *Lycopersicon esculentum*, aufgepropft auf normale Unterlagen der gleichen Art (Aufnahme aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung, Gatersleben).

schiede zeigen, Zahl und Größe der Früchte recht verschieden sein können. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen wir auch beim Vergleich verschiedener Primitivformen von Kulturtomaten aus Mittelamerika. Dieses Fehlen eines Zusammenhanges zwischen Fruchtgröße und Blattgröße zeigt sich auch im Verhalten zweier Mutanten von *Lycopersicon pimpinellifolium*, das STUBBE (1959) mitgeteilt hat: eine Mutante besaß vergrößerte Blätter, ohne daß die Fruchtgröße eine Veränderung erfahren hätte, bei der anderen waren bei gleichbleibender Blattgröße die Früchte vergrößert. Dies ist ein für das Verständnis des Ertrags- und des Gigasproblems sehr wichtiger Fall, auf den wir später noch einmal zurückkommen werden.

Auch andere Tatsachen sprechen dagegen, daß der Blattfläche je Pflanze stets ein so großer Einfluß auf Stoffproduktion und Ertrag zukommt, wie dies häufig angenommen wird. Nehmen wir zunächst wieder einmal die Tomate als Beispiel: unter mittelamerikanischen Herkünften, die von uns in diesem Frühjahr und Sommer angebaut waren, fanden sich Kulturformen, die verhältnismäßig kleine Keimblätter besaßen, also für die ersten Photosyntheseleistungen nur eine sehr viel geringere Blattfläche zur Verfügung hatten als zahlreiche andere Herkünfte. Trotzdem entwickelten sich aus ihnen genauso große Pflanzen mit gleichgroßen Blättern und Früchten, ja zum Teil größeren Früchten als aus Keimlingen mit Kotyledonen, die beträchtlich größer waren. Wenn die Formen mit kleinen Kotyledonen die Formen mit größeren Kotyledonen in der Stoffproduktion einholten, zum Teil sogar

überholten, muß hier jedenfalls zeitweise der entscheidende Faktor bei der Stoffproduktion nicht die für die Photosynthese zur Verfügung stehende Blattfläche sein. Ähnliche Feststellungen lassen sich leicht an einer sehr formenreichen und in Wachstum und Stoffproduktion unterschiedlichen  $F_2$  der Kreuzung *Bryophyllum crenatum*  $\times$  *daigremontianum* machen. Von einem gleichen Anfang, nämlich einer ruhenden Anlage am Blattrand ausgehend, erreichen die einzelnen Klone Längen von wenigen Zentimetern bis zu fast 2 Metern, und die gesamte Stoffproduktion — in Trockengewicht je Pflanze — zeigt ganz entsprechende Unterschiede. Man kann hier Brutknospen wüchsiger Klone durch Verzögern des Auspflanzens in Erde in Nachteil gegenüber den früher ausgepflanzten Brutknospen schwächerer Klone bringen, so daß diese beim Verpflanzen der wüchsigen Klone bereits eine größere Blattfläche besitzen; trotzdem werden die wüchsigen Klone die nichtwüchsigen bald in Länge und Gewicht übertreffen. Ähnliche Erfahrungen kann man bei der vergleichenden Untersuchung und Betrachtung verschiedener Klone auf einem späteren Entwicklungsstadium machen. Es gibt hier viele Klone, welche die unteren Blätter rasch abwerfen, und denen daher stets nur eine relativ kleine Blattfläche zur Verfügung steht. Trotzdem sind unter diesen Typen Klone vorhanden, die wesentlich wüchsiger sind als andere Klone, die alle ihre Blätter behalten und dadurch eine sehr viel größere Blattfläche, das heißt, einen sehr viel umfangreicheren Photosyntheseapparat besitzen als die ersteren.

Einen besonders schönen Beweis dafür, daß eine große Blattfläche nicht unbedingt auch eine entsprechend hohe Stoffproduktion zur Folge haben muß, bieten uns die Polyploiden. Hier sind nicht nur die Keimblätter stets beträchtlich größer als bei den entsprechenden Diploiden, auch die Jungpflanzen auf einem Mehrblattstadium besitzen in der Regel bei den Polyploiden eine bedeutend größere Blattfläche als die Diploiden. Trotzdem sind auf späteren Entwicklungsstadien Stoffproduktion und Ertrag bei den Polyploiden häufig nicht höher, nicht selten sogar niedriger als bei den dazugehörigen Diploiden.

Schließlich müssen hier noch die Fälle erwähnt werden, in denen die an sich vorhandene Blattfläche durch natürliche Vorgänge oder durch künstliche Eingriffe verkleinert worden ist. Derartige Verkleinerungen der Blattfläche können in der Natur durch Schädlingsbefall erfolgen. Untersuchungen über den Einfluß eines sehr starken Erdflöhbefalls auf den Ertrag an Grünmasse und Samen bei diploidem und tetraploidem Ölrettich und gelbem Senf zeigten, daß die befallenen Pflanzen, bei denen die jungen Pflanzen etwa die Hälfte ihrer Blattfläche verloren hatten, im Vergleich zu den infolge Bekämpfung der Erdflöhe kaum geschädigten Kontrollpflanzen keine oder nur geringe Verluste in der Gesamt-Stoffproduktion und im Ertrag erlitten hatten (SCHWANITZ, 1948/49). Beim Ölrettich zeigten sich im Ertrag an Grünmasse zwar bei den nicht geschädigten Pflanzen stets etwas höhere Werte, im Samenertrag waren dagegen keine Unterschiede zwischen den Parzellen mit und denen ohne Erdflöhschäden. Anders war das Verhalten des Senfs. Hier fanden sich bei der Ernte der Grünmasse zu Beginn des Blühens geringe, statistisch nicht ge-

sicherte Unterschiede zugunsten der Parzellen, auf denen eine Bekämpfung der Erdflöhe vorgenommen worden war, hinsichtlich des Samenertrages waren diese Unterschiede groß und gesichert. Diese Ergebnisse stimmen mit denen früherer Versuche überein, in denen der Einfluß des Entfernens eines oder beider Keimblätter bei gelbem Senf auf die weitere Entwicklung der Pflanze, auf Stoffproduktion und Ertrag untersucht worden war (SCHWANITZ, 1942). Hierbei zeigte sich, daß die Entfernung eines und mehr noch die Beseitigung beider Keimblätter — dies ist ja eine außerordentlich starke Reduktion der Fläche, welche der Pflanze für die Durchführung der Photosynthese zu Beginn ihrer Entwicklung zugefügt wurde — zu einem anfänglichen Zurückbleiben in der Entwicklung führte, das dann jedoch von den Pflanzen immer mehr aufgeholt wurde, so daß zu Beginn des Blühens die Menge an gebildeter organischer Substanz bei den Pflanzen mit und denen ohne Kotyledonen praktisch gleich war. Im Samenertrag freilich blieben die Pflanzen, bei denen die Keimblätter entfernt worden waren, hinter den Kontrollen zurück. Die starken Unterschiede in der Beeinflussbarkeit der Samenproduktion bei Rettich und Senf lassen sich wohl so erklären, daß der gelbe Senf eine Art ist, die bei Aussaat im Frühjahr die vegetative Phase rasch durchläuft. Die Blütenanlagen werden sehr früh angelegt, so daß ihre Anlage und erste Entwicklung in eine Zeit fällt, in der sich die ursprüngliche Schädigung der Pflanze noch stark auswirkt und damit auch bei der Anlage der Blüten wirksam sein kann. Bei einer Pflanze, bei der die Entwicklung langsamer verläuft, wie dies beim Ölrrettich der Fall ist, wirkt sich eine ursprünglich starke Verringerung der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Fläche nicht mehr auf die Samenproduktion aus. Auch dieser Fall spricht demnach dafür, daß nicht die Größe der vorhandenen Blattfläche der entscheidende und begrenzende Faktor für die Höhe der Stoffproduktion der Pflanze ist, sondern daß hier irgendwelche anderen Faktoren weit wesentlicher sein müssen.

Man kann endlich versuchen, die für die Erzielung einer bestimmten Stoffproduktion notwendige Blattfläche auch noch dadurch zu bestimmen, daß man einen bestimmten Teil der Blattfläche entfernt und die Wirkung dieser Verminderung der Blattfläche auf die gesamte Stoffproduktion und den Ertrag untersucht. Hier muß freilich ein Einwand gemacht werden, der sich auch gegen die soeben erwähnten Beobachtungen richtet: das Blatt ist ja nicht allein der Ort der Photosynthese, sondern auch eine Stelle, an der zahlreiche andere Synthesevorgänge ablaufen — man denke hier nur an die Bildung der verschiedensten Wirkstoffe, etwa der Wachstumsstoffe, die einen starken Einfluß auf die Stoffproduktion und das Wachstum der Pflanze haben. Es besteht somit die Möglichkeit, daß zum Beispiel von der Blattfläche einer Pflanze nur die Hälfte für eine maximale Photosynthese gebraucht wird, daß aber der gesamte Blattapparat für die Synthese irgendeiner für das Wachstum notwendigen Substanz notwendig ist. Eine Verminderung der Blattfläche würde dann zu einer Verringerung der Stoffproduktion führen, nicht weil die verringerte Blattfläche für die normale Photosyntheseleistung zu klein geworden wäre, sondern weil sie für

die Produktion irgendeiner wichtigen Substanz nicht mehr ausreicht. Mit anderen Worten: der Nachweis, daß die Verringerung der Blattfläche eine Verminderung der gesamten Stoffproduktion mit sich zieht, ist nicht unbedingt als Beweis dafür anzusehen, daß die Pflanze diese ganze Fläche tatsächlich für die Photosynthese benötigt. Umgekehrt: wenn die Pflanze bei Reduktion eines mehr oder minder großen Teils der Blattmasse ein unverändertes Wachstum und gleichbleibende Erträge — im Vergleich zu den unbehandelten Kontrollen — aufweist, dann kann es m. E. als wahrscheinlich angesehen werden, daß die Pflanze eine größere Blattfläche besitzt, als für die Durchführung ihrer normalen Photosyntheseleistung erforderlich ist.

Leider liegen bisher nur wenige systematisch durchgeführte Entblattungsversuche vor. Es wurde bereits erwähnt, daß die Nachprüfung der früher in der landwirtschaftlichen Praxis vorgenommenen Entblattung der Zuckerrüben ergeben hat, daß sich dieses Verfahren, wenn man von den letzten Stadien der Rübenentwicklung absieht, ungünstig auf Ertrag und Zuckergehalt auswirkt. Nach dem soeben Gesagten bleibt hier freilich die Frage offen, ob hier die Verkleinerung der Blattfläche unmittelbar durch Verkleinerung der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden und benötigten Flächen die Ertragsdepression bewirkt hat oder auf dem Umweg über die Verminderung der Menge einer oder mehrerer für das normale Wachstum notwendigen Substanzen. Bei  $F_1$ - und  $F_2$ -Pflanzen von *Bryophyllum* hatten Entblätterungsversuche keine Wirkung auf das Wachstum der Gesamtpflanzen und die Größe der neugebildeten Blätter, wenn Blätter — auch in größerer Zahl — entfernt wurden, die sich in einiger Entfernung von der Vegetationsspitze befanden. Wurden dagegen Blätter unmittelbar unter dieser entfernt, so trat eine Hemmung des Wachstums ein, und die danach sich entwickelnden Blätter waren beträchtlich kleiner als normal. Diese Hemmung dauerte so lange an, bis genügend neue Blätter gebildet waren (2—3 Blattpaare). Ob diese durch die Entfernung der obersten Blattpaare hervorgerufene Hemmwirkung auf einer schlechteren Versorgung der Vegetationsspitze mit Assimilaten oder mit Wachstumsstoffen — die obersten Blattpaare von *Bryophyllum* sind reich an Wachstumsstoffen — beruht, konnte noch nicht entschieden werden. An dieser Stelle sei auch kurz auf die Erntemethoden hingewiesen, wie sie bei dem an der Dalmatinischen Küste häufig angebauten Blattkohl üblich ist. Hier werden die Blätter von unten her fortlaufend geerntet, ohne daß dies das Wachstum der Spitzenregion merklich zu beeinträchtigen scheint. Entblattungsversuche bei Kartoffeln, über die v. SENGBUSCH (1956) berichtet hat, ergaben, daß offenbar die Entfernung selbst der Hälfte der Blattfläche nicht ausreicht, den Knollenertrag wesentlich herabzusetzen.

Alles in allem zeigen die angeführten Beispiele, daß es Pflanzen geben mag, deren Blattfläche so bemessen ist, daß sie für die von ihr geforderte Photosyntheseleistung gerade eben ausreicht oder gar so klein ist, daß eine Vergrößerung des Blattapparates auch eine Steigerung der Stoffproduktion mit sich bringt. Uns scheinen derartige Fälle eher eine Ausnahme als die Regel zu sein, und wir sind daher geneigt, die große

Bedeutung, die häufig der Größe des Blattapparates ganz allgemein zugemessen wird, in Frage zu stellen.

Es bleibt nunmehr noch der dritte Teilfaktor der Stoffproduktion und des Ertrages übrig, die Nettoassimilationsrate, NAR. Ihr wird von WATSON und SCHWARZE geringere Bedeutung zugebilligt als der Größe der Blattfläche. Warum sie eine geringere Bedeutung als die Teileigenschaft Größe der Blattfläche besitzen soll, ist aus den angeführten Tatsachen eigentlich nicht recht zu ersehen. Es ist festgestellt worden, daß verschiedene Arten von Kulturpflanzen eine unterschiedliche Nettoassimilationsrate besitzen, daß auch verschiedene Sorten einer Art gesicherte Unterschiede in der NAR zeigen, und daß genetisch bedingte Unterschiede in der NAR bei den Nachkommenschaften verschiedener Kakaobäume gefunden worden sind. Diese Unterschiede scheinen SCHWARZE (1958) nicht genügend groß zu sein, um der NAR eine wesentliche Bedeutung für die Stoffproduktion der Pflanze zuzuschreiben. Er betont allerdings selbst, daß bisher nur wenige Untersuchungen über die NAR bei verwandten Formen vorlägen, und es wäre somit durchaus möglich, daß vergleichende Untersuchungen an nahe verwandten Formen mit sehr verschiedener Stoffproduktion — man denke hier etwa an verschiedene Formen von *Brassica oleracea* — zu ganz anderen Ergebnissen kommen würden.

Davon abgesehen aber scheint mir, daß die Bestimmung der NAR uns unserem Ziel, dem Versuch, Unterschiede in der Stoffproduktion nahe verwandter Arten dadurch verständlich zu machen, daß man sie auf morphologische und physiologische Teileigenschaften zurückführt, nicht näher bringt. Die sogenannte Nettoassimilationsrate ist ja letzten Endes nichts anderes als ein Ausdruck für die einer Pflanze mit einer bestimmten genetischen Konstitution eigene Fähigkeit, in einer bestimmten Zeit mit Hilfe einer bestimmten Blattfläche einen ganz bestimmten Zuwachs an organischer Substanz zu erzielen. Es wird hier also lediglich die Tatsache einer bestimmten Stoffproduktion je Zeiteinheit festgestellt, ein Verständnis für die eigentlichen Ursachen der spezifischen und vielfach so überaus verschiedenen Stoffproduktion erhalten wir durch die Analyse der NAR ebensowenig wie durch die Feststellung, daß Unterschiede in der Stoffproduktion auf unterschiedlichen Allelen in 1, 2, 5, 10 oder sehr vielen Genpaaren beruhen — falls wir nicht die spezifischen Funktionen aller dieser Einzelgene und ihrer Allele klarlegen können.

Da sich somit auch die NAR für die Erklärung unterschiedlicher Stoffproduktion bei nahe verwandten Formen nicht verwenden läßt, müssen wir suchen, ob sich bei anderen Eigentümlichkeiten und Funktionen der Pflanze ein Kausalzusammenhang zwischen der Stoffproduktion und dem Ertrag herstellen läßt. Betrachtet man die Vorstellungen, die hinsichtlich des Zusammenhanges zwischen der Photosyntheseleistung und der Stoffproduktion bzw. dem Ertrag der Kulturpflanzen bestehen, dann erhält man den Eindruck, als wenn vielfach die Meinung besteht, daß der Blattapparat sozusagen autonom eine bestimmte Photosyntheseleistung vollbringt, deren Größe von der Größe dieses Blattapparates, von der spezifischen NAR und von den Umweltfaktoren ab-

hängt, daß die dabei gebildeten organischen Substanzen den wachsenden Teilen der Pflanze zugeführt werden und daß diese Menge an Assimilaten, die der Gesamtpflanze von den Blättern her zur Verfügung gestellt wird, für die Größe der Wachstumsvorgänge und damit für die Höhe der Stoffproduktion entscheidend wäre. Man kann diese Vorstellung vielleicht etwas überspitzt auch so wiedergeben: die weitgehend autonom verlaufenden Photosyntheseprozesse führen zu einer starken Anhäufung von Assimilaten in den Blättern, aus denen sie infolge dieses „Überdrucks“ (siehe die Vorstellungen von MÜNCH, 1930) an die Orte geringerer Assimilatkonzentration, die vor allem in den verschiedenen wachsenden Teilen der Pflanze zu suchen sein werden, gelangen, wodurch dann die Wachstumsvorgänge entsprechend der Menge des an diesen Stellen zur Verfügung stehenden organischen Materials in die Wege geleitet würden.

Gegen die Richtigkeit bzw. gegen die Allgemeingültigkeit dieser Vorstellung scheint uns das Ergebnis eines Versuches zu sprechen, über den R. v. SENGBUSCH (1956) kurz berichtet hat. Bei Roggen konnte durch Verkleinerung der jungen Ähre (25%, 50%, 75%, 100%) keine Vergrößerung der Körner erzielt werden, obgleich mit zunehmender Verkleinerung der Ähre der Anteil der dem einzelnen Korn zur Verfügung stehenden Blattfläche zunehmend größer wurde. Die Tatsache, daß die Ähre selbst einen nicht unerheblichen Anteil an der Photosynthese hat, dürfte diesen Befund nur zum Teil erklären. Bedeutungsvoll scheint in diesem Zusammenhang weiterhin die Tatsache, daß das Gewicht des Halmes selbst durch die Entfernung der ganzen Ähre keine Zunahme erfuhr. Eine solche Gewichtszunahme wäre aber zu erwarten, wenn die Organe, in denen die Photosynthese vor sich geht, völlig autonom arbeiten und die entstandenen Assimilate auf Grund des höheren osmotischen Drucks in diesen Organen den übrigen Pflanzenteilen zuführen würden.

Uns scheinen die in diesem Falle gemachten Feststellungen zugunsten einer völlig anderen Vorstellung zu sprechen. Danach üben wachsende Teile der Pflanze, wie Vegetationsspitzen, Speicherorgane, Früchte und Samen, während der Zeit ihres Wachstums sowie in der Zeit, während der in ihnen irgendwelche Reservestoffe gespeichert werden, auf die übrigen Teile der Pflanze einen Sog aus, der sich auch auf die mit Assimilaten angefüllten Blätter auswirkt und ein Strömen der Assimilate von den Stätten der Erzeugung zu den Stellen des Verbrauchs herbeiführt. (Dieser Assimilatestrom geht nicht nur von den Blättern in wachsende Bezirke und in die Speicherorgane, er kann auch aus den Speicherorganen zu anderer Zeit wieder wachsenden Organen zugeführt werden.) Entfernen wir bei einer Pflanze, die zum mindesten von einem gewissen Zeitpunkt an nicht mehr in der Lage ist, durch neue Wachstumsvorgänge ihren Körper zu vergrößern, die wachsenden und zur Speicherung von Assimilaten befähigten Teile, so wird offenbar die Photosynthese zum mindesten sehr stark herabgesetzt. Dies ist ohne weiteres verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß eine Hemmung oder Unterbindung der Ableitung der Assimilate aus den Blättern, wie sie durch Entfernung der Assimilate verbrauchenden Teile ein-

treten muß, zu einer übermäßigen Anhäufung von Assimilaten in den Blättern führt, die wiederum eine Hemmung oder Stilllegung der Photosynthese bewirken kann. Umgekehrt kann eine schnelle Ableitung der Assimilate aus den Blättern zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung führen. Hängt aber die Photosynthese so weitgehend von dem Vorhandensein wachsender oder speichernder Teile an der Pflanze ab, daß deren Entfernung zur Einstellung oder zur starken Verminderung der Photosynthese führen kann, so darf man sagen, daß jedenfalls bei einem solchen Objekt die Größe der Photosynthese weitgehend von den Wachstumsvorgängen der Pflanze abhängt, oder mit anderen Worten: daß der Bedarf zu einem wesentlichen Teil die Leistung bestimmt.

Die Bestimmung der Photosyntheseleistung je Einheit Blattfläche bei Pflanzen, bei denen die Assimilate verbrauchenden Teile entfernt wurden, im Vergleich zu unveränderten Kontrollen, bei Pflanzen, bei denen ein mehr oder weniger großer Teil der Blattfläche entfernt wurde, oder bei denen durch Pfropfung oder durch Einwirkung von Wuchsstoffen der verbrauchende Teil vergrößert wurde, könnte uns vielleicht Aufschluß geben, ob die hier entwickelte Vorstellung richtig ist.

Hier erhebt sich nun die Frage, ob es noch andere Tatsachen und Beobachtungen gibt, die zugunsten der soeben entwickelten Vorstellung sprechen. Dies ist tatsächlich der Fall. Sehr schöne Beispiele gibt uns hier zunächst der Vergleich von Wildformen mit Kulturformen. Kulturformen sind in der Regel wüchsiger, das heißt, ihre Stoffproduktion ist höher als die der Wildpflanzen, von denen sie abstammen, eine Erscheinung, die wir als Gigaswachstum bezeichnen. Dort, wo dieser Gigaswuchs die gesamte Pflanze in allen Teilen gleichmäßig erfaßt hat, könnte man behaupten, die Schaffung einer größeren Blattfläche, die vielleicht schon durch die gesteigerte Größe der Früchte und Samen und den dadurch gegebenen besseren Start der Jungpflanzen bedingt sein könnte, sei die entscheidende Ursache für die größere Stoffproduktion. Ob dies im einzelnen Falle zutrifft, läßt sich durch Verwendung von gleich schwerem — eventuell modifikativ auf gleiches 1000-KG gebrachtem — Saatgut oder durch Reduktion der Kotyledonengröße prüfen. Die Beobachtungen und Untersuchungen an unserem *Bryophyllum*-Material sprechen jedenfalls dafür, daß hier Unterschiede beim Start der Entwicklung keine Rolle spielen.

Der Gigascharakter ist ein Merkmal, das sich in der Regel an allen Teilen der Pflanze manifestiert (SCHWANITZ, 1951, 1953). Diese Beeinflussung aller Teile und Funktionen der Pflanze in gleicher Richtung, die den Eindruck einer „funktionellen Kopplung“ (SCHWANITZ, 1957) hervorruft, ist ja gerade das Kennzeichen für den Gigascharakter einer Pflanze. Nun können wir jedoch bei Kulturpflanzen beobachten, daß hier vielfach über die allgemeine stärkere Entwicklung aller Organe hinaus bestimmte Teile der Pflanze, und zwar stets die vom Menschen bei der betreffenden Kulturpflanze genutzten Organe, von einer ganz besonders starken Vergrößerung betroffen sind. So ist bei vielen Gemüsearten — es sei hier nur an die Möhren erinnert — die fleischig ge-

wordene Wurzel in einem sehr viel stärkeren Ausmaß gegenüber der Wildform vergrößert worden, als dies bei den gleichfalls vergrößerten Blättern der Fall ist. Beim Kohlrabi und beim Markstammkohl hat der Sproß im Vergleich zum Wildkohl sehr viel mehr an Gewicht zugenommen als die Blattmasse, beim Blumenkohl ist die Entwicklung von organischer Substanz in der Blütenregion sehr viel stärker als bei der übrigen Pflanze, ein Gleiches gilt für die Riesenblüten vieler Gartenzierformen, vor allem für „gefüllte“ Blüten, und ähnlich liegen die Dinge dort, wo die Früchte vom Menschen genutzt werden, etwa bei Wild- und Kulturkürbis, u.s.f. In allen diesen Fällen haben wir eine unverhältnismäßig starke Vergrößerung bestimmter, mit der Speicherung von Reservestoffen oder mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehender Organe, die selbst zur Photosynthese nichts oder nur wenig beitragen können, sondern nur verbrauchende Organe sind. Die Vergrößerung der genutzten Organe ist, wie gesagt, häufig größer als die Steigerung der Gesamtproduktion der Pflanze. Dies bedeutet, daß bei derartigen Formen das Verhältnis der gesamten Stoffproduktion zum Ertrag zugunsten des letzteren verschoben ist. Das Verhältnis Gesamtproduktion zu Ertrag ist also keineswegs eine feste Beziehung, sondern in mehr oder weniger weiten Grenzen verschiebbar. Eine jede derartige Verschiebung des Anteils des Ertrages an der Gesamtproduktion bei gleichbleibender Gesamtproduktion macht die Pflanze für den Menschen wertvoller, weil er von der gleichen Pflanze, das heißt, von der mit ihr bepflanzten Flächeneinheit höhere Erträge erhält. Eine solche quantitative Veränderung der Struktur der Pflanze bedeutet eine relative Verringerung der gesamten anderen Pflanzenteile zugunsten der den Ertrag bedingenden Teile. Hierbei könnte einmal die Gesamtstoffproduktion der Pflanze unverändert bleiben. Eine solche Veränderung scheint — wenn überhaupt — nur selten vorzukommen. Die Regel ist offenbar, daß bei einem zumindest Gleichbleiben aller anderen Teile die vom Menschen genutzten Organe besonders vergrößert sind. Das bedeutet, daß die Vermehrung des Ertrages eine Erhöhung der gesamten Stoffproduktion mit sich bringt. Ist die für die Photosynthese zur Verfügung stehende Blattfläche nicht entsprechend vergrößert, so bedeutet dies, daß die verbesserte, ertragreichere Kulturpflanze je Flächeneinheit Blattfläche eine höhere Photosyntheseleistung vollbringt als die primitivere, weniger ertragreiche Form. Die Photosynthese verläuft hier also intensiver, die NAR ist größer. Derartige Kulturpflanzen mit erhöhten Erträgen arbeiten also ökonomischer als ertragärmere Formen, etwa Wild- oder Primitivformen oder Kulturformen mit geringerer Ertragsfähigkeit.

Die Tatsache, daß bei unseren Kulturpflanzen häufig über den allgemeinen Gigaswuchs hinaus eine besonders starke Entwicklung bestimmter Teile zu finden ist, gewinnt, wie gesagt, für unser Problem eine Bedeutung vor allem dann, wenn auf diese Weise bei gleichbleibender oder nicht entsprechend vergrößerter Blattfläche die gesamte Stoffproduktion der Pflanze mehr oder weniger stark gesteigert ist. Dies ist offenbar gar nicht selten der Fall. Es sei hier wieder an die beiden bereits erwähnten Mutanten von *Lycopersicon pimpinellifolium* erinnert, bei

denen einmal nur die Fruchtgröße, das andere Mal die Blattfläche vergrößert war. Diese Tatsache zeigt, daß zwischen Blattfläche und Ertrag nicht eine einfache Beziehung besteht, etwa in dem Sinne, daß eine Vergrößerung der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Blattfläche an sich bereits zu einer Erhöhung der Stoffproduktion je Pflanze und zu einer Erhöhung des Ertrages führen muß. Eine gewisse Erhöhung der Stoffproduktion ist auch in diesem Falle wahrscheinlich, sie ist hier bedingt durch die Vergrößerung der Blattfläche, die ja eine stärkere Stoffproduktion mit sich bringt. Eine Vergrößerung des Ertrages kann, muß aber keineswegs eintreten. Bei der zweiten Mutante, bei der die Blattfläche unverändert, die Fruchtgröße dagegen gesteigert ist, haben wir vielleicht einen der Fälle vor uns, in denen durch Vergrößerung irgendwelcher Organe die gleichgebliebene Blattfläche zu einer gesteigerten Photosyntheseleistung veranlaßt worden ist. Derartige Fälle sind offenbar gerade bei Tomaten häufig. In unserem aus Mittelamerika stammenden Sortiment finden sich Formen, die bei offenbar gleicher Blattgröße und -zahl eine sehr verschiedene Anzahl von Früchten oder sehr verschieden große Früchte hervorbringen. Besonders augenfällig wird dies beim Vergleich bestimmter Formen von Kirschtomaten mit europäischen oder nordamerikanischen Kultursorten. Hier finden sich Formen, die sich in der Blattfläche wenn überhaupt, dann nur gering unterscheiden, während im Fruchtertrag — bedingt vor allem durch die bedeutende Zunahme der Fruchtgröße — eine erhebliche Steigerung zu verzeichnen ist. Auch hier muß die Photosyntheseleistung gleich großer Blattflächen recht verschieden sein. Das gleiche ergibt sich sicher, wenn wir Wildkürbisse und Kulturkürbisse bzw. groß- und kleinfrüchtige Kürbisformen, Grünkohl und Weißkohl oder Kohlrabi mit verschiedener Blatt- und gleicher Knollengröße vergleichend untersuchen.

Wenn die vorstehenden Erwägungen richtig sind, so bedeutet das, daß in der Pflanze verschiedene und verschieden lokalisierte Wachstumsprozesse, zum Beispiel die zum Gigaswuchs führende allgemeine Wachstumssteigerung und lokalisierte Wach-

tumsvorgänge, — u. U. völlig unabhängig voneinander — vor sich gehen können. Eine solche Unabhängigkeit verschiedener Organe und Prozesse voneinander ist bei einem offenen System, wie wir es bei einer Pflanze vor uns haben, nicht verwunderlich. So wurde mit Hilfe von Pfropfungsversuchen gezeigt, daß bei der Kartoffel spezifische, genetisch bedingte Eigenschaften der Knolle von der genetischen Konstitution des Blattapparates überhaupt nicht beeinflußt werden (BÖRGER, HUHNKE, KOEHLER, SCHWANITZ und VON SENGBUSCH, 1956). Viele der früher angeführten Beispiele weisen in die gleiche Richtung. Nur zwei interessante Beispiele seien hier angeführt: Lodiclee (*Trifolium repens* var. *giganteum*) zeigt seinen auf Vergrößerung des Zellvolumens beruhenden Gigaswuchs bzw. den gegenüber den normalen Kulturformen vom Weißklee verstärkten Gigaswuchs nur in der vegetativen Phase (ERITH, 1928; WEXELSEN, 1928), und nach COFFMAN (1933) kann sich bei Hafer die Heterosis nur an einem Teil oder an wenigen Teilen der Pflanze äußern. Diese weitgehende Unabhängigkeit der Entwicklung einzelner Teile der Pflanze voneinander und von der Entwicklung der Gesamtpflanze ist ein Faktor bei der Entstehung und Verbesserung der Kulturpflanzen, dessen Tragweite nicht zu unterschätzen ist.

Alle Wachstumsvorgänge setzen die Neubildung organischer Substanz voraus; diese hängt wieder von zahlreichen Umweltfaktoren ab, von denen wir nur die Versorgung mit Wasser und mit mineralischen Nährstoffen anführen wollen. Damit sich eine erblich vorhandene oder neu auftretende Fähigkeit zu gesteigertem Wachstum der ganzen Pflanze oder (bzw. und) bestimmter Teile dieser Pflanze auch manifestieren kann, bedarf es der Zufuhr größerer Mengen dieser für das Wachstum unerläßlichen Substanzen. Höherer Ertrag ist keine Eigenschaft einer bestimmten Pflanze, Linie oder Sorte, sondern eine im Genotypus liegende veränderte Reaktionsfähigkeit, eine Potenz der Pflanze, die sich nur unter bestimmten Umweltverhältnissen manifestieren kann. Wildformen oder Landsorten haben unter ungünstigen Verhältnissen die gleichen oder sogar bessere Erträge als hochgezüchtete Sorten, bei günstiger Nährstoffversorgung sind die Hochzuchten jedoch überlegen (HILTNER und LANG, 1912). Auch Heterosisformen können sich ähnlich verhalten. OSADCHUK (1934) fand, daß Heterosisformen von Tabak, die unter günstigen Verhältnissen den Eltern überlegen waren, unter ungünstigen Außenbedingungen keine Steigerung der Erträge zeigten. Bei Kultur von Kirschtomaten und richtigen Kulturformen („Rheinlands Ruhm“) unter normalen Bedingungen einerseits und bei ausgesprochenem Nährstoffmangel andererseits ergaben sich bei den Hungerpflanzen der Kirschtomaten keine wesentlichen Veränderungen in der Fruchtgröße, bei der Kulturform dagegen waren die Früchte infolge des Nährstoffmangels etwa so groß wie die der Kirschtomaten geworden (Abb. 2). Ein anderes schönes Beispiel bietet uns das Gartenstiefmütterchen (*Viola wittrockiana hort.*). An sich großblumige Kulturformen, die mehrere Jahre am gleichen Standort gestanden haben oder die verwildert sind, haben unter so ungünstigen Bedingungen häufig Blüten, die nicht größer sind als die des Ackerstiefmütterchens (*Viola arvensis*), das ja eines der Elternarten dieser

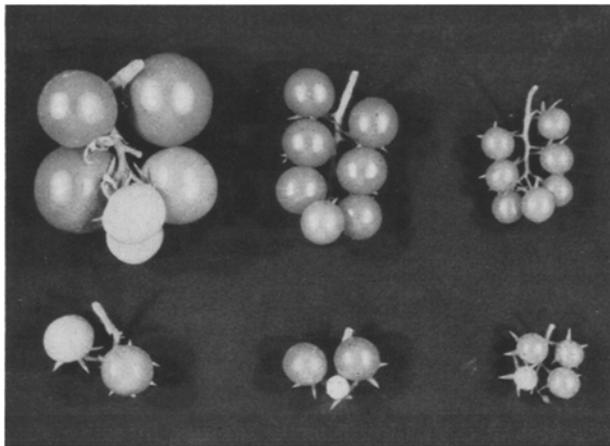


Abb. 2. Früchte einer normalen mitteleuropäischen Kultursorte (Rheinlands Ruhm) von *Lycopersicon esculentum* Mill. var. *commune* Bail. (links), einer aus Mittelamerika stammenden Kirschtomate, *L. esculentum* Mill. var. *cerasiforme* Alef. (rechts) sowie eines Bastards zwischen den beiden Formen (Mitte). Obere Reihe: Fruchtstände von Pflanzen, die in großen Töpfen in guter Komposterde kultiviert wurden; untere Reihe: Früchte von Pflanzen aus Hungerkulturen (kleine Töpfe, Sand, sehr geringe Mengen an Nährstoffen).

Kulturform ist (Abb. 3). Ein besonders schönes Beispiel dafür, daß die Verwirklichung einer potentiell höheren Leistungsfähigkeit einer Pflanze anderer, das heißt günstigerer Umweltverhältnisse bedarf, als sie für die normalen Leistungen weniger leistungsfähiger Pflanzen erforderlich sind, zeigte GENTRY (1958). Bei *Simmondsia chinensis* finden sich in der Sonora verschiedene Typen: Pflanzen mit einer Blüte an jedem zweiten Knoten, an jedem Knoten, mit einem kleinen oder größeren Blütenstand an jedem Knoten. Die blütenreichsten Typen finden sich am natürlichsten Standort in sehr geringer Zahl, da in Dürreperioden für die zahlreich ansetzenden Früchte nicht genügend Wasser zur Verfügung steht. Die Zahl der zur Reife gelangenden Früchte ist daher unter den am natürlichen Standort herrschenden Bedingungen bei den potentiell ertragreicheren Formen wesentlich niedriger als bei den an sich ertragarmen Typen. Diese Dinge würden sich, wie GENTRY betont, völlig verändern, sobald man alle diese Typen in eine günstigere Umwelt brächte. Wir können die hier angeführten Tatsachen so ausdrücken, daß zum mindesten verschiedene Kulturpflanzen eine vergrößerte Modifikationsbreite in Richtung auf einen Gigaswuchs der Gesamtpflanze oder (bzw. und) einen partiellen Gigaswuchs besitzen. Ob sich diese Potenz verwirklichen kann, hängt von den Außenbedingungen ab, und es ist ja von Beginn an die Aufgabe der Landwirtschaft gewesen, diese Außenbedingungen gegenüber den Verhältnissen in der vom Menschen unberührten Natur so zu verbessern, daß eine konstitutionell bedingte hohe Leistungsfähigkeit sich auswirken und wirklich zu höheren Leistungen führen kann.

Es wurde oben betont, daß die höheren Leistungen der Pflanze einen absolut höheren Verbrauch an Wasser und anorganischen Nährstoffen voraussetzen. Andererseits ist bekannt, daß Kulturpflanzen im Vergleich zu Wildarten und Hochzuchten gegenüber Landsorten ökonomischer arbeiten, das heißt, daß sie weniger an Wasser und an Nährstoffen je Gewichtsmenge produzierter Trockensubstanz und mehr noch je Gewichtseinheit genutzter Pflanzenteile verbrauchen als die weniger leistungsfähigen Formen. Die oben angeführten Tatsachen machen diese Erscheinung verständlich. Das relativ stärkere Wachstum bestimmter Teile der Pflanze, das erfolgt, ohne daß gleichzeitig eine zum mindesten entsprechende Vergrößerung des Blattapparates einsetzt, muß zu einer solchen besseren Ausnutzung von Nährstoffen und Wasser führen, da ein „unproduktiver“ Verbrauch an diesen Stoffen durch eine nur teilweise ausgenutzte Blattfläche fortfällt.

Erhöhte Stoffproduktion ist selbstverständlich eine Folge gesteigerten Wachstums, Wachstumsvorgänge bei Pflanzen aber werden durch Wachstumsstoffe gesteuert. Es liegt demnach nahe, die größere Gesamtproduktion und die vermehrten Erträge bei den leistungsfähigen Kulturpflanzen auf eine stärkere Produktion von Wachstumsstoffen zurückzuführen. Es liegen leider erst verhältnismäßig wenige vergleichende Untersuchungen über den Wachstumsstoffgehalt von Wild- und Kulturpflanzen, von verschiedenen leistungsfähigen Kulturpflanzen sowie von verschiedenen, unterschiedlich stark wachsenden Teilen der gleichen Kulturpflanze vor. Dies ist sehr bedauerlich, denn



Abb. 3. Normale Blüten einer Handelsorte des Gartenstiefmütterchens *Viola tricolor maxima hort.* (obere Reihe), Blüten mehrere Jahre alter Pflanzen der gleichen Sorte (mittlere Reihe), Blüten der am genetischen Aufbau des Gartenstiefmütterchens mit beteiligten Wildart *Viola tricolor L.* (unterste Reihe).

eine erweiterte und vertiefte Kenntnis des Wuchsstoffhaushaltes von Wildpflanzen und Kulturpflanzen sowie von Kulturpflanzen mit verschiedener Leistungsfähigkeit könnte uns wichtige Aufschlüsse über eine der wichtigsten Eigenschaften unserer Kulturpflanzen geben.

Die Bedeutung, welche die Wachstumsstoffe für die Gesamtentwicklung der Pflanze, insbesondere aber für den Ertrag besitzen, geht aus den heute bereits in größerer Menge vorliegenden Versuchen hervor, in denen durch eine Behandlung der ganzen Pflanze oder von Teilen davon eine Vermehrung der Zahl



Abb. 4. Teile blühender Zweige verschiedener Formen von *Simmondsia chinensis* Erklärung im Text. (Nach GENTRY 1958).

oder der Größe der Früchte erreicht werden konnte. Derartige Ergebnisse lassen sich u. E. nur so deuten, daß die normale Wuchsstoffproduktion der Pflanzen zur Erzielung optimaler Erträge nicht ausreicht und daß eine zusätzliche Zufuhr derartiger Substanzen zu Wachstums- und Ertragssteigerungen führt.

Eigene Untersuchungen (RAADTS und SCHWANITZ, unveröffentlicht) über den Wuchsstoffgehalt bei Eltern,  $F_1$ - und an  $F_2$ -Pflanzen einer *Bryophyllum*-Artkreuzung zeigten, daß der Gehalt an mit dem *Avena*-Test nachweisbaren Wuchsstoffen in der Sproßspitze bei den  $F_2$ -Pflanzen um so größer war, je wüchsiger die betreffende Pflanze war, und daß die  $F_1$ , die starke Heterosis zeigte, die Elternarten sowohl im Gehalt an im *Avena*-Test zu bestimmenden Wuchsstoffen wie an Bioswuchsstoffen übertraf.

Eine besonders üppige Entwicklung der Gesamtpflanze sowie bestimmter, im einzelnen Falle recht verschiedener Teile der Pflanze zeigen verschiedene Kulturformen von *Brassica oleracea*. Im Vergleich zu den Wildformen finden wir hier einen ungewöhnlich starken Gigaswuchs, der, wie oben erwähnt, in bestimmten Organen ganz besonders stark ausgeprägt ist. LINSER hat zusammen mit mehreren Mitarbeitern (LINSER, 1939, 1940; LINSER, MAYR und MASCHEK, 1954; LINSER und MASCHEK, 1953, LINSER, YOUSSEF und KIERMAYER, 1958) gezeigt, daß bei verschiedenen Kulturformen von *Brassica oleracea* ungewöhnlich hohe Wuchsstoffgehalte gefunden wurden und, was besonders interessant ist, daß gerade die genutzten Organe, das heißt also die Teile der Pflanze, bei denen der Gigaswuchs am stärksten ausgeprägt ist, oder besser gesagt, die Organe, bei denen über den allgemeinen Gigaswuchs hinaus eine ganz besonders üppige Entwicklung vorhanden ist, sich durch einen beträchtlichen Gehalt an Wuchsstoffen auszeichnen.

In diesem Zusammenhang sei kurz noch einmal auf den oben gemachten Einwand gegen die Annahme hingewiesen, daß ein Zusammentreffen von großer Blattfläche und hoher Stoffproduktion ein Beweis dafür sei, daß eine große, für die Photosynthese zur Verfügung stehende Fläche auch eine hohe Photosyntheseleistung und letzten Endes einen hohen Ertrag bedinge. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß große Blattmasse und hoher Ertrag zwei Seiten oder zwei Folgen des gleichen Grundphänomens sein können, die in keinerlei Kausalbeziehung zueinander stehen müssen. Das, was wir soeben angeführt haben, mag dies verständlich machen: eine hohe Wuchsstoffproduktion in der Pflanze kann eine Steigerung des Wachstums sowohl der Blätter wie auch anderer, vom Menschen genutzter Organe verursachen.

Die wenigen bisher bekannten Fälle zeigen den engen Zusammenhang zwischen der Höhe des Wuchsstoffgehaltes und der Größe der Stoffproduktion und des Ertrages auf. Es wäre zu wünschen, daß die Arbeiten gerade auf diesem Gebiet auf breiter Basis fortgesetzt werden könnten, da wir durch sie weitere wichtige Aufschlüsse über die Ursachen der besonderen Leistungen unserer Kulturpflanzen erhalten könnten.

An dieser Stelle muß ein anderes Problem berührt werden, das mit dem Gigaswuchs, dem Ertragspro-

blem und dem Wuchsstoffhaushalt eng zusammenhängt, das ist das Problem der Leistungen polyploider Pflanzen. Wir wissen seit längerer Zeit, daß bei experimentell hergestellten Polyploiden das Wachstum in der Regel nicht besser, häufig sogar schlechter ist als das der diploiden Formen, aus denen sie hervorgegangen sind. GUSTAVSON (1944) hat zeigen können, daß der Wuchsstoffgehalt derartiger Polyploide geringer als derjenige der entsprechenden Diploiden ist. Der Gigascharakter der Polyploiden beruht offenbar vorwiegend oder ausschließlich auf der durch die Vergrößerung von Chromosomenmenge und Kernvolumen hervorgerufenen Steigerung des Zellvolumens, welche wohl die Wirkung der Verminderung der die Zellstreckung fördernden Wuchsstoffe zu kompensieren vermag, nicht aber die Herabsetzung der Produktion oder der Aktivierung von Wuchsstoffen, welche die Zellteilung anregen. Wir wissen, daß „alte“ Polyploide den Diploiden im Wachstum beträchtlich überlegen sein können. Eine Überlegenheit neu hergestellter Polyploide gegenüber den diploiden Eltern findet sich offenbar vor allem dort, wo Heterosispflanzen polyploid gemacht werden (SCHWANITZ 1957, 1958). Nun haben Untersuchungen des Zellvolumens bei Heterosispflanzen mehrfach gezeigt, daß hier keine Vergrößerung des Zellvolumens eintritt. In solchen Fällen muß die gesteigerte Produktion solcher Pflanzen auf eine erhöhte Zellteilungsrate zurückgehen. Ist diese Steigerung sehr stark, so ist es vorstellbar, daß ein Absinken dieser Teilungsrate bei den Polyploiden einmal noch über der Teilungsrate der Eltern bleiben kann, und zum anderen durch das vergrößerte Zellvolumen kompensiert oder überkompensiert wird. Bei den leistungsfähigen polyploiden Kulturpflanzen bestände demnach die Möglichkeit, daß ihre hohe Leistungsfähigkeit entweder darauf beruht, daß sie von diploiden Formen abstammen, die sich durch eine besonders hohe Produktion an Substanzen, welche die Zellteilung fördern, auszeichnen, oder daß in den Polyploiden durch Mutation oder Rekombination sekundär eine genetische Situation geschaffen worden ist, durch welche die Zellteilungsrate wieder erhöht wurde. Vergleichende Untersuchungen verschiedener und vor allem verschieden leistungsfähiger polyploider Formen zusammen mit ihren diploiden Ausgangsformen könnten uns hier wichtige Aufschlüsse geben und vor allem zur Klärung des Problems beitragen, warum die „alten“ Polyploiden in der Regel so viel leistungsfähiger sind als die jungen.

Unsere Betrachtungen haben uns gezeigt, daß zwei Hauptfaktoren der Stoffproduktion bzw. der Ertragsfähigkeit einer Kulturpflanze zugrunde liegen: eine bestimmte Befähigung zum Wachstum der ganzen Pflanze sowie der vom Menschen genutzten Teile, und ein bestimmter für die Photosynthese zur Verfügung stehender Blattapparat. Die Wachstumsvorgänge werden weitgehend durch die Bildung von Wuchsstoffen in der Pflanze gesteuert, vielleicht kommt noch eine spezifische Reaktionsfähigkeit der ganzen Pflanze sowie bestimmter Teile der Pflanze gegenüber an Ort und Stelle gebildeten oder dorthin geleiteten Wuchsstoffen hinzu. Steht den Pflanzen ein genügend großer Blattapparat für die Photosynthese zur Verfügung, dann bestimmt die Fähigkeit der Pflanze, zu wachsen, das heißt ihre Wuchs-

stoffproduktion und ihre Reaktionsfähigkeit gegenüber den Wuchsstoffen, den Ertrag. Eine Steigerung des Ertrages würde in diesem Falle durch erbliche Veränderungen, seien es Mutationen oder Rekombinationen, zu erzielen sein, welche die Wuchsstoffproduktion oder die Reaktionsfähigkeit der Pflanze oder von Teilen der Pflanze steigern.

Der andere wesentliche Ertragsfaktor ist ohne Zweifel die Blattfläche der Pflanze. Sie kann für die Fähigkeit der Pflanze, zu wachsen, der begrenzende Faktor sein. In einem solchen Fall kann die Pflanze die auf Grund ihrer Fähigkeit zur Produktion größerer Mengen an Wuchsstoffen vorhandene Potenz zu einer hohen Stoffproduktion und zu einem hohen Ertrag nicht verwirklichen. Mutationen und Rekombinationen, durch welche die Blattfläche vergrößert wird, können hier die Ursache für mehr oder minder große erbliche Ertragssteigerungen werden.

Bei einer größeren Anzahl von Kulturpflanzen dürfte jedoch, wie wir oben gesehen haben, die vorhandene Blattfläche für die von ihr geforderten Leistungen ausreichend sein. Dort, wo die Blätter selbst nicht genutzt oder nicht mitgenutzt werden, dürfte es für Zuchtsorten günstig sein, wenn die Blattfläche gerade etwas größer ist, als dem an sie gestellten Bedarf entspricht. Derartige Sorten vermögen mit Wasser und Nährstoffen ökonomischer zu arbeiten als solche mit einem übergroßen Blattapparat, sie sind weniger anspruchsvoll und daher unter ungünstigen Witterungsverhältnissen weniger empfindlich. Bei solchen Formen können auch Schädigungen der Blattfläche — etwa durch Tierfraß, durch Pflanzenkrankheiten oder durch Witterungseinflüsse wie Hagel — nicht so leicht zu Ertragsminderung führen. Ein gewisser Überschuß an Blattfläche bedeutet also auch eine stärkere Sicherung des Ertrages. Darüber hinaus ermöglicht eine überoptimale Blattfläche es neu auftretenden Mutanten oder Rekombinanten mit stärkerer potentieller Wachstumsfähigkeit, diese ihre Potenz auch zu manifestieren. Dies erst macht es dem Züchter möglich, die sonst verborgen bleibende Fähigkeit zu höheren Leistungen zu erkennen und die betreffenden Pflanzen auszuwählen.

In diesem Zusammenhang muß kurz noch auf die Bedeutung hingewiesen werden, die hier dem Gigaswuchs zukommt, der ja ein wesentliches Merkmal fast aller wirklichen Kulturpflanzen ist. Der Gigaswuchs, ob er nun auf diploider Basis oder durch Polyploidie hervorgerufen wird, vergrößert die Fläche des Einzelblattes und in der Regel auch die gesamte Blattfläche der Pflanze. Dadurch wird die Voraussetzung dafür geschaffen, daß später auftretende oder potentiell bereits vorhandene, aber infolge einer zu geringen Blattfläche nicht in Erscheinung getretene erbliche Veränderungen im Wuchsstoffhaushalt, die zu starken Vergrößerungen bestimmter Organe führen, sich tatsächlich manifestieren können. Der Gigaswuchs wäre dann eine notwendige Voraussetzung für alle weiteren Wachstumsvorgänge, die bei den meisten Kulturpflanzen überhaupt erst die großen, entscheidenden Ertragssteigerungen herbeiführen, die besonders starke Entwicklung der genutzten Organe. Dies aber würde es verständlich machen, warum der Gigaswuchs eine bei unseren Kulturpflanzen so allgemein verbreitete Eigenschaft ist.

Wenn unsere Überlegungen richtig sind, dann bedeutet das, daß wir in der vergleichenden physiologischen und der entwicklungsphysiologischen Analyse von Wildformen und Kulturpflanzen sowie von Kulturpflanzen mit unterschiedlicher Leistungsfähigkeit eine Methode besitzen, die es uns ermöglicht, wesentliche Vorgänge bei der Evolution unserer Kulturpflanzen und darüber hinaus bei der Evolution ganz allgemein verständlich zu machen. Die vergleichende Physiologie und Entwicklungsphysiologie könnte zu einem Teilgebiet der Evolutionsforschung werden, das sich der genetischen Forschung ebenbürtig an die Seite stellen könnte und uns letzten Endes über zahlreiche Fragen Auskunft zu geben vermöchte, welche die reine Genetik nicht beantworten kann und niemals wird beantworten können. Die Züchtungsforschung an pflanzlichen Objekten ist letzten Endes — wie von G. BECKER wiederholt betont wurde — in ihrem eigentlichen Wesen praktische Evolutionsforschung an Kulturpflanzen. Die Aufgabe der modernen Pflanzenzüchtung ist im wesentlichen eine Übertragung der dabei gewonnenen Erkenntnisse auf die Praxis. Eine Ausweitung und Vertiefung unserer Erkenntnisse über das Wesen und die Evolution der Kulturpflanzen durch eine verstärkte entwicklungsphysiologische Forschungsarbeit an unseren Kulturpflanzen könnte somit auch der Pflanzenzüchtung neue Bahnen weisen und so dazu beitragen, der Menschheit im Kampf gegen den Hunger auf der Welt neue Waffen in die Hand zu geben.

### Zusammenfassung

Als „Ertrag“ einer Kulturpflanze sehen wir den Teil der gesamten Stoffproduktion an, der vom Menschen genutzt wird. Der Anteil des „Ertrages“ an der Gesamtproduktion ist bei den einzelnen Arten verschieden groß. Dies gilt auch für verschiedene Formen innerhalb der gleichen Art: Wild- und Kulturpflanzen, Primitivformen und Zuchtsorten, sowie für Zuchtsorten mit unterschiedlicher Ertragsfähigkeit.

Charakteristisch für genetisch ertragreiche Pflanzen ist einmal der Gigaswuchs der Gesamtpflanzen, zum anderen die über diesen Gigaswuchs noch weit hinausgehende starke Entwicklung der vom Menschen genutzten Pflanzenteile. Eine verstärkte Fähigkeit zum Wachstum der Gesamtpflanze sowie bestimmter Teile dieser Pflanze kann daher als wesentlicher Faktor für die Entstehung einer hohen Ertragsfähigkeit bei unseren Kulturpflanzen angesehen werden. Vergleichende Untersuchungen des Wuchsstoffgehalts stark- und schwachwüchsiger Formen der gleichen Kreuzungsnachkommenschaft sowie Wuchsstoffbestimmungen an besonders stark wachsenden Pflanzen und Pflanzenteilen machen es wahrscheinlich, daß die Fähigkeit zu einer erhöhten Wuchsstoffproduktion die Ursache der Befähigung zu gesteigertem Wachstum ist.

Gesteigertes Wachstum setzt verstärkte Stoffproduktion voraus. Diese erfordert einmal eine bessere Versorgung der Pflanze mit anorganischen Nährstoffen und Wasser sowie eine bessere physikalische Beschaffenheit des Bodens, als dies für die Stoffproduktion und den Ertrag weniger ertragreicher Typen notwendig ist. Die Fähigkeit zu ge-

steigertem Wachstum kann sich daher nur unter besonders günstigen Umweltverhältnissen manifestieren, wie sie in der durch den Ackerbau geschaffenen künstlichen Umwelt gegeben sind. Zum anderen aber erfordert eine erhöhte Stoffproduktion auch eine Vergrößerung der Photosyntheseleistung der Pflanze. Es liegen Hinweise dafür vor, daß das Ausmaß der Photosynthese in bestimmten Grenzen weitgehend von dem Bedarf der Pflanze an Assimilaten bedingt ist, der seinerseits von den Wachstums- und Speichervorgängen abhängt. Voraussetzung für eine entsprechende Steigerung der Photosynthese ist eine ausreichende Größe der für diese zur Verfügung stehenden Blattfläche. Die Vergrößerung der Blattfläche durch den Gigaswuchs mag daher — jedenfalls in bestimmten Fällen — die entscheidende Voraussetzung für die Entstehung von Formen mit der Fähigkeit zur Hervorbringung gesteigerter Erträge sein.

Die Analyse des Zusammenspiels der verschiedenen, dem „Ertrag“ zugrunde liegenden Eigenschaften könnte nicht nur zur Klärung wesentlicher Probleme der theoretischen Kulturpflanzenforschung beitragen, sondern darüber hinaus der Züchtungsforschung und der praktischen Pflanzenzüchtung neue Wege weisen.

#### Literatur

- BÖRGER, H., W. HUHNKE, D. KÖHLER, F. SCHWANITZ und R. VON SENGBUSCH: Untersuchungen über die Ursachen der Leistung von Kulturpflanzen. I. Das Verhalten der Komponenten des Stärkeertrages von Kartoffeln. *Der Züchter* **26**, 363—370 (1956). — 2. BOYSEN JENSEN, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. G. Fischer, Jena (1932). — 3. COFFMAN, F. A.: Heterosis: specific and general in nature. *Science* **77**, 114—115 (1933). — 4. ERITH, A. G.: Some hybrids of varieties of white clover (*Trifolium repens* L.). *J. Genet.* **19**, 351 bis 355 (1928). — 5. GENTRY, H. S.: The natural history of jojoba (*Simmondsia chinensis*) and its cultural aspects. *Economic Botany* **12**, 261—295 (1958). — 6. GREGORY, F. G.: The effect of climatic conditions on the growth of barley. *Ann. Bot.* **11**, 1—26 (1926). — 7. GREGORY, F. G.: Production and utilization of chemical energy. *Nature* **166**, 671—672 (1950). — 8. GUSTAVSON, F. G.: Growth hormone studies of some diploid and autotetraploid plants. *J. Hered.* **35**, 269—272 (1944). — 9. HILTNER, L. und F. LANG: Über das Verhalten von gezüchteten und nicht gezüchteten Getreidesorten gegen die Düngung mit mineralischen Nährstoffen. *Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz* **10**, 7—11 (1912). — 10. HÄNSEL, H.: Zur Physiologie der Ertragsbildung. Vortrag, gehalten am 21. 10. 1957, anläßl. d. Versammlung d. Sekt. Physiologie der „Europäischen Gesellschaft für Züchtungsforschung“ am Max-Planck-Institut, Köln-Vogelsang (1957). — 11. KLAPP, E.: Kartoffelbau, in *Handbuch der Landwirtschaft*, (Herausgeb. Roemer, Scheibe, Schmidt, Woehrmann). Bd. II, 143—196 (1953). — 12. LINSER, H.: Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. I. *Planta* **28**, 227—265 (1938). — 13. LINSER, H.: Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. II. *Planta* **29**, 392—408 (1939). — 14. LINSER, H.: Methoden zur Bestimmung pflanzlicher Wuchsstoffe. Springer-Verlag, Wien (1957). — 15. LINSER, H., H. MAYR und F. MASCHKE: Papierchromatographie von zellstreckend wirksamen Indolkörpern aus *Brassica*-Arten. *Planta* **44**, 103—120 (1954). — 16. LINSER, H., O. KIEMAYER und E. YOUSSEF: Der Wuchsstoffgehalt verschiedener *Brassica*-Pflanzen in Abhängigkeit von ihrem Entwicklungszustand. *Planta* **52**, 173—186 (1958). — 17. LINSER, H., E. YOUSSEF und O. KIEMAYER: Hohe Gehalte an Indolderivaten bei *Brassica*-Gemüsen. *Ztschr. f. Lebensmitteluntersuchg. und -forschung* **108**, 358—362 (1958). — 18. MAXIMOW, N. A. und W. N. LJUBIMENKO: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, Verlag Kultur u. Fortschritt (1951). — 19. MÜNCH, E.: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Verlag G. Fischer, Jena (1930). — 20. OSADCHUK, E. A.: Heterosis als Faktor bei der Steigerung des Tomatenertrags (1934). — Ref. in ASHTON: The use of heterosis in the production of agricultural and horticultural crops. Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics, Cambridge, England (1949). — 21. RUSSO, F., A. MURATORE und R. PAPARELLA: L'impiego del 2,4 D per aumentare la pezzatura dei frutti di mandarino. *Riv. Agrum.* **2**, 95—110 (1957). — 22. SCHWARZE, P.: Stoffproduktion und Pflanzenzüchtung. *Handbuch d. Pflanzenzüchtg.*, 2. Aufl. Band 1, 307—365 (1958). — 23. SCHWANITZ, F.: Über den Einfluß des Entfernens der Keimblätter auf die Entwicklung und den Ertrag von diploidem und autotetraploidem gelbem Senf (*Sinapis alba*). *Züchter* **14**, 86—93 (1942). — 24. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. I. Feldversuche mit diploiden und autotetraploiden Nutzpflanzen. (Senf, Rübsen, Ölrettich, Rettich, Grünkohl, Weißkohl, Wirsing und Chicoree.) *Züchter* **19**, 70—86 (1948). — 25. SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XII. Der Gigas-Charakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. *Züchter* **21**, 65—75 (1951). — 26. SCHWANITZ, F.: Heterosis und Transgression bei dem Artbastard *Bryophyllum crenatum* Bak. × *B. Daigremontianum* Hamet et Perrier. *Züchter* **28**, 3—14 (1958). — 27. SCHWANITZ, H. und H. PIRSON: Chromosomengröße, Zellgröße und Zellenzahl bei einigen diploiden Gigaspflanzen. *Züchter* **25**, 221—229 (1955). — 28. v. SENGBUSCH, R.: Ein Problem der Züchtungsforschung. Analyse und Synthese komplexer Eigenschaften. *Forschungen u. Fortschritte* **11**, 427—429 (1935). — 29. v. SENGBUSCH, R.: Untersuchungen über die Ursachen der Leistungen unserer Nahrungskulturpflanzen. *Jahrb. 1956 der Max-Planck-Gesellsch. z. Förderung d. Wissensch. e. V.* (1956). — 30. STUBBE, H.: Considerations on the genetical and evolutionary aspects of some mutants of *Hordeum*, *Glycine*, *Lycopersicon* and *Antirrhinum*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Vol. XXIV. Genetics and Twentieth Century Darwinism. 31—46 (1959). — 31. WATSON, D. J.: The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* **4**, 101—145 (1952). — 32. WEXELSEN, H.: Chromosome numbers and morphology in *Trifolium*. *Univ. of Calif. Publ. in Agr. Sci.* **2**, 335—376 (1928). — 33. WILLSTÄTTER, R., und A. STOLL: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure (1918). — 34. ZIELINSKI, Q. B., and R. GARREN: The effect of certain growth regulating substances on fruit set and fruit size in Royal Ann sweet cherries. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **70**, 113—118 (1957).